



**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA**

**FACULTAD DE VETERINARIA**

**Programa de Posgrados**

**TIPOS FIBRILARES Y CALIDAD INSTRUMENTAL DE LA  
CARNE EN LOS PRINCIPALES MÚSCULOS DE LA CANAL DE  
CORDEROS PESADOS**

**JAVIER ITHURRALDE LEMES**

**TESIS DE MAESTRÍA EN PRODUCCIÓN ANIMAL**

**URUGUAY 2015**





**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA**

**FACULTAD DE VETERINARIA**

**Programa de Posgrados**

**TIPOS FIBRILARES Y CALIDAD INSTRUMENTAL DE LA  
CARNE EN LOS PRINCIPALES MÚSCULOS DE LA CANAL DE  
CORDEROS PESADOS**

**JAVIER ITHURRALDE LEMES**

---

**Alejandro Bielli**

**Director de Tesis**

---

**Gianni Bianchi**

**Co-director**

**2015**

# ACTA DE DEFENSA DE TESIS



## ACTA DE EXAMEN

**CURSO:** Defensa de Tesis de Maestría

**LUGAR Y FECHA DE LA DEFENSA:** Montevideo, 20 de noviembre de 2015

**TRIBUNAL:** Dres. Elly Navajas, Carlos Sañudo, Gustavo Brito

CI ESTUDIANTE	NOMBRE	CALIFICACIÓN	NOTA
4.212.159-5	ITHURRALDE LEMES, Javier	S.S.S.	12

PRESENTADOS NO PRESENTADOS APROBADOS APLAZADOS INSCRIPTOS

1 0 1 0 1

TRIBUNAL

FIRMA

Dr. Elly Navajas (Presidente)

Dr. Carlos Sañudo

Dr. Gustavo Brito

NOTA: La calificación mínima para aprobar el examen es B.B.B (6)

# INFORME DEL TRIBUNAL



## UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA FACULTAD DE VETERINARIA Postgrados Académicos y Especializaciones

El Tribunal considera que el DMV Javier Ithurralde Lemes llevó a cabo un muy buen trabajo de Tesis. Realizó una revisión bibliográfica actualizada y profunda, e implementó una metodología que se ajusta a las hipótesis y objetivos planteados.

Es un trabajo novedoso cuyos resultados son un aporte significativo al conocimiento de la asociación entre los tipos fibrilares y la calidad instrumental de la carne ovina. El estudio fue exhaustivo, abarcado una amplitud de músculos, entre los cuales se cuentan algunos músculos sobre los que existe escasa o prácticamente nula información. La caracterización miofibrilar de los músculos ya está publicada en una revista arbitrada internacional y su vinculación con la calidad de la carne está en proceso de revisión en otra revista de similar nivel.

El DMV Ithurralde realizó una excelente presentación oral, que fue concisa e informativa sobre los aspectos más relevantes del trabajo realizado. Durante la Defensa oral de la Tesis, mostró un profundo conocimiento del tema en general y de las fortalezas y debilidades de la metodología empleada, y una destacada solvencia al responder las preguntas que le fueron planteadas.

Quedó de manifiesto la rigurosidad, responsabilidad y compromiso con las cuales llevó adelante el estudio. Cabe destacar la capacidad del DMV Ithurralde para llevar adelante el ajuste de metodologías nuevas a nivel nacional y sus condiciones para la coordinación y trabajo en grupos multidisciplinarios.

Por lo anteriormente expresado, el Tribunal por unanimidad califica el trabajo de Tesis del DMV Javier Ithurralde Lemes "Tipos fibrilares y calidad instrumental de la carne en los principales músculos de la canal de corderos pesados" como APROBADO CON MENCIÓN.

Ing. Agr. Elly A. Navajas (PhD)  
Presidente del Tribunal

## **DEDICATORIA**

*A mi esposa e hijo.*

## **AGRADECIMIENTOS**

*A mi familia, adorados esposa e hijo, padres y hermanos. Gracias por su importante apoyo, su ayuda y sus estímulos.*

*A mi Orientador y Co-Orientador, Alejandro Bielli y Gianni Bianchi, les agradezco por su apuesta a este trabajo, su confianza y paciencia, su tiempo invertido, su dedicación y por todo lo aprendido.*

*A Oscar Feed, Fernando Nan, Fernando Ballesteros y Gustavo Garibotto quienes participaron activamente del trabajo experimental y con quienes compartimos la coautoría de las publicaciones derivadas de esta tesis. Muchas gracias por su colaboración y por todo lo aprendido.*

*Al personal del Departamento de Histología y Embriología de la Facultad de Medicina de la UdelaR quienes permitieron el uso de su crióstato y me entrenaron en su uso para poder procesar las muestras de esta tesis.*

## ÍNDICE GENERAL

1. RESUMEN.....	X
2. SUMMARY.....	XI
3. INTRODUCCIÓN.....	12
4. ANTECEDENTES.....	14
4.1 El tejido y las fibras musculares: principales componentes de la carne.....	14
4.2 Los diferentes tipos de fibras musculares esqueléticas.....	14
4.2.1 Clasificación de los tipos fibrilares según su actividad contráctil.....	15
4.2.2 Clasificación de los tipos fibrilares según su perfil metabólico.....	16
4.2.3 Características biológicas de los distintos tipos fibrilares.....	17
4.2.4 Clasificación de las fibras musculares en la especie ovina.....	19
4.3 Plasticidad fibrilar.....	22
4.3.1 Ontogenia de los diferentes tipos fibrilares y factores que controlan la diferenciación fibrilar.....	22
4.3.2 Factores intrínsecos y extrínsecos que afectan la tipificación fibrilar.....	25
4.3.2.1 Factores genéticos, diferencias entre especies, razas, biotipos y género.....	26
4.3.2.2 Nutrición, temperatura ambiente y ejercicio.....	27
4.4. Diferencias intermusculares en la tipificación fibrilar en ovinos.....	28
4.4.1 Músculos de la columna vertebral y sublumbares.....	29
4.4.1.1 Músculo <i>Longissimus dorsi</i> .....	29
4.4.1.2 Músculo <i>Psoas major</i> .....	31
4.4.2 Músculos intrínsecos de la cintura pelviana.....	33
4.4.2.1 Músculo <i>Gluteus medius</i> .....	33
4.4.2.2 Músculo <i>Adductor</i> .....	34
4.4.2.3 Músculo <i>Gluteobiceps</i> .....	35
4.4.2.4 Músculo <i>Semimembranosus</i> .....	35
4.4.2.5 Músculo <i>Semitendinosus</i> .....	36
4.4.3 Músculos que actúan principalmente sobre la articulación de la rodilla (Músculos <i>Rectus femoris</i> y <i>Vastus lateralis</i> ).....	37



4.4.4 Músculos de la espalda (capa profunda de la cintura escapular: <i>Serratus ventralis</i> )	38
4.4.5 Músculos del miembro torácico	38
4.4.5.1 Músculos intrínsecos del miembro torácico ( <i>Supraspinatus e Infraspinatus</i> )	38
4.4.5.2 Músculo <i>Triceps brachii</i>	39
4.5 La tipificación fibrilar y su relación con la calidad de carne	40
4.5.1 La cinética <i>postmortem</i> del pH muscular y la tipificación fibrilar	40
4.5.2 La capacidad de retención de agua y los tipos fibrilares	41
4.5.3 El color y los tipos fibrilares musculares	43
4.5.4 El nivel de acortamiento muscular y los tipos fibrilares	45
4.5.5 La terneza de la carne y los tipos fibrilares	47
4.6 El desosado en caliente como alternativa para el estudio de la relación entre tipificación fibrilar y calidad de carne	50
5. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA, HIPÓTESIS Y OBJETIVO	52
5.1 Hipótesis	52
5.1. Objetivo general	52
5.3. Objetivos particulares	52
6. ESTRATEGIA DE LA INVESTIGACIÓN	52
7. MATERIALES Y MÉTODOS	53
7.1. Animales y muestreo	53
7.2. Técnicas histoquímicas	53
7.2.1 Reacción de la ATPasa miofibrilar	54
7.2.2. Reacción NADH tetrazolium reductasa	54
7.2.3. Tipificación y morfometría fibrilar	55
7.2.4 Clasificación de los músculos estudiados en función de sus propiedades fibrilares	55
7.3 Desosado y determinación de los parámetros de calidad instrumental de la carne	56
7.4. Análisis estadístico	57
8 RESULTADOS	57
8.1 Diferencias intermusculares en la tipificación fibrilar	57

8.1.1 Características contráctiles.....	57
8.1.2 Características metabólicas.....	60
8.1.3 Grupos musculares identificados.....	66
<u>8.2 Diferencias intermusculares en las variables de calidad de carne de los músculos desosados en frío.....</u>	<u>67</u>
<u>8.3 Diferencias intermusculares en las variables de calidad de carne de los músculos desosados en caliente.....</u>	<u>71</u>
<u>8.4 Efecto del desosado en caliente sobre la calidad instrumental de la carne.....</u>	<u>74</u>
8.4.1 Efecto del desosado en caliente en el total de los músculos estudiados.....	74
8.4.2 Efecto diferencial del desosado en caliente sobre músculos con diferentes características fibrilares.....	75
8.4.2.1 <i>Músculos lentos-oxidativos (Serratus ventralis, Infraspinatus, Supraspinatus, y Triceps brachii caput laterale)</i> .....	75
8.4.2.2 <i>Músculos intermedios (Gluteobiceps craneal, Semimembranosus, Psoas major, Triceps brachii caput longum y Adductor)</i> .....	76
8.4.2.3 <i>Músculos rápidos-glicolíticos (Rectus femoris, Semitendinosus, Vastus lateralis, Gluteus medius, Longissimus lumborum y Longissimus thoracis)</i> .....	77
<u>8.5 Correlaciones entre las características fibrilares y la calidad instrumental de la carne.....</u>	<u>78</u>
8.5.1 Correlaciones en el total de los músculos estudiados.....	78
8.5.3 Correlaciones entre la calidad de carne y la tipificación fibrilar en grupos musculares (conglomerados) con propiedades contráctiles-metabólicas diferentes desosados en frío y en caliente.....	81
8.5.3.1 <i>Músculos lentos-oxidativos (Serratus ventralis, Infraspinatus, Supraspinatus y Triceps brachii caput laterale)</i> .....	81
8.5.3.1.1 <i>pH, CRA y PPC</i> .....	81
8.5.3.1.2 <i>Color</i> .....	81
8.5.3.1.3 <i>Longitud del sarcómero y terneza instrumental</i> .....	81
8.5.3.2 <i>Músculos intermedios (Gluteobiceps proximal, Triceps brachii caput longum, Psoas major, Adductor y Semimembranosus)</i> .....	82
8.5.3.2.1 <i>pH, CRA y PPC</i> .....	82
8.5.3.2.2 <i>Color</i> .....	82
8.5.3.2.3 <i>Longitud del sarcómero y terneza instrumental</i> .....	82

8.5.3.3 <i>Músculos de contracción rápida (Gluteus medius, Rectus femoris, Semitendinosus, Vastus lateralis, Longissimus lumborum y Longissimus thoracis)</i>	83
8.5.3.3.1 <i>pH, CRA y PPC</i>	83
8.5.3.3.2 <i>Color</i>	83
8.5.3.3.3 <i>Longitud del sarcómero y ternera instrumental</i>	83
9. DISCUSIÓN	85
9.1 <i>Diferencias intermusculares en la tipificación fibrilar</i>	85
9.2 <i>Diferencias intermusculares en la calidad instrumental de la carne</i>	90
9.3 <i>Efecto del desosado en caliente sobre la calidad instrumental de la carne</i>	93
9.4 <i>Correlaciones entre la tipificación fibrilar y la calidad instrumental de la carne</i>	95
10. CONCLUSIONES	99
11. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	101
12. ANEXO	126

## LISTA DE CUADROS Y FIGURAS

- Figura 1:** Esquema del proceso de desarrollo fibrilar bifásico. Modificado de Swatland (1984). ..... 23
- Figura 2:** Esquema de los principales planos musculares apreciables en cortes transversales de la regiones costal posterior y del lomo. LD: *Longissimus dorsi*; PM: *Psoas major*. Adaptado de Swatland, (1984). ..... 30
- Figura 3:** Representación esquemática de los principales cortes de la canal ovina. a) Pierna con cuadril y sin garrón; b) Nalga de afuera (peceto y carnaza cuadrada); c) Bola de lomo; d) Nalga de adentro; e) Cuadril; f) Lomo; g) Bife completo; h) Paleta con hueso; i) Paleta corte cuadrado sin hueso; j) Asado con vacío. Modificado de INAC (2006). ..... 32
- Figura 4:** Principales músculos apreciables en una vista lateral del miembro posterior (izquierda) y anterior (derecha) de un ovino disecado. 1) Músculo *Gluteus medius*; 2) Músculo *Gluteobiceps* craneal; 3) Músculo *Vastus lateralis*; 4) Músculo *Semitendinosus*; 5) Músculo *Semimembranosus*; 6) Músculo *Gluteobiceps* caudal; 7) Músculo *Supraspinatus*; 8) Músculo *Infraspinatus*; 9) Músculo *Triceps brachii caput longum*; 10) Músculo *Triceps brachii caput laterale*.  
Imagen modificada de: <http://www.onlineveterinaryanatomy.net/content/sheep-hindlimb-muscles> ..... 34
- Figura 5:** Cortes histológicos del músculo *Supraspinatus* de ovino tratados con la reacción histoquímica de la ATPasa miofibrilar tras preincubación ácida (imagen de la izquierda) y alcalina (imagen de la derecha). Las fibras tipo I aparecen fuertemente positivas en la imagen de la izquierda y negativas en la de la derecha. .... 54
- Figura 6:** Corte histológico del músculo *Longissimus dorsi* ovino tratado con la reacción histoquímica NADH tetrazolium reductasa. .... 55
- Tabla I:** Características fibrilares contráctiles (porcentaje, diámetro promedio ( $\mu\text{m}$ ) y volumen porcentual ocupado por las fibras tipo I y II) en los principales músculos de la canal de corderos pesados. Los valores representados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados. .... 58
- Figura 7:** Cortes histológicos de distintos músculos de la canal ovina tratados con la reacción de la ATPasa miofibrilar tras preincubación ácida. a) Músculo *Infraspinatus*; b) Músculo *Supraspinatus*; c) Músculo *Serratus ventralis*; d) Músculo *Triceps brachii caput longum*; e) Músculo *Triceps brachii caput laterale*; f) Músculo *Psoas major*; g) Músculo *Adductor*; h) Músculo *Gluteus medius*. ..... 60
- Figura 8:** Cortes histológicos de distintos músculos de la canal ovina tratados con la reacción de la ATPasa miofibrilar tras preincubación ácida. a) Músculo *Gluteobiceps* craneal; b) Músculo *Gluteobiceps* caudal; c) Músculo *Semimembranosus*; d) Músculo *Semitendinosus*; e) Músculo *Rectus femoris*; f) Músculo *Vastus lateralis*; g) Músculo *Longissimus lumborum*; h) Músculo *Longissimus thoracis*. ..... 60
- Tabla II:** Características fibrilares metabólicas (porcentaje de fibras oxidativas, intermedias y glicolíticas, y diámetros promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las fibras oxidativas y glicolíticas) en los principales músculos de la canal de corderos pesados. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados. .... 62
- Tabla III:** Características fibrilares metabólicas (diámetro promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las fibras intermedias, volúmenes porcentuales de fibras oxidativas, glicolíticas e intermedias, e

índice oxidativo) en los principales músculos de la canal de corderos pesados. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados. ....64

**Figura 9:** Cortes histológicos de distintos músculos de la canal ovina tratados con la reacción de NADH tetrazolium reductasa. a) Músculo *Infraspinatus*; b) Músculo *Supraspinatus*; c) Músculo *Serratus ventralis*; d) Músculo *Triceps brachii caput longum*; e) Músculo *Triceps brachii caput laterale*; f) Músculo *Psoas major*; g) Músculo *Adductor*; h) Músculo *Gluteus medius*. ....65

**Figura 10:** Cortes histológicos de distintos músculos de la canal ovina tratados con la reacción de NADH tetrazolium reductasa. a) Músculo *Gluteobiceps* craneal; b) Músculo *Gluteobiceps* caudal; c) Músculo *Semimembranosus*; d) Músculo *Semitendinosus*; e) Músculo *Rectus femoris*; f) Músculo *Vastus lateralis*; g) Músculo *Longissimus lumborum*; h) Músculo *Longissimus thoracis*. ....66

**Tabla IV:** Estadística descriptiva (media  $\pm$  error estándar de la media) para las variables de tipificación fibrilar en cada uno de los conglomerados identificados. ....66

**Tabla V:** Características instrumentales de calidad de carne (pH<sub>24</sub>, CRA y PPC) en los principales músculos de la canal de corderos desosados en frío. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados. ....68

**Tabla VI:** Coordenadas instrumentales de color de carne (L\*, a\* y b\*) en los principales músculos de la canal de corderos desosados en frío. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados. ....69

**Tabla VII:** Características instrumentales de calidad de carne (Fuerza de corte WB, Compresión 20%, 80% y máxima; y longitud del sarcómero) en los principales músculos de la canal de corderos desosados en frío. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados. ....70

**Tabla VIII:** Características instrumentales de calidad de carne (pH<sub>24</sub>, CRA y PPC) en los principales músculos de la canal de corderos desosados en caliente. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados. ....72

**Tabla IX:** Coordenadas instrumentales de color de carne (L\*, a\* y b\*) en los principales músculos de la canal de corderos desosados en caliente. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados. ....72

**Tabla X:** Características instrumentales de calidad de carne (Fuerza de corte WB, Compresión 20%, 80% y máxima; y longitud del sarcómero) en los principales músculos de la canal de corderos desosados en caliente. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados. ....73

**Tabla XI:** Efecto del desosado en caliente sobre todos los músculos (pooleados). Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados. ....74

**Tabla XII:** Efecto del desosado en caliente sobre los músculos lentos-oxidativos (*Serratus ventralis*, *Infraspinatus*, *Supraspinatus* y *Triceps brachii caput laterale*). Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados. ....76

**Tabla XIII:** Efecto del desosado en caliente sobre los músculos intermedios (*Gluteobiceps* proximal, *Semimembranosus*, *Psoas major*, *Triceps brachii caput longum*

y *Adductor*). Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados.....77

**Tabla XIV:** Efecto del desosado en caliente sobre los músculos rápidos-glicolíticos (*Rectus femoris*, *Semitendinosus*, *Vastus lateralis*, *Gluteus medius*, *Longissimus lumborum* y *Longissimus thoracis*). Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados.....78

**Tabla XV:** Coeficientes de correlación de Pearson entre las variables de tipificación fibrilar y calidad instrumental de la carne en el total de los músculos estudiados desosados en frío (Fr) o en caliente (Cal).....80

## 1. RESUMEN

Los diferentes músculos que componen la canal de los animales productores de carne están constituidos por poblaciones diversas de fibras musculares las cuales difieren en sus características metabólicas y contráctiles. La tipificación fibrilar está directa e indirectamente vinculada con los atributos de calidad de carne, aunque el modo en como estas variables se asocian no es necesariamente universal y depende de diversos factores tales como la especie, el biotipo y la categoría en particular. Los objetivos de la presente tesis fueron: 1) describir la tipificación fibrilar y las principales características de calidad instrumental de la carne en los principales músculos de la canal de corderos pesados; 2) estudiar la asociación entre tipificación fibrilar y calidad instrumental de la carne en los principales músculos de la canal así como en grupos musculares homogéneos desosados en frío y en caliente; 3) estudiar el efecto del tipo de desosado sobre la calidad instrumental de la carne en los principales músculos de la canal de corderos pesados. Se determinó la proporción y las principales características morfométricas de los distintos tipos fibrilares contráctiles y metabólicos en 16 músculos de la canal de 9 corderos pesados (5 canales maduradas convencionalmente y 4 desosadas en caliente). Al mismo tiempo, se midió las principales características de calidad instrumental de la carne para estos mismos músculos. Los diferentes músculos estudiados difirieron en la distribución y características morfométricas de los tipos fibrilares contráctiles y metabólicos, así como también mostraron diferencias apreciables en los atributos de calidad instrumental de la carne. El desosado en caliente afectó de forma diferencial la calidad instrumental de la carne dependiendo del tipo contráctil-metabólico muscular. Por otra parte, la calidad instrumental de la carne se correlacionó con la tipificación fibrilar, aunque dicha asociación varió en función tanto del tipo contráctil-metabólico muscular, como en función del tipo de desosado. Estos resultados indican que en el cordero pesado la tipificación fibrilar se encuentra correlacionada con la distribución y características morfométricas de los tipos fibrilares contráctiles y metabólicos, y al mismo tiempo sugieren que la asociación entre tipificación fibrilar y calidad de la carne depende tanto del tipo muscular, como de las condiciones de procesamiento *postmortem* de la carne.

## 2. SUMMARY

Carcass muscles are composed of a diverse population of muscle fibers which differ in their metabolic and contractile characteristics. Muscle fiber typing is directly and indirectly associated with meat quality. However, these relationships are not universal and cannot be generalized, but depend on various factors including the species, biotype, age and environmental conditions studied. The aims of this study were 1) to describe fiber typing and instrumental meat quality traits in the major muscles of the heavy-lamb carcass; 2) to study selected correlations between fiber typing and meat quality in the major muscles of the heavy-lamb carcass as well as in homogeneous contractile-metabolic groups of hot and cold boned muscles; 3) to study the effect of hot boning on meat quality. The distribution and morphometric characteristics of the different contractile and metabolic fiber types as well as the major instrumental meat quality traits were determined in 16 muscles of nine (five cold boned and four hot boned) cross-bred heavy-lamb carcasses. Relevant intermuscular differences were detected regarding both fiber typing and instrumental meat quality traits. Meat quality was differentially affected by hot boning depending on the contractile-metabolic group of muscles. Additionally, significant correlations were detected between fiber typing and meat quality across all (pooled) muscles. Nevertheless, these associations varied among different contractile-metabolic groups of muscles as well as among hot and cold boned muscles. The present study contributes to a better understanding of the influence of muscle fiber types on intermuscular meat quality variation and suggests that associations between fiber typing and meat quality might depend on both the contractile-metabolic muscle type as well as on *postmortem* meat processing conditions.



### 3. INTRODUCCIÓN

Si bien el principal argumento que motiva la toma de decisiones en la cadena cárnica, está ligado tradicionalmente a una mejora en la eficiencia productiva, cada vez más el concepto de calidad del producto final cobra mayor relevancia aún en las etapas más prematuras de la cadena.

Los diferentes cortes cárnicos de la canal de un animal productor de carne reciben una valoración comercial diferencial y muchos de ellos se encuentran constituidos por un conjunto de músculos diversos. El tejido muscular propiamente dicho es el principal constituyente de los músculos que originan las piezas de carne y su diversidad es un factor determinante sobre la calidad de la carne. Las fibras musculares esqueléticas son los elementos celulares que constituyen las unidades estructurales y funcionales esenciales de todos los músculos. Estas difieren en sus propiedades fisiológicas y morfológicas en función de los diferentes roles que cumple cada músculo en un animal vivo.

Al mismo tiempo, la composición fibrilar muscular, no solamente varía entre músculos con distintas funciones, sino que posee una importante plasticidad, variando también en función de diversas condiciones genéticas y ambientales a las que se exponen los animales productores de carne. En la mayoría de las especies productivas, y en los ovinos en particular, la incorporación de cruzamientos con razas de elevada aptitud carnicera trae aparejado un aumento significativo en la capacidad de producción de carne. Sin embargo, estas prácticas han sido asociadas con cambios sustanciales en la calidad de la carne producida. Esto se vincula con la influencia que la tipificación fibrilar ejerce sobre diversos atributos cualitativos de la carne, incluidos aquellos que los consumidores valoran como decisivos a la hora de optar por la compra de un corte cárnico. El color, la capacidad de retención de agua, la jugosidad y la terneza, son ejemplo de ellos, y los mismos pueden ser fuertemente afectados por la diversidad fibrilar.

Sin embargo, a pesar del intento manifiesto por detectar aquella composición fibrilar que resulte más favorable para la calidad de la carne, los vínculos entre tipificación fibrilar y calidad de carne no se hallan para nada esclarecidos, y de hecho se acepta que tales vínculos están dotados de un elevado grado de complejidad, pudiendo variar entre las distintas categorías y especies productivas, y estando afectados además por diversos factores intrínsecos y extrínsecos al propio tejido muscular. Las diferencias en los volúmenes y posición anatómica de los distintos músculos de la canal, así como las condiciones de procesamiento *postmortem* de las canales tras la faena (tipo de desosado, velocidad de enfriamiento, etc.), son algunos de los factores que ejercen una importante influencia sobre las relaciones entre tipos fibrilares y calidad de carne. A su vez, la mayoría de los antecedentes que han estudiado estas asociaciones en las distintas especies productivas se han limitado a uno, o a un número reducido de músculos, descuidando la influencia que la propia diversidad muscular puede ejercer sobre dichos vínculos, y relativizando la posibilidad de generalizar tales asociaciones.

El presente estudio pretende contribuir con el conocimiento del efecto que la tipificación fibrilar ejerce sobre la calidad de la carne, mediante el estudio de las características fibrilares y de calidad de carne, así como sus asociaciones, en los

principales músculos de la canal ovina procesados mediante dos tecnologías de desosado diferentes.

En el capítulo cuarto de la presente tesis se revisan los antecedentes bibliográficos vinculados a la presente propuesta abarcando las características biológicas de los diferentes tipos fibrilares, los métodos empleados para su clasificación y los principales factores que determinan su diversidad, desde el propio desarrollo embrionario-fetal hasta la vida adulta. En este mismo apartado se revisan además las características anatomo-fisiológicas y fibrilares en los principales músculos ovinos y la relevancia que cada músculo posee en particular para la ciencia de la carne. Finalmente, el capítulo introductorio aborda los antecedentes referidos a los vínculos existentes entre tipos fibrilares y calidad de carne, las características del desosado en caliente y su utilidad para el estudio de la relación entre tipificación fibrilar y calidad de carne.

En el capítulo quinto se exponen la hipótesis y los objetivos del trabajo, al tiempo que en el capítulo sexto se expone la estrategia de la investigación. En el capítulo séptimo se detallan los aspectos metodológicos de la tesis y en los capítulos octavo y noveno se exponen los resultados y su discusión, respectivamente.

## **4. ANTECEDENTES**

### **4.1 El tejido y las fibras musculares: principales componentes de la carne**

Los músculos que originan las diferentes piezas de carne están compuestos por diversos tipos de tejidos, siendo el tejido muscular su principal componente. Las células musculares normalmente se denominan fibras musculares, y ellas constituyen las unidades estructurales esenciales de todos los músculos. Éstas ocupan entre 75 y 90% del volumen muscular total, y su morfología es por ende considerada como un importante factor determinante de la masa muscular total y por consiguiente de la potencialidad de un animal para producir carne (Lee *et al.*, 2010).

### **4.2 Los diferentes tipos de fibras musculares esqueléticas**

Las fibras musculares esqueléticas son células altamente especializadas que comparten varias características entre sí, las cuales les permiten llevar adelante sus funciones, a la vez que las diferencian de otros tipos celulares. Sin embargo, no todas las fibras musculares son idénticas, sino que existen importantes diferencias estructurales y fisiológicas dentro de la población de células que conforman los músculos esqueléticos de los animales.

Algunos músculos de la canal poseen una coloración particularmente más clara u oscura. Esta diferencia se debe fundamentalmente a la presencia del pigmento mioglobina, proteína vinculada al almacenamiento y transporte de oxígeno desde los capilares hasta el interior de las fibras musculares. Es así que aquellas fibras musculares que se hallan especializadas para el metabolismo aeróbico poseen mayor cantidad de mioglobina. A su vez, si se considera el trabajo dominante de algunos músculos, se puede apreciar que mientras algunos de estos poseen por principal función mantener la postura erguida de los animales o contraerse lentamente durante la masticación o locomoción, otros, se asocian a trabajos completamente diferentes como lo son la generación de intensos movimientos involucrados en la locomoción. Es así que aquellos músculos asociados al mantenimiento de la postura y a contracciones lentas, poseen un importante número de fibras llamadas de contracción lenta y elevada resistencia a la fatiga, las cuales contienen elevadas concentraciones del pigmento mioglobina, lo que les confiere a estos músculos un color rojo más oscuro o intenso.

La primera literatura científica a cerca de los músculos rojos y blancos fue revisada por Needham (1926) y por Denny-Brown (1929), comenzando por un informe sobre los músculos rojos y blancos del conejo realizado por Lorenzini (1678), e incluyendo los estudios clásicos de Ranvier publicados entre 1873 y 1889 (rev. Swatland, 1984). Tempranamente en el año 1873, Ranvier demostró que los músculos rojos o más oscuros se contraían lentamente, desarrollaban tetanias a niveles más bajos de estimulación, poseían relativamente más sarcoplasma, una estriación longitudinal más marcada, y eran más resistentes a la fatiga. En los inicios de estos descubrimientos científicos, a primera vista parecía que la relación entre fibras lentas y rápidas en los animales productores de carne era sencilla. Desde los descubrimientos de Ranvier (1873) en adelante se consideraba que las fibras de contracción rápida eran blancas, mientras que las de contracción lenta eran rojas. Dado que la pigmentación roja fue definida como dependiente de la cantidad de mioglobina, y considerando que la mioglobina está correlacionada con el predominio del metabolismo aeróbico, se

comenzó a hablar de una correlación entre el color de las fibras y su velocidad de contracción.

Desde temprano se demostró que las fibras pálidas o blancas con un bajo potencial aeróbico poseían una batería enzimática glicolítica muy desarrollada que las comprometía a obtener rápidamente su energía a partir de la oxidación incompleta del glucógeno (Dubowitz & Pearse, 1960). En las situaciones extremas de diferenciación fisiológica (fibras lentas rojas/fibras rápidas blancas) estos ejemplos son aún válidos. Sin embargo, a la vista de los conocimientos actuales se sabe que existen también algunas fibras de rápida contracción que poseen la particular capacidad de poder adaptarse metabólicamente y trabajar eficientemente en condiciones tanto anaeróbicas como aeróbicas. Por esta razón, actualmente las fibras musculares esqueléticas suelen dividirse según dos grandes criterios independientes: por sus características contráctiles o velocidad de contracción, y por sus características metabólicas o metabolismo predominante.

#### **4.2.1 Clasificación de los tipos fibrilares según su actividad contráctil**

El tipo contráctil de las fibras musculares está definido por el polimorfismo de las cadenas pesadas de miosina (MyHC). La miosina es el principal componente de los filamentos gruesos, y es un determinante clave de la velocidad de contracción muscular. La miosina es una proteína con actividad ATPasa que capta energía de la molécula de ATP y la convierte en energía mecánica de contracción muscular.

Las llamadas fibras de contracción lenta o de tipo I están fisiológicamente asociadas a funciones de mantenimiento de la postura que exigen contracciones lentas y prolongadas, mientras que las fibras tipo II de contracción rápida se encuentran especializadas en la producción de movimientos más breves e intensos (Lefaucheur & Gerrard, 2000).

Las fibras musculares de los mamíferos típicamente se han clasificado en sus distintas clases basándose en sus diferentes reactividades en pruebas de tipo histoquímico. Los métodos histoquímicos clásicamente empleados para poder diferenciar los tipos fibrilares contráctiles en cortes de tejido muscular se basaron en las diferencias de sensibilidad de la enzima ATPasa miofibrilar a preincubaciones en medios con diferentes niveles de pH (Brooke & Kaiser, 1970; Guth & Samaha, 1970). Así, la reactividad para la ATPasa miofibrilar, luego de una preincubación ácida o alcalina, permite distinguir fibras lentas o resistentes al ácido y fibras rápidas o resistentes al álcali (Macatrozzo *et al.*, 2004). Éstas a su vez luego pueden ser histoquímicamente subclasificadas sobre la base de distintos niveles de resistencia al ácido o al álcali en fibras de tipo IIA o IIB. Como se mencionó al inicio de este apartado, la base molecular de esta clasificación que permite dividir a las fibras esqueléticas en diferentes tipos contráctiles radica en el polimorfismo de las MyHC, siendo cada isoforma codificada por un único gen (Weiss *et al.*, 1999). El desarrollo de anticuerpos monoclonales y policlonales anti las diversas isoformas de la miosina sarcomérica ha demostrado que aquella resistencia diferencial a las preincubaciones ácidas o alcalinas que permite segregar los tipos fibrilares contráctiles es debida a la presencia en ellas de distintas isoformas de MyHC (Schiaffino & Reggiani, 1996). La miosina es una proteína hexamérica que se compone de dos subunidades (cadenas) livianas y dos pesadas (MyHC). Actualmente, se considera a las cadenas pesadas de miosina como los marcadores moleculares que definen los subtipos fibrilares, y por ello, los distintos tipos

fibrilares deberían denominarse en función de las isoformas de MyHC que contengan (Maccatrozzo *et al.*, 2004).

Hasta el momento, en los tejidos musculares esqueléticos de mamíferos se ha identificado nueve isoformas de MyHC (Schiaffino & Reggiani, 1996). Dos de estas isoformas están vinculadas a etapas de desarrollo muscular, y se conocen como MyHC embrionaria y neonatal; otras cuatro isoformas se vinculan a músculos de mamíferos adultos, y se denominan  $\beta$  lenta o tipo I, IIA, IIB y IIX o D. Las restantes isoformas se conocen como la isoforma atrial  $\alpha$  o  $\alpha$  cardíaca, y otras dos isoformas que son específicas de algunos músculos, las isoformas extraocular (EO), y masticatoria (M). La velocidad de contracción de las isoformas adultas aumenta en el sentido: I < IIA < IIX < IIB (Schiaffino & Reggiani, 1996). Las isoformas de MyHC I, IIA y IIX se expresan en los músculos de la mayoría de los mamíferos estudiados. Sin embargo, existe una gran variabilidad en la expresión de las isoformas adultas de MyHC entre las distintas especies. Sobre todo en lo que se refiere a la expresión de la isoforma IIB (Maccatrozzo *et al.*, 2004).

La isoforma IIB de MyHC fue inicialmente descrita en músculos de pequeños mamíferos, al tiempo que varios autores reportaban su ausencia en los músculos de mamíferos de gran tamaño corporal tales como seres humanos, primates, bovinos, equinos, caprinos y caninos (Smerdu *et al.*, 1994; Ennion *et al.*, 1995; Tanabe *et al.*, 1998; Rivero *et al.*, 1999; Arguello *et al.*, 2001; Serrano *et al.*, 2001; Maccatrozzo *et al.*, 2004; Smerdu *et al.*, 2005; Toniolo *et al.*, 2005; Acevedo & Rivero, 2006; Maccatrozzo *et al.*, 2007; Toniolo *et al.*, 2007). Hasta hace relativamente poco tiempo, basándose en la información anterior, la hipótesis aceptada por la mayoría de los investigadores indicaba que la isoforma de contracción más rápida (MyHC IIB) se expresaba exclusivamente en los músculos de pequeños mamíferos; esto en relación con la mayor velocidad de movimientos que realizan estos pequeños animales si se los compara con aquellos de mayor tamaño (Lefaucheur, 2010). Sin embargo, algunos trabajos recientes, utilizando técnicas inmunohistoquímicas, de hibridación *in situ* y PCR lograron demostrar la presencia de la isoforma de MyHC IIB en músculos esqueléticos de llamas y cerdos (Graziotti *et al.*, 2001; Da Costa *et al.*, 2002; Lefaucheur *et al.*, 2002; Graziotti *et al.*, 2004; Lefaucheur *et al.*, 2004). Recientemente, la expresión de la isoforma IIB de MyHC fue demostrada en los músculos *Semitendinosus* y *Longissimus* de toros (Picard & Cassar-Malek, 2009) sugiriendo que la expresión de dicha isoforma no es exclusiva de los músculos de los pequeños mamíferos.

En síntesis, podemos decir que desde el punto de vista contráctil, las fibras esqueléticas clásicamente se han dividido en base a pruebas histoquímicas. Dichas técnicas han permitido a los investigadores clasificarlas en fibras de contracción lenta o tipo I, y fibras de contracción rápida o tipo II, existiendo varios subtipos dentro de las fibras tipo II (IIA, IIB, IIC y IIX). Desde el punto de vista molecular esta diferenciación es debida a la presencia en cada tipo fibrilar de distintas isoformas de MyHC.

#### **4.2.2 Clasificación de los tipos fibrilares según su perfil metabólico**

La contractibilidad es considerada la propiedad fisiológica de mayor relevancia en las células musculares. La contracción muscular es un proceso activo durante el cual se consume gran cantidad de energía. Dicho consumo energético puede traducirse en cantidad de ATP hidrolizado por la enzima ATPasa miofibrilar. Dado el elevado consumo energético que genera la principal actividad realizada por las fibras

musculares, es necesaria la existencia de mecanismos que le permitan a las células musculares regenerar la energía consumida.

Las fibras musculares poseen básicamente dos grandes mecanismos para la regeneración de energía en forma de ATP. Por una parte, el metabolismo aeróbico u oxidativo, el cual permite la obtención de energía a partir de una variada gama de sustratos. Las reservas de glucógeno muscular, glucosa, aminoácidos, cuerpos cetónicos y lípidos pueden ser oxidados en las mitocondrias en presencia de suficientes cantidades de oxígeno, y generar energía disponible para las fibras musculares. El segundo mecanismo para generar energía es conocido como glicolítico o anaeróbico y se corresponde con el mecanismo por el cual las reservas intramusculares de glucógeno son rápidamente convertidas en lactato sin la necesidad de la presencia de oxígeno.

El metabolismo aeróbico es suficiente para cubrir las demandas energéticas cuando los niveles de oxígeno son adecuados y la actividad muscular es de baja intensidad. Sin embargo, si el trabajo muscular se intensifica, el nivel de oxígeno puede volverse limitante, y será necesario que el músculo eche mano a la vía rápida, glicolítica y anaeróbica para generar la energía necesaria para continuar con su actividad contráctil (Lefaucheur, 2010).

Los distintos tipos de fibras musculares esqueléticas además de diferir en sus características contráctiles, también poseen diferentes perfiles metabólicos. Es decir, diferentes capacidades potenciales para generar energía siguiendo una u otra vía metabólica.

Desde el punto de vista metabólico se puede distinguir tres tipos de fibras musculares: oxidativas, intermedias y no oxidativas (Ashmore & Doerr, 1971; Peter *et al.*, 1972; Graziotti *et al.*, 2000). Las fibras definidas como oxidativas son aquellas capaces de utilizar tanto glucosa como lípidos para generar energía y que muestran un claro predominio de la actividad aeróbica, las glicolíticas poseen mayores reservas de glucógeno y mayor potencialidad anaeróbica; y las intermedias presentan ambas características sin mostrar predominio claro por una u otra ruta metabólica (Fazarinc *et al.*, 1995; Ruusunen & Puolanne, 1997).

Los métodos clásicamente empleados para la determinación del perfil metabólico de las fibras musculares se basan en la identificación de enzimas vinculadas a una u otra ruta metabólica. La detección histoquímica de la enzima mitocondrial succinato deshidrogenasa (SDH) es comúnmente usada para tipificar fibras como rojas (SDH positivas) o blancas (SDH negativas) (Gauthier, 1969). La reacción NADH tetrazolium reductasa permite también distinguir los distintos patrones metabólicos en las fibras musculares esqueléticas (Graziotti *et al.*, 2000). Dicha reacción histoquímica mide la presencia del complejo enzimático NADH deshidrogenasa, correlacionado de forma altamente positiva con la capacidad oxidativa celular.

#### **4.2.3 Características biológicas de los distintos tipos fibrilares**

Como se mencionó antes, las fibras musculares esqueléticas pueden ser clasificadas siguiendo dos grandes criterios: sus características contráctiles y su metabolismo predominante. Sin embargo, tradicionalmente se ha empleado la combinación de ambas características para definir clasificaciones fibrilares diversas que incluso aplican nomenclaturas diferentes. Por ejemplo, combinando las técnicas de determinación de enzimas metabólicas con la reactividad para la ATPasa miofibrilar, Ashmore & Doerr (1971) identificaron tres tipos fibrilares que denominaron:  $\beta$ -R,  $\alpha$ -R y  $\alpha$ -W. Estos

mismos tipos descritos también fueron definidos como fibras de tipo SO (de contracción lenta y metabolismo predominantemente oxidativo), FOG (de contracción rápida y metabolismo oxidativo/glicolítico), y fibras de tipo FG (rápidas y glicolíticas) (Peter *et al.*, 1972). Otros autores describieron la existencia de cuatro tipos fibrilares, definidos como fibras tipo I, IIA, IIB oxidativas y IIB no oxidativas (López Rivero *et al.*, 1992).

Todos estos tipos fibrilares difieren entre sí, no solamente en cuanto a sus características contráctiles y metabólicas, sino que también presentan importantes diferencias fisiológicas, químicas y morfológicas. Existen varios trabajos que describen las características biológicas propias de cada tipo fibrilar (Bacou & Vigneron, 1988; Sañudo, 1992; Essén-Gustavsson *et al.*, 1994; Schiaffino & Reggiani, 1996; Pette & Staron, 2000; Quiroz-Rothe & Rivero, 2004). La mayoría de estos trabajos describen fundamentalmente diferencias de tipo morfológicas (diámetro, nivel de vascularización, y desarrollo de ciertos organelos celulares), y contráctiles (actividad ATPásica y velocidad de contracción).

Las fibras tipo I o SO (de contracción lenta y metabolismo predominantemente oxidativo) poseen relativamente escaso retículo sarcoplásmico y reducida actividad ATPásica. Estos tipos fibrilares son además capaces de mantener por períodos relativamente extensos actividades contráctiles de baja intensidad gracias a su alta capacidad metabólica de tipo oxidativa, su importante nivel de vascularización y su pequeño diámetro. Poseen además un elevado número y tamaño de mitocondrias, alto contenido en lípidos y mioglobina, y bajos niveles de reservas de glucógeno. Por otra parte, las fibras glicolíticas de tipo IIB se caracterizan por poseer un retículo sarcoplásmico bien desarrollado y abundante, y alta actividad ATPásica. Son capaces de mantener cortas e intensas contracciones basadas en la rápida disposición de creatina fosfato y de la degradación de las reservas de glucógeno. Estos tipos fibrilares poseen un alto umbral de excitación y durante sus contracciones no consumen grandes cantidades de energía, dado que son reclutadas solo eventualmente para realizar movimientos violentos y de corta duración, asociados por ejemplo al escape inmediato ante situaciones de amenaza. Las fibras IIB poseen mayor diámetro, escasa vascularización, son ricas en glucógeno, pobres en mioglobina y triglicéridos, y altamente fatigables. En términos generales, las fibras de tipo IIX poseen características biológicas similares a las de las fibras IIB con la excepción de que su velocidad de contracción es menor y que su capacidad metabólica de tipo oxidativa es algo mayor. Las fibras IIA muestran características intermedias entre las fibras IIB y las IIX (Lefaucheur, 2010).

Además de las diferencias clásicamente descritas entre los tipos fibrilares, en el correr de los últimos años se ha generado abundante información a cerca de aspectos vinculados al metabolismo lipídico muscular y a la capacidad de respuesta del tejido muscular ante determinados eventos fisiológicos. La mayoría de los trabajos que recientemente han contribuido con el conocimiento de estas particularidades fisiológicas del tejido muscular, están relacionados con el estudio de importantes patologías humanas como la obesidad y la diabetes, y varios de ellos aportan información relevante a cerca de las diferencias metabólicas y fisiológicas que existen entre los distintos tipos fibrilares. Tanto el tejido muscular como el adiposo son capaces de captar glucosa mediante la acción de la insulina. La insulina actúa sobre sus células blanco uniéndose a su receptor y produciendo una cascada de eventos intracelulares que producen la traslocación de glucotransportadores (GLUTs) a la superficie celular, los cuales se

encargan de captar la glucosa hacia el interior de las células musculares. A este proceso se lo conoce como captación de glucosa estimulada por la insulina (Perez & Guerrero, 2005). Se ha identificado varias isoformas de GLUTs, y su distribución ha sido asociada a las demandas metabólicas de los distintos tejidos (Mueckler, 1994; Joost *et al.*, 2002). En el tejido muscular los GLUTs más importantes son dos: el GLUT 1 y el GLUT 4 (Katz, 2007). El GLUT 1 reside en la membrana celular y es constitutivamente activo, dada su función de regular el transporte basal de glucosa. Por otra parte, el GLUT 4 bajo condiciones basales se localiza a nivel intracelular y es reclutado hacia la membrana y los túbulos T en respuesta a determinados estímulos fisiológicos tales como el efecto de la insulina, el ejercicio o la hipoxia (Cartee *et al.*, 1991; Marette *et al.*, 1992; Roy & Marette, 1996; Wang *et al.*, 1996; Holloszy, 2003). Los distintos tipos fibrilares también muestran importantes diferencias en lo que a estos aspectos metabólicos y fisiológicos se refiere. Las fibras tipo I se consideran más receptivas a la insulina, exhiben mayor capacidad de unión a la hormona, así como también mayor actividad de su receptor específico, si se las compara con las fibras tipo II (Bonen *et al.*, 1981; Megeney *et al.*, 1993). Las fibras tipo I también muestran mayores niveles de GLUT 4 (Kern *et al.*, 1990), mayor capacidad de captación de glucosa (Bonen *et al.*, 1981), y mayor número de receptores insulínicos (Lefaucheur *et al.*, 1986). Por esta razón, una mayor capacidad corporal de captación de glucosa y una mayor capacidad de transporte muscular de glucosa, son características frecuentemente asociadas a individuos con músculos que contengan mayor número de fibras tipo I (Megeney *et al.*, 1993; Zierath *et al.*, 1996). De la misma manera un mayor contenido muscular de fibras tipo I se relaciona de manera inversa a la obesidad, de forma tal que los individuos obesos por lo general poseen músculos con mayores proporciones de fibras de tipo II (Hickey *et al.*, 1995). Los bajos contenidos en GLUT4 y enzima hexoquinasa que muestran las fibras de tipo IIB, acotan la capacidad de estos tipos fibrilares de captar glucosa exógena y denotan su predominante utilización del glucógeno almacenado a nivel intracelular como fuente de energía durante sus intensas contracciones (Lefaucheur, 2010).

En relación con esto, también existe una serie de trabajos que describen las diferencias en el tipo y cantidad de lípidos existentes entre uno u otro tipo fibrilar. Los lípidos intramiofibrilares incluyen fosfolípidos, triacilglicéridos, mono y diglicéridos, colesterol, ésteres y ácidos grasos libres. El nivel de triacilglicéridos es elevado en las fibras tipo I, intermedio en las tipo IIA y bajo en las IIB (Essén-Gustavsson *et al.*, 1994; Malenfant *et al.*, 2001). Por otra parte, los fosfolípidos, principales constituyentes de las membranas celulares, varían en lo que a su aporte al contenido de grasa intramuscular se refiere entre un 0,7% y un 0,9%, y su contenido es un 30% más elevado en los músculos predominantemente constituidos por fibras tipo I con respecto a aquellos que contienen más fibras de tipo II (Leseigneur-Meynier & Gandemer, 1991; Alasnier *et al.*, 1996).

#### **4.2.4 Clasificación de las fibras musculares en la especie ovina**

Los tipos fibrilares esqueléticos de los ovinos se han clasificado desde hace larga data utilizando diversas nomenclaturas que fueron indiscriminadamente empleadas, inclusive por un mismo autor (Suzuki, 1971 a; 1971 b; Suzuki & Cassens, 1983; Suzuki & Tamate; 1988; Suzuki, 1995).



En lo que respecta a las metodologías empleadas para la clasificación de las fibras, la mayoría de los trabajos de tipificación fibrilar en ovinos han empleado las técnicas histoquímicas de la ATPasa miofibrilar y las histoquímicas que permiten revelar la actividad metabólica oxidativa de las fibras musculares mediante la detección de las enzimas succinato deshidrogenasa (SDH) y el complejo NADH-deshidrogenasa (White *et al.*, 1978; Moody *et al.*, 1980; Hawkins *et al.*, 1985; Nordby *et al.*, 1987; Arnold & Meyer, 1988; Solomon & Lynch, 1988; Solomon & Dunn, 1988; Carpenter *et al.*, 1996; Koohmaraie *et al.*, 1996; Sayd *et al.*, 1998; Peinado *et al.*, 2004; Greenwood *et al.*, 2006; Daniel *et al.*, 2007). La utilización de las técnicas histoquímicas que revelan el perfil metabólico de las fibras musculares ha sido considerada fundamental para definir los tipos fibrilares en los músculos ovinos, a raíz de la dificultad ampliamente reconocida que se presenta en esta especie para distinguir entre las fibras histoquímicamente definidas como IIA o  $\alpha$  rojas (de contracción rápida y metabolismo predominantemente oxidativo) del subtipo IIB o  $\alpha$  blancas (de contracción rápida y metabolismo predominantemente glicolítico) (Suzuki & Cassens, 1983). A su vez, dada la dificultad que se presenta al tipificar fibras en secciones histológicas seriadas tratadas alternadamente con la reacción histoquímica de la ATPasa miofibrilar y NADH-T, algunos investigadores describieron hace varios años la posibilidad de definir los subtipos fibrilares histoquímicos IIA y IIB en una misma sección histológica mediante la combinación de ambas reacciones histoquímicas (Solomon & Dunn, 1988), y desde entonces varios autores han empleado dichas combinaciones para clasificar histoquímicamente las fibras musculares esqueléticas de los músculos ovinos en 3 tipos principales (I, IIA y IIB) (Arnold & Meyer, 1988; Carpenter *et al.*, 1996; Daniel *et al.*, 2007).

Por otra parte, existe un menor número de trabajos que han empleado el uso de anticuerpos contra las distintas isoformas de MyHC tanto en técnicas inmunoquímicas como inmunohistoquímicas para definir la composición fibrilar de algunos músculos ovinos (Molnar & Dodson, 1992; Greenwood *et al.*, 2000; Fahey *et al.*, 2005; Sazili *et al.*, 2005; Gardner *et al.*, 2006; Greenwood *et al.*, 2006; Gardner *et al.*, 2007; Greenwood *et al.*, 2007; Warner *et al.*, 2007; Bunger *et al.*, 2009). Dentro de estos trabajos, buena parte de ellos ha basado sus métodos de clasificación de fibras en la utilización de tan sólo dos anticuerpos específicos (anti-MyHC-s y anti-MyHC-f) que reconocen las isoformas lenta y rápidas de la cabeza pesada de miosina, permitiendo dividir la población fibrilar de un músculo en fibras lentas y rápidas sin posibilidad de discriminar los subtipos rápidos que existen en los músculos de los ovinos (Molnar & Dodson, 1992; Greenwood *et al.*, 2000; Fahey *et al.*, 2005; Sazili *et al.*, 2005; Bunger *et al.*, 2009). A pesar de la evidente ventaja de la utilización de los anticuerpos anti las isoformas de MyHC para clasificar las fibras estriadas en músculos de ovinos, el uso de solamente anticuerpos que permitan segregar los tipos de fibras en tipos de velocidades rápidas y lentas, implica perder una porción importante de la información que conlleva la tipificación fibrilar, y de hecho, la mayoría de los trabajos que emplean métodos inmunoquímicos o inmunohistoquímicos para definir los tipos fibrilares en ovinos complementan la información generada a través del uso de varias de las histoquímicas tradicionales (Molnar & Dodson, 1992; Greenwood *et al.*, 2000; Fahey *et al.*, 2005; Sazili *et al.*, 2005; Bunger *et al.*, 2009). A su vez, es importante resaltar que algunos de estos mismos reportes han establecido correlaciones muy fuertes entre los tipos fibrilares que se logran identificar por medio de métodos inmunoquímicos o inmunohistoquímicos y las reacciones histoquímicas clásicas (Molnar & Dodson, 1992;

Sazili *et al.*, 2005; Bunker *et al.*, 2009), sugiriendo que ambas alternativas ofrecen resultados comparables.

Por otra parte, como ya se mencionó antes, la base molecular que define a los diferentes tipos de fibras musculares esqueléticas radica en el polimorfismo de las MyHC. En lo que respecta a la identificación precisa de cuáles son las isoformas de MyHC que efectivamente se expresan en los músculos ovinos, todavía existe cierto grado de incertidumbre al respecto. El principal problema radica en que si bien tradicionalmente, e incluso en trabajos muy recientes, se ha clasificado al tipo fibrilar ovino caracterizado por una rápida velocidad de contracción y metabolismo predominantemente glicolítico como tipo IIB, los estudios inmunohistoquímicos en otros rumiantes no han podido distinguir entre las isoformas de MyHC IIB y IIX (Picard *et al.*, 1998), y de hecho se cree que aquellas fibras que son histoquímicamente clasificadas como IIB en los ovinos, probablemente contengan la isoforma de MyHC IIX o bien expresen ambas isoformas (IIB y IIX) (Peinado *et al.*, 2004; Greenwood *et al.*, 2007), lo cual sugiere que la definición de los subtipos fibrilares rápidos mediante técnicas histoquímicas podría no ser del todo precisa. Recientemente, Hemmings *et al.* (2009) estudiaron la expresión de las isoformas de MyHC a nivel proteico y de sus ARNs en diferentes músculos de corderos cruzas Charolais x Mule. Estos autores detectaron tres isoformas de MyHC a nivel proteico y de sus ARNs (MyHC-I, MyHC-IIA y MyHC-IIX), al tiempo que la isoforma MyHC-IIB solamente se detectó a nivel de su ARN y no a nivel proteico. Estos hallazgos sugieren que en los ovinos el principal tipo fibrilar rápido y glicolítico está representado por la isoforma de MyHC IIX (Hemmings *et al.*, 2009). A la vez, se ha utilizado técnicas inmunohistoquímicas con un pool de anticuerpos que incluye, además de aquellos anti las isoformas rápida y lenta, el clon S5-8H2 que reconoce las isoformas de MyHC I, IIB y IIX. Con dicha metodología se ha logrado describir 5 isoformas de MyHC en algunos músculos esqueléticos de ovinos (Gardner *et al.*, 2006; Greenwood *et al.*, 2006; Gardner *et al.*, 2007; Greenwood *et al.*, 2007; Warner *et al.*, 2007). Estos trabajos inicialmente describieron la presencia de las isoformas I, IIA, IIC, IIBX y IIABX (Greenwood *et al.*, 2006), aunque Greenwood *et al.* (2007), reclasificaron los tipos anteriormente definidos como IIBX y IIABX en los tipos IIX y IIAX, basándose en que si bien el clon S5-8H2 es capaz de reconocer las isoformas I, IIB y IIX (Reggiani & Mascarello, 2004), en los músculos esqueléticos de los ovinos se expresa fundamentalmente la isoforma IIX y muy poco o casi nada la isoforma IIB (Arguello *et al.*, 2001; Macatrozzo *et al.*, 2004, Vuocololo *et al.*, 2007).

Un hallazgo importante realizado por estos mismos investigadores fue la no correlación entre las proporciones de un tipo fibrilar definido en función de su MyHC y la actividad metabólica típicamente asociada a dicho tipo fibrilar. Estos autores encontraron que en ovinos entre los 8 y los 14 meses de edad el área relativa ocupada por las fibras IIA (clásicamente descritas como rápidas y oxidativas) aumenta fundamentalmente en el músculo *Longissimus dorsi*, a la vez que se reduce la proporción de fibras IIX (Greenwood *et al.*, 2007). Llamativamente, dicho cambio en la distribución de las isoformas de MyHC expresadas no se acompañó por los cambios esperables en las cantidades y actividades enzimáticas musculares (Warner *et al.*, 2007). La demostración de que un aumento en la proporción de fibras IIA en el músculo *Longissimus dorsi* no se acompañó por un aumento en la actividad enzimática oxidativa ni un descenso en la actividad glicolítica es particularmente interesante debido a que en parte cuestiona la creencia general que afirma que las proteínas contráctiles y el patrón metabólico están co-reguladas, y resalta la importancia de adoptar técnicas que permitan identificar de

forma independiente tanto el patrón contráctil (inmunoquímicas o inmunohistoquímicas con anticuerpos anti-MyHC; o ATPasa miofibrilar), como el perfil metabólico (NADH-T) de la población de fibras musculares que componen un determinado músculo esquelético.

### **4.3 Plasticidad fibrilar**

A pesar de poseer características contráctiles, metabólicas y biológicas definidas, las fibras musculares esqueléticas son elementos celulares dinámicos que muestran una importante capacidad de transformación y adecuación a las condiciones ambientales desde su formación hasta la vida postnatal. Para comprender los mecanismos que definen las características fibrilares de los distintos músculos de la canal de un animal, es necesario conocer la influencia que ejercen distintos factores ambientales sobre las transformaciones fibrilares pre y postnatales, comenzando por el propio desarrollo embrionario y fetal.

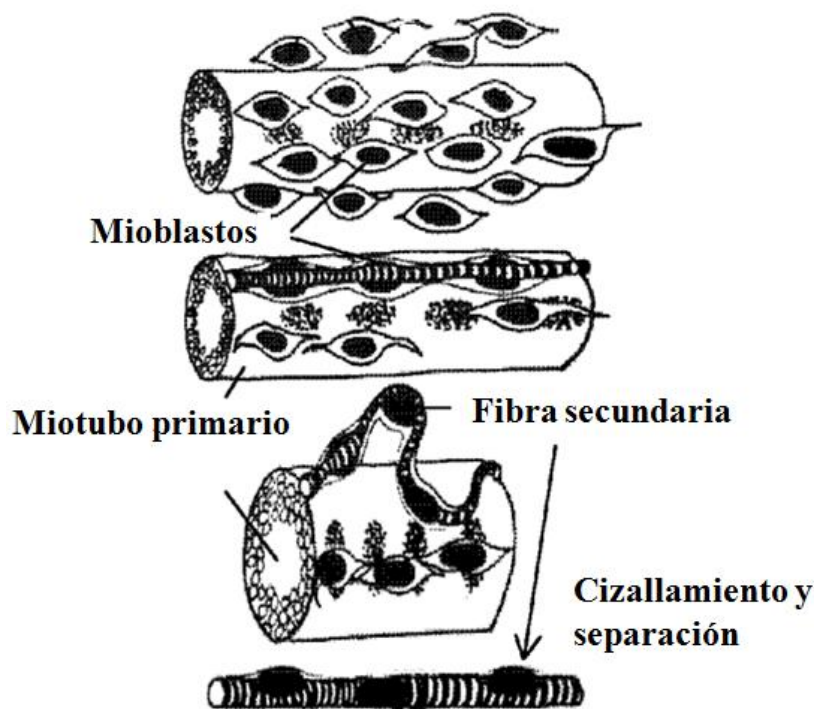
#### **4.3.1 Ontogenia de los diferentes tipos fibrilares y factores que controlan la diferenciación fibrilar**

Las fibras musculares esqueléticas tienen su origen prenatal en los mioblastos. Estos son elementos celulares fusiformes bipolares caracterizados por la presencia de un núcleo ovoide y numerosos nucléolos, y que derivan a su vez de células menos diferenciadas denominadas pre-mioblastos, de origen mesenquimático mesodérmico (Swatland, 1984). Los mioblastos se fusionan entre sí para formar células multinucleadas que dan origen a las fibras musculares esqueléticas. Los mioblastos forman y almacenan una gran cantidad de ARN mensajero y la síntesis coordinada de proteínas miofibrilares tiene lugar muy rápidamente una vez que se han fusionado las células (Devlin & Emerson, 1979). Una vez iniciada la intensa actividad de síntesis proteica miofibrilar, la densidad ribosómica de los mioblastos desciende notablemente como consecuencia de la acumulación de proteínas intracelulares, lo cual determina un marcado descenso en la basofilia celular (Swatland, 1984). La presencia de poli-ribosomas (Allen & Pepe, 1965), la síntesis de la enzima creatina fosfoquinasa (Keller & Nameroff, 1974), así como el incremento masivo en la cantidad de mitocondrias y ADN mitocondrial (Brunk, 1981), son sucesos característicos de la elevada actividad metabólica que precede a la fusión de los mioblastos.

La fusión de los mioblastos se inicia en un solo punto entre dos células, formándose un poro que aumenta de tamaño hasta no dejar vestigio alguno de las membranas que intervienen en la fusión (Lipton & Koningsberg, 1972). Una vez producida la fusión, la misma se constituye en un proceso irreversible (Knudsen & Horwitz, 1977), y rápidamente se inicia la formación de las miofibrillas intracelulares, las cuales van progresivamente acumulándose por debajo de la membrana del nuevo sincitio celular. En este momento los elementos celulares que derivan de la fusión de mioblastos pasan a denominarse miotubos debido a que su estructura es básicamente la de un cilindro hueco de miofibrillas (Swatland, 1984). Entre los fenómenos químicos disparadores de la fusión de los mioblastos se ha destacado el aumento en los niveles intracelulares de AMPc (Curtis & Zalin, 1981), así como también un aumento en los niveles de iones calcio (Wakelam, 1985).

A pesar de que frecuentemente se acepta que todas las fibras musculares de un animal recién nacido derivan de miotubos mediante un proceso de migración radial de núcleos y rotura de la disposición tubular de las miofibrillas, tempranamente, Schwann (1839) demostró en la especie suina la existencia de dos tipos diferentes de precursores fibrilares: un primer tipo con disposición tubular de sus miofibrillas al que se lo denomina miotubo o fibra primaria, y un segundo precursor cuyas miofibrillas no siguen una disposición verdaderamente tubular, el cual se ha denominado tradicionalmente como fibra fetal secundaria o fibra secundaria.

La formación de las fibras fetales secundarias supone un proceso de rápida producción masiva de fibras musculares valiéndose de dos ventajas principales: en primer lugar que la arquitectura general muscular ya se ha establecido por parte de los miotubos primarios, y en segundo lugar que las superficies de miotubos que se contraen suavemente proporcionan un lugar ideal para que los mioblastos contacten y se fusionen entre sí (Swatland, 1984). De este modo las fibras fetales secundarias se forman a partir de cordones de mioblastos que se fusionan reunidos sobre un miotubo primario. Estas fibras secundarias son rápidamente reforzadas por miofibrillas y pueden ser distinguidas de los miotubos primarios por mantener sus miofibrillas en posición más o menos axial en lugar de presentar una disposición tubular como los miotubos primarios (Swatland, 1984). Una vez que las fibras secundarias han adquirido un número considerable de miofibrillas, las diferencias de longitud originadas por las contracciones independientes de los sarcómeros de ambos precursores fibrilares derivan en una fuerza de cizallamiento que separa a la fibra secundaria del miotubo primario que le sirvió de sostén durante su formación (Figura 1). Este tipo de desarrollo fibrilar bifásico (miotubos primarios y fibras fetales secundarias) ha sido descrito en detalle en la especie suina utilizando técnicas histoquímicas (Ashmore *et al.*, 1973; Beermann *et al.*, 1978).



**Figura 1:** Esquema del proceso de desarrollo fibrilar bifásico. Modificado de Swatland (1984).

El problema central sobre el origen de los distintos tipos fibrilares recae en la dificultad de establecer un vínculo claro entre miotubos primarios y fibras secundarias con los distintos tipos fibrilares maduros. En términos generales se acepta que los miotubos primarios dan origen a fibras de contracción lenta, al tiempo que las fibras maduras de contracción rápida derivan de las fibras fetales secundarias (Mallinson *et al.*, 2007). Esta teoría ha sido manejada en diversos estudios centrados en determinar los efectos de la subnutrición fetal sobre el desarrollo de los distintos tipos fibrilares en distintas especies. En general la mayoría de estos trabajos sugieren que la subnutrición fetal es capaz de reducir la proporción de fibras de contracción rápida debido a una reducción en la cantidad de fibras fetales secundarias formadas (Nordby *et al.*, 1987; Wilson *et al.*, 1988; Dwyer *et al.*, 1994; Dwyer *et al.*, 1995; Bayol *et al.*, 2004; Fahey *et al.*, 2005). Concretamente en la especie ovina se ha propuesto que el desarrollo fibrilar acontece también de forma bifásica con una primera generación de miotubos primarios que dan origen a fibras de contracción lenta y que sirven de sostén para el desarrollo de fibras fetales secundarias que maduran a fibras de contracción rápida (Ashmore *et al.*, 1972). Sin embargo, en la especie suina se ha demostrado que una sub-población de fibras fetales secundarias localizadas muy cerca de los miotubos primarios también son capaces de madurar a fibras tipo I de contracción lenta durante las primeras etapas de la vida post-natal (Lefaucheur & Gerrard, 2000).

Sumado a esto, cuando se estudia la evolución de la expresión de las distintas isoformas de MyHC, se observa que la diferenciación contráctil de las fibras estriadas es un fenómeno todavía más complejo. Durante la miogénesis en la especie suina, los miotubos primarios inicialmente expresan las isoformas de MyHC embrionaria y fetal, para luego expresar la isoforma lenta tipo I. Posteriormente, durante el período fetal, estos miotubos primarios aparentemente maduran a fibras maduras tipo I, aunque en el caso de músculos con elevada actividad glicolítica también podrían madurar a fibras de tipo IIA (Lefaucheur *et al.*, 1995). Por su parte, las fibras fetales secundarias también expresan las isoformas de MyHC embrionaria y fetal, aunque a diferencia de los miotubos primarios, estas fibras no expresan la isoforma adulta de MyHC tipo I hasta el período perinatal, momento en el cual algunas fibras secundarias maduran a fibras lentas de tipo I. En lo que respecta a las isoformas rápidas de MyHC, algunas fibras secundarias comienzan a expresar la isoforma IIA durante el período fetal, mientras que la maduración de las fibras secundarias a los tipos adultos IIB y IIX se hace evidente recién durante el período postnatal (Chang *et al.*, 1995 ; Chang & Fernandes, 1997).

Además de la diferenciación contráctil, las fibras musculares también experimentan cambios en su actividad metabólica a lo largo del desarrollo. Sin embargo, la mayoría de los cambios en el perfil metabólico fibrilar acontecen después del nacimiento (Lefaucheur & Gerrard, 2000). En términos generales se acepta que el metabolismo muscular se torna cada vez más glicolítico a medida que transcurre el desarrollo muscular postnatal (Lefaucheur & Gerrard, 2000).

Como repasamos antes, la miogénesis y la diferenciación de los distintos tipos fibrilares son procesos complejos que involucran la migración, proliferación y fusión de mioblastos para formar miotubos que luego deben diferenciarse en los distintos tipos fibrilares. Todos estos eventos se encuentran bajo el control de una serie de factores que se expresan siguiendo un orden espacial y temporal determinado. En los vertebrados se conoce al menos dos familias de factores de transcripción involucrados en el control de

la miogénesis. Por un lado se encuentran los factores reguladores musculares (MRFs) miembros de la familia bHLH que incluyen las proteínas MyoD, myf-5, miogenina y MRF-4, y por otra parte el factor amplificador de miocitos 2 (MEF2) (Lefaucheur & Gerrard, 2000). En términos generales se acepta que los MRFs son capaces de inducir la transformación de células no miogénicas en mioblastos (Lefaucheur & Gerrard, 2000). Además se ha demostrado que las diferencias en los niveles de expresión de distintos MRFs (MyoD y miogenina) podrían estar involucradas en la diferenciación de los precursores fibrilares a fibras con diferentes velocidades de contracción (Hughes *et al.*, 1993). Concretamente, algunos investigadores sugieren que los bajos niveles de expresión de la proteína MyoD podrían inducir una reducción en el desarrollo de las fibras de contracción rápida (Lefaucheur & Gerrard, 2000).

Además de estos factores de transcripción, la miogénesis también se encuentra regulada por otros factores y hormonas. El factor de crecimiento insulínico tipo 1 (IGF-I) es capaz de estimular tanto la proliferación como la fusión de los mioblastos (Florini *et al.*, 1996), al tiempo que las hormonas tiroideas parecen estar involucradas en los procesos de maduración y diversificación fibrilar (Pette & Staron, 1997). La triyodotironina induce la no expresión de las isoformas de MyHC fetales y la expresión de las isoformas rápidas adultas durante el período perinatal, a la vez que en fibras maduras, estimula la transición de las formas lentas hacia las rápidas (Lefaucheur & Gerrard, 2000).

Por otra parte, a partir de la demostración de que las fibras musculares pertenecientes a una misma unidad motora poseían idénticas características histoquímicas, se aceptó que la diferenciación fibrilar también se encuentra regulada por el efecto trófico de la inervación neuronal (Swatland, 1984). De hecho, el rol de la actividad de las motoneuronas en la determinación del tipo fibrilar fue comprobado en una diversidad de experimentos basados en la re-inervación cruzada (Vrbova, 1963; Williams *et al.*, 1986; Pette & Vrbova 1992). En estos experimentos se demostró que al seccionar un nervio que inerva fibras rápidas y otro que hace lo propio con fibras lentas, y luego invertir la inervación, se logra la transformación de un tipo fibrilar en otro. Uno de los factores decisivos del control neuronal sobre la diferenciación fibrilar es el perfil de frecuencia de los impulsos transmitidos por los distintos nervios. Se ha demostrado que una estimulación neuronal más frecuente mantiene los niveles intracelulares de calcio libre más elevados favoreciendo la diferenciación de las fibras a los tipos de contracción lentos. El aumento de calcio intracelular se traduce a través de una vía de señalización celular que involucra a la calcineurina, induciendo la expresión diferencial de genes que promueven la diferenciación fibrilar hacia fibras de contracción lenta (Chin *et al.*, 1998).

#### **4.3.2 Factores intrínsecos y extrínsecos que afectan la tipificación fibrilar**

A pesar de que las fibras musculares esqueléticas adquieren sus características contráctiles y metabólicas durante el desarrollo embrionario y perinatal, las mismas mantienen una importante capacidad de transformación durante la vida postnatal. Las características histoquímicas fibrilares están influidas por una variada gama de factores extrínsecos e intrínsecos que incluyen la especie, la posición anatómica del músculo, la raza, el genotipo, el género, el ejercicio, el ambiente, la temperatura y la nutrición, entre otros (Lefaucheur, 2010).

#### 4.3.2.1 Factores genéticos, diferencias entre especies, razas, biotipos y género

Tanto el número total de fibras como las proporciones y distribución espacial de los distintos tipos fibrilares varían entre las distintas especies productivas. La proporción de fibras tipo I, IIA y IIB en el músculo *Longissimus* es de 35, 24 y 41% en toros (Brandstetter *et al.*, 1998), 10, 7 y 83% en cerdos (Larzul *et al.*, 1997), y de 1, 6 y 93% en conejos (Gondret *et al.*, 1996), lo cual de acuerdo con Lefaucheur & Gerrard, (Revisión, 2000) puede indicar la posible existencia de una relación positiva entre el tamaño de la especie y la proporción de fibras de contracción lenta.

Dentro de una misma especie probablemente los factores que más influyen sobre la diversidad fibrilar son el biotipo y la raza. Sin embargo, dado que el grado de precocidad y el tamaño corporal adulto pueden ser significativamente distintos entre razas, estas diferencias pueden variar en función de la edad, el peso, o el nivel de desarrollo de los animales que se comparan (Lefaucheur & Gerrard, 2000). De hecho, estudios llevados a cabo tanto en ovinos como en bovinos demuestran que aquellas razas de madurez prematura o desarrollo más precoz presentan mayores proporciones de fibras rápidas glicolíticas cuando se las compara con razas de desarrollo tardío a un mismo peso de faena (Solomon *et al.*, 1981; Dreyer *et al.*, 1977). Probablemente este hecho sea debido a la capacidad que poseen las fibras rápidas oxidativas de convertirse en fibras rápidas glicolíticas a medida que avanza la vida postnatal (Ashmore *et al.*, 1972). También en la especie ovina algunos trabajos más recientes han demostrado que la selección a favor de animales con mayores pesos y mejores rendimientos carniceros es capaz de afectar significativamente la tipificación fibrilar en algunos músculos de la canal, concretamente conduciendo a un aumento en la actividad glicolítica muscular (Gardner *et al.*, 2006; Greenwood *et al.*, 2006). A la vez, Greenwood *et al.* (2007) recientemente demostraron un claro efecto del biotipo sobre la tipificación fibrilar al comprobar que el músculo *Longissimus dorsi* de corderos Merino posee mayor proporción de fibras IIA que el de animales similares producto de cruzamientos de la raza Poll Dorset con Merino. De forma similar, Bunguer *et al.* (2009) también demostraron diferencias significativas en las características fibrilares entre ovinos de las razas Texel y Scottish Blackface. Sin embargo, en lo que respecta a la relación directa entre grado de madurez y aumento en la actividad glicolítica muscular, algunos trabajos también realizados en la especie ovina sugieren que los cambios en los perfiles fibrilares conforme aumenta la edad podrían diferir entre distintos músculos de la canal, y que a su vez los cambios en la expresión de las isoformas de MyHC (que definen el patrón contráctil fibrilar) serían independientes de los cambios en el perfil metabólico fibrilar (Warner *et al.*, 2007).

A pesar de que el sexo parece no ejercer efecto sobre la cantidad total de fibras en los animales de abasto (Staun, 1963; Seideman *et al.*, 1984), varios trabajos realizados en diferentes especies demostraron que la condición de macho, hembra, entero, o castrado, sí es capaz de afectar la tipificación fibrilar en distintos músculos de la canal. De acuerdo con Moody *et al.*, (1980) la presencia de una mayor proporción de fibras tipo I en carneros en comparación con animales castrados puede ser explicada en términos de diferencias en la madurez fisiológica. De hecho, Arnold & Meyer (1988) demostraron que la castración temprana en ovinos se acompaña de un aumento en la proporción de fibras IIA en el músculo *Longissimus dorsi*. Por otra parte, en la especie suina algunos trabajos han demostrado la existencia de diferencias en las características fibrilares entre

hembras y machos castrados, sugiriendo en general que los músculos de hembras poseen fibras de mayor tamaño aunque sin detectarse diferencias importantes en la distribución de los tipos fibrilares (Solomon *et al.*, 1990; Larzul *et al.*, 1997).

En lo que respecta a los factores genéticos específicos, se ha demostrado la influencia de diferentes genes autosómicos en la tipificación fibrilar de diferentes especies. Los genes halotano (RYR1) y RN inciden sobre las características fibrilares de cerdos. El gen halotano conduce a una marcada hipertrofia muscular favoreciendo un aumento específico en el diámetro y porcentaje de las fibras glicolíticas, mientras que el gen RN es responsable de un aumento en la proporción y diámetro de las fibras rápidas de metabolismo oxidativo, traduciéndose en una reducción del área ocupada por las fibras glicolíticas y consecuentemente en un aumento en la capacidad oxidativa muscular (Lefaucheur & Gerrard, 2000). El gen de la miostatina es responsable del fenómeno de doble muscularidad en bovinos, y es al parecer el único factor genético que ejerce un efecto hiperplásico que se explica por una mayor proliferación de mioblastos y un retraso en la formación de miotubos (Quinn *et al.*, 1990; Picard *et al.*, 1995).

Por otra parte en la especie ovina, la expresión del gen callipyge se asocia con un aumento en la muscularidad (Jackson & Green, 1993) y una reducción en el contenido de grasa de las canales (Koochmaraie *et al.*, 1995). El aumento en la muscularidad de los corderos callipyge acontece de forma diferencial dependiendo de la posición anatómica de los músculos considerados. En un experimento en el que se comparó el tamaño de 19 músculos provenientes de corderos normales y callipyge, los músculos de la región pélvica experimentaron una diferencia de masa del 42%, al tiempo que los músculos de la región torácica experimentaron una diferencia de masa de tan solo un 14% (Jackson *et al.*, 1997). Al igual que ocurre con los genes suinos halotano y RN, el efecto del gen callipyge sobre la muscularidad es explicado mediante el fenómeno de hipertrofia miofibrilar (Carpenter *et al.*, 1996). A su vez, la expresión del gen callipyge está específicamente asociada con un aumento en el diámetro de las fibras de contracción rápida y metabolismo glicolítico y una reducción en el de las fibras lentas oxidativas (Carpenter *et al.*, 1996).

#### **4.3.2.2 Nutrición, temperatura ambiente y ejercicio**

La nutrición tanto prenatal como postnatal es un factor decisivo sobre la tipificación fibrilar. Normalmente se acepta que una restricción en la nutrición prenatal conduce a una reducción en el número de fibras secundarias formadas traduciéndose en músculos con menores capacidades de desarrollo postnatal (Lefaucheur & Gerrard, 2000). Dado que las fibras secundarias estarían destinadas principalmente a diferenciarse a fibras rápidas, cabría esperar que una disminución en la cantidad de fibras fetales secundarias condujera a una reducción en la cantidad de fibras rápidas formadas. Algunos trabajos realizados en roedores de laboratorio demuestran efectivamente que una reducción del 30% en la dieta de ratas gestantes produce una disminución en la cantidad de fibras rápidas en los músculos *Soleus* y *Lumbrical*, aunque la capacidad compensatoria cuando las madres son devueltas a un régimen alimenticio normal durante la lactancia difiere entre ambos músculos (Wilson *et al.*, 1988).

En cuanto a la nutrición postnatal, los experimentos que evalúan los cambios en la tipificación fibrilar son muchos y abarcan distintas especies, diferentes momentos de la vida postnatal, y diferentes manejos nutricionales. En cerdos, una restricción nutricional del 30% de la ingesta *ad libitum* desde los 7 a los 100 kg de peso no fue capaz de alterar



la distribución fibrilar en los músculos *Longissimus dorsi* y *Tibialis cranialis* (Lefaucheur, 1989), al tiempo que una restricción del 50% entre 3 y las 7 semanas de edad condujo a un aumento en la proporción de fibras tipo I en el músculo *Rhomboideus* (Harrison *et al.*, 1996). De acuerdo con Lefaucheur & Gerrad (2000), el balance entre cantidad de energía, proteínas totales y perfil de aminoácidos de la dieta juega un rol preponderante en definir los efectos de la nutrición sobre la tipificación fibrilar. En la especie ovina la restricción alimentaria induce atrofia muscular y aumento proporcional de las fibras rápidas oxidativas a expensas de las rápidas glicolíticas (Solomon *et al.*, 1994). Sin embargo, también en corderos, una restricción energética de la dieta produjo una reducción de las fibras rápidas oxidativas específicamente en el músculo *Longissimus dorsi* (Solomon & Lynch, 1988). Por otra parte, trabajos más recientes realizados en ovinos demuestran que si bien una restricción en el plano nutricional es capaz de afectar las variables de tipificación fibrilar, las relaciones no parecen ser tan sencillas. De acuerdo con Gardner *et al.* (2006) la restricción nutricional redujo la capacidad glicolítica muscular y aumentó la oxidativa. Sin embargo esto se contradujo con la proporción de los tipos fibrilares en los músculos *Semimembranosus* y *Longissimus dorsi* quienes, tras la restricción nutricional mostraron cambios hacia una mayor proporción de fibras rápidas y glicolíticas, probablemente debido a una menor madurez fisiológica en los animales restringidos. Por otra parte, Greenwood *et al.* (2006) estudiaron el efecto de una alimentación en base a concentrados vs. una dieta pastoril sobre los tipos fibrilares en el músculo *Longissimus dorsi* de corderos Poll Dorset, y determinaron que la dieta en base a pasturas disminuyó la proporción de fibras tipo I.

La temperatura ambiente a la que son expuestos los animales de producción también es considerada un factor influyente sobre las variables de tipificación muscular. En general la mayoría de los experimentos que han evaluado dicho efecto indican que la exposición a bajas temperaturas se acompaña de un aumento tanto en la proporción de fibras de contracción lenta, como en la capacidad oxidativa muscular global (Lefaucheur & Gerrad, 2000).

En lo que respecta al ejercicio, existe consenso respecto a la idea de que el ejercicio físico produce en términos generales un aumento en la capacidad oxidativa muscular (Essén-Gustavsson, 1993). En corderos de la raza Suffolk, el ejercicio aeróbico en una cinta transportadora produjo un aumento en la proporción de fibras lentas en los músculos *Semimembranosus*, *Vastus lateralis*, *Semitendinosus* y *Gastrocnemius*, aunque no alteró la tipificación fibrilar en el músculo *Psoas major* (Aalhus & Price, 1991). La idea general respecto a los cambios fibrilares inducidos por el ejercicio es que las fibras siguen un patrón de transformación en el sentido: IIB, IIX, IIA, I, a medida que el ejercicio se prolonga (Lefaucheur & Gerrad, 2000). Al mismo tiempo, algunos investigadores han sugerido que el ejercicio aeróbico repercute inicialmente sobre la actividad metabólica fibrilar, para más tardíamente alterar el perfil contráctil de las fibras musculares (Pette, 1984).

#### **4.4. Diferencias intermusculares en la tipificación fibrilar en ovinos**

De todos los factores que afectan la tipificación fibrilar, el músculo es sin lugar a dudas el que más efecto ejerce sobre la variabilidad fibrilar dentro de un mismo animal. Como ya se mencionó antes, en términos generales aquellos músculos más profundos involucrados en roles de mantenimiento de la postura son más oxidativos y contienen

mayores proporciones de fibras lentas. Particularmente en la especie ovina, existe un sinnúmero de trabajos que se han basado en determinar la composición fibrilar en diferentes músculos y etapas de la vida productiva del animal. Varios de ellos se han centrado en estudiar cómo varía la composición fibrilar de algunos músculos a lo largo del desarrollo y crecimiento (White *et al.*, 1978; Peinado *et al.*, 2004; Gardner *et al.*, 2007; Greenwood *et al.*, 2007; Warner *et al.*, 2007). Otros se han dirigido hacia el estudio de la subnutrición durante la gestación y el efecto que la misma genera sobre la composición fibrilar de la progenie (Nordby *et al.*, 1987; Fahey *et al.*, 2005; Daniel *et al.*, 2007). Por otra parte, varios trabajos han considerado los efectos generados por el tipo de dieta, el nivel nutricional, y el peso a la faena sobre la distribución fibrilar (Moody *et al.*, 1980; Hawkins *et al.*, 1985; Solomon & Lynch, 1988; Arnold & Meyer, 1988; Greenwood *et al.*, 2000; Gardner *et al.*, 2006; Greenwood *et al.*, 2006; Gardner *et al.*, 2007; Greenwood *et al.*, 2007; Warner *et al.*, 2007). Otros tantos han estudiado también las diferencias genotípicas, raciales y de género, y el efecto de los genotipos asociados a la hiper muscularidad y la selección por producción de carne, sobre las características miofibrilares (Hawkins *et al.*, 1985; Arnold & Meyer, 1988; Carpenter *et al.*, 1996; Koohmaraie *et al.*, 1996; Bungler *et al.*, 2009; Gardner *et al.*, 2006; Greenwood *et al.*, 2006; Gardner *et al.*, 2007; Greenwood *et al.*, 2007; Warner *et al.*, 2007). Varios de estos trabajos han resaltado las diferencias existentes en la composición fibrilar entre diferentes genotipos y razas (Hawkins *et al.*, 1985; Arnold & Meyer, 1988; Carpenter *et al.*, 1996; Gardner *et al.*, 2006; Greenwood *et al.*, 2006; Gardner *et al.*, 2007; Greenwood *et al.*, 2007; Warner *et al.*, 2007; Bungler *et al.*, 2009), aunque sólo unos pocos han establecido las diferencias intermusculares abarcando un número grande de músculos (Suzuki, 1971 a y b; Briand *et al.*, 1981; Suzuki & Tamate, 1988; Sayd *et al.*, 1998). De hecho, en la bibliografía revisada no se encontró un trabajo que describa las características fibrilares en los principales músculos de la canal de corderos pesados producto de cruzamiento con razas carniceras.

A continuación se resume las características anatomo-fisiológicas y fibrilares reportadas por distintos autores para los músculos ovinos vinculados a esta tesis, destacando a la vez la relevancia que cada músculo posee en particular para la ciencia de la carne.

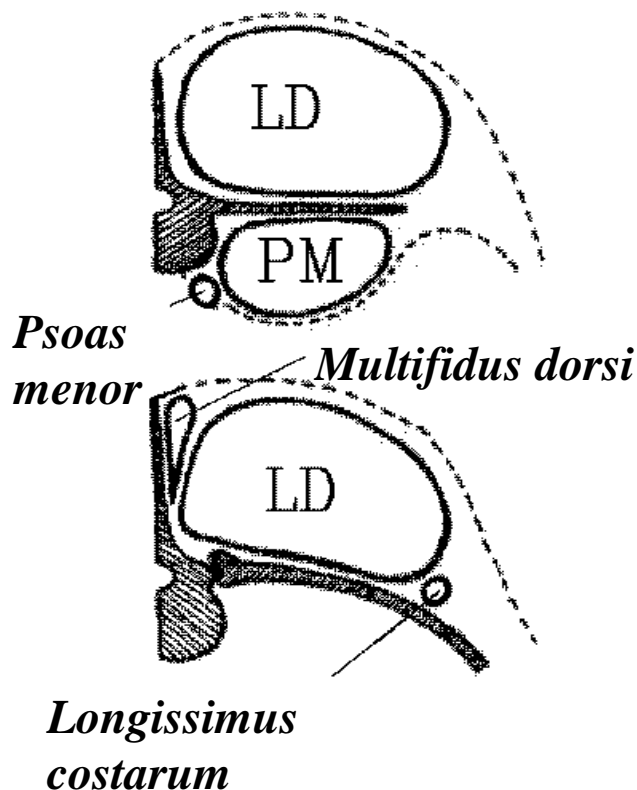
#### **4.4.1 Músculos de la columna vertebral y sublumbares**

##### **4.4.1.1 Músculo *Longissimus dorsi***

El músculo *Longissimus dorsi* forma parte de la columna media de los músculos epiaxiales de la columna vertebral. Este grupo muscular se origina en el ilion, sacro y apófisis mamilares, se inserta en las apófisis transversas y costillas, y sus distintas partes suelen denominarse *Longissimus lumborum*, *Longissimus thoracis*, *Longissimus cervicis*, *Longissimus atlantis* y *Longissimus capilatis* (Dyce *et al.*, 1991). El *Longissimus dorsi* es el principal extensor de la espalda, estabiliza la columna vertebral, y contrarresta el peso de las vísceras así como la acción de los músculos que producen flexión ventral. Cuando actúa unilateralmente produce flexión externa de la columna, a la vez que, en su trayecto torácico, contribuye con la espiración mediante sus inserciones costales (May, 1970).

Este músculo es considerado a su vez un músculo sumamente importante para la ciencia de la carne. Forma el “ojo” de carne que se aprecia cuando se cortan chuletas y filetes

de la región costal posterior y del lomo (Figura 2), y la medición de su superficie entre la doceava y treceava costilla suele utilizarse como indicador de la cantidad de carne producida por un animal (Swatland, 1984). El *Longissimus dorsi* representa además el principal plano muscular de dos de los más importantes cortes cárnicos comerciales, el bife angosto y el bife ancho (Figura 3).



**Figura 2:** Esquema de los principales planos musculares apreciables en cortes transversales de la regiones costal posterior y del lomo. LD: *Longissimus dorsi*; PM: *Psoas major*. Adaptado de Swatland (1984).

En lo que respecta a las descripciones de los tipos fibrilares en el *Longissimus dorsi* en la especie ovina, Solomon & Lynch (1988) describieron los tipos fibrilares en este músculo utilizando las técnicas histoquímicas de la ATPasa miofibrilar y SDH, y reportaron que en corderos de 45 kg de peso vivo el mismo se compone en promedio por 13,9% de fibras tipo I, 40,1% de fibras IIA y 46,1% IIB. Por otra parte, Solomon & Dunn (1988) reportaron una distribución fibrilar de 6,2% de fibras tipo I, 59,3% de fibras IIA y 34,5% de fibras IIB, para corderos de 6 meses de edad. Por su parte, en corderos Mule x Charolais de 10 meses de edad, Sazili *et al.* (2005) reportaron una distribución de 8,9% de fibras tipo I y 91,1% de fibras tipo II utilizando la técnica histoquímica de la ATPasa ácida. A su vez, Moody *et al.* (1980) reportaron una tipificación fibrilar de 12,3% de fibras tipo I, 46,5% de fibras tipo IIA, y 41,1% de fibras IIB, para el *Longissimus dorsi* de carneros y ovejas de 50 kg de peso vivo. En corderos callipyge Dorset x Romanov de 23 semanas de vida el músculo *Longissimus dorsi* estuvo compuesto por 17% de fibras tipo I, 27% de fibras IIA, y 56% de fibras IIB (Koochmaraie *et al.*, 1996); al tiempo que en corderos Rambouillet x Dorset de 8-9

meses de edad y pesos de 59 kg, el mismo músculo contuvo un 7% de fibras tipo I, 41,8% de fibras tipo IIA y 46,5% de fibras IIB (Carpenter *et al.*, 1996). En corderos enteros de las razas Texel y Scottish Blackface de 157 días de edad los porcentajes de fibras lentas en el *Longissimus dorsi* fueron de 8,22 y 8,72%, respectivamente; al tiempo que los porcentajes de fibras SDH positivas fueron 52 y 62%, respectivamente (Bunger *et al.*, 2009).

En lo que respecta a etapas más tempranas del desarrollo, Fahey *et al.* (2005) afirmaron que en corderos de 14 días de vida el *Longissimus dorsi* está compuesto por 7,4% de fibras tipo I y 92,6% de fibras tipo II. Más recientemente, Hemmings *et al.* (2009) utilizaron técnicas de PCR y electroforesis (SDS-PAGE) para detectar la expresión proteica y de transcritos de las distintas isoformas de MyHC en corderos castrados cruzas Mule x Charolais de 66 días de edad. Estos autores reportaron que en el músculo *Longissimus dorsi* la isoforma de MyHC-I representa un 7,9% a nivel de su ARN y un 8,3% a nivel proteico; la isoforma de MyHC IIA representa un 29,4% a nivel de su ARN y un 25,9% a nivel proteico; y la isoforma de MyHC IIX un 62,7% a nivel de su ARN y un 65,8% a nivel proteico. Por otra parte, Whipple & Koochmaraie (1992) determinaron que en el músculo *Longissimus dorsi* de corderos ½ Finn, ¼ Rambouillet y ¼ Dorset, entre las 8 y las 26 semanas de vida, la proporción de fibras oxidativas se reduce de 58,6% a 52,7%. A la vez, Peinado *et al.* (2004) reportaron que durante el desarrollo postnatal del músculo *Longissimus thoracis* ovino, la proporción de fibras tipo I se mantiene constante, mientras que la proporción de fibras tipo IIA decae entre el nacimiento y los primeros 15 días de vida. Estos mismos autores describen una distribución fibrilar para el *Longissimus thoracis* de ovejas adultas de 10% de fibras tipo I, 36% de fibras IIA, 53,7% de fibras IIB y 0,3% de fibras IIC (Peinado *et al.*, 2004).

En cuanto a la expresión de las diferentes isoformas de MyHC, su distribución inmunohistoquímica fue de: 71,8, 12,8 y 9,2% de fibras IIB, IIA y I, respectivamente, para corderos cruzas Border Leicester x Merino sacrificados a los 8 meses con un peso de canal promedio de 16,2 Kg (Gardner *et al.*, 2006). A su vez, en corderos de 7 meses de edad, utilizando también técnicas inmunohistoquímicas, Greenwood *et al.* (2006) describieron una distribución fibrilar de: 7% de fibras tipo I, 0,9% de fibras tipo IIC, 22% de fibras tipo IIA, 3% de fibras IIABX y 67% de fibras IIBX.

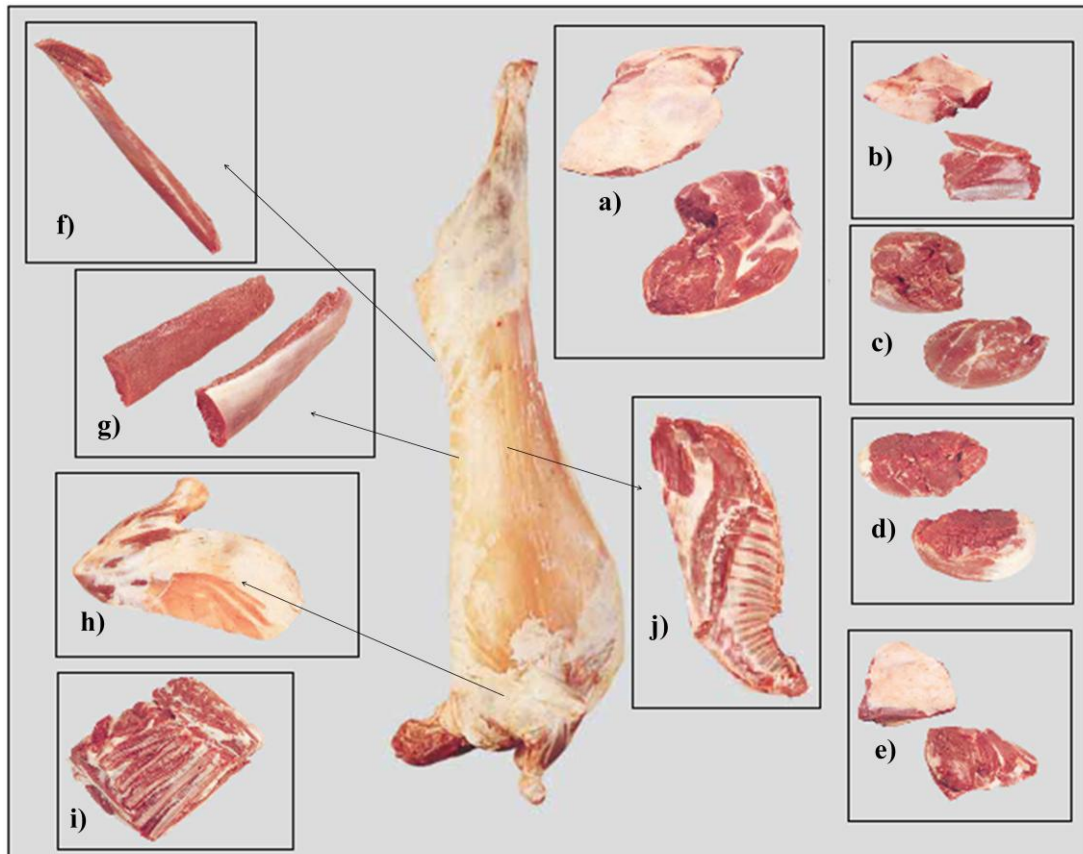
#### **4.4.1.2 Músculo Psoas mayor**

El músculo *Psoas mayor* es el principal representante de los músculos sublumbares. El mismo se origina en los cuerpos y superficies ventrales de las apófisis transversas de las vértebras lumbares, a lateral del *Psoas menor* (Figura 2), y se inserta en el trocánter menor del fémur (Dyce *et al.*, 1991). Sus acciones incluyen la flexión de la cadera y rotación del fémur, al tiempo que mientras que el miembro se mantiene fijo, contribuye en la flexión de la zona lumbar de la columna vertebral (May, 1970).

Desde el punto de vista de la ciencia de la carne, el *Psoas mayor* constituye un músculo de la mayor relevancia, dado que constituye el plano muscular principal del lomo, uno de los cortes cárnicos de más elevado valor comercial (Figura 3).

En lo que respecta a la composición fibrilar del *Psoas mayor* ovino, en corderos callipyge cruza Dorset x Romonov de 23 semanas de vida este músculo contuvo una proporción de fibras tipo I de 18%, 40% de fibras tipo IIA, y un 42% de fibras tipo IIB

(Koochmaraie *et al.*, 1996). Por otra parte, Suzuki & Tamate (1988), utilizando diferentes combinaciones de técnicas histoquímicas describieron para la porción superficial del *Psoas major* de ovejas Suffolk de 74,5-86 kg de peso vivo, una distribución de 27,1% de fibras tipo I, 38,2% de fibras IIA, 34% de fibras IIB y 0,7% de fibras IIC. Estos mismos autores reportaron que todos los tipos fibrilares del *Psoas major* ovino presentan - en general - menor diámetro cuando se lo compara con el conjunto de músculos de las regiones de la cadera y el muslo (Suzuki & Tamate, 1988).



**Figura 3:** Representación esquemática de los principales cortes de la canal ovina. a) Pierna con cuadril y sin garrón; b) Nalga de afuera: peceto (músculo *Semitendinosus*) y carnaza cuadrada(músculo *Gluteobiceps*); c) Bola de lomo (incluye entre otros a los músculos *Vastus lateralis* y *Rectus femoris*); d) Nalga de adentro (incluye entre otros a los músculos *Adductor* y *Semimembranosus*); e) Cuadril (incluye entre otros al músculo *Gluteus medius*); f) Lomo (incluye al músculo *Psoas major*); g) Bife completo (incluye a los músculos *Longissimus lumborum* y *Longissimus thoracis*); h) Paleta con hueso (incluye a los músculos *Triceps brachii*, *Supraspinatus* e *Infraspinatus*); i) Paleta corte cuadrado sin hueso; j) Asado con vacío (incluye entre otros al músculo *Serratus ventralis*). Modificado de INAC (2006).

## 4.4.2 Músculos intrínsecos de la cintura pelviana.

### 4.4.2.1 Músculo *Gluteus medius*

El denominado grupo glúteo forma parte de los músculos que actúan sobre la cadera y comprende a varios músculos de los cuales el *Gluteus medius* es el de mayor tamaño (Figura 4). Este músculo se origina en el ilion y se inserta en el trocánter mayor del fémur (Dyce *et al.*, 1991), y sus principales funciones son la abducción del miembro, la extensión de la cadera y la rotación del fémur (May, 1970).

Desde el punto de vista de la ciencia de la carne, los músculos glúteos también constituyen importantes piezas de carne de elevado valor comercial, siendo el músculo *Gluteus medius* el denominado corazón del cuadril (Figura 3).

En lo que respecta a su composición fibrilar en la especie ovina, Whipple & Koohmaraie, (1992) informaron que en corderos ½ Finn, ¼ Rambouillet y ¼ Dorset, sacrificados a las 8 o 26 semanas de edad con pesos respectivos de 18 y 54 kg, las proporciones de fibras oxidativas en el músculo *Gluteus medius* fueron de 51,5 y 49,2%, respectivamente. Por otra parte, en ovejas adultas la distribución de los tipos fibrilares en la porción superficial del *Gluteus medius* fue de 11,7% de fibras tipo I, 40,6% de fibras IIA y 47,2% de fibras IIB (Suzuki & Tamate, 1988). A su vez, Sayd *et al.* (1998) estudiaron la distribución de las isoformas de MyHC mediante electroforesis, y determinaron que en la porción superficial del *Gluteus medius* de corderos Berrichons y cruza Blanc du Masif Central de 41 kg de peso vivo, la abundancia del MyHC tipo I es de 21,3 y 25,1%, respectivamente para cada raza; al tiempo que las isoformas de MyHC tipos IIA y IIB representan 13,3 y 14% y 65,4 y 60,6%, respectivamente para cada uno de los biotipos estudiados.

En cuanto a las dimensiones de los tipos fibrilares en el *Gluteus medius* ovino, los datos reportados por Suzuki & Tamate (1988), indican que este músculo está compuesto por fibras de dimensiones intermedias cuando se lo compara con el resto de los músculos de la región del muslo y la cadera, siendo las fibras de tipo IIB las que mayor diámetro presentan. En la Figura 4 se presentan los principales músculos del miembro posterior y anterior de un ovino disecado.



**Figura 4:** Principales músculos apreciables en una vista lateral del miembro posterior (izquierda) y anterior (derecha) de un ovino disecado. 1) Músculo *Gluteus medius*; 2) Músculo *Gluteobiceps* craneal; 3) Músculo *Vastus lateralis*; 4) Músculo *Semitendinosus*; 5) Músculo *Semimembranosus*; 6) Músculo *Gluteobiceps* caudal; 7) Músculo *Supraspinatus*; 8) Músculo *Infraspinatus*; 9) Músculo *Triceps brachii caput longum*; 10) Músculo *Triceps brachii caput laterale*.

Imagen modificada de: <http://www.onlineveterinaryanatomy.net/content/sheep-hindlimb-muscles>

#### 4.4.2.2 Músculo Adductor

El músculo *Adductor* forma parte del grupo medial de músculos que actúan sobre la cadera. El mismo se origina en la cara ventral del piso de la pelvis y se inserta en el fémur y la rodilla (Dyce *et al.*, 1991). Es un músculo comparativamente grande cuya función principal es aducir el miembro y extender la cadera (May, 1970).

Desde la perspectiva de la ciencia de la carne el *Adductor* constituye conjuntamente con varios otros músculos del grupo medial que actúan sobre la cadera, el corte nalga de adentro, un voluminoso corte ubicado en la cara interna del muslo (Figura 3).

En la bibliografía revisada se encontró una sola descripción de las características fibrilares del músculo *Adductor* ovino. En ovejas adultas Suffolk de 74,5-86 kg de peso vivo, la porción medial-superficial del músculo *Adductor* estuvo compuesta por una proporción de 20,4% de fibras tipo I, 39,8% de fibras tipo IIA, 37,2% de fibras IIB y 2,6% de fibras IIC (Suzuki & Tamate, 1988). Estos autores reportaron - a su vez -

diámetros fibrilares intermedios en relación con el resto de los músculos de la región del muslo y la cadera, siendo nuevamente las fibras de tipo IIB las que mayor diámetro presentaron.

#### **4.4.2.3 Músculo *Gluteobiceps***

El músculo *Gluteobiceps* forma parte del grupo caudal de músculos que actúan sobre la cadera. Es un músculo largo y ancho, ubicado por detrás del fémur, sobre la cara externa del muslo, que se compone de una porción craneal originada en el sacro y ligamentos sacrotuberosos, y de una porción caudal más pequeña con origen en la tuberosidad isquiática (Figura 4; May, 1970; Koning y Liebich, 2007). El *Gluteobiceps* se inserta en la rodilla y en la punta del corvejón mediante el tendón tarsiano (Dyce *et al.*, 1991) y su principal función abarca la extensión de las articulaciones de la cadera, rodilla y tarso, a la vez que sobre la rodilla también puede producir flexión (May, 1970). El músculo *Gluteobiceps* constituye los cortes cárnicos carnaza cuadrada y tapa del cuadril (Figura 3).

También en el caso del músculo *Gluteobiceps*, la única descripción de su composición fibrilar en la especie ovina, es hasta donde sabemos, la realizada por Suzuki & Tamate (1988), en ovejas adultas Suffolk de 74,5-86 kg de peso vivo. Estos autores estudiaron la composición fibrilar en las porciones craneal y caudal de este músculo, y determinaron que la porción craneal está compuesta por un 23,4% de fibras tipo I, 36,5% de fibras IIA, 38,8% de fibras IIB y 1,3% de fibras IIC. Por otra parte la porción caudal del *Gluteobiceps* mostró una distribución fibrilar indicativa de un músculo más rápido y glicolítico con un 15,7% de fibras tipo I, 29,8% de fibras tipo IIA, y 54,5% de fibras IIB. Los resultados de Suzuki & Tamate (1988), indican también que la porción craneal del *Gluteobiceps* de ovejas adultas está compuesta por fibras de tipo I de mayor diámetro que su contraparte caudal.

#### **4.4.2.4 Músculo *Semimembranosus***

El *Semimembranosus* es el más medial de los músculos caudales que actúan sobre la cadera, tal como se muestra en la Figura 4. Se origina en la tuberosidad isquiática y el pubis y se inserta en el cóndilo medial del fémur y en el cóndilo medial de la tibia. Su rol principal es la extensión de la cadera y la aducción del miembro (May, 1970). En cuanto a su importancia para la ciencia de la carne, al igual que el *Adductor*, es parte de la nalga de adentro (Figura 3).

Las descripciones de las características fibrilares del músculo *Semimembranosus* ovino son más abundantes. En corderos cruza Border Leicester x Merino sacrificados a los 8 meses con un peso de canal promedio de 16,2 Kg, el músculo *Semimembranosus* contuvo una proporción de fibras tipo I de 16,3%, 13,6% de fibras IIA y 65% de fibras IIB (Gardner *et al.*, 2006). A su vez en el *Semimembranosus* de corderos cruza Blanc du Masif Central y Berrichons de 41 kg de peso vivo, la abundancia del MyHC tipo I fue de 19,7 y 14,1%, respectivamente para cada raza, al tiempo que las isoformas de MyHC tipos IIA y IIB representaron 11,5 y 12,2%, y 68,7 y 73,5%, respectivamente para cada uno de los biotipos estudiados (Sayd *et al.*, 1998). En ovejas adultas, el *Semimembranosus* contó con una proporción de 17,7% de fibras tipo I, 46,2% de fibras IIA, 35,2% de fibras IIB y 0,9% de fibras IIC, siendo todos los tipos fibrilares de dimensiones intermedias en comparación con el resto de los músculos de la región del



muslo y la cadera (Suzuki & Tamate, 1988). Proporciones fibrilares similares fueron descritas para el *Semimembranosus* de corderos, capones y ovejas faenados a los 32, 41 y 50 Kg de peso vivo (Hawkins *et al.*, 1985). A su vez, Molnar & Dodson (1992) caracterizaron la población fibrilar del músculo *Semimembranosus* de corderos castrados de 6 meses de edad y aproximadamente 45 Kg de peso vivo. Utilizaron electroforesis e immunoblotting para medir las isoformas lenta y rápida de MyHC y también ATPasa miofibrilar para definir los tipos I y II histoquímicos. Ambas técnicas coincidieron en la distribución fibrilar, demostrando que el *Semimembranosus* de los ovinos se compone principalmente por fibras de contracción rápida. Resultados similares fueron reportados por Briand *et al.* (1981), quienes midiendo actividades enzimáticas glicolíticas y oxidativas, tipificando fibras por ATPasa, y midiendo tasa de consumo de oxígeno en distintos músculos de ovejas, definieron al *Semimembranosus* como un músculo típicamente de contracción rápida y metabolismo mixto (con elevada actividad enzimática tanto glicolítica como oxidativa).

#### 4.4.2.5 Músculo *Semitendinosus*

El *Semitendinosus* forma el contorno caudal del muslo y se ubica entre los músculos *Gluteobiceps* y *Semimembranosus* (Figura 4). Se origina en la tuberosidad isquiática y se inserta en la cresta de la tibia, en la fascia de la pierna y en la fascia que cubre el tendón del músculo gastrocnemio. Sus principales acciones son la extensión de la cadera y del tarso, la flexión de la rodilla y la rotación de la parte inferior del miembro (May, 1970). Este también es un músculo particularmente relevante para la ciencia de la carne dado que constituye el peceto, un corte cárnico de relativo alto valor y buena aceptabilidad comercial (Figura 3).

Los trabajos que describen la distribución fibrilar en el *Semitendinosus* ovino también son abundantes, y la mayoría coincide en definir a este músculo como predominantemente rápido y glicolítico. En carneros cruza Mule x Charolais de 10 meses de edad, la distribución de los tipos contráctiles lentos y rápidos en el *Semitendinosus*, definidos con la histoquímica de la ATPasa miofibrilar indicó proporciones del 13,3 y 86,7%, respectivamente (Sazili *et al.*, 2005). En el músculo *Semitendinosus* de corderos castrados cruza Mule x Charolais de 66 días de edad, la isoforma de MyHC-I representó un 13,8% a nivel de su ARN y un 5,3% a nivel proteico; la isoforma de MyHC IIA representó un 24,2% a nivel de su ARN y un 19,1% a nivel proteico; y la isoforma de MyHC IIX un 61,9% a nivel de su ARN y un 75,6% a nivel proteico (Hemmings *et al.*, 2009). En corderos callipyge Dorset x Romanov de 23 semanas de vida el músculo *Semitendinosus* estuvo compuesto por 13% de fibras tipo I, 30% de fibras IIA, y 57% de fibras IIB (Koohmaraie *et al.*, 1996).

Parece ser que el predominio de fibras rápidas en el músculo *Semitendinosus* se evidencia desde temprano en la vida postnatal, ya que en corderos de 14 días de vida este músculo está compuesto por 9,94% de fibras tipo I y 90,06% de fibras tipo II (Fahey *et al.*, 2005). De forma similar, en corderos neonatos Suffolk x Finnsheep x Dorset la tipificación fibrilar realizada mediante ATPasa ácida indicó que el *Semitendinosus* está compuesto por un 87,5% de fibras tipo II (Greenwood *et al.*, 2000). En corderos cruza Border Leicester x Merino de 8 meses, la distribución inmunohistoquímica de las isoformas de MyHC indicó que el *Semitendinosus* está compuesto por 77,4% de fibras IIB, 8,5% de fibras IIA y 10,1% de fibras tipo I (Gardner *et al.*, 2006). Resultados similares fueron descritos por Sayd *et al.* (1998), quienes reportaron un claro predominio de las isoformas rápidas de MyHC en este

mismo músculo en corderos cruzas Blanc du Masif Central y Berrichons de 41 kg de peso vivo. En ovejas adultas el *Semitendinosus* mostró tan solo un 3,75% de fibras tipo I, 30,1% de fibras IIA y un 66,2% de fibras IIB, siendo las fibras IIB las de mayor diámetro promedio, seguidas por las de tipo I (Suzuki & Tamate, 1988).

Por su parte, Briand *et al.* (1981), definieron al *Semitendinosus* de ovejas como un músculo típicamente de contracción rápida y metabolismo glicolítico.

#### **4.4.3 Músculos que actúan principalmente sobre la articulación de la rodilla (Músculos *Rectus femoris* y *Vastus lateralis*)**

El cuádriceps femoral, es el principal extensor de la rodilla y forma la masa muscular craneal del fémur. Consta de cuatro partes de orígenes distintos que se unen en su porción distal. Una, el recto femoral (*Rectus femoris*) nace en el cuerpo del ilion justo craneal al acetábulo; y las otras partes, vasto medial, intermedio y lateral nacen en las caras medial, craneal y lateral del cuerpo femoral. El *Vastus lateralis* es el más externo del grupo (Figura 4) (Dyce *et al.*, 1991). La inserción del cuádriceps estaría en la rótula, aunque más precisamente acontece sobre la tuberosidad tibial, dado que el músculo se continúa más allá de la rodilla por los ligamentos patelares (Dyce *et al.*, 1991). El *Rectus femoris* es el único músculo de los que constituyen el cuádriceps que posee acción sobre la cadera (May, 1970). Desde la perspectiva de la ciencia de la carne, todas las partes del cuádriceps femoral constituyen la bola de lomo, un voluminoso corte cárnico del cuarto trasero (Figura 3).

En cuanto a su composición fibrilar en ovinos, White *et al.* (1978) estudiaron los diámetros promedio y porcentajes de tipos fibrilares en el músculo cuádriceps femoral (*Vastus lateralis*, *Vastus intermedius* y *Rectus femoris*) a lo largo del desarrollo de 15 ovejas, desde el día 1 de vida hasta los 5 años de edad. Trabajaron con las técnicas histoquímicas ATPasa miofibrilar y NADH tetrazolium reductasa y detectaron fibras de tipo I, IIA y IIB. Desde el nacimiento hasta los 5 años de edad los diámetros de las fibras tipo I aumentaron en los tres músculos, pero fueron inicialmente mayores en el *Vastus intermedius* que en el resto. El porcentaje de fibras tipo II en todos los músculos disminuyó desde un 90% al nacer hasta un 72% a los 5 años de edad (White *et al.*, 1978). De forma similar, Fahey *et al.* (2005), reportaron que el músculo *Vastus lateralis* de corderos de 14 días de vida está compuesto por un 14,89 % de fibras tipo I y 85,1% tipo II.

En lo que respecta a animales adultos, en corderos cruzas Blanc du Masif Central y Berrichons de 41 kg de peso vivo, Sayd *et al.* (1998) reportaron diferencias en la distribución de las isoformas MyHC entre el *Vastus lateralis* y el *Rectus femoris*, con el músculo *Vastus lateralis* expresando más cantidad de MyHC tipo I y menos del tipo IIB, lo cual sitúa al *Vastus lateralis* como un músculo más lento y oxidativo que el *Rectus femoris*. De forma similar, Suzuki & Tamate (1988) reportaron mayores proporciones de fibras IIA y menores de fibras IIB en el músculo *Vastus lateralis* que en el *Rectus femoris* de ovejas adultas. Las proporciones de las fibras tipo I, IIA y IIB para los músculos *Vastus lateralis* y el *Rectus femoris* descritas por estos autores fueron: 15%, 46,1% y 36,7%; y 12,5%, 36,6% y 50,4% para ambos músculos, respectivamente (Suzuki & Tamate, 1988). En cuanto a los diámetros fibrilares, la diferencia más notoria fue la presencia de fibras IIB de mayor diámetro en el *Rectus femoris*, lo que también

indica que esta porción del cuádriceps femoral presenta características glicolíticas más acentuadas (Suzuki & Tamate, 1988).

#### **4.4.4 Músculos de la espalda (capa profunda de la cintura escapular: *Serratus ventralis*)**

El *Serratus ventralis* es un gran músculo abierto en abanico que tiene un origen extenso mediante digitaciones individuales desde la cuarta vértebra cervical hasta la décima costilla. Sus fibras corren en dirección dorsal para insertarse en la escápula y el cartílago escapular (Dyce *et al.*, 1991). Se ubica por debajo del dorsal ancho, y cumple funciones de sostén del peso del tronco, aunque en su porción torácica constituye un músculo de tipo inspiratorio (May, 1970). Este músculo forma parte de diversos cortes cárnicos. Constituye la tapa del bife ancho y de la aguja. También forma parte del asado, y en su porción cervical forma parte del cogote.

Suzuki & Cassens (1983) estudiaron la composición fibrilar del *Serratus ventralis* de corderos desde el nacimiento hasta las 16 semanas de vida, a la vez que describieron las mismas variables en una oveja de 52 meses de edad. Los autores reportaron que a lo largo del desarrollo de este músculo se produce un aumento en la proporción de fibras de tipo I, en respuesta a la mayor exigencia que le implica a este músculo sostener un peso corporal progresivamente más elevado, y caracterizaron al *Serratus ventralis* como un músculo predominantemente lento y oxidativo (Suzuki & Cassens, 1983).

#### **4.4.5 Músculos del miembro torácico**

##### **4.4.5.1 Músculos intrínsecos del miembro torácico (*Supraspinatus* e *Infraspinatus*)**

Los músculos intrínsecos del miembro torácico comprenden un grupo de músculos de los cuales algunos poseen un valor comercial considerable como cortes cárnicos. Los músculos *Supraspinatus* e *Infraspinatus* constituyen el grupo lateral de músculos intrínsecos del miembro anterior. El *Supraspinatus* ocupa la fosa antiacromiana, por delante de la apófisis acromion de la escápula, mientras que el *Infraspinatus* se ubica en posición ventral con respecto a la apófisis acromion (Figura 4) (Dyce, *et al.*, 1991). El *Supraspinatus* se origina en la espina dorsal, parte inferior del cartílago de la escápula y superior del borde anterior de la misma, al tiempo que se inserta en la parte anterior del tubérculo mayor del húmero y en un fuerte cordón tendinoso, el ligamento humeral transverso, que cierra el surco bicipital (May, 1970). Su principal acción consiste en extender la articulación del hombro y actuar como ligamento de esta (May, 1970), a la vez que mientras estabiliza el hombro, colabora con el soporte del peso corporal (Suzuki, 1995).

Por su parte, el músculo *Infraspinatus* se origina en la fosa infraespinosa y el cartílago escapular, insertándose en la cara interna de la eminencia que se halla detrás de la tuberosidad mayor del húmero, y la cara externa de la misma tuberosidad (May, 1970). Su acción produce la flexión de la articulación del hombro y abducción del brazo (May, 1970). En el desosado de canales bovinas ambos músculos constituyen cortes cárnicos individuales. El músculo *Supraspinatus* es el chingolo, en tanto que el *Infraspinatus* se

corresponde con la marucha. En canales ovinas suelen ser comercializados como parte de la paleta (Figura 3).

En lo que respecta a su composición fibrilar, Briand *et al.* (1981), valiéndose de la determinación de actividades enzimáticas, ATPasa miofibrilar, y la medición de la tasa de consumo de oxígeno, definieron a los músculos *Supraspinatus* e *Infraspinatus* de ovejas como músculos típicamente de contracción lenta y metabolismo oxidativo. Por su parte, Suzuki (1995) describió diferencias en la distribución espacial de los tipos fibrilares entre ambos músculos, de forma tal que las mayores proporciones de fibras rápidas y glicolíticas se ubicaron en la porción craneolateral del *Supraspinatus* y caudolateral del *Infraspinatus*. En carneros cruza Mule x Charolais de 10 meses de edad la distribución de los tipos contráctiles lentos y rápidos en el *Supraspinatus*, definidos con la histoquímica de la ATPasa miofibrilar, indicó proporciones del 35,8% y 64,2%, respectivamente (Sazili *et al.*, 2005). Mientras que, en corderos cruza Rambouillet x Dorset de 8-9 meses de edad y pesos de 59 kg, el músculo *Supraspinatus* contuvo un 27,5% de fibras tipo I, 40,3% de fibras tipo IIA y 32,2% de fibras IIB (Carpenter *et al.*, 1996). En el músculo *Supraspinatus* de corderos castrados cruza Mule x Charolais de 66 días de edad, la isoforma de MyHC-I representó un 26,9% a nivel de su ARN y un 48,5% a nivel proteico; la isoforma de MyHC IIA representó un 23,4% a nivel de su ARN y un 16,5% a nivel proteico; y la isoforma de MyHC IIX un 49,7% a nivel de su ARN y un 35% a nivel proteico (Hemmings *et al.*, 2009). Por otra parte, Whipple & Koohmaraie (1992) determinaron que en el músculo *Supraspinatus* de corderos ½ Finn, ¼ Rambouillet y ¼ Dorset, entre las 8 y las 26 semanas de vida, la proporción de fibras oxidativas se reduce de 78,5 a 70,2%.

#### **4.4.5.2 Músculo *Triceps brachii***

El potente *Triceps brachii* posee tres cabezas de origen. La cabeza larga (*caput longum*) se origina en la escápula, en tanto que las otras dos (*caput mediale* y *laterale*) se originan en el húmero (Figura 4). Las distintas cabezas se combinan para formar un fuerte tendón que se inserta en el olecranon (Dyce *et al.*, 1991). Su principal acción consiste en extender la articulación del codo (May, 1970). Este voluminoso músculo forma parte de la carnaza de paleta, y en bovinos constituye en sí mismo un único corte denominado centro de la carnaza de paleta.

En lo que respecta a las características fibrilares del *Triceps brachii* ovino, en la bibliografía revisada se encontró sólo un antecedente. Suzuki (1971), estudió la composición fibrilar de este músculo exclusivamente a nivel de la cabeza larga (*caput longum*) en ovejas adultas, y clasificó los tipos fibrilares como tipo C (fibras con elevada actividad oxidativa y de contracción lenta), tipo A (fibras de elevada actividad oxidativa y de contracción rápida) y fibras tipo B (de reducida actividad oxidativa y contracción rápida), definiendo a este músculo como moderadamente lento y oxidativo en comparación con los músculos *Semimembranosus*, *Serratus ventralis*, *Supraspinatus* e *Infraspinatus*, también abarcados en este estudio.

## **4.5 La tipificación fibrilar y su relación con la calidad de carne**

Normalmente se acepta que las diferentes composiciones fibrilares afectan diversas características de calidad de la carne, entre ellas: el color, la capacidad de retención de agua, la terneza, la jugosidad y el sabor. Sin embargo, la identificación precisa de correlaciones específicas entre tipos y características fibrilares y calidad de carne continúa siendo una asignatura pendiente que representa gran dificultad para los científicos de la carne y permanece como objeto constante de estudio (Lefaucher & Gerrard, 2000; Lefaucher, 2010).

En términos generales se considera que existe efectivamente una relación entre la tipificación fibrilar y la calidad de la carne. Sin embargo, estos vínculos no son necesariamente universales, y de hecho no pueden ser generalizados a todas las especies, sino que dependen de un sinnúmero de factores que interactúan entre sí, tales como: la especie, la raza, el genotipo, la edad, los factores ambientales, e incluso las condiciones pre y *postmortem* de procesamiento (Lefaucher, 2010). Precisamente es debido a estas particularidades que se considera original identificar las posibles correlaciones existentes entre la composición fibrilar y la calidad de la carne para cada especie, categoría y biotipo en particular.

### **4.5.1 La cinética *postmortem* del pH muscular y la tipificación fibrilar**

Los cambios *postmortem* que acontecen en los músculos de un animal de abasto son producto de la continuación del metabolismo muscular más allá de la muerte y definen - en gran medida - las cualidades de la carne obtenida. La tasa de consumo de ATP, el contenido en carbohidratos, la disponibilidad de oxígeno y la temperatura muscular influyen fuertemente en las características del metabolismo muscular *postmortem* (Poso & Puolanne, 2005). Varios cambios metabólicos y estructurales que afectan distintas cualidades de la carne son resultado de la interacción entre el nivel de acidez muscular, su temperatura y el tiempo (Dransfield, 1993). El descenso en el pH muscular tras la muerte de un animal es producto de la síntesis de lactato proveniente de la degradación de las reservas de glucógeno muscular acumuladas. De hecho, la síntesis de lactato se acopla como alternativa indispensable para mantener el balance NAD/NADH que garantiza que la célula muscular pueda continuar obteniendo ATP a través de la glucólisis anaeróbica una vez que el aporte de oxígeno muscular ha cesado producto del sacrificio del animal (Poso & Puolanne, 2005). Por esta razón se considera que las diferentes capacidades que muestran los distintos tipos fibrilares para acumular glucógeno y degradarlo, son decisivas sobre el nivel de descenso del pH muscular *postmortem*. A pesar de esto, no sólo la capacidad glicolítica muscular es capaz de definir la cinética *postmortem* del pH. Si bien el consumo de los carbohidratos de reserva es el mecanismo más importante con el que cuentan las fibras musculares para la obtención de ATP tras el sacrificio, las mismas también pueden obtener energía, al menos inicialmente, a través de la re-fosforilación de creatina fosfato a ATP. Dado que la obtención de ATP a partir de ADP y creatina fosfato precede a la glucólisis, y que además dicha reacción consume un hidrogenión, comúnmente se acepta que el contenido de creatina fosfato es decisivo sobre la dinámica del pH muscular *postmortem*, dado que retarda el inicio de la glucólisis anaeróbica y además produce un aumento inicial en el pH muscular (Poso & Puolanne, 2005). Por otra parte, la cinética *postmortem* del pH muscular también se ve afectada por la capacidad buffer del

músculo. Los diferentes músculos difieren en su capacidad buffer de forma tal que aquellos músculos destinados a trabajos intensos y anaeróbicos suelen poseer mayor capacidad de amortiguación del pH (Poso & Puolanne, 2005). Dado que los diferentes tipos fibrilares poseen no sólo capacidades glicolíticas disímiles, sino también diferentes capacidades de acumulación de creatina fosfato y sustancias buffer, se considera que la tipificación fibrilar define en gran medida las diferencias intermusculares en términos de pH último y velocidad de descenso del pH *postmortem*.

#### 4.5.2 La capacidad de retención de agua y los tipos fibrilares

La capacidad de retención de agua se considera una de las características de calidad de mayor importancia de las carnes frescas (Huff-Lonergan & Lonergan, 2005). La misma puede definirse como la habilidad que posee una pieza de carne para retener el agua que contiene tras la aplicación de diversos tipos de fuerzas (Aberle *et al.*, 2001) y por ende su determinación está basada en las pérdidas de peso de una muestra de carne tras la cocción (pérdidas por cocción) o bien tras la aplicación de una presión estandarizada (cantidad de jugo liberado).

Tanto el grado como la velocidad de descenso *postmortem* del pH muscular son capaces de ejercer importantes influencias sobre diversas características de la calidad de la carne (Monin, 1988), y en especial sobre la capacidad de retención de agua (Thomsen & Zeuthen, 1988). Si la glucólisis *postmortem* y el pasaje de glucógeno a ácido láctico ocurre a velocidades anormalmente rápidas, el músculo alcanza un pH excesivamente bajo cuando su temperatura todavía es elevada. Esta combinación es tremendamente perjudicial para la capacidad de retención de agua y es la responsable de la contracción anormalmente alta y pérdida de nutrientes solubles en agua durante el almacenamiento y el procesado de la carne (Kauffman & Marsh, 1987). Una vez que el pH muscular desciende más allá del punto isoeléctrico de la miosina (aproximadamente 5,4), la carga neta de esta proteína se iguala a cero y la repulsión entre cargas positivas y negativas conlleva a la pérdida del agua que se encontraba asociada a las proteínas (Huff-Lonergan & Lonergan, 2005). Del mismo modo, el bajo nivel de pH también produce cierto grado de desnaturalización de la cabeza de miosina, sobre todo cuando interactúa con elevada temperatura muscular, traducándose en una contracción exacerbada de las miofibrillas que también favorece a la liberación del agua muscular (Offer, 1991).

Como ya se mencionó antes, las diferentes composiciones fibrilares son capaces de afectar la dinámica del pH muscular tras el sacrificio y por consiguiente la capacidad de retención de agua. En función de su composición fibrilar, los diferentes músculos poseen habilidades disímiles para degradar carbohidratos de reserva, sintetizar y acumular lactato, y además amortiguar el nivel de acidez desarrollado (Bowker *et al.*, 2004). En la especie suina, se ha demostrado que un incremento en la proporción de fibras predominantemente glicolíticas en el músculo *Longissimus dorsi* conduce a un aumento en el grado y la velocidad de descenso del pH *postmortem*, reflejándose en mayores pérdidas de agua generadas por la cocción (Larzul *et al.*, 1997). En general las relaciones entre los tipos fibrilares y el nivel de descenso del pH *postmortem* se consideran bien establecidas, tratándose de correlaciones positivas entre la tasa y el nivel de descenso del pH y la proporción de fibras tipo II (Laborde *et al.*, 1985; Talmant *et al.*, 1986). Sin embargo, el nivel de descenso del pH *postmortem* puede ser similar entre músculos con composiciones fibrilares marcadamente distintas (Lefaucheur *et al.*, 1991; Lefaucheur *et al.*, 1992), atribuyéndose a diferencias en las capacidades de amortiguación del pH de los distintos músculos. A modo de ejemplo, comparando

diversos músculos de la canal suina, se demostró que la tasa de descenso del pH *postmortem* resulta significativamente más acelerada en un músculo de composición fibrilar mixta como el *Psoas major*, que en músculos netamente lentos-oxidativos como el *Semispinalis*, o bien predominantemente rápidos-glicolíticos como el *Longissimus* (Lefaucheur, 2010). La aparente no existencia de una relación lineal entre la capacidad glicolítica muscular y su cinética de pH *postmortem*, indica que no necesariamente debería asociarse a una mayor proporción de fibras glicolíticas con una reducción en la capacidad de retención de agua muscular. De hecho, algunos trabajos han asociado una mayor proporción de fibras rápidas oxidativas con una menor capacidad de retención de agua en suinos (Henckel *et al.*, 1997). Por otra parte, resulta muy interesante que no sólo se ha asociado al tipo fibrilar como factor determinante de alteraciones en el pH muscular y la capacidad de retención de agua, sino que además también se ha descrito asociaciones entre aspectos morfológicos de las fibras musculares y dichas características de calidad. En especial se ha vinculado positivamente al diámetro fibrilar de las fibras tipo I con un mayor nivel y velocidad de descenso del pH *postmortem* (Larzull *et al.*, 1997), y con una disminución en la capacidad de retención de agua (Lengerken *et al.*, 1994). Sin embargo, la influencia directa que ejerce el diámetro de las fibras tipo I sobre estas variables de calidad de carne, no se halla todavía bien definida (Lefaucher & Gerrard, 2000).

Existen varios antecedentes que describen diferencias intermusculares tanto en el nivel de pH como en la capacidad de retención de agua de la carne, en distintas especies productivas. En bovinos, Stolowski *et al.* (2006) describieron importantes diferencias en la velocidad y nivel de descenso del pH *postmortem* en 7 músculos de la canal, reportando que el músculo *Triceps brachii* resultó el de menor velocidad de descenso del pH, y a su vez el de mayor nivel final de pH (determinado a las 21 h *postmortem*), mientras que el músculo *Gluteus medius* presentó la mayor velocidad de descenso del pH. De acuerdo con Hwang *et al.* (2010) en bovinos de la raza Hanwoo, el músculo *Psoas major* presenta mayor pH final cuando se lo compara con los músculos *Semitendinosus* y *Semimembranosus*. A su vez, en un extenso estudio cuyo objetivo fue la caracterización cualitativa de la carne proveniente de más de 30 músculos bovinos, el músculo con mayor nivel de pH último resultó ser el *Longissimus dorsi*, mientras que el músculo con el menor valor de pH resultó ser el *Gluteus medius* (Von Seggern *et al.*, 2005).

Por otra parte, comparando los atributos cualitativos de la carne de 11 músculos bovinos, Rhee *et al.* (2004) reportaron importantes diferencias intermusculares en las pérdidas por cocción. En este estudio, el músculo *Gluteobiceps* presentó las menores PPC seguido por los músculos *Longissimus dorsi*, *Infraspinatus* y *Triceps brachii*, mientras que los músculos con mayores PPC fueron el *Semitendinosus*, *Supraspinatus* y *Adductor*. A su vez, a nivel nacional, Franco *et al.* (2008) estudiaron varios atributos de calidad de la carne de 5 músculos bovinos y determinaron que el músculo con mayores PPC fue el *Semimembranosus*, seguido del *Semitendinosus*, *Gluteobiceps*, *Psoas major* y *Longissimus dorsi*. Curiosamente en este mismo estudio, no se detectó diferencias en la CRA entre los músculos evaluados.

En los ovinos también se ha descrito importantes diferencias entre músculos referidas tanto a los valores de pH desarrollados durante las etapas *postmortem*, como a la capacidad de retención de agua. Comparando diferentes músculos de la canal ovina se ha establecido asociaciones entre capacidades reducidas de retención de agua y niveles de pH bajos alcanzados durante el *postmortem* (Tschirhart-Hoelscher *et al.*, 2006). Por otra parte, en corderos pesados puros y cruza, se ha detectado diferencias en las

pérdidas por cocción entre algunos músculos de la canal, siendo el músculo *Semitendinosus* el que presentó mayores pérdidas, frente al *Longissimus dorsi* que fue el de menores pérdidas. Los músculos *Semimembranosus*, *Psoas major* y *Gluteobiceps* presentaron valores intermedios (Bianchi *et al.*, 2006). En este trabajo, las diferencias en pérdidas por cocción entre los músculos estudiados no se correlacionaron con las diferencias en el pH muscular.

Por otra parte, en cuanto al estudio específico de los vínculos entre tipificación fibrilar y capacidad de retención de agua en la especie ovina, Moody *et al.* (1980) describieron una correlación positiva entre el diámetro de las fibras tipo I y las pérdidas por goteo en el músculo *Longissimus dorsi* de ovejas y capones 1/2Hampshire, 1/4Suffolk y 1/4Rambouillet de 32 Kg de peso vivo. Sin embargo, no se encontró antecedentes que establezcan correlaciones entre los tipos contráctiles y metabólicos fibrilares con la capacidad de retención de agua y las pérdidas por cocción abarcando los principales músculos de la canal ovina.

#### 4.5.3 El color y los tipos fibrilares musculares

La aceptabilidad de la carne al momento de la compra está determinada en primera instancia por el color más que por cualquier otra característica de calidad, debido a que los consumidores consideran la coloración como un fuerte indicador de frescura y calidad general de las carnes (Mancini & Hunt, 2005). La determinación instrumental de las coordenadas L\*, a\* y b\* del espacio CIELAB utilizando aparatos de medida por reflexión es una de las metodologías más difundidas para evaluar el color y la calidad general de las carnes (Kauffman & Marsh, 1987; Mancini & Hunt, 2005; Albertí & Ripoll, 2010). La coordenada L\* es conocida como el valor que representa la claridad o luminosidad y es el atributo de la sensación visual por la que el área en que se presenta el estímulo parece emitir más o menos luz en proporción a la emitida por un área similar iluminada que se perciba como blanco. El valor de L\* varía entre 0 (negro) y 100 (blanco) (Albertí & Ripoll, 2010). En carne suina se ha reportado al valor de L\* como altamente predictivo de la condición de carnes pálidas, blandas y exudativas (Brewer *et al.*, 2001). De hecho se ha demostrado que el valor de L\* aumenta en función de la actividad glicolítica muscular (Brewer *et al.*, 2001). La coordenada a\* representa la oposición visual rojo-verde, siendo los valores positivos correspondientes al rojo y los negativos al verde; al tiempo que la coordenada b\* representa la oposición visual azul-amarillo, correspondiendo los valores positivos al amarillo y los negativos al azul (Albertí & Ripoll, 2010). La coordenada a\* se encuentra fuertemente correlacionada con el contenido de pigmentos hemínicos y el estado químico de la mioglobina (Mancini & Hunt, 2005), al tiempo que (de forma similar a la coordenada L\*) la coordenada b\* se asocia positivamente con la actividad glicolítica y la palidez muscular (Meadus & MacInnis, 2000).

Desde larga data se acepta que un aumento en la proporción de fibras rojas, de contracción lenta y metabolismo predominantemente oxidativo, es capaz de mejorar la aceptabilidad en términos de color de la carne, al aumentar el nivel de rojo y el contenido en mioglobina (Klosowska *et al.*, 1975; Whipple *et al.*, 1992; Henckel *et al.*, 1997). Sin embargo, algunos trabajos demuestran que la estabilidad del color de la carne se relaciona de modo inverso con el potencial oxidativo del músculo, en particular en los bovinos (Renerre, 1984). La denominada tasa de consumo de oxígeno (OCR) ha sido identificada como un factor clave en la determinación del color de las carnes



(Madhavi & Carpenter, 1993). La OCR está directamente vinculada con la actividad mitocondrial residual presente en los músculos *postmortem* (Bendall & Taylor, 1972) y a la vez se asocia con el nivel de profundidad al que penetra el oxígeno desde la superficie expuesta de una pieza de carne. En general las bajas tasas de consumo de oxígeno permiten que el oxígeno penetre a mayores profundidades determinando que dichas piezas de carne presenten mayor estabilidad en su color (Mckenna *et al.*, 2005). Algunos investigadores tempranamente afirmaron que la tasa de consumo de oxígeno está altamente afectada por el tipo de músculo (McDougall & Taylor, 1975). De este modo, un aumento en la proporción de fibras predominantemente glicolíticas podría inducir un efecto benéfico sobre la estabilidad del color de la carne al reducir la OCR muscular (Lefaucheur & Gerrard, 2000).

Si bien la mioglobina es el principal factor determinante del color de la carne, y quien por lo tanto explica la mayoría de las diferencias intermusculares, el color de una pieza de carne también se haya fuertemente determinado por la interacción de distintos factores propios y ajenos al músculo durante el período de evolución *postmortem* del mismo. Al igual que ocurre con la capacidad de retención de agua, el color de la carne también puede verse afectado por la interacción entre elevada acidez muscular y alta temperatura (Dransfield, 1993). Básicamente, esta combinación de factores produce una desnaturalización parcial de las proteínas tanto miofibrilares como sarcoplásmicas, incluida la mioglobina, la cual además puede ser adsorbida a otros elementos proteicos. Este enmascaramiento de la mioglobina produce un aumento en la reflexión de la luz, resultando en un aspecto pálido de la carne (Kauffman & Marsh, 1987). Por el contrario, cuando la evolución *postmortem* muscular no alcanza niveles de pH suficientemente bajos, y el pH muscular permanece notoriamente por encima del punto isoeléctrico de las proteínas miofibrilares, se establece una inmovilización excesiva de las moléculas de agua, lo cual se traduce en menor capacidad para reflejar la luz y mayor absorción de la misma, por lo que la carne se torna inusualmente oscura (Kauffman & Marsh, 1987). Dado que la composición fibrilar afecta la cinética *postmortem* del pH muscular, normalmente se acepta que músculos con distintas composiciones fibrilares muestran diferencias notorias en el grado de desnaturalización proteica, que a su vez se traducen en diferencias medibles en el color de la carne (Klont *et al.*, 1998).

En un extenso estudio en el que se comparó el color instrumental de la carne proveniente de más de 30 músculos bovinos, se determinó que el músculo más luminoso de todos los estudiados fue el *Cutaneous omo-brachialis*, mientras que el menos luminoso resultó ser el *Vastus intermedius*, al tiempo que el músculo *Semimembranosus* presentó los índices de rojo y amarillo más elevados (Von Seggern *et al.*, 2005). Por otra parte, a nivel nacional Franco *et al.* (2008<sub>b</sub>) estudiaron las diferencias intermusculares en el color instrumental y su evolución durante los primeros 7 días de maduración. Estos autores determinaron que a las 24 h de maduración el músculo *Semitendinosus* resultó más luminoso y amarillo que los músculos *Gluteobiceps*, *Semimembranosus*, *Psoas major* y *Longissimus dorsi*. A la vez, comparando algunos atributos de calidad de 8 músculos bovinos, Wulf *et al.* (2002) reportaron a los músculos *Semitendinosus*, *Rectus femoris* y *Tensor fascia latae* como los más luminosos, y al músculo *Gluteus medius* como el más rojo y más amarillo, seguido en lo que a índice de amarillo se refiere por el músculo *Semitendinosus*. En la especie ovina también se ha descrito importantes diferencias en el color detectadas entre los distintos músculos de la canal. En corderos pesados puros y cruza el músculo

*Semitendinosus* resultó más luminoso y amarillo que los músculos *Gluteobiceps*, *Semimembranosus*, *Psoas major* y *Longissimus dorsi*, mientras que el músculo más rojo fue el *Psoas major* (Bianchi *et al.*, 2006). A la vez, comparando la calidad de la carne de 18 músculos de capones Tschirhart-Hoelscher *et al.* (2006) reportaron que los músculos más luminosos fueron el *Latissimus dorsi* y el *Tensor fascia latae*, mientras que el músculo más rojo y más amarillo resultó ser el *Supraspinatus*.

Sin embargo, en lo que respecta a los vínculos entre tipificación fibrilar y color de la carne ovina, solamente se ha descrito estas asociaciones en el músculo *Longissimus dorsi* de corderos de distintos biotipos carniceros, donde al parecer una mayor proporción de fibras que expresan el MyHC IIX se correlaciona positivamente con la coordenada L\* y el pH a las 24 horas *postmortem*, al tiempo que la proporción de fibras que expresan el MyHC IIA se encuentra asociada positivamente con el índice de rojo, y negativamente tanto con L\*, como con el pH a las 24 horas del sacrificio (Gardner *et al.*, 2007).

#### 4.5.4 El nivel de acortamiento muscular y los tipos fibrilares

La terneza de la carne está determinada por tres grandes factores: la dureza de fondo, la fase de endurecimiento, y la fase de tiernización o fase de ablandamiento (Luciano *et al.*, 2007).

La fase de endurecimiento está provocada por el acortamiento de los sarcómeros durante el *rigor mortis* (Koohmaraie *et al.*, 1996). La relación entre la longitud del sarcómero y la terneza de la carne es bien conocida (Swatland, 1984). La dureza de la carne, medida como la resistencia que aquella presenta al corte, es proporcional al nivel de acortamiento que presenten sus sarcómeros (Marsh & Carse, 1974). Locker & Haggard (1963) fueron los primeros en observar que los músculos aislados de bovinos se acortaban más rápidamente a 0 °C que a cualquier otra temperatura. El acortamiento que experimentan los sarcómeros durante las primeras horas *postmortem* es considerado como el principal problema originado por una refrigeración excesivamente rápida (Swatland, 1984). El efecto que el grado de enfriamiento ejerce sobre los músculos está altamente ligado al metabolismo muscular, y a los mecanismos empleados por las fibras musculares en fases de pre-*rigor* para aprovechar los precursores energéticos como la creatina fosfato y el ATP (Huff Lonergan *et al.*, 2010).

La temperatura muscular durante las fases pre y post *rigor mortis* es capaz de generar importantes efectos sobre el metabolismo muscular (Marsh, 1954) y básicamente es dicho efecto quien determina los distintos niveles de acortamiento observados a diferentes temperaturas (Huff Lonergan *et al.*, 2010). A su vez, existe una alta correlación positiva entre el grado de depleción de ATP y creatina fosfato y el nivel de acortamiento que experimentan los músculos (Hertzman *et al.*, 1993). Dado que los distintos tipos fibrilares poseen capacidades metabólicas diferentes, es decir posibilidades disímiles de obtener ATP por la vía anaeróbica (única ruta metabólica disponible una vez muerto el animal), aquellas fibras cuyo metabolismo es predominantemente oxidativo (aeróbico) resultan especialmente susceptibles al acortamiento por frío (Huff Lonergan *et al.*, 2010).

Por otra parte, se considera que la causa básica del acortamiento por frío es la incapacidad del retículo sarcoplásmico para secuestrar y unir el exceso de iones calcio que se liberan del propio retículo y de las mitocondrias, bajo la influencia de bajas temperaturas y bajos niveles de pH en el músculo pre *rigor mortis* (Kanda *et al.*, 1977). Algunas observaciones que datan de muchos años demostraron que la susceptibilidad a

un mayor o menor grado de acortamiento por frío dependía en cierta medida de la especie en cuestión. Así se demostró que tanto los músculos del conejo doméstico como los del cerdo son mucho menos susceptibles al acortamiento por frío (Marsh *et al.*, 1972), al tiempo que las carnes provenientes de corderos y bovinos resultan mucho más propensas a padecer esta alteración, probablemente debido a su mayor contenido en fibras rojas (Pearson, 1987). Las fibras rojas contienen más mitocondrias y tienen un retículo sarcoplásmico menos desarrollado (Cassens, 1971), lo que también parece contribuir a la sensibilidad de los músculos rojos al acortamiento por frío. Buege & Marsh (1975) propusieron que las mitocondrias en los músculos rojos liberaban grandes cantidades de calcio bajo condiciones ambientales frías, favoreciendo así al acortamiento por frío. Otros autores le otorgan igual responsabilidad al retículo sarcoplásmico, el cual también liberaría iones calcio que inducen la interacción entre miosina y actina provocando contracción y el consecuente acortamiento (Cornforth *et al.*, 1980).

En síntesis, ya sea por una cuestión de capacidad metabólica, o bien por poseer mayor o menor capacidad de liberación de iones calcio, las fibras rojas u oxidativas resultan más propensas a padecer los efectos del acortamiento por frío. Por esta razón, la tipificación fibrilar de los distintos músculos que componen la canal de un animal, es un factor clave a la hora de considerar el efecto de la temperatura sobre la evolución *postmortem* del músculo, el consecuente acortamiento de los sarcómeros y el desarrollo de diferentes grados de terneza en la carne.

Las diferencias intermusculares en la longitud del sarcómero han sido descritas entre varios músculos bovinos. Estudiando la calidad de la carne de 7 músculos bovinos, Stolowski *et al.*, (2006) reportaron al *Triceps brachii* como el músculo con los sarcómeros más largos, al *Semimembranosus* con valores intermedios, y a los músculos *Gluteobiceps*, *Gluteus medius*, *Longissimus dorsi* y *Vastus lateralis*, como los de sarcómeros más cortos. A su vez, Rhee *et al.*, (2004) reportaron importantes diferencias intermusculares en la longitud del sarcómero entre 11 músculos bovinos, con el siguiente ranking (ordenado desde la mayor longitud del sarcómero promedio a la menor): *Psoas major*, *Triceps brachii*, *Infraspinatus*, *Rectus femoris*, *Semitendinosus*, *Supraspinatus*, *Adductor*, *Gluteobiceps*, *Longissimus*, *Semimembranosus* y *Gluteus medius*.

En los ovinos, varios trabajos también han descrito diferencias en las longitudes del sarcómero desarrolladas por distintos músculos de la canal en respuesta a la exposición al frío (Wheeler & Koohmaraie, 1999; Bianchi *et al.*, 2006; Tschirhart-Hoelscher *et al.*, 2006). En corderos pesados puros y cruza, el músculo *Psoas major* mostró la mayor longitud del sarcómero, seguido por el *Semitendinosus*, mientras que los músculos *Gluteobiceps*, *Semimembranosus* y *Longissimus dorsi* presentaron los sarcómeros más cortos (Bianchi *et al.*, 2006). Por su parte en capones, el *Psoas major* también resultó el músculo con sarcómeros más largos, los músculos *Triceps brachii*, *Infraspinatus*, *Supraspinatus* y *Serratus ventralis* presentaron valores intermedios, al tiempo que los músculos con los sarcómeros más cortos fueron el *Adductor*, *Gluteobiceps*, *Gluteus medius*, *Longissimus lumborum*, *Longissimus thoracis* y *Semimembranosus* (Tschirhart-Hoelscher *et al.*, 2006).

Algunos investigadores afirman que en esta especie existe una fuerte correlación entre el desarrollo de niveles altos de pH *postmortem* y el acortamiento por frío (Okeudo & Moss, 2005). Sin embargo, no se encontraron trabajos que hayan correlacionado la tipificación fibrilar con el nivel de acortamiento de los sarcómeros en los principales músculos de la canal de corderos.

#### 4.5.5 La ternera de la carne y los tipos fibrilares

La propiedad física más importante de la carne, cuando ésta es consumida tras cierto grado de cocción, es su grado de ternera. Ternera y dureza son términos complejos que resultan difíciles de trasladar con exactitud a parámetros mecánicos medibles objetivamente (Swatland, 1984). El término textura por su parte implica una serie de conceptos más complejos, y normalmente se la define como la manifestación sensorial de la estructura de un alimento y la forma de reaccionar de dicha estructura a la aplicación de fuerzas. A su vez, según Dransfield *et al.* (1984), la textura lleva consigo dos componentes principales: la jugosidad y la ternera, que explican respectivamente el 19 y el 64% de las diferencias encontradas entre muestras. La ternera se define como la cualidad de la carne de permitir cortarse y masticarse con mayor o menor facilidad antes de la deglución, estando directamente ligada a la resistencia mecánica del producto consumido. La ternera es uno de los aspectos más estudiados y discutidos en la ciencia de la carne. El hecho de poder alcanzar la estandarización en términos de ternera de los productos cárnicos producidos por la industria, es uno de los más fuertes desafíos que enfrentan los científicos abocados a estos temas, dado que productos cárnicos con niveles de ternera estandarizada y garantida, son justamente los requerimientos más demandados por los consumidores del mundo (Koochmaraie, 1995).

La determinación instrumental de la textura es llevada a cabo por medio de un texturómetro, un dispositivo que permite cuantificar la resistencia tisular (medida en Kg o Newtons) tanto a fuerzas de cizallamiento como de compresión (Ruiz de Huidobro *et al.*, 2005). El método ampliamente más difundido para la determinación de la dureza de la carne es el test de fuerza de corte de Warner Bratzler, el cual incluso ha sido propuesto como alternativa para definir la calidad de la carne a escala comercial (Culioli, 1995; Shackelford *et al.*, 1999). Por otra parte, la determinación de la fuerza de compresión de una muestra de carne cruda permite estimar la resistencia debida a los principales componentes estructurales de la misma: el componente miofibrilar y el tejido conjuntivo intramuscular (Bouton *et al.*, 1975; Sacks *et al.*, 1988), de forma tal que la resistencia debida al componente miofibrilar puede estimarse en función de la fuerza de compresión al 20%, al tiempo que la fuerza de compresión al 80% está asociada a la resistencia debida al tejido conjuntivo intramuscular (Lepetit & Culioli, 1994).

Los trabajos centrados en estudiar las diferencias intermusculares en la ternera instrumental de la carne de rumiantes son abundantes. Stolowski *et al.*, (2006) reportaron el siguiente ranking muscular ordenado descendientemente para la fuerza de cizallamiento WB: *Gluteus medius*, *Triceps brachii*, *Longissimus dorsi*, *Semimembranosus*, *Semitendinosus*, *Vastus lateralis* y *Gluteobiceps*. Por su parte, comparando la fuerza de corte WB entre 14 músculos bovinos, Torrescano *et al.*, (2003) reportaron un ranking levemente diferente, en el cual el músculo *Psoas major* se ubicó a la cabeza como el más tierno, seguido por los músculos *Longissimus thoracis*, *Longissimus lumborum*, *Gluteus medius*, *Semimembranosus*, *Infraspinatus*, *Quadriceps femoris*, *Semitendinosus*, *Triceps brachii*, y *Gluteobiceps*. A su vez, en un extenso trabajo en el que también se comparó la fuerza de corte WB entre 40 músculos bovinos se determinó que el músculo *Infraspinatus* es uno de los más tiernos de la canal bovina, seguido de cerca por los músculos *Psoas major* y *Serratus ventralis* (Belew *et al.*,

2003). En este mismo trabajo los músculos *Longissimus thoracis*, *Longissimus lumborum*, *Rectus femoris*, *Gluteus medius*, *Triceps brachii*, *Supraspinatus* y *Gluteobiceps* se ubicaron en niveles intermedios con fuerzas de corte de entre 3 y 4 Kg, mientras que los músculos *Semitendinosus*, *Adductor*, *Semimembranosus* y *Vastus lateralis* presentaron fuerzas de corte superiores a los 4 Kg (Belew *et al.*, 2003). Sin embargo, poco después Rhee *et al.* (2004) reportaron un ranking de terneza instrumental comparando 11 músculos bovinos que mostró importantes diferencias con los resultados descritos por Belew *et al.* (2003). En este trabajo el músculo *Psoas major* se ubicó como el músculo más tierno, superando al *Infraspinatus*, el músculo *Gluteus medius* presentó una fuerza de corte comparativamente alta, y el *Supraspinatus* fue reportado como el músculo menos tierno de todos los evaluados (Rhee *et al.*, 2004).

En los ovinos también existe cierta inconsistencia respecto a los rankings de terneza instrumental reportados por diferentes autores. En corderos de la raza Awassi, Abdullah & Qudsieh (2009) describieron al músculo *Semitendinosus* como el más tierno y al *Semimembranosus* como el menos tierno, en comparación con los músculos *Gluteobiceps* y *Longissimus dorsi*, quienes se ubicaron en valores intermedios de fuerza de corte WB. Resultados similares fueron descritos para corderos pesados puros y cruza, en donde tras comparar la fuerza de corte entre 5 músculos se determinó el siguiente ranking decreciente: *Semimembranosus*, *Gluteobiceps*, *Longissimus dorsi*, *Semitendinosus* y *Psoas major* (Bianchi *et al.*, 2006). Sin embargo, comparando la fuerza de corte entre 18 músculos de capones de razas laneras, se determinó que el músculo *Serratus ventralis* es quien presenta mayor terneza, seguido en orden decreciente por los músculos *Longissimus thoracis* y *Longissimus lumborum*. Los músculos *Rectus femoris*, *Infraspinatus*, *Gluteobiceps*, *Psoas major*, *Vastus lateralis* y *Triceps brachii* les siguieron sin resultar diferentes entre sí, mientras que por debajo se ubicaron los músculos *Supraspinatus*, *Gluteus medius*, *Adductor* y *Semitendinosus*, siendo el músculo *Semimembranosus* el que mayor fuerza de corte presentó de todos los estudiados (Tschirhart-Hoelscher *et al.*, 2006).

En cuanto a los vínculos entre la tipificación fibrilar y la terneza de la carne, como ya se mencionó antes, la identificación de una tipificación fibrilar de excelencia para la aptitud de consumo de las carnes no ha sido aún definida, y de hecho es muy probable que la composición fibrilar que favorezca más la aceptabilidad de la carne varíe entre las distintas especies y categorías de animales productores de carne. En los rumiantes, los trabajos encontrados que relacionan los tipos fibrilares con la terneza de la carne son bastante contradictorios. En corderos, Valin *et al.* (1982) identificaron algunas correlaciones entre los tipos fibrilares predominantes en biopsias de los músculos *Stilohioideo* y *Scutulo auricularis superficialis accessorius*, con la calidad de la carne en el músculo *Longissimus dorsi*, y afirmaron que en aquellos animales con músculos más rojos su carne resultaba más tierna. Más tarde, Solomon & Lynch (1988) indujeron un aumento en la población de fibras tipo I en detrimento de las tipo II valiéndose de una manipulación energética de la dieta, y demostraron que en el músculo *Longissimus dorsi* de corderos un aumento en la proporción de fibras tipo I era capaz de reducir la fuerza de corte y mejorar la aceptabilidad en términos de terneza. Resultados similares fueron obtenidos en los bovinos donde un aumento en el diámetro de las fibras tipo I favoreció la terneza en el músculo *Longissimus dorsi* (Maltn *et al.*, 1998). Sin embargo, en la misma especie también se ha descrito una correlación positiva entre el porcentaje o el área ocupada por las fibras predominantemente glicolíticas y la terneza (Seideman, 1986).

La terneza de la carne está a su vez afectada por lo que se conoce como fase de ablandamiento o tiernización; un conjunto de reacciones enzimáticas llevadas a cabo por varios complejos proteolíticos. De todas las enzimas proteolíticas involucradas en dicho proceso, el sistema integrado por las enzimas calcio-dependientes: calpaínas y su inhibidor específico calpastatina, es considerado como el principal responsable de los procesos de tiernización *postmortem* de la carne (Kendall *et al.*, 1993; Huff-Lonergan *et al.*, 1996; Geesink & Koohmaraie, 1999). En ese sentido, algunos investigadores han detectado correlaciones entre el contenido de calpaínas y/o calpastatina y los tipos fibrilares predominantes en diferentes músculos de la canal. En la especie ovina se ha asociado positivamente una elevada proporción de fibras tipo I con mayores niveles y actividades de la calpastatina (Ouali & Talmant, 1990; Singh *et al.*, 1997; Sazili *et al.*, 2005), lo que sugiere que aquellos músculos con predominio de fibras de contracción lenta y metabolismo predominantemente oxidativo serían menos propensos al desarrollo de mayores tasas de tiernización durante las etapas *postmortem*. Algunos resultados similares también se han propuesto para los bovinos (O' Halloran *et al.*, 1997). Sin embargo, a pesar de que para algunos músculos de la canal como el *Longissimus dorsi* una proporción elevada de fibras tipo II se condijo con una mayor terneza, esto no ocurre para todos los músculos de igual manera, y de hecho un músculo con una elevada proporción de fibras tipo I como lo es el *Supraspinatus* no presentó las mayores fuerzas de corte en comparación con otros músculos de la canal ovina estudiados (Sazili *et al.*, 2005). Incluso, en los músculos *Longissimus dorsi*, *Semitendinosus*, *Supraspinatus*, *Trapezius* y *Tensor fasciae latae* de ovinos, no se detectó ningún tipo de correlación entre la fuerza de corte y los tipos fibrilares predominantes (Sazili *et al.*, 2005). Probablemente la ausencia de una relación lineal entre proporción de fibras oxidativas, contenido de calpastatina y terneza sea debida, entre otras cosas, a que las características fibrilares musculares, además de afectar la tasa de tiernización a través del contenido de calpastatina, también influyen sobre la actividad de las calpaínas y la susceptibilidad de sus sustratos. El efecto de la tipificación fibrilar sobre estas variables se suscita a través de la cinética del pH *postmortem*, de forma tal que músculos con diferentes tasas de descenso del pH *postmortem* presentan distintas tasas de tiernización explicables a través de diferencias en sus actividades calpaínicas, así como también en la degradabilidad de sus sustratos proteicos (Robson *et al.*, 1997; Warner *et al.*, 1997; Huff, Lonergan & Lonergan, 1999).

Por otra parte, en la especie suina, en la cual los trabajos referidos a tipos fibrilares y calidad de carne son bastante más numerosos, existe una serie de reportes que asocian de manera también contradictoria tanto la composición fibrilar como las variables morfométricas de cada tipo fibrilar con la aceptabilidad de la carne. Algunos afirman que una mayor capacidad oxidativa muscular favorece la terneza de la carne (Essén-Gustavsson & Fjelner-Modig, 1985). Sin embargo, para Ruusunen (1996) la terneza no solamente está favorecida por una mayor proporción de fibras tipo I, sino que también resulta importante el efecto que ejerce un menor diámetro de estas fibras sobre dicho atributo. Por el contrario, algunos autores afirman que una mayor proporción de fibras IIB - de mayor diámetro - en detrimento de la cantidad de fibras IIA, trae aparejada una mejora en la terneza de la carne (Ashmore, 1974); mientras que otros afirman efectos negativos de un incremento de las fibras IIB sobre la aceptabilidad de la carne (Lefaucheur, 1989). Similares resultados fueron reportados por Karlsson *et al.* (1993), quienes asociaron negativamente la proporción de fibras IIB y la fuerza de corte, y positivamente la proporción de fibras tipo I y la terneza instrumental. Según Malttn *et*

al. (1997) las variaciones en el diámetro promedio de las fibras IIA también son capaces de afectar la terneza instrumental de la carne en los cerdos.

En síntesis, si bien existen varios reportes que vinculan la terneza y/o la textura con la composición fibrilar, tanto en rumiantes como en suinos, varios de ellos presentan información contradictoria, se limitan a uno, o bien a un número reducido de músculos, y además, a pesar del interés manifiesto en la literatura por identificar asociaciones entre la tipificación fibrilar y las características de calidad de la carne para cada especie, biotipo y categoría en particular, no se encontraron reportes que asocien estas características en corderos y que abarquen, a la vez, un número considerablemente alto de músculos.

#### **4.6 El desosado en caliente como alternativa para el estudio de la relación entre tipificación fibrilar y calidad de carne**

El desosado en caliente es definido como el procedimiento mediante el cual los músculos son separados de la carcasa previo al desarrollo completo del *rigor mortis* (Devine *et al.*, 2004). Esta práctica ofrece una serie de ventajas que incluyen: reducir las pérdidas por goteo y mermas, reducir los costos energéticos generados durante el enfriamiento, maximizar el uso de las cámaras frigoríficas, ahorrar tiempo y facilitar el trabajo (McPhail, 1995). También se ha descrito que el rápido enfriamiento de los músculos que son separados de la canal antes de que se desarrolle por completo el *rigor mortis* se acompaña de una mejora en el color y su estabilidad debido a una atenuación en el proceso de desnaturalización proteica que se genera cuando interaccionan bajos niveles de pH con altas temperaturas musculares (Samuel *et al.*, 2002). Sin embargo, el desosado en caliente puede traer aparejadas también una serie de desventajas sobre la calidad de la carne, siendo el principal problema reconocido el acortamiento por frío y la consecuente reducción en el nivel de terneza del producto (Devine *et al.*, 2004).

La aplicación del desosado en caliente de carcasas ovinas no es una práctica demasiado difundida (Waylan & Kastner, 2004) y a su vez, la literatura disponible a cerca de las características cualitativas de la carne ovina obtenida de este modo es relativamente escasa.

En la especie ovina se ha investigado los efectos del desosado en caliente (previa estimulación eléctrica) y de la temperatura con la que se desarrolla el *rigor mortis* sobre algunas características de calidad de carne del músculo *Longissimus dorsi* (Devine *et al.*, 2002). En este estudio se demostró que cuando el *rigor mortis* se inicia a una temperatura de 35 °C, el músculo *Longissimus dorsi* muestra menor longitud del sarcómero y menor terneza en relación a los músculos que ingresan al rigor a 18 °C. Por otra parte, el inicio del rigor a 35 °C determinó mayores pérdidas por cocción, al tiempo que en lo que a color respecta, los músculos que ingresaron al rigor a mayores temperaturas mostraron mayor luminosidad, no existiendo diferencias en los índices de rojo ni de amarillo (Devine *et al.*, 2002).

Más recientemente, Toohey y Hopkins (2006) estudiaron la aceptabilidad de carne desosada en caliente (previa estimulación eléctrica) e inmediatamente congelada, proveniente del músculo *Longissimus dorsi* de ovejas adultas. Los resultados de este trabajo indicaron que la carne ovina procesada por este método presenta mayor fuerza de corte y menor aceptabilidad.

A pesar de existir relativo consenso en cuanto a los efectos positivos y negativos que se generan sobre los diferentes atributos de calidad de carne tras el desosado en caliente y el rápido enfriamiento, no se encontró antecedentes que describan el efecto del desosado en caliente sobre los principales atributos de calidad instrumental de la carne en los principales músculos de la canal de corderos.

Por otra parte y de acuerdo a lo antes señalado, varios de los principales atributos cualitativos de la carne se encuentran fuertemente afectados por la cinética *postmortem* del pH muscular, y en particular por la interacción entre bajos niveles de acidez y temperatura muscular elevada, lo cual depende en gran medida de las características fibrilares de los distintos músculos. En términos generales se suele aceptar que aquellos músculos constituidos predominantemente por fibras rápidas y glicolíticas experimentan un descenso del pH más acentuado que lleva a que, al alcanzar los máximos niveles de acidez, cuando todavía el calor muscular no se ha disipado, se desencadenen severas alteraciones sobre la capacidad de retención de agua y el color del producto (Klont *et al.*, 1998). Sin embargo, cuando se produce el enfriado comercial de la canal de un animal de abasto, las diferencias intermusculares en la velocidad de enfriamiento debidas al grado de cobertura grasa y la posición anatómica, podrían alterar la interpretación de las relaciones existentes entre las características musculares y sus atributos de calidad (Monin & Ouali, 1992). Es decir que músculos con similares características fibrilares, pero con distinta ubicación anatómica, pueden mostrar diferencias marcadas en algunos atributos de calidad, debidas principalmente a sus diferentes velocidades de enfriamiento.

De forma similar, si bien normalmente se acepta que aquellos músculos constituidos por fibras lentas y oxidativas tienden a experimentar mayor nivel de acortamiento por frío, tanto las diferencias en la velocidad de enfriamiento, como los distintos niveles de estiramiento a los que se someten los músculos cuando se enfrían en la canal colgada, podrían alterar la interpretación de las relaciones entre tipos fibrilares, la longitud del sarcómero y consecuentemente la terneza.

Por esta razón, el estudio de las relaciones entre tipificación fibrilar y calidad de carne en diferentes músculos desosados en caliente y enfriados separados de sus relaciones anatómicas, podría contribuir al conocimiento del efecto preciso que ejerce la tipificación fibrilar sobre la calidad de la carne, al permitir estudiar dichas relaciones mitigando las diferencias intermusculares tanto en términos de velocidad de enfriamiento, como en lo que a nivel de estiramiento se refiere.



## **5. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS**

### **5.1 Hipótesis**

Las proporciones y características morfométricas de los distintos tipos de fibras musculares esqueléticas varían entre los distintos músculos de la canal de corderos y se correlacionan de forma heterogénea (según el tipo muscular) con los atributos de calidad instrumental de la carne.

De la misma forma, los diferentes músculos de la canal de corderos presentan diferencias apreciables en la calidad instrumental de la carne.

Los distintos tipos musculares (grupos contráctiles-metabólicos) se ven afectados de forma diferencial en sus atributos de calidad instrumental por el desosado en caliente y la maduración en condiciones de refrigeración durante las primeras 24 h post-sacrificio.

A su vez, el desosado en caliente afecta el modo cómo se correlaciona la tipificación fibrilar y la calidad instrumental de la carne en los principales músculos de la canal ovina.

### **5.2. Objetivo general**

Identificar y estudiar la composición fibrilar, la calidad instrumental de la carne y sus asociaciones en los principales músculos (procesados y madurados convencionalmente o desosados en caliente) de la canal de corderos pesados.

### **5.3. Objetivos particulares**

- Describir la composición fibrilar según tipos histoquímicos contráctiles y metabólicos de los principales músculos de la canal de corderos.
- Describir las características morfométricas de cada tipo fibrilar en los principales músculos de la canal de corderos.
- Agrupar los principales músculos de la canal de corderos en función de sus características fibrilares.
- Describir las características de calidad instrumental de carne más importantes (pH, capacidad de retención de agua, color, terneza instrumental, pérdidas por cocción y longitud del sarcómero) para cada uno de los principales músculos procesados y madurados convencionalmente o desosados en caliente, de la canal de corderos.
- Estudiar el efecto diferencial del desosado en caliente sobre la calidad instrumental de la carne en los principales músculos de la canal de corderos.
- Describir las correlaciones entre las distintas variables estudiadas en los principales músculos de la canal de corderos pesados, así como en los grupos musculares homogéneos previamente identificados, desosados en frío y en caliente.

## **6. ESTRATEGIA DE LA INVESTIGACIÓN**

El trabajo se realizó a partir de corderos pesados con destino a faena procedentes de la Estación Experimental Dr. Mario A. Cassinoni de la Facultad de Agronomía de la UdelaR. Las determinaciones de calidad instrumental de la carne (pH, capacidad de retención de agua, color, terneza y pérdidas por cocción) fueron medidas en el Laboratorio de Calidad de Carne de la EEMAC. Las determinaciones de tipificación

fibrilar y longitud del sarcómero se realizaron en el laboratorio del Área de Histología y Embriología (Depto. de Morfología y Desarrollo-FVET-UdelaR). A partir de los resultados de la presente tesis se obtuvo una primera publicación conteniendo la descripción de las diferencias intermusculares en las variables histológicas de tipificación fibrilar en los principales músculos de la canal ovina. Dicha publicación es incluida como anexo en la presente tesis (“Histochemical fiber types in 16 heavy-lamb skeletal muscles” Small Ruminant Research 125 (2015) 88–92).

Por otra parte, una segunda publicación incluyendo la descripción de las variables de calidad de carne y sus asociaciones con las variables de tipificación fibrilar se encuentra bajo proceso de revisión en la revista Animal Production Science.

## **7. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **7.1. Animales y muestreo**

Para el experimento se utilizó 9 corderos pesados cruce Poll Dorset sacrificados a los 14 meses de edad con un peso vivo promedio de  $71,96 \pm 7,4$  kg, y un peso de canal promedio de  $32,3 \pm 3,4$  kg. Inmediatamente después del sacrificio se les tomó muestras (prismas rectangulares de aproximadamente  $2\text{cm}^3$ ) de la porción media del vientre expuesto de los músculos:

- 1- *Semitendinosus*.
- 2- *Semimembranosus*.
- 3- *Gluteobiceps* (porción craneal y porción caudal).
- 4- *Gluteus medius*.
- 5- *Vastus lateralis*.
- 6- *Rectus femoris*.
- 7- *Adductor*.
- 8- *Psoas major*.
- 9- *Longissimus dorsi* (*lumborum* y *thoracis*).
- 10- *Supraspinatus*.
- 11- *Infraspinatus*.
- 12- *Serratus ventralis*.
- 13- *Triceps brachii* (*caput longum* y *caput laterale*).

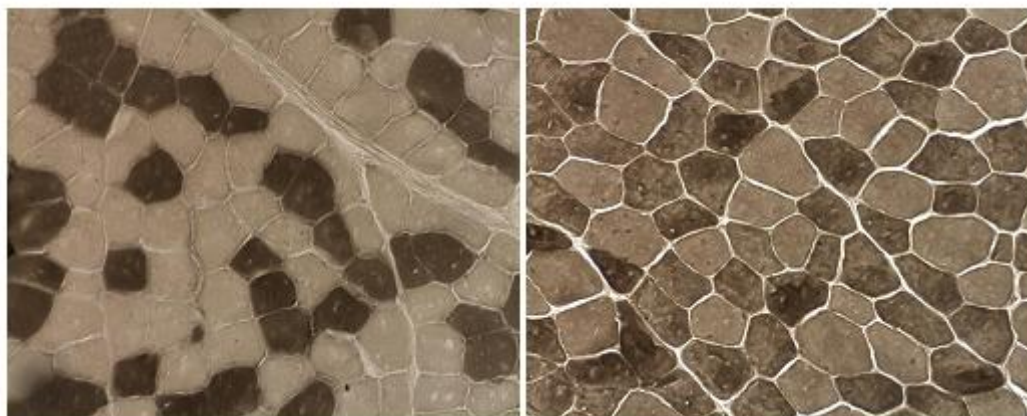
Las muestras tomadas se fijaron rápidamente por inmersión en nitrógeno líquido, garantizando una demora no mayor a 30 minutos entre el sacrificio del animal y la fijación, y se almacenaron a  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  hasta su procesamiento.

### **7.2. Técnicas histoquímicas**

Las muestras fijadas por congelación se incluyeron en un medio de inclusión para criostato (Cryomatrix, Thermo Shandon Limited, USA), se equilibraron a  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  y se obtuvo secciones de  $24\text{ }\mu\text{m}$  de espesor en un criostato (International Equipment, Needham Heights, Massachusetts).

### 7.2.1. Reacción de la ATPasa miofibrilar

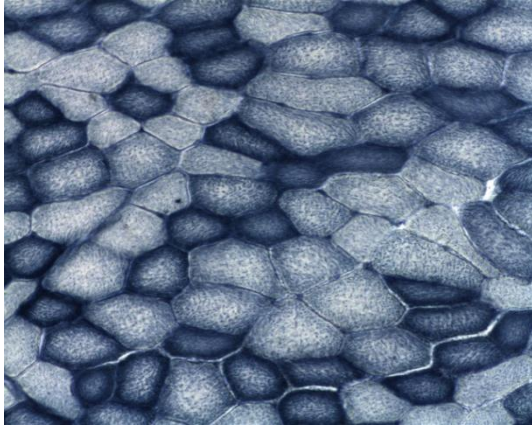
Los cortes obtenidos por congelación en láminas portaobjetos se trataron para la reacción histoquímica de la ATPasa miofibrilar siguiendo los protocolos modificados de las preincubaciones ácida y alcalina descritas por Snow *et al.* (1982). Los cortes seriados de cada músculo fueron preincubados durante 15 minutos a 22 °C en una solución alcalina con pH 10,35 (0,1 M CaCl<sub>2</sub>; 0,07 M acetato de sodio; 0,075 M barbital sódico); y en una solución ácida con pH 4,35 (0,2 M acetato de sodio ajustada con ácido acético). Tras un lavado de 5 minutos en agua destilada, los cortes se incubaron durante 60 m a 22 °C en una solución (pH 9,45) constituida por 0,1 M CaCl<sub>2</sub>; 0,07 M acetato de sodio; 0,075 M barbital sódico; y 1,5 mg/ml de ATP. Luego de finalizada la incubación, los cortes se sometieron a dos baños consecutivos en CaCl<sub>2</sub> 0,2 M; un lavado de 5 minutos en CoCl<sub>2</sub> al 2 %; lavados de 5 m en barbital sódico 0,01 M y agua destilada; y finalmente, un lavado de 1 m en sulfuro de amonio al 1 %. La reacción de la ATPasa miofibrilar permite identificar fibras de contracción lenta (tipo I) (fuertemente positivas en los cortes preincubados a pH ácido y negativas en las preincubaciones alcalinas), de fibras de contracción rápida o tipo II (positivas en preincubaciones alcalinas y negativas en las ácidas). En la Figura 5 se muestran cortes histológicos del músculo *Supraspinatus* tratado con dicha reacción.



**Figura 5:** Cortes histológicos del músculo *Supraspinatus* ovino tratados con la reacción histoquímica de la ATPasa miofibrilar tras preincubación ácida (imagen de la izquierda) y alcalina (imagen de la derecha). Las fibras tipo I aparecen fuertemente positivas en la imagen de la izquierda y negativas en la de la derecha.

### 7.2.2. Reacción NADH tetrazolium reductasa

Para revelar la actividad oxidativa mitocondrial en los diferentes tipos de fibras musculares, los cortes histológicos fueron incubados durante 45 minutos en una solución compuesta por Tris buffer (pH= 7,4), 8 mg de sal disódica de NADH (Sigma N-81129) y 10 mg de nitroblue tetrazolium (Sigma N-6876). Esta técnica permite diferenciar fibras musculares con diferentes niveles de actividad oxidativa al teñir de un color azul más intenso a aquellas fibras con mayores niveles de actividad mitocondrial. En la Figura 6 se muestra un corte histológico del músculo *Longissimus dorsi* ovino ilustrando tal técnica.



**Figura 6:** Corte histológico del músculo *Longissimus dorsi* ovino tratado con la reacción histoquímica NADH tetrazolium reductasa.

### 7.2.3. Tipificación y morfometría fibrilar

La tipificación fibrilar en cada músculo se realizó mediante un análisis de imágenes, cuantificando 400 fibras para cada músculo en cada una de las técnicas histoquímicas utilizadas. La cantidad de cada tipo fibrilar se expresó como porcentaje sobre el total de fibras cuantificadas. La ATPasa ácida fue la técnica empleada para determinar la proporción de fibras de contracción lenta (tipo I) y rápida (tipo II), utilizando la ATPasa alcalina como validación de los resultados obtenidos con la técnica ácida (Greenwood *et al.*, 2000). La reacción NADH-TZ fue utilizada para expresar la proporción de fibras oxidativas, intermedias y glicolíticas. Para cada uno de los tipos fibrilares identificados con las distintas técnicas se calculó a su vez el volumen porcentual (%V) ocupado por las mismas, mediante la superposición de una grilla conteniendo 120 puntos sobre 8 fotos tomadas al azar para cada músculo y animal. El diámetro fibrilar fue medido utilizando un software de análisis de imágenes (Infinity capture, Lumenera corporation, Ottawa, Canadá) sobre al menos 50 fibras de cada tipo (I, II, oxidativas, intermedias y glicolíticas), considerando siempre la medición del diámetro mínimo por corte de fibra para evitar posibles errores vinculados a la oblicuidad del corte. Los mismos se expresaron como el promedio de la totalidad de las mediciones.

La actividad oxidativa fibrilar fue estimada para cada músculo a través del cálculo de un índice oxidativo utilizando la siguiente ecuación:  $(1 \times Vol-int) + (2 \times Vol-oxi)$ , donde *Vol-int* es el volumen porcentual ocupado por las fibras metabólicamente intermedias y *Vol-oxi* es el volumen porcentual ocupado por las fibras oxidativas. La aplicación de esta ecuación para estimar la actividad oxidativa muscular se basó en una metodología ampliamente difundida para estimar los niveles de expresión de diversas proteínas en determinaciones inmunohistoquímicas (Boos *et al.*, 1996).

### 7.2.4. Clasificación de los músculos estudiados en función de sus propiedades fibrilares

Los diferentes músculos estudiados fueron clasificados en función de sus características fibrilares contráctiles y metabólicas mediante un análisis de conglomerados (*cluster*) de *K* medias. Este método permitió la agrupación de los distintos casos (los diferentes músculos estudiados) basándose en las distancias existentes entre ellos para el conjunto

de variables de tipificación fibrilar estudiadas (porcentajes, %V y diámetros promedio de todos los tipos fibrilares e índices oxidativos).

### **7.3. Desosado y determinación de los parámetros de calidad instrumental de la carne**

Con el fin de estudiar el efecto del tipo de desosado (caliente vs frío) sobre la calidad instrumental de la carne, los animales se dividieron en dos grupos experimentales: Desosado en frío (n=5) y Desosado en caliente (n=4). Inmediatamente después de finalizada la toma y fijación de muestras para los análisis histoquímicos, los músculos de los animales pertenecientes al grupo Desosado en caliente fueron disecados, pesados y envasados individualmente en bolsas de polietileno permeables al oxígeno, para luego ser enfriados a 4° C por 24 h. Por su parte, las carcasas de los animales pertenecientes al grupo Desosado en frío fueron enfriadas convencionalmente a 4° C por 24 h, y una vez culminado el proceso de enfriado, se procedió a la disección y pesaje de cada uno de los músculos a estudiar. La determinación de los distintos parámetros de la calidad instrumental de la carne se realizó en ambos grupos experimentales a las 24 h de su sacrificio en el Laboratorio de Calidad de Carne de la estación Experimental “Dr. Mario A. Cassinoni”.

Se determinó el pH para cada uno de los músculos utilizando un pHímetro con sonda de penetración especial para carne.

Las coordenadas L\* (luminosidad), a\* (índice de rojo) y b\* (índice de amarillo) de color instrumental se determinaron con un colorímetro por triplicado en cada uno de los músculos tras una hora de exposición al oxígeno (*blooming*).

La capacidad de retención de agua (CRA) se determinó según el método de medición por compresión, basado en la diferencia de peso entre una muestra inicial de 5 g de carne y la misma muestra, tras la aplicación de una presión de 2,250 kg durante 5 minutos. La misma se expresó porcentualmente (cantidad de jugo liberado).

La longitud de los sarcómeros se midió para cada uno de los músculos por medio de la técnica histológica descrita por Gil *et al.* (2005). Las muestras de músculo se fijaron en glutaraldehído al 2,5%; se realizó 20 mediciones por músculo, y la longitud del sarcómero se expresó como promedio en  $\mu\text{m}$  para cada músculo.

Para las determinaciones de terneza instrumental se utilizó las mediciones de fuerza de corte y la fuerza de compresión. La fuerza de corte se determinó mediante la cizalla Warner-Bratzler adaptada a un bastidor de ensayos Instron® a partir de muestras de cada músculo de 2,5 cm de espesor, con las fibras musculares perpendiculares a la superficie del corte. De cada muestra se extrajo sub-muestras cilíndricas de aproximadamente 1,27 cm de diámetro, luego de una cocción a 70 °C de temperatura. Se determinó también la fuerza de compresión al 20%, al 80% y máxima, utilizando la célula de Lepetit-Theix. Esta célula permite descomponer la fuerza de compresión en los efectos debidos al componente miofibrilar (compresión al 20%) y a la trama conjuntiva muscular (compresión al 80%) (Lepetit & Culioli, 1994).

Las muestras destinadas al análisis de fuerza de corte fueron pesadas antes y después de la cocción hasta alcanzar una temperatura interna de 70 °C. El cociente entre la diferencia de ambos pesos, dividido el peso antes de la cocción, se utilizó para calcular las pérdidas por cocción.

## **7.4. Análisis estadístico**

Las diferencias entre músculos en la proporción de los distintos tipos fibrilares, los volúmenes porcentuales ocupados, los diámetros fibrilares y los índices oxidativos se determinaron mediante análisis de varianza (ANOVA).

La agrupación de los músculos en función de sus características fibrilares se realizó mediante un análisis de conglomerados de  $K$  medias utilizando el paquete estadístico Statistica (Statsoft, Tulsa, OK, USA); se predefinió 3 conglomerados y se consideró todas las variables de tipificación fibrilar estudiadas.

Para estudiar el efecto del tipo de músculo sobre las características de calidad instrumental de la carne, se consideró dos grupos experimentales (Desosado en caliente y desosado en frío). El efecto del músculo dentro de cada grupo experimental, sobre las características de calidad instrumental de la carne se estudió mediante ANOVA, considerando un diseño experimental completamente aleatorizado, utilizando el paquete estadístico Statistica (Statsoft, Tulsa, OK, USA).

El efecto del tipo de desosado (desosado en caliente vs desosado en frío) sobre las distintas variables de calidad instrumental de la carne para el total de los músculos estudiados así como para los conglomerados musculares se analizó mediante ANOVA.

La asociación entre las variables de tipificación fibrilar y calidad instrumental de la carne se analizó a través del coeficiente de correlación de Pearson. En ambos grupos experimentales, se estudió correlaciones seleccionadas entre variables de tipificación fibrilar y calidad instrumental de la carne tanto para la totalidad de los músculos como para los distintos conglomerados musculares homogéneos, definidos en función de sus características fibrilares.

## **8. RESULTADOS**

### **8.1. Diferencias intermusculares en la tipificación fibrilar**

#### **8.1.1 Características contráctiles**

Los diferentes músculos de la canal ovina estudiados mostraron diferencias tanto en la proporción, como en el diámetro y el volumen porcentual ocupado por las fibras tipo I y II (Tabla I-Figuras 7 y 8).

El músculo *Serratus ventralis* mostró la mayor proporción y volumen porcentual de fibras lentas, siendo conjuntamente con el músculo *Infraspinatus* el que presentó mayor diámetro promedio de este tipo fibrilar.

El músculo *Supraspinatus* presentó mayor proporción aunque menor diámetro de fibras lentas que el músculo *Infraspinatus*. No hubo diferencias entre ambos músculos en volúmenes porcentuales ocupados por este tipo fibrilar.

A pesar de contener fibras de tipo I de escaso diámetro, el músculo *Psoas major* presentó una elevada proporción de estas fibras y un alto volumen porcentual ocupado por las mismas.

En lo que respecta al músculo *Triceps brachii*, ambas porciones estudiadas (*caput longum* y *caput laterale*) no tuvieron diferencias en la proporción de fibras lentas,

aunque el *Triceps brachii caput laterale* mostró mayor diámetro promedio de las fibras tipo I, y un volumen porcentual ocupado por estas fibras más elevado.

Por su parte, la porción craneal del músculo *Gluteobiceps* mostró mayor proporción, diámetro promedio, y volumen porcentual de fibras tipo I que su contraparte caudal.

En cuanto a los músculos del cuádriceps femoral estudiados (*Vastus lateralis* y *Rectus femoris*), a pesar de que no hubo diferencias entre ambos músculos en la proporción de fibras lentas, el *Vastus lateralis* presentó mayor diámetro promedio y mayor volumen porcentual ocupado por estas fibras.

Las dos porciones estudiadas del músculo *Longissimus (thoracis y lumborum)* no presentaron diferencias en la distribución y morfometría de las fibras lentas, aunque el *Longissimus lumborum* presentó mayor diámetro y volumen porcentual ocupado por las fibras de tipo II en comparación con el *Longissimus thoracis*.

A pesar de presentar diámetros fibrilares similares a los de otros músculos, el músculo *Semitendinosus* presentó la menor proporción de fibras tipo I, siendo también el de menor volumen porcentual ocupado por fibras lentas y mayor proporción y volumen porcentual ocupado por fibras rápidas.

**Tabla I:** Características fibrilares contráctiles (porcentaje, diámetro promedio ( $\mu\text{m}$ ) y volumen porcentual ocupado por las fibras tipo I y II) en los principales músculos de la canal de corderos pesados. Los valores representados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados.

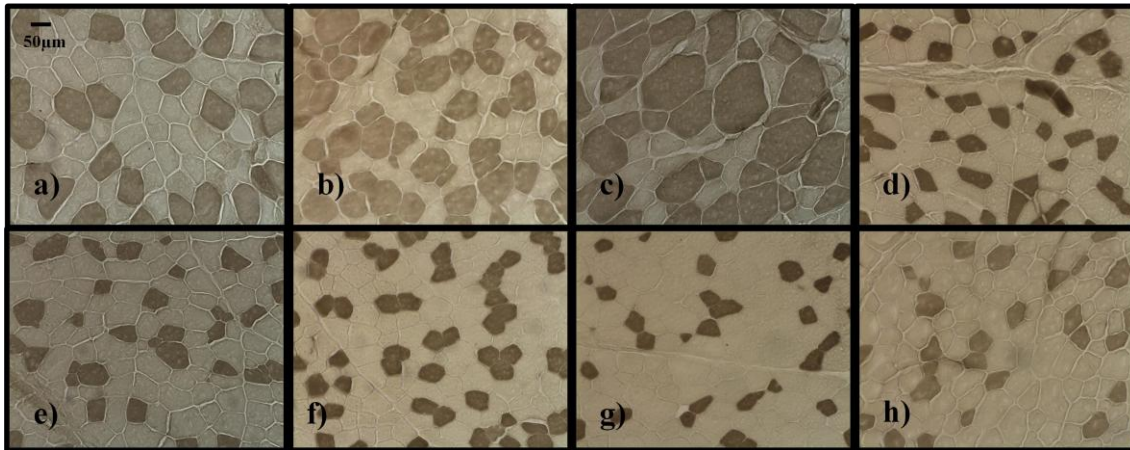
Músculo	% tipo I	Diámetro promedio tipo I( $\mu\text{m}$ )	Diámetro promedio tipo II( $\mu\text{m}$ )	Volumen % tipo I	Volumen % tipo II
<i>Serratus ventralis</i>	49,8 $\pm$ 1,7 <sup>a</sup>	64,4 $\pm$ 1,6 <sup>a</sup>	47,9 $\pm$ 1,5 <sup>b</sup>	52,5 $\pm$ 1,7 <sup>a</sup>	34,6 $\pm$ 1,8 <sup>j</sup>
<i>Supraspinatus</i>	35,2 $\pm$ 1,7 <sup>b</sup>	55,9 $\pm$ 1,8 <sup>b</sup>	47,9 $\pm$ 1,6 <sup>b</sup>	32,6 $\pm$ 1,6 <sup>b</sup>	55,6 $\pm$ 1,7 <sup>i</sup>
<i>Infraspinatus</i>	29,9 $\pm$ 1,8 <sup>c</sup>	64,2 $\pm$ 1,8 <sup>a</sup>	50,2 $\pm$ 1,6 <sup>ab</sup>	34,8 $\pm$ 1,8 <sup>b</sup>	56,6 $\pm$ 1,9 <sup>i</sup>
<i>Psoas major</i>	27,9 $\pm$ 1,7 <sup>c</sup>	38,5 $\pm$ 1,6 <sup>de</sup>	37,3 $\pm$ 1,5 <sup>d</sup>	24,6 $\pm$ 1,8 <sup>c</sup>	64,8 $\pm$ 1,9 <sup>h</sup>
<i>Triceps brachii caput laterale</i>	26,6 $\pm$ 1,8 <sup>cd</sup>	52,9 $\pm$ 1,8 <sup>b</sup>	52,7 $\pm$ 1,6 <sup>a</sup>	22,3 $\pm$ 1,9 <sup>c</sup>	62,9 $\pm$ 2,1 <sup>h</sup>

<i>Triceps brachii</i> <i>caput longum</i>	21,4 ± 1,9 <sup>de</sup>	44,9 ± 1,9 <sup>c</sup>	47,9 ± 1,8 <sup>b</sup>	16,3 ± 1,9 <sup>de</sup>	72,3 ± 2,1 <sup>fg</sup>
<i>Gluteobiceps</i> Craneal	24,9 ± 1,8 <sup>cd</sup>	45,3 ± 1,8 <sup>c</sup>	51,4 ± 1,6 <sup>ab</sup>	18,9 ± 1,8 <sup>d</sup>	71,7 ± 1,9 <sup>g</sup>
<i>Gluteobiceps</i> Caudal	13,9 ± 2,1 <sup>fg</sup>	37,7 ± 2,1 <sup>e</sup>	46,9 ± 1,9 <sup>b</sup>	8,9 ± 2,1 <sup>fg</sup>	83,3 ± 2,3 <sup>abc</sup>
<i>Vastus lateralis</i>	17,8 ± 1,6 <sup>ef</sup>	44,6 ± 1,5 <sup>c</sup>	52,5 ± 1,4 <sup>ab</sup>	13,9 ± 1,6 <sup>ef</sup>	76,9 ± 1,7 <sup>def</sup>
<i>Rectus femoris</i>	13,5 ± 1,6 <sup>fg</sup>	38,9 ± 1,5 <sup>de</sup>	50,6 ± 1,4 <sup>ab</sup>	8,6 ± 1,6 <sup>g</sup>	80,48 ± 1,7 <sup>bcd</sup>
<i>Longissimus</i> <i>lumborum</i>	10,9 ± 1,8 <sup>g</sup>	42,9 ± 1,8 <sup>cd</sup>	47,3 ± 1,6 <sup>b</sup>	8,2 ± 1,8 <sup>g</sup>	84,2 ± 1,9 <sup>ab</sup>
<i>Longissimus thoracis</i>	13,2 ± 1,8 <sup>fg</sup>	39,1 ± 1,8 <sup>de</sup>	40,4 ± 1,6 <sup>cd</sup>	10,9 ± 1,8 <sup>fg</sup>	78,6 ± 1,9 <sup>cde</sup>
<i>Gluteus medius</i>	17,5 ± 1,7 <sup>ef</sup>	44,3 ± 1,6 <sup>c</sup>	50,3 ± 1,5 <sup>ab</sup>	12,0 ± 1,7 <sup>efg</sup>	75,4 ± 1,8 <sup>efg</sup>
<i>Adductor</i>	15,2 ± 1,6 <sup>fg</sup>	37,0 ± 1,5 <sup>e</sup>	41,7 ± 1,4 <sup>c</sup>	10,8 ± 1,6 <sup>fg</sup>	77,3 ± 1,7 <sup>def</sup>
<i>Semimembranosus</i>	13,9 ± 1,9 <sup>fg</sup>	40,6 ± 1,9 <sup>cde</sup>	38,8 ± 1,8 <sup>cd</sup>	9,9 ± 2,1 <sup>fg</sup>	77,9 ± 2,3 <sup>cdef</sup>
<i>Semitendinosus</i>	4,3 ± 1,7 <sup>h</sup>	37,9 ± 1,6 <sup>e</sup>	41,8 ± 1,5 <sup>c</sup>	3,4 ± 1,7 <sup>h</sup>	85,9 ± 1,8 <sup>a</sup>

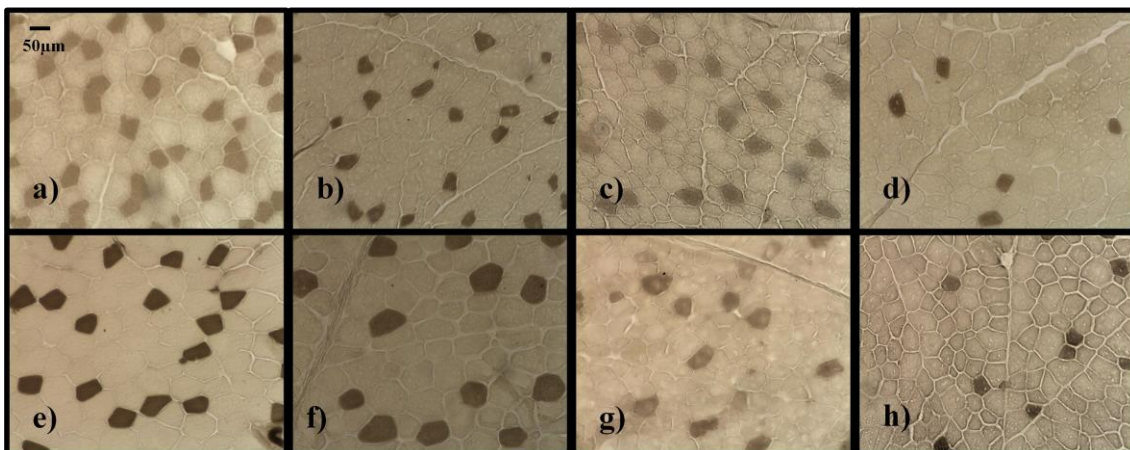
---

Aquellos músculos no acompañados por un mismo literal son diferentes ( $P < 0,05$ ).





**Figura 7:** Cortes histológicos de distintos músculos de la canal ovina tratados con la reacción de la ATPasa miofibrilar tras preincubación ácida. a) Músculo *Infraspinatus*; b) Músculo *Supraspinatus*; c) Músculo *Serratus ventralis*; d) Músculo *Triceps brachii caput longum*; e) Músculo *Triceps brachii caput laterale*; f) Músculo *Psoas major*; g) Músculo *Adductor*; h) Músculo *Gluteus medius*.



**Figura 8:** Cortes histológicos de distintos músculos de la canal ovina tratados con la reacción de la ATPasa miofibrilar tras preincubación ácida. a) Músculo *Gluteobiceps craneal*; b) Músculo *Gluteobiceps caudal*; c) Músculo *Semimembranosus*; d) Músculo *Semitendinosus*; e) Músculo *Rectus femoris*; f) Músculo *Vastus lateralis*; g) Músculo *Longissimus lumborum*; h) Músculo *Longissimus thoracis*.

### 8.1.2. Características metabólicas

Los músculos abarcados en el presente estudio también mostraron diferencias en la distribución de los tipos fibrilares metabólicos así como también en el nivel de actividad oxidativa estimado (Tablas II y III-Figuras 9 y 10).

El músculo con mayor índice oxidativo fue el *Serratus ventralis*, el cual también presentó el mayor diámetro y volumen porcentual ocupado por las fibras oxidativas y el menor volumen porcentual ocupado por fibras glicolíticas.

El músculo *Adductor* le siguió en capacidad oxidativa al *Serratus ventralis*, presentando el mayor porcentaje de fibras oxidativas aunque de diámetro intermedio.

De forma similar, el músculo *Psoas major* también presentó un elevado índice oxidativo, con igual volumen porcentual ocupado por las fibras oxidativas que el músculo *Adductor*, aunque menor porcentaje y diámetro de este tipo fibrilar.

El músculo *Semimembranosus* también mostró un alto índice oxidativo aunque menor al del *Psoas major*. Ambos músculos (*Psoas major* y *Semimembranosus*) mostraron el menor diámetro promedio de las fibras oxidativas.

Los músculos del miembro anterior estudiados (*Supraspinatus*, *Infraspinatus*, *Triceps brachii caput longum* y *Triceps brachii caput laterale*) presentaron un índice oxidativo considerablemente alto, aunque no mostraron diferencias entre sí en esta variable. Sin embargo, algunas diferencias destacables encontradas entre estos músculos incluyeron: el mayor volumen porcentual ocupado por las fibras glicolíticas en el *Triceps brachii caput longum* en comparación con el *Triceps brachii caput laterale*, así como el mayor diámetro de las fibras oxidativas en el *Triceps brachii caput laterale* en comparación con el *Triceps brachii caput longum*. A su vez, el porcentaje y el diámetro promedio de las fibras glicolíticas fueron mayores en el *Infraspinatus* que en el *Supraspinatus*.

De forma similar a como ocurrió con las características contráctiles, las dos porciones estudiadas del músculo *Gluteobiceps* también resultaron diferentes en términos de actividad metabólica. El *Gluteobiceps* craneal se mostró en general como más oxidativo que su contraparte caudal.

Por el contrario, las dos porciones del músculo *Longissimus (thoracis y lumborum)* no presentaron diferencias en sus características fibrilares metabólicas.

En cuanto a las porciones del cuádriceps femoral estudiadas, el *Vastus lateralis* presentó mayor índice oxidativo que el *Rectus femoris*, quien resultó ser (conjuntamente con los músculos *Infraspinatus* y *Gluteus medius*) el músculo con el mayor diámetro promedio de fibras glicolíticas, y conjuntamente con el *Semitendinosus*, el músculo con menor índice oxidativo de todos los estudiados.

**Tabla II:** Características fibrilares metabólicas (porcentaje de fibras oxidativas, intermedias y glicolíticas, y diámetros promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las fibras oxidativas y glicolíticas) en los principales músculos de la canal de corderos pesados. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados.

Músculo	% oxidativas	% glicolíticas	% intermedias	Diámetro promedio oxidativas ( $\mu\text{m}$ )	Diámetro promedio glicolíticas ( $\mu\text{m}$ )
<i>Serratus ventralis</i>	52,2 $\pm$ 1,6 <sup>bc</sup>	27,1 $\pm$ 1,3 <sup>ef</sup>	20,7 $\pm$ 1,3 <sup>ef</sup>	70,9 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup>	52,6 $\pm$ 1,5 <sup>defg</sup>
<i>Supraspinatus</i>	49,6 $\pm$ 1,6 <sup>c</sup>	16,4 $\pm$ 1,3 <sup>g</sup>	33,9 $\pm$ 1,3 <sup>a</sup>	62,6 $\pm$ 1,5 <sup>b</sup>	50,6 $\pm$ 1,5 <sup>efg</sup>
<i>Infraspinatus</i>	37,2 $\pm$ 1,7 <sup>fgh</sup>	38,4 $\pm$ 1,4 <sup>c</sup>	24,4 $\pm$ 1,3 <sup>cd</sup>	60,1 $\pm$ 1,6 <sup>b</sup>	59,3 $\pm$ 1,6 <sup>ab</sup>
<i>Psoas major</i>	48,3 $\pm$ 1,6 <sup>cd</sup>	24,8 $\pm$ 1,3 <sup>f</sup>	26,9 $\pm$ 1,3 <sup>bc</sup>	36,0 $\pm$ 1,5 <sup>h</sup>	41,3 $\pm$ 1,5 <sup>h</sup>
<i>Triceps brachii caput laterale</i>	42,9 $\pm$ 1,8 <sup>e</sup>	32,7 $\pm$ 1,5 <sup>d</sup>	24,3 $\pm$ 1,4 <sup>cde</sup>	54,0 $\pm$ 1,7 <sup>c</sup>	55,0 $\pm$ 1,8 <sup>bcde</sup>
<i>Triceps brachii caput longum</i>	44,8 $\pm$ 1,7 <sup>de</sup>	33,7 $\pm$ 1,4 <sup>d</sup>	21,6 $\pm$ 1,3 <sup>def</sup>	47,3 $\pm$ 1,6 <sup>d</sup>	51,6 $\pm$ 1,6 <sup>defg</sup>
<i>Gluteobiceps Craneal</i>	54,8 $\pm$ 1,6 <sup>b</sup>	30,4 $\pm$ 1,3 <sup>de</sup>	14,7 $\pm$ 1,3 <sup>g</sup>	42,6 $\pm$ 1,5 <sup>ef</sup>	53,2 $\pm$ 1,5 <sup>def</sup>
<i>Gluteobiceps Caudal</i>	41,3 $\pm$ 1,8 <sup>ef</sup>	47,2 $\pm$ 1,5 <sup>b</sup>	11,5 $\pm$ 1,4 <sup>g</sup>	39,2 $\pm$ 1,7 <sup>fgh</sup>	54,0 $\pm$ 1,8 <sup>cdef</sup>
<i>Vastus lateralis</i>	40,8 $\pm$ 1,5 <sup>efg</sup>	37,9 $\pm$ 1,2 <sup>c</sup>	21,3 $\pm$ 1,2 <sup>def</sup>	42,4 $\pm$ 1,4 <sup>efg</sup>	55,1 $\pm$ 1,4 <sup>bcd</sup>

<i>Rectus femoris</i>	34,6 ± 1,5 <sup>h</sup>	45,1 ± 1,2 <sup>b</sup>	20,4 ± 1,2 <sup>f</sup>	41,3 ± 1,4 <sup>efg</sup>	60,2 ± 1,4 <sup>a</sup>
<i>Longissimus lumborum</i>	33,5 ± 1,6 <sup>h</sup>	40,5 ± 1,3 <sup>c</sup>	26,0 ± 1,3 <sup>bc</sup>	42,1 ± 1,5 <sup>efg</sup>	51,0 ± 1,5 <sup>defg</sup>
<i>Longissimus thoracis</i>	33,6 ± 1,6 <sup>h</sup>	40,9 ± 1,3 <sup>c</sup>	25,4 ± 1,3 <sup>c</sup>	40,8 ± 1,5 <sup>efg</sup>	48,7 ± 1,5 <sup>g</sup>
<i>Gluteus medius</i>	41,2 ± 1,6 <sup>ef</sup>	33,4 ± 1,3 <sup>d</sup>	25,4 ± 1,3 <sup>c</sup>	43,8 ± 1,5 <sup>de</sup>	57,7 ± 1,5 <sup>abc</sup>
<i>Adductor</i>	59,8 ± 1,5 <sup>a</sup>	19,4 ± 1,2 <sup>g</sup>	20,8 ± 1,2 <sup>def</sup>	40,7 ± 1,4 <sup>efg</sup>	51,1 ± 1,4 <sup>defg</sup>
<i>Semimembranosus</i>	36,4 ± 1,7 <sup>gh</sup>	28,5 ± 1,4 <sup>ef</sup>	35,0 ± 1,3 <sup>a</sup>	36,1 ± 1,6 <sup>h</sup>	50,1 ± 1,6 <sup>fg</sup>
<i>Semitendinosus</i>	15,5 ± 1,5 <sup>i</sup>	55,6 ± 1,2 <sup>a</sup>	28,9 ± 1,2 <sup>b</sup>	38,6 ± 1,4 <sup>gh</sup>	50,9 ± 1,4 <sup>efg</sup>

---

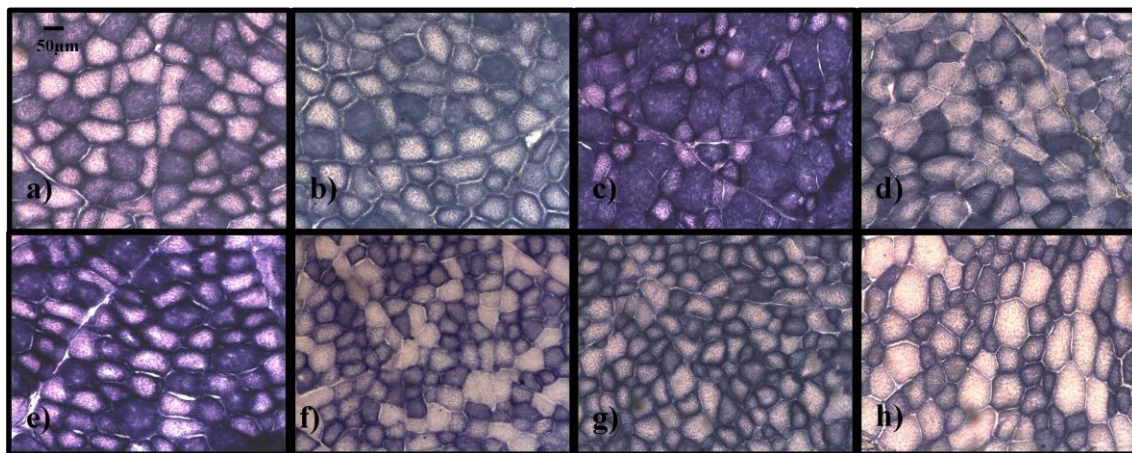
*Aquellos músculos no acompañados por un mismo literal son diferentes (P<0,05).*

**Tabla III:** Características fibrilares metabólicas (diámetro promedio ( $\mu\text{m}$ ) de las fibras intermedias, volúmenes porcentuales de fibras oxidativas, glicolíticas e intermedias, e índice oxidativo) en los principales músculos de la canal de corderos pesados. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados.

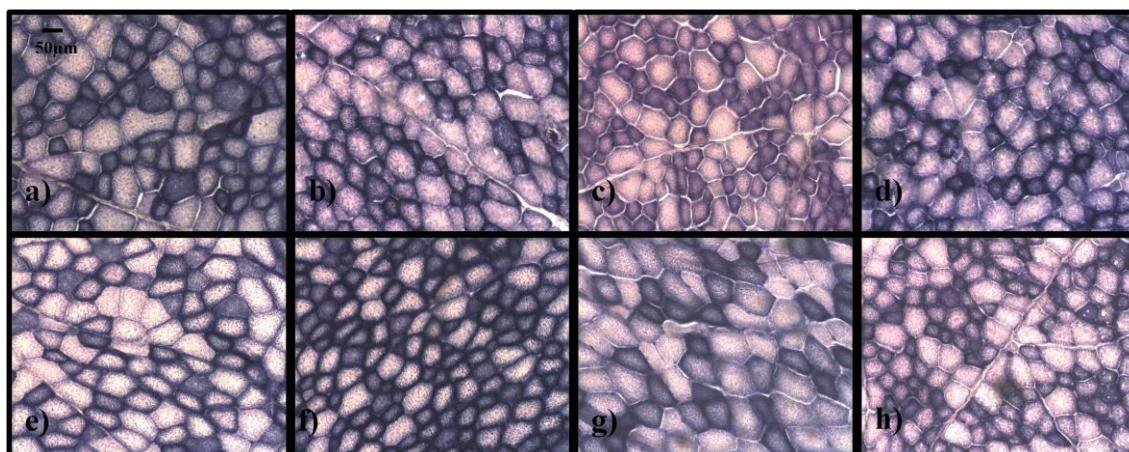
Músculo	Diámetro promedio intermedias ( $\mu\text{m}$ )	Volumen % oxidativas	Volumen % glicolíticas	Volumen % intermedias	Índice oxidativo
<i>Serratus ventralis</i>	51,9 $\pm$ 1,3 <sup>ab</sup>	58,3 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup>	20,9 $\pm$ 1,3 <sup>i</sup>	14,8 $\pm$ 0,9 <sup>cd</sup>	131,4 $\pm$ 2,5 <sup>a</sup>
<i>Supraspinatus</i>	48,9 $\pm$ 1,3 <sup>bc</sup>	42,8 $\pm$ 1,5 <sup>cd</sup>	31,9 $\pm$ 1,3 <sup>fgh</sup>	19,9 $\pm$ 0,9 <sup>a</sup>	105,5 $\pm$ 2,5 <sup>cd</sup>
<i>Infraspinatus</i>	53,9 $\pm$ 1,3 <sup>a</sup>	40,6 $\pm$ 1,6 <sup>d</sup>	33,5 $\pm$ 1,4 <sup>fg</sup>	21,5 $\pm$ 1,0 <sup>a</sup>	102,7 $\pm$ 2,6 <sup>cd</sup>
<i>Psoas major</i>	37,4 $\pm$ 1,3 <sup>h</sup>	45,2 $\pm$ 1,5 <sup>bc</sup>	28,8 $\pm$ 1,3 <sup>h</sup>	19,1 $\pm$ 0,9 <sup>ab</sup>	109,5 $\pm$ 2,5 <sup>c</sup>
<i>Triceps brachii caput laterale</i>	54,2 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup>	40,6 $\pm$ 1,7 <sup>d</sup>	30,3 $\pm$ 1,5 <sup>gh</sup>	21,6 $\pm$ 1,1 <sup>a</sup>	102,8 $\pm$ 2,8 <sup>cd</sup>
<i>Triceps brachii caput longum</i>	48,8 $\pm$ 1,3 <sup>bc</sup>	40,1 $\pm$ 1,6 <sup>de</sup>	34,7 $\pm$ 1,4 <sup>f</sup>	20,0 $\pm$ 1,1 <sup>a</sup>	100,3 $\pm$ 2,6 <sup>d</sup>
<i>Gluteobiceps Craneal</i>	42,2 $\pm$ 1,3 <sup>fg</sup>	45,4 $\pm$ 1,5 <sup>bc</sup>	32,1 $\pm$ 1,3 <sup>fgh</sup>	12,6 $\pm$ 0,9 <sup>de</sup>	103,3 $\pm$ 2,5 <sup>cd</sup>
<i>Gluteobiceps Caudal</i>	42,2 $\pm$ 1,5 <sup>fg</sup>	35,3 $\pm$ 1,7 <sup>f</sup>	45,8 $\pm$ 1,5 <sup>bc</sup>	10,9 $\pm$ 1,1 <sup>e</sup>	81,6 $\pm$ 2,8 <sup>f</sup>
<i>Vastus lateralis</i>	45,9 $\pm$ 1,2 <sup>cde</sup>	35,4 $\pm$ 1,4 <sup>f</sup>	39,4 $\pm$ 1,2 <sup>e</sup>	17,1 $\pm$ 0,9 <sup>bc</sup>	87,9 $\pm$ 2,3 <sup>ef</sup>
<i>Rectus femoris</i>	48,7 $\pm$ 1,2 <sup>bc</sup>	25,8 $\pm$ 1,4 <sup>g</sup>	48,9 $\pm$ 1,2 <sup>ab</sup>	19,2 $\pm$ 0,9 <sup>ab</sup>	70,8 $\pm$ 2,3 <sup>g</sup>
<i>Longissimus lumborum</i>	45,4 $\pm$ 1,3 <sup>cdef</sup>	32,6 $\pm$ 1,5 <sup>f</sup>	42,9 $\pm$ 1,3 <sup>cd</sup>	21,4 $\pm$ 0,9 <sup>a</sup>	86,7 $\pm$ 2,5 <sup>ef</sup>

<i>Longissimus thoracis</i>	42,9 ± 1,3 <sup>efg</sup>	32,8 ± 1,5 <sup>f</sup>	44,7 ± 1,3 <sup>c</sup>	18,9 ± 0,9 <sup>ab</sup>	84,5 ± 2,5 <sup>ef</sup>
<i>Gluteus medius</i>	47,9 ± 1,3 <sup>cd</sup>	35,9 ± 1,5 <sup>ef</sup>	40,1 ± 1,3 <sup>de</sup>	19,3 ± 0,9 <sup>ab</sup>	91,1 ± 2,5 <sup>e</sup>
<i>Adductor</i>	43,9 ± 1,2 <sup>ef</sup>	48,9 ± 1,4 <sup>b</sup>	23,0 ± 1,2 <sup>i</sup>	19,4 ± 0,9 <sup>ab</sup>	117,4 ± 2,3 <sup>b</sup>
<i>Semimembranosus</i>	39,9 ± 1,3 <sup>gh</sup>	40,7 ± 1,6 <sup>d</sup>	34,9 ± 1,4 <sup>f</sup>	18,6 ± 1,1 <sup>ab</sup>	100,1 ± 2,6 <sup>d</sup>
<i>Semitendinosus</i>	44,9 ± 1,2 <sup>def</sup>	22,5 ± 1,4 <sup>g</sup>	51,9 ± 1,2 <sup>a</sup>	19,7 ± 0,9 <sup>a</sup>	64,6 ± 2,3 <sup>g</sup>

Aquellos músculos no acompañados por un mismo literal son diferentes ( $P < 0,05$ ).



**Figura 9:** Cortes histológicos de distintos músculos de la canal ovina tratados con la reacción de NADH tetrazolium reductasa. a) Músculo *Infraspinatus*; b) Músculo *Supraspinatus*; c) Músculo *Serratus ventralis*; d) Músculo *Triceps brachii caput longum*; e) Músculo *Triceps brachii caput laterale*; f) Músculo *Psoas major*; g) Músculo *Adductor*; h) Músculo *Gluteus medius*.



**Figura 10:** Cortes histológicos de distintos músculos de la canal ovina tratados con la reacción de NADH tetrazolium reductasa. a) Músculo *Gluteobiceps* craneal; b) Músculo *Gluteobiceps* caudal; c) Músculo *Semimembranosus*; d) Músculo *Semitendinosus*; e) Músculo *Rectus femoris*; f) Músculo *Vastus lateralis*; g) Músculo *Longissimus lumborum*; h) Músculo *Longissimus thoracis*.

### 8.1.3. Grupos musculares identificados

El análisis de *K* medias permitió la identificación de 3 conglomerados definidos como: músculos lentos-oxidativos (*Supraspinatus*, *Infraspinatus*, *Triceps brachii caput laterale* y *Serratus ventralis*); músculos intermedios (*Psoas major*, *Triceps brachii caput longum*, *Gluteobiceps* craneal, *Adductor* y *Semimembranosus*) y músculos rápidos-glicolíticos (*Gluteobiceps* caudal, *Gluteus medius*, *Longissimus thoracis*, *Longissimus lumborum*, *Semitendinosus*, *Rectus femoris* y *Vastus lateralis*).

Los datos estadísticos descriptivos para cada una de las variables estudiadas dentro de cada uno de los conglomerados identificados y las diferencias entre sí se muestran en la tabla IV.

**Tabla IV:** Estadística descriptiva (media  $\pm$  error estándar de la media) para las variables de tipificación fibrilar en cada uno de los conglomerados identificados.

	Conglomerado I (lentos-oxidativos)	Conglomerado II (intermedios)	Conglomerado III (rápidos-glicolíticos)
% tipo I	35,4 $\pm$ 5,1 <sup>a</sup>	20,7 $\pm$ 2,7 <sup>b</sup>	13,0 $\pm$ 1,7 <sup>b</sup>
% tipo II	62,9 $\pm$ 4,4 <sup>a</sup>	79,5 $\pm$ 2,6 <sup>b</sup>	87,0 $\pm$ 1,7 <sup>b</sup>
Diámetro I	59,4 $\pm$ 2,9 <sup>a</sup>	41,2 $\pm$ 1,7 <sup>b</sup>	40,8 $\pm$ 1,2 <sup>b</sup>
Diámetro II	49,7 $\pm$ 1,1 <sup>a</sup>	43,4 $\pm$ 2,7 <sup>a</sup>	47,1 $\pm$ 1,7 <sup>a</sup>
Vol % tipo I	35,5 $\pm$ 6,3 <sup>a</sup>	16,1 $\pm$ 2,7 <sup>b</sup>	9,4 $\pm$ 1,3 <sup>b</sup>

Vol % tipo II	52,4 ± 6,2 <sup>a</sup>	72,8 ± 2,4 <sup>b</sup>	80,7 ± 1,5 <sup>b</sup>
% oxidativas	45,5 ± 3,4 <sup>ab</sup>	48,8 ± 4,0 <sup>a</sup>	34,3 ± 3,4 <sup>b</sup>
% glicolíticas	28,7 ± 4,7 <sup>a</sup>	27,4 ± 2,5 <sup>a</sup>	43,0 ± 2,7 <sup>b</sup>
% intermedias	25,8 ± 2,9 <sup>a</sup>	23,8 ± 3,4 <sup>a</sup>	22,7 ± 2,2 <sup>a</sup>
Diámetro oxidativas	62,9 ± 3,5 <sup>a</sup>	40,5 ± 2,1 <sup>b</sup>	41,2 ± 0,7 <sup>b</sup>
Diámetro glicolíticas	54,4 ± 1,9 <sup>a</sup>	49,5 ± 2,1 <sup>a</sup>	54,0 ± 1,5 <sup>a</sup>
Diámetro intermedias	52,3 ± 1,2 <sup>a</sup>	42,4 ± 1,9 <sup>b</sup>	45,4 ± 0,9 <sup>b</sup>
Vol % oxidativas	45,6 ± 4,3 <sup>a</sup>	44,1 ± 1,6 <sup>a</sup>	31,5 ± 2,0 <sup>b</sup>
Vol% glicolíticas	29,2 ± 2,8 <sup>a</sup>	30,7 ± 2,2 <sup>a</sup>	44,8 ± 1,7 <sup>b</sup>
Vol% intermedias	19,4 ± 1,6 <sup>b</sup>	17,9 ± 1,4 <sup>b</sup>	18,1 ± 1,3 <sup>b</sup>
Índice oxidativo	110,6 ± 7,0 <sup>a</sup>	106,1 ± 3,3 <sup>a</sup>	81,0 ± 3,7 <sup>b</sup>

Dentro de una misma fila aquellos valores no acompañados por el mismo literal son diferentes ( $P < 0,05$ ).

## **8.2. Diferencias intermusculares en las variables de calidad de carne de los músculos desosados en frío**

Los músculos desosados en frío presentaron diferencias en las distintas variables de calidad evaluadas (Tablas V, VI y VII).

El músculo *Infraspinatus* presentó el valor de pH último más elevado, al tiempo que el músculo *Gluteus medius* resultó el de menor pH último.

El músculo *Adductor* presentó la mayor cantidad de jugo liberado (CRA), mientras que el músculo con menor porcentaje de jugo liberado resultó ser el *Semitendinosus*.

El *Semitendinosus* también resultó el músculo más luminoso, y el menos rojo, mientras que el *Adductor* mostró el valor más reducido de la coordenada  $L^*$ , y el *Supraspinatus* los valores más elevados de las coordenadas  $a^*$  y  $b^*$ .

En lo que respecta a la terneza, el músculo que presentó la menor fuerza de corte fue el *Psoas major*. Sin embargo, el valor de fuerza de corte de este músculo solamente resultó mayor al de los músculos *Triceps brachii caput longum*, *Triceps brachii caput laterale*, *Semimembranosus* y *Semitendinosus* ( $P < 0,05$ ), al tiempo que tendió a ser diferente del músculo *Infraspinatus* ( $P = 0,09$ ). Por su parte, las diferencias



intermusculares detectadas para las variables de fuerza de compresión fueron escasas. Los músculos *Serratus ventralis* y *Gluteobiceps* craneal presentaron mayor fuerza de compresión al 20% que los músculos *Psoas major* y *Longissimus thoracis*, mientras que para los niveles de esfuerzo más elevados (compresión 80% y máxima) solo se detectó diferencias entre el *Gluteobiceps* craneal y los músculos *Psoas major* y *Longissimus thoracis*.

El músculo que presentó mayores PPC fue el *Triceps brachii caput laterale*, en tanto que el *Gluteus medius* resultó el de menores PPC.

La variable longitud del sarcómero arrojó importantes diferencias intermusculares, siendo los músculos *Psoas major* y *Semitendinosus* los que presentaron los sarcómeros más largos, y los músculos *Longissimus thoracis*, *Longissimus lumborum*, *Adductor* y *Semimembranosus* los que mostraron los sarcómeros más cortos.

**Tabla V:** Características instrumentales de calidad de carne (pH<sub>24</sub>, CRA y PPC) en los principales músculos de la canal de corderos desosados en frío. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados.

Músculo	pH 24h	CRA (%)	PPC (%)
<i>Serratus ventralis</i>	5,77 $\pm$ 0,07 <sup>abc</sup>	14,4 $\pm$ 1,6 <sup>bcd</sup>	27 $\pm$ 0,2 <sup>ef</sup>
<i>Supraspinatus</i>	5,8 $\pm$ 0,07 <sup>ab</sup>	16,8 $\pm$ 1,8 <sup>ab</sup>	35 $\pm$ 0,2 <sup>ab</sup>
<i>Infraspinatus</i>	5,92 $\pm$ 0,07 <sup>a</sup>	13,5 $\pm$ 1,8 <sup>bcd</sup>	29 $\pm$ 0,2 <sup>cdef</sup>
<i>Psoas major</i>	5,77 $\pm$ 0,07 <sup>abc</sup>	16,6 $\pm$ 1,6 <sup>ab</sup>	31 $\pm$ 0,2 <sup>bcde</sup>
<i>Triceps brachii caput laterale</i>	5,77 $\pm$ 0,07 <sup>abc</sup>	13,8 $\pm$ 1,8 <sup>bcd</sup>	36 $\pm$ 0,2 <sup>a</sup>
<i>Triceps brachii caput longum</i>	5,74 $\pm$ 0,07 <sup>abc</sup>	12,8 $\pm$ 1,6 <sup>bcd</sup>	29 $\pm$ 0,2 <sup>cdef</sup>
<i>Gluteobiceps Craneal</i>	5,65 $\pm$ 0,07 <sup>bc</sup>	14,0 $\pm$ 1,8 <sup>bcd</sup>	29 $\pm$ 0,2 <sup>def</sup>
<i>Vastus lateralis</i>	5,68 $\pm$ 0,07 <sup>bc</sup>	12,2 $\pm$ 1,6 <sup>bcd</sup>	32 $\pm$ 0,2 <sup>abcd</sup>
<i>Rectus femoris</i>	5,74 $\pm$ 0,07 <sup>abc</sup>	14,0 $\pm$ 1,6 <sup>bcd</sup>	34 $\pm$ 0,2 <sup>abc</sup>
<i>Longissimus lumborum</i>	5,65 $\pm$ 0,07 <sup>bc</sup>	16,0 $\pm$ 1,6 <sup>abc</sup>	30 $\pm$ 0,2 <sup>bcdef</sup>
<i>Longissimus thoracis</i>	5,60 $\pm$ 0,07 <sup>bc</sup>	14,4 $\pm$ 1,6 <sup>bcd</sup>	29 $\pm$ 0,2 <sup>def</sup>
<i>Gluteus medius</i>	5,59 $\pm$ 0,07 <sup>c</sup>	15,8 $\pm$ 1,6 <sup>abc</sup>	26 $\pm$ 0,2 <sup>f</sup>
<i>Adductor</i>	5,79 $\pm$ 0,07 <sup>abc</sup>	19,0 $\pm$ 1,6 <sup>a</sup>	28 $\pm$ 0,2 <sup>def</sup>
<i>Semimembranosus</i>	5,68 $\pm$ 0,07 <sup>bc</sup>	11,5 $\pm$ 1,8 <sup>cd</sup>	28 $\pm$ 0,2 <sup>def</sup>
<i>Semitendinosus</i>	5,65 $\pm$ 0,07 <sup>bc</sup>	11,2 $\pm$ 1,6 <sup>d</sup>	31 $\pm$ 0,2 <sup>bcde</sup>

Aquellos músculos no acompañados por un mismo literal son diferentes ( $P < 0,05$ ).

**Tabla VI:** Coordenadas instrumentales de color de carne (L\*, a\* y b\*) en los principales músculos de la canal de corderos desosados en frío. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados.

Músculo	L*	a*	b*
<i>Serratus ventralis</i>	44,5 $\pm$ 0,9 <sup>b</sup>	6,4 $\pm$ 0,9 <sup>b</sup>	13,8 $\pm$ 0,5 <sup>abc</sup>
<i>Supraspinatus</i>	42,9 $\pm$ 0,9 <sup>bcd</sup>	9,3 $\pm$ 0,9 <sup>a</sup>	14,7 $\pm$ 0,5 <sup>a</sup>
<i>Infraspinatus</i>	44,0 $\pm$ 0,9 <sup>bc</sup>	6,3 $\pm$ 0,9 <sup>b</sup>	13,9 $\pm$ 0,5 <sup>abc</sup>
<i>Psoas major</i>	41,9 $\pm$ 0,9 <sup>cdef</sup>	6,9 $\pm$ 0,9 <sup>ab</sup>	12,5 $\pm$ 0,5 <sup>de</sup>
<i>Triceps brachii caput laterale</i>	41,8 $\pm$ 0,9 <sup>cdef</sup>	6,4 $\pm$ 0,9 <sup>b</sup>	12,7 $\pm$ 0,5 <sup>cde</sup>
<i>Triceps brachii caput longum</i>	41,6 $\pm$ 0,9 <sup>def</sup>	7,0 $\pm$ 0,9 <sup>ab</sup>	13,4 $\pm$ 0,5 <sup>bcd</sup>
<i>Gluteobiceps Craneal</i>	40,5 $\pm$ 0,9 <sup>f</sup>	6,7 $\pm$ 0,9 <sup>b</sup>	12,2 $\pm$ 0,5 <sup>de</sup>
<i>Vastus lateralis</i>	41,1 $\pm$ 0,9 <sup>def</sup>	6,3 $\pm$ 0,9 <sup>b</sup>	12,6 $\pm$ 0,5 <sup>de</sup>
<i>Rectus femoris</i>	43,4 $\pm$ 0,9 <sup>bcd</sup>	7,1 $\pm$ 0,9 <sup>ab</sup>	13,8 $\pm$ 0,5 <sup>abc</sup>
<i>Longissimus lumborum</i>	41,0 $\pm$ 0,9 <sup>def</sup>	6,4 $\pm$ 0,9 <sup>b</sup>	12,1 $\pm$ 0,5 <sup>e</sup>
<i>Longissimus thoracis</i>	41,1 $\pm$ 0,9 <sup>def</sup>	6,0 $\pm$ 0,9 <sup>b</sup>	12,5 $\pm$ 0,5 <sup>de</sup>
<i>Gluteus medius</i>	41,4 $\pm$ 0,9 <sup>def</sup>	7,6 $\pm$ 0,9 <sup>ab</sup>	13,2 $\pm$ 0,5 <sup>bcde</sup>
<i>Adductor</i>	37,2 $\pm$ 0,9 <sup>g</sup>	7,1 $\pm$ 0,9 <sup>ab</sup>	12,2 $\pm$ 0,5 <sup>de</sup>
<i>Semimembranosus</i>	40,6 $\pm$ 0,9 <sup>ef</sup>	7,8 $\pm$ 0,9 <sup>ab</sup>	12,9 $\pm$ 0,5 <sup>bcde</sup>
<i>Semitendinosus</i>	47,4 $\pm$ 0,9 <sup>a</sup>	3,0 $\pm$ 0,9 <sup>c</sup>	14,1 $\pm$ 0,5 <sup>ab</sup>

Aquellos músculos no acompañados por un mismo literal son diferentes ( $P < 0,05$ ).

**Tabla VII:** Características instrumentales de calidad de carne (Fuerza de corte WB, Compresión 20%, 80% y máxima; y longitud del sarcómero) en los principales músculos de la canal de corderos desosados en frío. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados.

Músculo	WB (Kg)	Comp. 20%	Comp. 80%	Comp. max	Longitud del sarcómero ( $\mu$ m)
<i>Serratus ventralis</i>	2,28 $\pm$ 0,26 <sup>abcde</sup>	30,1 $\pm$ 6,1 <sup>a</sup>	119,3 $\pm$ 24,5 <sup>ab</sup>	155,4 $\pm$ 31,1 <sup>ab</sup>	2,24 $\pm$ 0,07 <sup>bc</sup>
<i>Supraspinatus</i>	2,28 $\pm$ 0,26 <sup>abcde</sup>	23,4 $\pm$ 6,1 <sup>ab</sup>	92,9 $\pm$ 24,5 <sup>ab</sup>	127 $\pm$ 35,9 <sup>ab</sup>	2,07 $\pm$ 0,07 <sup>cd</sup>
<i>Infraspinatus</i>	2,40 $\pm$ 0,26 <sup>abcde</sup>	17,6 $\pm$ 5,4 <sup>ab</sup>	70,5 $\pm$ 21,9 <sup>ab</sup>	87,1 $\pm$ 27,9 <sup>ab</sup>	2,19 $\pm$ 0,07 <sup>bc</sup>
<i>Psoas major</i>	1,77 $\pm$ 0,26 <sup>e</sup>	13,24 $\pm$ 5,4 <sup>b</sup>	60,5 $\pm$ 21,9 <sup>b</sup>	75,6 $\pm$ 27,9 <sup>b</sup>	2,64 $\pm$ 0,07 <sup>a</sup>
<i>Triceps brachii caput laterale</i>	2,77 $\pm$ 0,26 <sup>a</sup>				2,23 $\pm$ 0,08 <sup>bc</sup>
<i>Triceps brachii caput longum</i>	2,51 $\pm$ 0,26 <sup>abcd</sup>	26,6 $\pm$ 5,4 <sup>ab</sup>	106,5 $\pm$ 21,9 <sup>ab</sup>	134,0 $\pm$ 27,9 <sup>ab</sup>	2,27 $\pm$ 0,07 <sup>b</sup>
<i>Gluteobiceps Craneal</i>	2,23 $\pm$ 0,26 <sup>abcde</sup>	30,98 $\pm$ 5,4 <sup>a</sup>	124,1 $\pm$ 21,9 <sup>a</sup>	106,6 $\pm$ 27,9 <sup>a</sup>	1,88 $\pm$ 0,07 <sup>de</sup>
<i>Vastus lateralis</i>	2,01 $\pm$ 0,29 <sup>abcde</sup>	26,7 $\pm$ 5,4 <sup>ab</sup>	106,8 $\pm$ 21,9 <sup>ab</sup>	133,6 $\pm$ 27,9 <sup>ab</sup>	1,89 $\pm$ 0,07 <sup>de</sup>
<i>Rectus femoris</i>	2,13 $\pm$ 0,26 <sup>abcde</sup>	16,3 $\pm$ 5,4 <sup>ab</sup>	65,2 $\pm$ 21,9 <sup>ab</sup>	81,5 $\pm$ 27,9 <sup>ab</sup>	2,11 $\pm$ 0,07 <sup>bc</sup>
<i>Longissimus lumborum</i>	1,92 $\pm$ 0,29 <sup>cde</sup>	21,8 $\pm$ 6,1 <sup>ab</sup>	87,1 $\pm$ 24,5 <sup>ab</sup>	108,8 $\pm$ 31,1 <sup>ab</sup>	1,86 $\pm$ 0,07 <sup>e</sup>
<i>Longissimus thoracis</i>	2,01 $\pm$ 0,26 <sup>bcde</sup>	14,4 $\pm$ 5,4 <sup>b</sup>	57,6 $\pm$ 21,9 <sup>b</sup>	71,9 $\pm$ 27,9 <sup>b</sup>	1,76 $\pm$ 0,08 <sup>e</sup>
<i>Gluteus medius</i>	1,81 $\pm$ 0,26 <sup>de</sup>	23,5 $\pm$ 5,4 <sup>ab</sup>	93,4 $\pm$ 21,9 <sup>ab</sup>	116,6 $\pm$ 27,9 <sup>ab</sup>	1,90 $\pm$ 0,07 <sup>de</sup>

<i>Adductor</i>	2,2 ± 0,29 <sup>abcde</sup>	18,6 ± 6,1 <sup>ab</sup>	74,7 ± 24,5 <sup>ab</sup>	93,4 ± 31,1 <sup>ab</sup>	1,85 ± 0,09 <sup>e</sup>
<i>Semimembranosus</i>	2,73 ± 0,26 <sup>ab</sup>	24,6 ± 6,1 <sup>ab</sup>	105,3 ± 24,5 <sup>ab</sup>	137,2 ± 35,9 <sup>ab</sup>	1,72 ± 0,07 <sup>e</sup>
<i>Semitendinosus</i>	2,56 ± 0,26 <sup>abc</sup>	21,4 ± 5,4 <sup>ab</sup>	82,8 ± 21,9 <sup>ab</sup>	106,2 ± 27,9 <sup>ab</sup>	2,49 ± 0,07 <sup>a</sup>

Aquellos músculos no acompañados por un mismo literal son diferentes ( $P < 0,05$ ).

### **8.3. Diferencias intermusculares en las variables de calidad de carne de los músculos desosados en caliente**

En la mayoría de las variables de calidad instrumental de la carne estudiadas las diferencias intermusculares para los músculos desosados en caliente (Tablas VIII, IX y X) resultaron más escasas que para aquellos desosados en frío. No se detectó diferencias en el pH último entre los músculos desosados en caliente. La única diferencia detectada en la capacidad de retención de agua fue el mayor porcentaje de jugo liberado en el músculo *Vastus lateralis* en comparación con el *Infraspinatus* ( $P < 0,05$ ). En cuanto a las PPC, los músculos *Triceps brachii caput laterale* y *Longissimus thoracis* presentaron mayores PPC que los músculos *Semimembranosus*, *Gluteus medius*, *Serratus ventralis*, *Gluteobiceps* craneal, *Infraspinatus* y *Adductor* ( $P < 0,05$ ).

Las diferencias en las variables vinculadas al color también resultaron más escasas que en los músculos desosados en frío. El *Semitendinosus* fue el músculo más luminoso de todos, aunque su valor de  $L^*$  resultó similar al de los músculos *Infraspinatus*, *Serratus ventralis* y *Supraspinatus*. El *Adductor* fue el músculo más rojo, el *Semitendinosus* el menos rojo, y el *Serratus ventralis* el más amarillo ( $P < 0,05$ ).

En cuanto a la terneza, el *Infraspinatus* fue el músculo con la mayor fuerza de corte mientras que el *Longissimus thoracis* presentó el valor más bajo para esta variable. El *Triceps brachii caput laterale* fue el músculo que mostró mayores niveles de resistencia a la compresión al 20%, 80% y máxima, mientras que los músculos *Psoas major*, *Longissimus thoracis* y *Rectus femoris* resultaron los más tiernos de acuerdo a estas mismas determinaciones.

En lo que respecta a las longitudes de los sarcómeros, las diferencias intermusculares detectadas resultaron similares a las de los músculos desosados en frío, siendo los músculos *Semitendinosus* y *Psoas major* los presentaron los sarcómeros más largos.

**Tabla VIII:** Características instrumentales de calidad de carne (pH<sub>24</sub>, CRA y PPC) en los principales músculos de la canal de corderos desosados en caliente. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados.

Músculo	pH 24h	CRA (%)	PPC (%)
<i>Serratus ventralis</i>	5,76 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	12 $\pm$ 3,83 <sup>ab</sup>	32 $\pm$ 0,3 <sup>bc</sup>
<i>Supraspinatus</i>	5,90 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	12,5 $\pm$ 2,71 <sup>ab</sup>	36 $\pm$ 0,3 <sup>ab</sup>
<i>Infraspinatus</i>	5,90 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	8,33 $\pm$ 2,21 <sup>b</sup>	29 $\pm$ 0,3 <sup>bc</sup>
<i>Psoas major</i>	5,76 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	13,3 $\pm$ 2,21 <sup>ab</sup>	35 $\pm$ 0,3 <sup>abc</sup>
<i>Triceps brachii caput laterale</i>	5,82 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	11,3 $\pm$ 2,21 <sup>ab</sup>	40 $\pm$ 0,3 <sup>a</sup>
<i>Triceps brachii caput longum</i>	5,71 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	10 $\pm$ 1,91 <sup>ab</sup>	35 $\pm$ 0,3 <sup>abc</sup>
<i>Gluteobiceps Craneal</i>	5,65 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	11 $\pm$ 2,71 <sup>ab</sup>	30 $\pm$ 0,3 <sup>bc</sup>
<i>Vastus lateralis</i>	5,70 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	18 $\pm$ 3,83 <sup>a</sup>	36 $\pm$ 0,3 <sup>ab</sup>
<i>Rectus femoris</i>	5,71 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	14 $\pm$ 3,83 <sup>ab</sup>	36 $\pm$ 0,3 <sup>abc</sup>
<i>Longissimus lumborum</i>	5,68 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	14,3 $\pm$ 1,91 <sup>ab</sup>	35 $\pm$ 0,3 <sup>abc</sup>
<i>Longissimus thoracis</i>	5,55 $\pm$ 0,15 <sup>a</sup>	14,5 $\pm$ 2,71 <sup>ab</sup>	41 $\pm$ 0,3 <sup>a</sup>
<i>Gluteus medius</i>	5,62 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	13,7 $\pm$ 2,21 <sup>ab</sup>	32 $\pm$ 0,3 <sup>bc</sup>
<i>Adductor</i>	5,65 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	12,5 $\pm$ 1,91 <sup>ab</sup>	28 $\pm$ 0,3 <sup>c</sup>
<i>Semimembranosus</i>	5,62 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	10,5 $\pm$ 2,71 <sup>ab</sup>	32 $\pm$ 0,3 <sup>bc</sup>
<i>Semitendinosus</i>	5,71 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	12,5 $\pm$ 2,71 <sup>ab</sup>	36 $\pm$ 0,3 <sup>ab</sup>

Aquellos músculos no acompañados por un mismo literal son diferentes ( $P < 0,05$ ).

**Tabla IX:** Coordenadas instrumentales de color de carne (L\*, a\* y b\*) en los principales músculos de la canal de corderos desosados en caliente. Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados.

Músculo	L*	a*	b*
<i>Serratus ventralis</i>	44,1 $\pm$ 1,2 <sup>ab</sup>	7,1 $\pm$ 0,9 <sup>abc</sup>	15,1 $\pm$ 0,5 <sup>a</sup>
<i>Supraspinatus</i>	43,9 $\pm$ 1,2 <sup>ab</sup>	6,7 $\pm$ 0,8 <sup>abc</sup>	14,6 $\pm$ 0,5 <sup>ab</sup>
<i>Infraspinatus</i>	44,3 $\pm$ 1,2 <sup>ab</sup>	5,1 $\pm$ 0,8 <sup>cd</sup>	14,2 $\pm$ 0,5 <sup>abcd</sup>
<i>Psoas major</i>	41,4 $\pm$ 1,2 <sup>bc</sup>	5,9 $\pm$ 0,8 <sup>abc</sup>	13,1 $\pm$ 0,5 <sup>cde</sup>
<i>Triceps brachii caput laterale</i>	42,9 $\pm$ 1,4 <sup>bc</sup>	6,5 $\pm$ 0,9 <sup>abc</sup>	13,9 $\pm$ 0,6 <sup>abcde</sup>
<i>Triceps brachii caput longum</i>	42 $\pm$ 1,2 <sup>bc</sup>	7,8 $\pm$ 0,8 <sup>a</sup>	14,5 $\pm$ 0,5 <sup>abc</sup>
<i>Gluteobiceps</i>	41,7 $\pm$ 1,2 <sup>bc</sup>	6,6 $\pm$ 0,8 <sup>abc</sup>	12,9 $\pm$ 0,5 <sup>de</sup>

Craneal			
<i>Vastus lateralis</i>	42,4 ± 1,2 <sup>bc</sup>	6,4 ± 0,8 <sup>abc</sup>	13,5 ± 0,5 <sup>bcde</sup>
<i>Rectus femoris</i>	43,2 ± 1,2 <sup>bc</sup>	7,2 ± 0,8 <sup>abc</sup>	14,4 ± 0,5 <sup>abcd</sup>
<i>Longissimus lumborum</i>	40,2 ± 1,4 <sup>c</sup>	4,9 ± 0,9 <sup>cd</sup>	12,5 ± 0,6 <sup>e</sup>
<i>Longissimus thoracis</i>	43,2 ± 1,4 <sup>bc</sup>	5,3 ± 0,9 <sup>bd</sup>	13,4 ± 0,6 <sup>bcde</sup>
<i>Gluteus medius</i>	42,2 ± 1,2 <sup>bc</sup>	7,2 ± 0,8 <sup>abc</sup>	13,2 ± 0,5 <sup>bcde</sup>
<i>Adductor</i>	41,3 ± 1,2 <sup>bc</sup>	7,9 ± 0,8 <sup>a</sup>	13,8 ± 0,5 <sup>abcde</sup>
<i>Semimembranosus</i>	40,3 ± 1,2 <sup>bc</sup>	7,7 ± 0,8 <sup>ab</sup>	13,9 ± 0,5 <sup>abcde</sup>
<i>Semitendinosus</i>	47,2 ± 1,2 <sup>a</sup>	3,3 ± 0,8 <sup>d</sup>	14,4 ± 0,5 <sup>abc</sup>

Aquellos músculos no acompañados por un mismo literal son diferentes ( $P < 0,05$ ).

**Tabla X:** Características instrumentales de calidad de carne (Fuerza de corte WB, Compresión 20%, 80% y máxima; y longitud del sarcómero) en los principales músculos de la canal de corderos desosados en caliente. Los valores presentados son medias ± errores estándar de la media pooleados.

Músculo	WB (Kg)	Comp. 20%	Comp. 80%	Comp. max	Longitud del sarcómero (µm)
<i>Serratus ventralis</i>	2,38 ± 0,3 <sup>bc</sup>	34,9 ± 6,6 <sub>abc</sub>	139,9 ± 26,7 <sub>abc</sub>	174,9 ± 32,9 <sub>abc</sub>	1,85 ± 0,06 <sup>bcde</sup>
<i>Supraspinatus</i>	3,08 ± 0,3 <sup>abc</sup>	26,4 ± 6,6 <sub>bc</sub>	105,8 ± 26,7 <sub>bc</sub>	132,2 ± 32,9 <sub>bc</sub>	1,81 ± 0,06 <sup>bcdef</sup>
<i>Infraspinatus</i>	3,57 ± 0,3 <sup>a</sup>	26,9 ± 7,6 <sub>bc</sub>	107,8 ± 30,8 <sub>bc</sub>	134,7 ± 37,9 <sub>bc</sub>	1,85 ± 0,05 <sup>bcd</sup>
<i>Psoas major</i>	2,53 ± 0,3 <sup>bc</sup>	21,7 ± 6,6 <sub>c</sub>	86,9 ± 26,7 <sup>c</sup>	108,8 ± 32,9 <sup>c</sup>	2,14 ± 0,05 <sup>a</sup>
<i>Triceps brachii caput laterale</i>	2,29 ± 0,3 <sup>ab</sup>	53,5 ± 9,3 <sub>a</sub>	214,3 ± 37,7 <sup>a</sup>	267,9 ± 46,5 <sup>a</sup>	1,92 ± 0,06 <sup>bc</sup>
<i>Triceps brachii caput longum</i>	3,09 ± 0,3 <sup>ab</sup>	34,6 ± 7,6 <sub>abc</sub>	139,2 ± 30,8 <sub>abc</sub>	173,9 ± 37,9 <sub>abc</sub>	1,93 ± 0,06 <sup>b</sup>
<i>Gluteobiceps</i>	2,69 ± 0,3 <sup>abc</sup>	43,8 ± 6,6 <sub>ab</sub>	174,1 ± 26,7 <sub>ab</sub>	217,8 ± 32,9 <sub>ab</sub>	1,76 ± 0,06 <sup>cef</sup>
Craneal					
<i>Vastus lateralis</i>	3,1 ± 0,3 <sup>ab</sup>	30,9 ± 6,6 <sub>abc</sub>	124,1 ± 26,7 <sub>abc</sub>	154,8 ± 32,9 <sub>abc</sub>	1,69 ± 0,06 <sup>ef</sup>

<i>Rectus femoris</i>	2,62 ± 0,3 <sup>bc</sup>	20,7 ± 6,6 <sub>c</sub>	82,9 ± 26,7 <sup>bc</sup>	103,7 ± 32,9 <sup>c</sup>	1,87 ± 0,05 <sup>bcd</sup>
<i>Longissimus lumborum</i>	3,03 ± 0,4 <sup>abc</sup>	26,8 ± 6,6 <sub>bc</sub>	107,1 ± 26,7 <sub>bc</sub>	133,8 ± 32,9 <sub>bc</sub>	1,89 ± 0,06 <sup>bcd</sup>
<i>Longissimus thoracis</i>	2,07 ± 0,4 <sup>c</sup>	21,9 ± 6,6 <sub>c</sub>	86,4 ± 26,7 <sup>c</sup>	100,3 ± 32,9 <sup>c</sup>	1,73 ± 0,07 <sup>def</sup>
<i>Gluteus medius</i>	2,72 ± 0,3 <sup>abc</sup>	25,7 ± 6,6 <sub>bc</sub>	107,8 ± 26,7 <sub>bc</sub>	128,8 ± 32,9 <sup>c</sup>	1,75 ± 0,06 <sup>def</sup>
<i>Adductor</i>	3,22 ± 0,3 <sup>ab</sup>	25,8 ± 7,6 <sub>bc</sub>	92,9 ± 30,8 <sup>bc</sup>	120,4 ± 37,9 <sub>bc</sub>	1,68 ± 0,05 <sup>f</sup>
<i>Semimembranosus</i>	3,22 ± 0,3 <sup>ab</sup>	26,7 ± 6,6 <sub>bc</sub>	106,9 ± 26,7 <sub>bc</sub>	133,6 ± 32,9 <sub>bc</sub>	1,73 ± 0,06 <sup>def</sup>
<i>Semitendinosus</i>	2,49 ± 0,3 <sup>bc</sup>	29,6 ± 6,6 <sub>bc</sub>	118,5 ± 26,7 <sub>bc</sub>	148,1 ± 32,9 <sub>bc</sub>	2,14 ± 0,06 <sup>a</sup>

Aquellos músculos no acompañados por un mismo literal son diferentes ( $P < 0,05$ ).

#### **8.4. Efecto del desosado en caliente sobre la calidad instrumental de la carne**

##### **8.4.1. Efecto del desosado en caliente en el total de los músculos estudiados**

En el total de los músculos estudiados, el desosado en caliente no produjo efecto sobre las variables pH último, L\* y a\*.

El porcentaje de jugo liberado (CRA) fue mayor en los músculos desosados en frío en relación al total de los músculos desosados en caliente ( $P < 0,05$ ). La coordenada b\*, la fuerza de corte, las fuerzas de compresión (20%, 80% y máxima) y las PPC resultaron mayores en los músculos desosados en caliente, mientras que la longitud del sarcómero fue mayor en los músculos desosados en frío ( $P < 0,05$ ).

**Tabla XI:** Efecto del desosado en caliente sobre todos los músculos (pooleados). Los valores presentados son medias ± errores estándar de la media pooleados.

VARIABLES DE CALIDAD INSTRUMENTAL	MÚSCULOS DESOSADOS EN FRÍO	MÚSCULOS DESOSADOS EN CALIENTE
pH	5,73 ± 0,02 <sup>a</sup>	5,72 ± 0,03 <sup>a</sup>
CRA (%)	14,43 ± 0,45 <sup>a</sup>	12,04 ± 0,62 <sup>b</sup>
L*	42,03 ± 0,31 <sup>a</sup>	42,72 ± 0,36 <sup>a</sup>

a*	6,69 ± 0,23 <sup>a</sup>	6,41 ± 0,27 <sup>a</sup>
b*	13,09 ± 0,13 <sup>b</sup>	13,86 ± 0,15 <sup>a</sup>
Fuerza de corte WB (Kg)	2,25 ± 0,10 <sup>a</sup>	3,04 ± 0,11 <sup>b</sup>
Compresión 20%	21,85 ± 1,58 <sup>a</sup>	29,21 ± 1,73 <sup>b</sup>
Compresión 80%	87,82 ± 6,37 <sup>a</sup>	116,55 ± 6,97 <sup>b</sup>
Compresión máxima	110,96 ± 8,07 <sup>a</sup>	144,92 ± 8,77 <sup>b</sup>
PPC (%)	30 ± 0,6 <sup>a</sup>	34 ± 0,6 <sup>b</sup>
Longitud del sarcómero (µm)	2,08 ± 0,03 <sup>b</sup>	1,85 ± 0,04 <sup>a</sup>

*Dentro de una misma fila, los valores no acompañados por un mismo literal, son diferentes (P<0,05).*

#### **8.4.2. Efecto diferencial del desosado en caliente sobre músculos con diferentes características fibrilares**

El desosado en caliente afectó de forma diferencial a las distintas variables de calidad instrumental en función del tipo contráctil y/o metabólico de los músculos estudiados.

##### **8.4.2.1. Músculos lentos-oxidativos (*Serratus ventralis*, *Infraspinatus*, *Supraspinatus*, y *Triceps brachii caput laterale*):**

En los músculos lentos-oxidativos, el desosado en caliente no afectó las variables CRA, L\*, a\*, b\*, PPC ni ninguna de las variables de terneza instrumental. El pH fue mayor en los músculos desosados en caliente, mientras que los sarcómeros de los músculos desosados en frío fueron más largos.



**Tabla XII:** Efecto del desosado en caliente sobre los músculos lentos-oxidativos (*Serratus ventralis*, *Infraspinatus*, *Supraspinatus* y *Triceps brachii caput laterale*). Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados.

Variables de calidad instrumental	Músculos desosados en frío	Músculos desosados en caliente
pH	5,81 $\pm$ 0,06 <sup>a</sup>	6,14 $\pm$ 0,09 <sup>b</sup>
CRA (%)	15,83 $\pm$ 1,58 <sup>a</sup>	11,66 $\pm$ 2,24 <sup>a</sup>
L*	44,42 $\pm$ 1,28 <sup>a</sup>	42,61 $\pm$ 1,81 <sup>a</sup>
a*	7,37 $\pm$ 0,92 <sup>a</sup>	6,23 $\pm$ 1,31 <sup>a</sup>
b*	14,88 $\pm$ 0,48 <sup>a</sup>	14,18 $\pm$ 0,68 <sup>a</sup>
Fuerza de corte WB (Kg)	2,68 $\pm$ 0,41 <sup>a</sup>	3,57 $\pm$ 0,58 <sup>a</sup>
Compresión 20%	29,7 $\pm$ 5,22 <sup>a</sup>	33,4 $\pm$ 7,39 <sup>a</sup>
Compresión 80%	115,5 $\pm$ 21,2 <sup>a</sup>	133,4 $\pm$ 29,9 <sup>a</sup>
Compresión máxima	148,6 $\pm$ 26,4 <sup>a</sup>	166,8 $\pm$ 37,3 <sup>a</sup>
PPC (%)	31 $\pm$ 0,1 <sup>a</sup>	32 $\pm$ 0,2 <sup>a</sup>
Longitud del sarcómero ( $\mu$ m)	2,21 $\pm$ 0,11 <sup>a</sup>	1,73 $\pm$ 0,16 <sup>b</sup>

Dentro de una misma fila, los valores no acompañados por un mismo literal, son diferentes ( $P < 0,05$ ).

#### 8.4.2.2. Músculos intermedios (*Gluteobiceps craneal*, *Semimembranosus*, *Psoas major*, *Triceps brachii caput longum* y *Adductor*):

En los músculos intermedios el desosado en caliente no afectó las variables pH, CRA, L\*, a\*, b\*, fuerza de compresión 20%, 80% y máxima.

Los músculos desosados en frío mostraron menor fuerza de corte WB, menores PPC y mayor longitud del sarcómero ( $P < 0,05$ ).

**Tabla XIII:** Efecto del desosado en caliente sobre los músculos intermedios (*Gluteobiceps craneal*, *Semimembranosus*, *Psoas major*, *Triceps brachii caput longum* y *Adductor*). Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooledos.

Variables de calidad instrumental	Músculos desosados en frío	Músculos desosados en caliente
pH	5,74 $\pm$ 0,04 <sup>a</sup>	5,86 $\pm$ 0,05 <sup>a</sup>
CRA (%)	15,06 $\pm$ 0,97 <sup>a</sup>	12,36 $\pm$ 1,37 <sup>a</sup>
L*	40,71 $\pm$ 0,78 <sup>a</sup>	40,37 $\pm$ 1,10 <sup>a</sup>
a*	6,77 $\pm$ 0,57 <sup>a</sup>	6,84 $\pm$ 0,80 <sup>a</sup>
b*	12,76 $\pm$ 0,29 <sup>a</sup>	13,58 $\pm$ 0,42 <sup>a</sup>
Fuerza de corte WB (Kg)	2,33 $\pm$ 0,25 <sup>a</sup>	3,22 $\pm$ 0,34 <sup>b</sup>
Compresión 20%	26,06 $\pm$ 3,20 <sup>a</sup>	31,58 $\pm$ 4,52 <sup>a</sup>
Compresión 80%	106,7 $\pm$ 12,97 <sup>a</sup>	121,85 $\pm$ 18,34 <sup>a</sup>
Compresión máxima	133, 64 $\pm$ 16,16 <sup>a</sup>	154,37 $\pm$ 22,86 <sup>a</sup>
PPC (%)	29 $\pm$ 0,1 <sup>a</sup>	33 $\pm$ 0,1 <sup>b</sup>
Longitud del sarcómero ( $\mu$ m)	2,17 $\pm$ 0,07 <sup>a</sup>	1, 86 $\pm$ 0,09 <sup>b</sup>

Dentro de una misma fila, los valores no acompañados por un mismo literal, son diferentes ( $P < 0,05$ ).

#### 8.4.2.3. Músculos rápidos-glicolíticos (*Rectus femoris*, *Semitendinosus*, *Vastus lateralis*, *Gluteus medius*, *Longissimus lumborum* y *Longissimus thoracis*):

En los músculos rápidos-glicolíticos el desosado en caliente tampoco afectó las variables CRA, a\*, L\*, b\*, fuerza de compresión 20%, 80% y máxima. La longitud del sarcómero solamente tendió a ser menor en los músculos desosados en caliente ( $P=0,09$ ).

La fuerza de corte WB y las PPC fueron mayores en los músculos rápidos desosados en caliente. Los músculos desosados en caliente también presentaron mayor pH último.

**Tabla XIV:** Efecto del desosado en caliente sobre los músculos rápidos-glicolíticos (*Rectus femoris*, *Semitendinosus*, *Vastus lateralis*, *Gluteus medius*, *Longissimus lumborum* y *Longissimus thoracis*). Los valores presentados son medias  $\pm$  errores estándar de la media pooleados.

Variables de calidad instrumental	Músculos desosados en frío	Músculos desosados en caliente
pH	5,64 $\pm$ 0,04 <sup>a</sup>	5,89 $\pm$ 0,05 <sup>b</sup>
CRA (%)	13,31 $\pm$ 0,97 <sup>a</sup>	14,00 $\pm$ 1,46 <sup>a</sup>
L*	43,53 $\pm$ 0,78 <sup>a</sup>	41,76 $\pm$ 1,18 <sup>a</sup>
a*	6,12 $\pm$ 0,57 <sup>a</sup>	4,70 $\pm$ 0,86 <sup>a</sup>
b*	13,44 $\pm$ 0,29 <sup>a</sup>	12,80 $\pm$ 0,44 <sup>a</sup>
Fuerza de corte WB (Kg)	2,19 $\pm$ 0,25 <sup>a</sup>	3,75 $\pm$ 0,38 <sup>b</sup>
Compresión 20%	22,62 $\pm$ 3,20 <sup>a</sup>	28,60 $\pm$ 4,84 <sup>a</sup>
Compresión 80%	89,92 $\pm$ 12,97 <sup>a</sup>	117,24 $\pm$ 19,62 <sup>a</sup>
Compresión máxima	112,97 $\pm$ 16,17 <sup>a</sup>	143,16 $\pm$ 24,44 <sup>a</sup>
PPC (%)	31 $\pm$ 0,1 <sup>a</sup>	35 $\pm$ 0,1 <sup>b</sup>
Longitud del sarcómero ( $\mu$ m)	2,09 $\pm$ 0,07 <sup>a</sup>	1,87 $\pm$ 0,10 <sup>a</sup>

Dentro de una misma fila, los valores no acompañados por un mismo literal, son diferentes ( $P < 0,05$ ).

## **8.5. Correlaciones entre las características fibrilares y la calidad instrumental de la carne**

### **8.5.1. Correlaciones en el total de los músculos estudiados**

Las correlaciones entre las variables de tipificación fibrilar y calidad instrumental de la carne en el total de los músculos desosados en frío y en caliente se muestran en la Tabla XV. En el total de los músculos desosados en frío el peso del músculo no se correlacionó con ninguna de las variables de tipificación fibrilar evaluadas.

El pH a las 24 horas se correlacionó negativamente con el diámetro de las fibras tipo II (-0,52; P=0,02) y con el diámetro de las fibras glicolíticas (-0,50; P=0,03), al tiempo que tendió a correlacionarse positivamente con el volumen porcentual de las fibras oxidativas (0,33; P=0,05) y el índice oxidativo (0,30; P=0,08).

La CRA se correlacionó positivamente con el porcentaje de fibras oxidativas (0,42; P=0,01), con el volumen porcentual de las fibras oxidativas (0,44; P=0,009) y con el índice oxidativo (0,47; P=0,005), mientras que se correlacionó negativamente con el porcentaje de fibras glicolíticas (-0,53; P=0,001) y el volumen porcentual de fibras glicolíticas (-0,46; P=0,006).

La luminosidad (L\*) se correlacionó negativamente con el porcentaje (-0,52; P=0,001) y el volumen porcentual de las fibras oxidativas (-0,34; P=0,04) así como con el índice oxidativo (-0,34; P=0,05), mientras que se correlacionó positivamente con el porcentaje (0,50; P=0,003), el diámetro (0,37; P=0,03) y el volumen porcentual (0,41; P=0,02) de las fibras glicolíticas.

El índice de rojo (a\*) se correlacionó negativamente con el volumen porcentual de las fibras tipo II (-0,34; P=0,04) y el porcentaje de fibras glicolíticas (-0,42; P=0,01), al tiempo que mostró una asociación positiva con el porcentaje (0,43; P=0,01) y volumen porcentual (0,34; P=0,04) de las fibras oxidativas.

El índice de amarillo (b\*) se correlacionó positivamente con el porcentaje (0,34; P=0,04), diámetro (0,47; P=0,005) y volumen porcentual (0,41; P=0,02) de las fibras tipo I. Esta variable también mostró una asociación positiva con los diámetros de las fibras oxidativas (0,59; P=0), intermedias (0,34; P=0,04) y glicolíticas (0,51; P=0,02).

La fuerza de corte WB se correlacionó positivamente con el diámetro de los tipos fibrilares lentos (0,38; P=0,03) y oxidativos (0,39; P=0,02).

Las fuerzas de compresión 20%, 80% y máxima, así como las PPC, no se correlacionaron con ninguna de las variables de tipificación fibrilar evaluadas.

La longitud de los sarcómeros se correlacionó negativamente con el diámetro de las fibras tipo II (-0,36; P=0,04) y el diámetro de las fibras glicolíticas (-0,37; P=0,03).

**Tabla XV:** Coeficientes de correlación de Pearson entre las variables de tipificación fibrilar y calidad instrumental de la carne en el total de los músculos estudiados desosados en frío (Fr) o en caliente (Cal).

Calidad	pH <sub>24h</sub>		CRA (%)	L*		a*		b*		WB (Kg)	Longitud del sarcómero (µm)	
	Fr	Cal		Fr	Fr	Fr	Cal	Fr	Cal		Fr	Fr
Tipific. Fibrilar												
% I						0,57	0,34	0,50				
						*	*	*				
Diá I							0,47		0,38			
							*		*			
Diá II	-0,52	0,52									-0,36	
	*	*									*	
Vol % I							0,41					
							*					
Vol % II						-	0,34					
						*						
% Ox			0,42	-0,52	0,43	0,69						-
			*	*	*	*						0,54
												*
% Gl			-0,53	0,50	-	-						
			*	*	0,42	0,51						
					*	*						
Diá Ox		0,69					0,59		0,39			
		*					*		*			
Diá Gl	-0,50	0,59		0,37			0,51				-0,37	
	*	*		*			*				*	
Diá In		0,68					0,34					
		*					*					
Vol % Ox	0,33		0,44	-0,34	0,34	0,66						
	**		*	*	*	*						
Vol % Gl			-0,46	0,41		-						
			*	*		0,63						
						*						
Índice oxidativo	0,30		0,47	-0,34		0,62						
	**		*	*		*						

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,1$ .

### **8.5.3. Correlaciones entre la calidad de carne y la tipificación fibrilar en grupos musculares (conglomerados) con propiedades contráctiles-metabólicas diferentes desosados en frío y en caliente**

#### ***8.5.3.1. Músculos lentos-oxidativos (Serratus ventralis, Infraspinatus, Supraspinatus y Triceps brachii caput laterale)***

En los músculos lentos desosados en frío el peso del músculo se correlacionó positivamente con el porcentaje (0,90; P=0,001) y volumen porcentual (0,84; P=0,005) de las fibras tipo I, así como con el diámetro (0,67; P=0,04) y volumen porcentual (0,79; 0,01) de las fibras oxidativas, el diámetro de las fibras intermedias (0,68; P=0,04) y el índice oxidativo (0,78; P=0,01).

##### **8.5.3.1.1. pH, CRA y PPC**

En los músculos lentos desosados en frío tanto el pH como las PPC no mostraron correlaciones de ningún tipo con las variables de tipificación fibrilar evaluadas, en tanto que la CRA tendió a correlacionarse negativamente con el volumen porcentual de las fibras tipo II (-0,81; P=0,09). En los músculos desosados en caliente tanto el pH, como la CRA tampoco mostraron correlaciones con las variables de tipificación fibrilar estudiadas, mientras que las PPC se correlacionaron negativamente con los diámetros de las fibras glicolíticas (-0,99; P=0,04) e intermedias (-0,99; P=0,02).

##### **8.5.3.1.2. Color**

En los músculos desosados en frío L\* se correlacionó positivamente con los diámetros de las fibras tipo I (0,98; P=0,004) y glicolíticas (0,96; P=0,01). En los músculos desosados en caliente, L\* se correlacionó negativamente con el volumen porcentual de las fibras tipo II (-0,99; P=0,03). El índice de rojo a\* se correlacionó positivamente con el diámetro (0,99; P=0,02) y el volumen porcentual de las fibras tipo I (0,99; P=0,04), así como también con el volumen porcentual de fibras oxidativas (0,99; P=0,008). Por su parte, el índice de amarillo b\* se asoció positivamente con el índice oxidativo (0,99; P=0,02).

##### **8.5.3.1.3. Longitud del sarcómero y terniza instrumental**

En los músculos desosados en frío, no se detectó correlaciones entre las variables de tipificación fibrilar con la fuerza de corte WB ni las fuerzas de compresión. En este grupo de músculos la longitud del sarcómero se correlacionó positivamente con el porcentaje de las fibras glicolíticas (0,96; P=0,01). Por su parte en los músculos desosados en caliente, la fuerza de corte WB se correlacionó positivamente con el volumen porcentual de las fibras tipo II (0,99; P=0,02). Las fuerzas de compresión 20%, 80% y máxima tendieron a correlacionarse positivamente con el diámetro de las fibras glicolíticas (0,98; P=0,09), mientras que la longitud del sarcómero tendió a correlacionarse positivamente con el diámetro de las fibras glicolíticas (0,99; P=0,06).

### ***8.5.3.2. Músculos intermedios (Gluteobiceps craneal, Triceps brachii caput longum, Psoas major, Adductor y Semimembranosus)***

En los músculos de velocidad intermedia desosados en frío, el peso del músculo se correlacionó negativamente con el volumen porcentual de las fibras intermedias (-0,59; P=0,02).

#### **8.5.3.2.1. pH, CRA y PPC**

En los músculos intermedios desosados en frío el pH se correlacionó negativamente con el diámetro de las fibras tipo II (-0,72; P=0,004) y el diámetro (-0,69; P=0,007) y volumen porcentual de las fibras glicolíticas (-0,53; P=0,05), y positivamente con el volumen porcentual de fibras oxidativas (0,62; P=0,02) e índice oxidativo (0,61; P=0,02). En estos mismos músculos la CRA se correlacionó negativamente con el porcentaje de fibras glicolíticas (-0,60; P=0,02).

Por otra parte, en los músculos desosados en caliente la CRA tendió a asociarse negativamente con el porcentaje de fibras tipo I (-0,76; P=0,07).

#### **8.5.3.2.2. Color**

En los músculos desosados en frío la luminosidad se correlacionó positivamente con el porcentaje (0,63; P=0,01) y el volumen porcentual de las fibras glicolíticas (0,53; P=0,05). Tanto el índice de rojo como el índice de amarillo no mostraron asociación con ninguna de las variables de tipificación fibrilar.

En los músculos desosados en caliente no se detectó correlaciones entre el color instrumental y las variables de tipificación fibrilar.

#### **8.5.3.2.3. Longitud del sarcómero y terneza instrumental**

En los músculos desosados en frío la fuerza de corte WB se correlacionó positivamente con los diámetros de las fibras tipo II (0,66; P=0,01) y glicolíticas (0,55; P=0,04), en tanto que se correlacionó negativamente con el volumen porcentual de fibras oxidativas (-0,56; P=0,04). En este mismo grupo de músculos la longitud del sarcómero se correlacionó positivamente con el porcentaje (0,68; P=0,008) y el volumen porcentual de las fibras tipo I (0,69; P=0,006) y negativamente con el porcentaje (-0,64; P=0,01) y el volumen porcentual de las fibras tipo II (-0,66; P=0,01).

En los músculos desosados en caliente, la fuerza de corte WB mostró una fuerte correlación positiva con el diámetro de las fibras glicolíticas (0,93; P=0,007). Al mismo tiempo las fuerzas de compresión 20% (0,83; P=0,04), 80% (0,86; P=0,02) y máxima (0,86; P=0,03) se correlacionaron de forma fuertemente positiva con el diámetro de las fibras tipo II, en tanto que el porcentaje de fibras glicolíticas se correlacionó positivamente con las fuerzas de compresión 80% (0,86; P=0,03) y máxima (0,83; P=0,04). En estos músculos la longitud del sarcómero se asoció positivamente con el diámetro (0,87; P=0,02) y el volumen porcentual (0,84; P=0,03) de las fibras tipo I y negativamente con el volumen porcentual de fibras tipo II (-0,81; P=0,04).

### ***8.5.3.3. Músculos rápidos-glicolíticos (Gluteus medius, Rectus femoris, Semitendinosus, Vastus lateralis, Longissimus lumborum y Longissimus thoracis)***

En los músculos de contracción rápida desosados en frío el peso del músculo se correlacionó positivamente con el diámetro de las fibras tipo I (0,69; P=0,03), con el volumen porcentual de las fibras oxidativas (0,64; P=0,04), y con el índice oxidativo (0,72; P=0,02), al tiempo que se correlacionó negativamente con el volumen porcentual de las fibras glicolíticas (-0,69; P=0,03).

#### **8.5.3.3.1. pH, CRA y PPC**

En estos músculos desosados en frío el pH a las 24 horas se correlacionó negativamente con el diámetro de las fibras tipo II (-0,63; P=0,009) y glicolíticas (-0,53; P=0,04), en tanto que la CRA y las PPC no mostraron ningún tipo de asociación con las variables de tipificación fibrilar evaluadas.

En los músculos desosados en caliente ni el pH, ni la CRA, ni las PPC mostraron asociaciones con las variables de tipificación fibrilar estudiadas.

#### **8.5.3.3.2. Color**

En lo que respecta al color, L\* se correlacionó negativamente con el porcentaje (-0,60; P=0,01) y el volumen porcentual (-0,69; P=0,003) de las fibras tipo I, así como también con el porcentaje (-0,79; P=0,000), el volumen porcentual (-0,81; P=0,000) de las fibras oxidativas y el índice oxidativo (-0,81; P=0,000). A la vez, L\* se correlacionó positivamente con el porcentaje (0,60; P=0,01) y el volumen porcentual de las fibras tipo II (0,68; P=0,004), así como también con el porcentaje (0,73; P=0,001) y el volumen porcentual de las fibras glicolíticas (0,79; P=0,000). El índice de rojo a\* se correlacionó positivamente con el porcentaje (0,68 P=0,004) y el volumen porcentual de las fibras oxidativas (0,62 P=0,01) y con el índice oxidativo (0,56 P=0,02). Al mismo tiempo a\* se correlacionó negativamente con el volumen porcentual de las fibras tipo II (-0,64 P=0,008) y con el porcentaje (-0,56 P=0,02) y el volumen porcentual de las fibras glicolíticas (-0,50 P=0,04).

Por su parte, el índice de amarillo b\* se correlacionó positivamente con el diámetro (0,59; P=0,02) y el volumen porcentual de las fibras glicolíticas (0,59; P=0,01) y negativamente con el volumen porcentual de las fibras tipo I (-0,56 P=0,02) y el índice oxidativo (-0,53; P=0,03).

En los músculos desosados en caliente el índice de rojo se correlacionó positivamente con el diámetro de las fibras tipo I (0,84; P=0,01) y el porcentaje de fibras oxidativas (0,83; P=0,02).

#### **8.5.3.3.3. Longitud del sarcómero y terniza instrumental**

En los músculos desosados en frío, la fuerza de corte WB se correlacionó negativamente con el volumen porcentual de fibras tipo II (-0,52 P=0,03).

En los músculos de contracción rápida desosados en frío la longitud del sarcómero se correlacionó negativamente con el porcentaje (-0,81 P=0,000), el diámetro (-0,72; P=0,002) y el volumen porcentual de las fibras tipo I (-0,84; P=0,000), así como también con el porcentaje (-0,91; P=0,000), el diámetro (-0,53; P=0,03) y el volumen porcentual (-0,82; P=0,000) de las fibras oxidativas y el índice oxidativo (-0,86;



P=0,000). La misma variable se asoció positivamente con el porcentaje (0,81; P=0,000) y el volumen porcentual de las fibras tipo II (0,77; P=0,001), y también con el porcentaje (0,94; P=0,000) y el volumen porcentual de las fibras glicolíticas (0,83; P=0,000).

En los músculos desosados en caliente la longitud del sarcómero mostró una fuerte asociación negativa con el porcentaje de fibras oxidativas (-0,88; P=0,009) y el volumen porcentual de las fibras tipo I (-0,85; P=0,01), al tiempo que se correlacionó positivamente con el porcentaje (0,84; P=0,01), y el volumen porcentual de fibras glicolíticas (0,88; P=0,009).

## 9. DISCUSIÓN

### **9.1. Diferencias intermusculares en la tipificación fibrilar**

En el presente trabajo se ha descrito la distribución y características morfométricas de los tipos fibrilares contráctiles y metabólicos en los músculos *Serratus ventralis*, *Supraspinatus*, *Infraspinatus*, *Psoas major*, *Triceps brachii caput laterale*, *Triceps brachii caput longum*, *Gluteobiceps craneal*, *Gluteobiceps caudal*, *Vastus lateralis*, *Rectus femoris*, *Longissimus lumborum*, *Longissimus thoracis*, *Gluteus medius*, *Adductor*, *Semimembranosus* y *Semitendinosus*, de corderos pesados. A pesar de que varios trabajos independientes han realizado diversas descripciones de la composición fibrilar en distintos músculos de ovinos, el hecho de que las características fibrilares varíen dentro de una misma especie en función de los diferentes biotipos y categorías (Lefaucheur, 2010), realza la importancia de haber descrito por primera vez la composición fibrilar en los principales músculos de la canal de un tipo particular de cordero productor de carne. A su vez, este trabajo es hasta donde sabemos el que mayor número de músculos ha abarcado dentro de la especie ovina, con la excepción de la descripción realizada por Suzuki & Tamate (1988) donde se estudió la distribución fibrilar exclusivamente en músculos de la cadera y muslo de ovejas adultas.

Como ya se mencionó antes, los criterios aplicados para la clasificación de los tipos fibrilares ovinos han sido históricamente diversos, variando inclusive la nomenclatura aplicada, que en algunos casos ha sido indiscriminadamente utilizada por los mismos autores (Suzuki & Cassens, 1983; Suzuki & Tamate, 1988). En el presente estudio, considerando la aparente no co-regulación de las características contráctiles y metabólicas en las fibras musculares ovinas (Warner *et al.*, 2007), y a la vez adhiriendo a la actual tendencia a clasificar las poblaciones fibrilares en función de su actividad contráctil y metabólica de forma independiente (Lefaucheur, 2010), se utilizó las técnicas histoquímicas de la ATPasa miofibrilar y NADH tetrazolium reductasa para segregar la población fibrilar según tipos contráctiles y metabólicos independientemente. A su vez, la decisión de no subdividir a los tipos fibrilares utilizando ambas técnicas histoquímicas (NADH-TZ y ATPasa) combinadas (Solomon & Dunn, 1988), o bien valiéndose de las diferentes sub-reactividades de la ATPasa miofibrilar a distintos niveles de pH (Peinado *et al.*, 2004), está fundada en el hecho de que la correspondencia entre los tipos fibrilares descritos mediante estas metodologías y los verdaderos subtipos contráctiles fibrilares presentes en la especie ovina es cuestionable. De acuerdo con Peinado *et al.*, (2004) la división de las fibras tipo II en los subtipos IIA y IIB basándose en su actividad oxidativa es incorrecta, ya que no todas las fibras de ATPasa sensible al ácido y elevada actividad oxidativa se corresponden con fibras de tipo IIA, y no todas las fibras de ATPasa sensible al ácido y escasa actividad oxidativa se corresponden con fibras de tipo IIB. Al mismo tiempo, la subdivisión de los subtipos contráctiles IIA, IIB y IIC valiéndose de diferentes sensibilidades de la ATPasa a distintos niveles de pH (Peinado *et al.*, 2004), tampoco podría considerarse del todo válida, partiendo de la base de que ni siquiera se halla comprobada por completo la expresión de la isoforma de MyHC IIB en músculos ovinos (Arguello *et al.*, 2001; Macatrozzo *et al.*, 2004; Greenwood *et al.*, 2007; Vuocololo *et al.*, 2007). Por esta razón, fue nuestra intención aplicar clasificaciones independientes, por un lado definiendo la actividad metabólica predominante (NADH tetrazolium), y por otra parte clasificando a las fibras en los tipos contráctiles rápidos y lentos, cuya identificación mediante la técnica histoquímica de la ATPasa miofibrilar ha probado ser perfectamente comparable a las técnicas inmunohistoquímicas que

identifican las isoformas rápidas y lentas de MyHC en la especie ovina (Molnar & Dodson, 1992; Sazili *et al.*, 2005; Bunger *et al.*, 2009).

Por otra parte, en el presente trabajo se aplicó un criterio estadístico (análisis de conglomerados) para conformar grupos musculares con características contráctiles y metabólicas homogéneas. A pesar de que en la literatura internacional existen trabajos cuyo objetivo fue la caracterización y clasificación de diferentes músculos en función de sus características fibrilares, no se encontró en ninguno de ellos un criterio objetivo aplicable para tal fin. En la especie ovina, Briand *et al.* (1981) clasificaron varios músculos como rápidos-glicolíticos, rápidos-glicolíticos-oxidativos y lentos oxidativos, combinando criterios metabólicos y contráctiles. Más recientemente Kirchofer *et al.* (2002) clasificaron diversos músculos bovinos como rojos si presentaban al menos una proporción de 40% de fibras lentas, blancos si alcanzaban al menos un 40% de fibras rápidas-glicolíticas, e intermedios si no cumplían con ninguno de los requisitos previos. En el presente estudio las diferencias intermusculares en las diferentes variables de tipificación fibrilar (tanto contráctiles como metabólicas) condujeron a diferentes posibles agrupaciones musculares. A modo de ejemplo, algunos músculos como el *Supraspinatus* y el *Infraspinatus*, que mostraron diferencias en el porcentaje de fibras lentas, no resultaron distintos en lo que al volumen porcentual ocupado por éstas se refiere. A su vez, los músculos *Psoas major* e *Infraspinatus*, que no presentaron diferencias en el porcentaje de fibras lentas, sí arrojaron diferencias en el volumen porcentual ocupado por las mismas. Al mismo tiempo, algo similar ocurrió con las características metabólicas donde por ejemplo los músculos *Serratus ventralis* y *Supraspinatus* no mostraron diferencias en el porcentaje de fibras oxidativas pero sí resultaron diferentes en los volúmenes porcentuales ocupados por estas, y consecuentemente en el índice oxidativo calculado. Estas diferencias podrían ser relevantes, sugiriendo que cuando se aplican criterios de clasificación basados exclusivamente en una variable (por ejemplo las proporciones de uno u otro tipo fibrilar) podría incurrirse en errores, dado que músculos con similares proporciones de un tipo fibrilar podrían poseer características histo-fisiológicas diferentes, debido, entre otras cosas, a diferencias en los tamaños fibrilares. Por esta razón, en el presente estudio se generó una alternativa para la agrupación de músculos en la cual se consideró todas las variables de tipificación fibrilar estudiadas (tanto de los tipos contráctiles como metabólicos).

En lo que respecta a la composición fibrilar específica de cada uno de los músculos estudiados, los resultados del presente trabajo son en general coherentes con las diversas descripciones independientes realizadas en diferentes biotipos y categorías de ovinos.

De todos los músculos que componen la canal ovina, el músculo *Longissimus dorsi* es sin lugar a dudas el más estudiado. Este voluminoso músculo epiaxial de la columna vertebral suele dividirse desde el punto de vista anatómico en distintas partes (Dyce *et al.*, 1991), de las cuales el *Longissimus lumborum*, y el *Longissimus thoracis* revisten la mayor importancia para la ciencia de la carne al constituir principalmente los cortes bife ancho y bife angosto, respectivamente. Sin embargo, la inmensa mayoría de las descripciones de su composición fibrilar en las especies productivas suelen abarcar solo alguna de sus porciones o bien considerarlo como un todo. Si bien nuestros resultados son en general coherentes con las anteriores descripciones de la composición fibrilar del *Longissimus dorsi* ovino (Solomon & Lynch 1988; Carpenter *et al.*, 1996; Peinado *et al.*, 2004; Gardner *et al.*, 2006; Greenwood *et al.*, 2006; Bunger *et al.*, 2009), nuestro

trabajo es hasta donde sabemos el primero en describir diferencias en la composición fibrilar entre sus dos porciones más importantes. Si bien las dos porciones del músculo *Longissimus* estudiadas (*thoracis* y *lumborum*) no presentaron diferencias en sus características fibrilares metabólicas, el *Longissimus lumborum* presentó mayor diámetro y volumen porcentual ocupado por las fibras de tipo II en comparación con el *Longissimus thoracis*, lo cual indica que la porción torácica del músculo *Longissimus* ovino podría estar más asociada a roles posturales o actividades que involucren movimientos más lentos y prolongados. De hecho, de acuerdo con May (1970), la porción torácica del *Longissimus* ovino se encuentra funcionalmente relacionada a la espiración mediante sus inserciones costales, lo cual podría explicar las diferencias contráctiles detectadas entre ambas porciones del *Longissimus* en el presente estudio.

Por otra parte, a pesar de tratarse de un músculo altísimamente relevante para la ciencia de la carne, las descripciones de las características fibrilares del músculo *Psoas major* ovino no son demasiado abundantes (Suzuki, 1971; Suzuki & Tamate, 1988; Koohmaraie *et al.*, 1996). A su vez, estas descripciones (realizadas en animales de diferentes categorías y biotipos) presentan diferencias notorias entre sí. De hecho Koohmaraie *et al.*, (1996) definieron al *Psoas major* de corderos Dorset por Romanov de 23 semanas de vida como un músculo menos lento y oxidativo, en comparación con las descripciones previamente realizadas en ovejas adultas por Suzuki, (1971) y Suzuki & Tamate, (1988). Nuestros resultados, indican que en corderos pesados de 14 meses de edad el *Psoas major* puede considerarse como un músculo contráctil y metabólicamente intermedio en relación al resto de los músculos estudiados. Esto resulta razonable si se considera que se trata de un músculo que no solamente está asociado a un rol dinámico, sino que también actúa como un músculo de tipo postural. De hecho, se ha asociado su elevada proporción de fibras tipo I con sus roles de estabilizador de la columna vertebral y la cadera (Arbanas *et al.*, 2009).

El músculo *Gluteus medius* es el que le sigue en valor comercial como corte cárnico a los músculos *Longissimus dorsi* y *Psoas major*. Nuestros resultados son en términos generales coherentes con las anteriores descripciones de las características fibrilares del *Gluteus medius* de corderos (Whipple & Koohmaraie, 1992; Sayd *et al.*, 1998). A pesar de que el análisis de conglomerados lo situó como un músculo comparativamente rápido y glicolítico en relación a los demás músculos estudiados, cuando se lo compara con los demás músculos intrínsecos de la cintura pelviana, el *Gluteus medius* presentó una proporción relativamente elevada de fibras de contracción lenta. De acuerdo con Suzuki & Tamate (1988), en los músculos caudales de la pierna, una elevada presencia de fibras lentas se encuentra asociada funcionalmente a contribuir mediante su tono con los roles posturales de los músculos extensores. De hecho, en humanos se ha reportado que el *Gluteus medius* es responsable de la estabilización de la cadera durante las etapas iniciales del ciclo de la marcha (Gottschalk *et al.*, 1989).

Como ya se comentó antes, en la bibliografía revisada se encontró solamente una descripción de la composición fibrilar del músculo *Adductor* ovino, específicamente realizada en ovejas adultas (Suzuki & Tamate, 1988). Si bien, nuestros resultados son en general coherentes con lo descrito para ovejas adultas, indicando que en corderos pesados el músculo *Adductor* posee una proporción relativamente alta de fibras lentas, su escaso diámetro contribuyó a que el volumen porcentual de las mismas fuera reducido. Por otra parte, nuestros resultados indican que este músculo posee una elevada actividad oxidativa cuando se lo compara con el resto de los músculos del miembro

posterior estudiados, lo cual sugiere un rol predominantemente asociado a movimientos poco intensos y prolongados. De hecho, en seres humanos se ha vinculado al músculo *Adductor* con funciones de sostén durante la marcha (Lyons *et al.*, 1983).

Por otra parte, las diferencias detectadas en el presente estudio entre ambas porciones (craneal y caudal) del músculo *Gluteobiceps* de corderos están en general de acuerdo con lo reportado previamente para ovejas adultas por Suzuki & Tamate (1988). Nuestros resultados confirman que la porción caudal de este músculo es comparativamente más rápida y glicolítica que su contraparte craneal. A pesar de que en la bibliografía revisada no se encontró descripciones precisas que refieran a la diferenciación funcional de ambas porciones del *Gluteobiceps* en cuadrúpedos, Arthur *et al.*, (1987) reportaron que ambas porciones del músculo *Biceps femoris* de humanos (homólogo al *Gluteobiceps* de los rumiantes) se encuentran claramente diferenciadas en sus funciones durante la marcha. De acuerdo con estos autores la porción anterior de este músculo se encuentra activa durante la fase de apoyo del miembro produciendo extensión de la cadera, en tanto que la porción caudal del músculo estaría asociada a la flexión durante la fase temprana de la impulsión del miembro, rol que compartiría principalmente con el músculo *Semitendinosus*. Estas diferencias funcionales podrían contribuir a explicar las diferencias detectadas en las características fibrilares entre ambas porciones del *Gluteobiceps* en el presente estudio. Del mismo modo, los reportes de Arthur *et al.*, (1987) son consistentes con nuestros resultados que indican que la porción caudal del *Gluteobiceps* y el músculo *Semitendinosus* poseen importantes similitudes en lo que a sus características fibrilares se refiere.

Por otra parte, nuestros resultados con respecto a la distribución de los tipos fibrilares en el músculo *Semimembranosus* son en general coherentes con los anteriores reportes realizados en la especie ovina (Briand *et al.*, 1981; Suzuki & Tamate, 1988; Molnar & Dodson, 1992; Sayd *et al.*, 1998; Gardner *et al.*, 2006). El claro predominio de fibras de contracción rápida en el *Semimembranosus* ovino, indica que este músculo se encuentra fundamentalmente asociado a actividades contráctiles relativamente breves e intensas. De hecho, en seres humanos se ha reportado que los músculos *Biceps femoris* y *Semimembranosus*, a pesar de poseer similitudes funcionales, se diferencian en que de ellos, solo el *Biceps femoris* contribuye con el soporte del miembro durante la marcha (Lyons *et al.*, 1983). Esto en cierta medida podría explicar las diferencias en las características fibrilares detectadas entre ambos músculos en el presente estudio.

En lo que respecta a la distribución fibrilar en el músculo *Semitendinosus*, a pesar de que nuestros resultados coinciden con la mayoría de los trabajos que previamente describieron sus características fibrilares en ovinos, reportándolo como un músculo marcadamente rápido y glicolítico, en el presente estudio se detectó en general una mayor proporción de fibras rápidas que en anteriores descripciones (Koohmaraie *et al.*, 1996; Sazili *et al.*, 2005; Gardner *et al.*, 2007; Greenwood *et al.*, 2007). Estas diferencias podrían deberse entre otras razones a diferencias metodológicas, siendo la profundidad de la muestra un importante factor a considerar. De hecho, Sayd *et al.*, (1998), demostraron que en corderos, la profundidad de la muestra afecta significativamente la distribución fibrilar, y aun más, en el caso particular del músculo *Semitendinosus* ovino, estos autores detectaron una mayor proporción de fibras lentas en aquellas muestras tomadas más hacia la profundidad muscular. En el presente estudio las muestras fueron tomadas de la porción superficial del vientre expuesto de los distintos músculos, lo cual podría contribuir a explicar el hallazgo de menores

proporciones de fibras lentas en el músculo *Semitendinosus*. Por otra parte, las diferencias entre nuestro estudio y anteriores reportes también podrían estar asociadas a diferencias en las razas o biotipos estudiados. De hecho, Sayd *et al.*, (1998) reportaron la existencia de un efecto significativo de la raza sobre la distribución fibrilar en el músculo *Semitendinosus* ovino. A la vez, Greenwood *et al.*, (2007) demostraron la existencia de mayores proporciones de fibras lentas en el *Semitendinosus* de ovinos de la raza Merino, en comparación con animales similares de la raza Poll Dorset.

En lo que respecta a los dos músculos componentes del cuádriceps femoral estudiados (*Rectus femoris* y *Vastus lateralis*), nuestros resultados son coincidentes con las anteriores descripciones realizadas en ovinos adultos (Sayd *et al.*, 1998; Suzuki & Tamate, 1988), confirmando que el *Rectus femoris* resulta ser un músculo más rápido y glicolítico cuando se lo compara con el *Vastus lateralis*. A pesar de que ambos músculos forman parte del cuádriceps femoral, considerado genéricamente como un potente extensor de la rodilla, las diferencias en la distribución fibrilar entre ambas porciones pueden ser explicadas a través de sus roles diferenciados. De acuerdo con May (1970), de todos los músculos que componen el cuádriceps femoral ovino el *Rectus femoris* es el único que posee acción sobre la cadera. A su vez, estudios electromiográficos realizados en cabras hace varias décadas confirmaron la participación del cuádriceps femoral como un músculo activo durante el mantenimiento de la postura (Nomura & Ogata, 1953; Nomura *et al.*, 1954). De esta forma, nuestros resultados podrían indicar que las características lentas y oxidativas más acentuadas en el *Vastus lateralis* podrían deberse a un mayor grado de contribución con los roles posturales del cuádriceps, en relación a su contraparte, el *Rectus femoris*.

En lo que respecta a la composición fibrilar del músculo *Serratus ventralis*, el elevado predominio de fibras lentas y oxidativas detectado en el presente estudio es coincidente con previas descripciones realizadas en ovinos (Suzuki 1971; Suzuki & Cassens, 1983), a la vez que resulta razonable, si se considera que este músculo cumple funciones de sostén del peso del tronco e inspiratorias (May, 1970).

Por otra parte, el predominio de fibras lentas y oxidativas de elevado diámetro en los músculos *Supraspinatus* e *Infraspinatus* detectado en el presente estudio también es consistente con anteriores descripciones realizadas en ovinos (Briand *et al.*, 1981; Suzuki, 1995; Whipple & Koohmaraie, 1992; Sazili *et al.*, 2005; Hemmings *et al.*, 2009). Sin embargo, en nuestro trabajo se detectó algunas diferencias en las proporciones de los distintos tipos fibrilares entre ambos músculos, que podrían sugerir que el músculo *Supraspinatus* estaría asociado a un trabajo más lento, de menor intensidad y más prolongado. De hecho, de acuerdo con Suzuki, (1995) a pesar de que su principal acción consiste en extender la articulación del hombro, el *Supraspinatus* además estabiliza el hombro y colabora con el soporte del peso corporal.

Por último, en lo que respecta a las características fibrilares del músculo *Triceps brachii*, nuestro reporte es hasta donde sabemos el primero en estudiar la composición fibrilar diferencial de sus cabezas *caput longum* y *caput laterale*. Nuestros resultados indican que en corderos pesados, a pesar de que ambas cabezas presentan similares proporciones de fibras tipo I, la cabeza lateral presenta fibras lentas de mayor diámetro promedio, lo cual contribuye a su vez a que estas fibras ocupen un mayor volumen porcentual en la masa muscular. Al mismo tiempo, el músculo *Triceps brachii caput laterale* presentó fibras oxidativas también de mayor diámetro, a la vez que el *Triceps*

*brachii caput longum* mostró un mayor volumen porcentual ocupado por fibras glicolíticas. Estos resultados sugieren que en la especie ovina el *Triceps brachii caput laterale* es un músculo más lento y oxidativo, asociado a actividades de baja intensidad y más prolongadas, mientras que el *Triceps brachii caput longum* podría estar asociado a movimientos ocasionales de elevada intensidad.

En síntesis, esta es la primera descripción comparativa de las características fibrilares metabólicas y contráctiles en los principales músculos de la canal de corderos pesados. Nuestros resultados en algunos casos confirman la existencia de importantes diferencias intermusculares que contribuyen al conocimiento de la fisiología muscular de los ovinos, mientras que para otros casos demuestran por primera vez la existencia de diferencias intermusculares vinculadas a la función muscular.

## **9.2. Diferencias intermusculares en la calidad instrumental de la carne**

En el presente trabajo se ha descrito los principales atributos de calidad instrumental de la carne proveniente de 15 músculos de la canal ovina. Si bien existe en particular un antecedente en el cual se describió estas características en un número más elevado de músculos de capones de cruza laneras (Tschirhart-Hoelscher *et al.*, 2006), nuestro trabajo es el primero en describir estas características en los principales músculos de la canal de corderos pesados producto de cruza con razas carniceras. Esto es relevante por tratarse ésta, de una de las categorías más relevantes para la producción eficiente de carne ovina.

Los resultados del presente estudio confirman la existencia de importantes diferencias intermusculares en los distintos atributos de calidad de carne evaluados, siendo a la vez en general consistentes con algunas de las descripciones previamente realizadas en ovinos (Bianchi *et al.*, 2006; Tschirhart-Hoelscher *et al.*, 2006). Sin embargo, algunas diferencias relevantes fueron detectadas entre nuestro y los anteriores reportes, en lo que respecta a ciertas características de carne en particular.

En lo que respecta al pH final de los músculos estudiados, los valores absolutos detectados en el presente estudio son en general más reducidos que los reportados por Tschirhart-Hoelscher *et al.* (2006). La explicación más razonable para dichas discrepancias puede que pase por diferencias en los biotipos y/o razas, o bien en los pesos y/o niveles de engrasamiento de los animales utilizados en ambos experimentos, dado que Tschirhart-Hoelscher *et al.* (2006), utilizaron capones producto de cruza laneras de menor peso. De hecho, comparando diferentes atributos de calidad de carne en corderos de la raza Awassi, Abdullah & Qudsieh, (2009) demostraron que aquellas carcasas más livianas presentaban un pH inicial y final más elevado cuando se las comparaba con carcasas de animales más pesados. A la vez, Gardner *et al.* (2006) reportaron que la carne de corderos de biotipos seleccionados a favor de la producción de carne muestra un menor nivel de pH final debido a una mayor actividad glicolítica muscular.

En lo que respecta a las variables asociadas a la capacidad de retención de agua, CRA y PPC, la elevada cantidad de jugo liberado por el músculo *Adductor* es consistente con los hallazgos de Tschirhart-Hoelscher *et al.* (2006), quienes también reportaron a este músculo como aquel con menor capacidad para retener humedad en la canal ovina. Este hallazgo puede explicarse, al menos en parte, por su reducido contenido de colágeno (Von Seggern *et al.*, 2005). De hecho, Tschirhart-Hoelscher *et al.* (2006) reportaron que

el *Adductor* presenta un bajo nivel de colágeno total cuando se lo compara con los demás músculos de la canal ovina. Este hecho también ayudaría a explicar la elevada capacidad de retención de agua detectada en el presente estudio para el músculo *Infraspinatus* el cual se destaca por su elevado contenido de colágeno (Tschirhart-Hoelscher *et al.*, 2006). Sin embargo, nuestros resultados indican que el *Semitendinosus*, un músculo que ha sido reportado como de bajo nivel de colágeno (Tschirhart-Hoelscher *et al.*, 2006), presenta una elevada capacidad para retener la humedad en comparación con los demás músculos de la canal ovina. Esto indica que la probable asociación entre el contenido de colágeno y la CRA no es para nada lineal, probablemente debido al efecto que múltiples factores (cinética del pH, velocidad de enfriamiento, tasa proteolítica *postmortem*, entre otros) ejercen de forma combinada sobre estas variables. Por otra parte, en el presente estudio el comportamiento de los distintos músculos en lo que a las PPC se refiere resultó diferente a lo ocurrido con la CRA. Esto es esperable considerando que ambas características son afectadas por diferentes factores. De acuerdo con Honikel (1987), mientras que la CRA es determinada principalmente por la interacción pH/temperatura, las PPC son principalmente afectadas por el pH de la carne en sí mismo, lo cual determina que no es posible extrapolar aseveraciones desde una variable a la otra. Las elevadas PPC detectadas en el presente estudio para los músculos *Supraspinatus* y *Semitendinosus* así como las reducidas PPC en el *Gluteobiceps* e *Infraspinatus* son en general consistentes con lo reportado en músculos bovinos por Rhee *et al.* (2004).

En lo concerniente al color instrumental de la carne, de los diferentes músculos evaluados, el músculo que presentó la mayor luminosidad fue el *Semitendinosus*, en tanto que el músculo menos luminoso de todos los evaluados fue el *Adductor*. Estos resultados son consistentes con lo reportado por Bianchi *et al.* (2006), quienes también identificaron al *Semitendinosus* como el músculo más luminoso, a la vez que también resultan coherentes con lo reportado por Tschirhart-Hoelscher *et al.* (2006), quienes también identificaron al *Adductor* como el músculo menos luminoso de la canal ovina. Tanto la elevada luminosidad en el *Semitendinosus* como la escasa luminosidad detectada en el músculo *Adductor* pueden ser explicadas por sus diferencias en actividad glicolítica, considerando que se ha demostrado que el valor de L\* aumenta en función de la actividad glicolítica muscular (Hamilton *et al.*, 2003). Sin embargo, algunos músculos clásicamente descritos como predominantemente oxidativos, y que de hecho fueron identificados como tales en el presente estudio, igualmente mostraron un valor promedio de la coordenada L\* considerablemente alto. La identificación de altos valores de L\* en músculos predominantemente oxidativos como el *Supraspinatus*, *Infraspinatus* o *Serratus ventralis*, ha sido reportada previamente en la especie ovina (Tschirhart-Hoelscher *et al.*, 2006). Este hecho podría ser explicado por diferencias en la capacidad muscular para amortiguar el descenso del pH *postmortem*. Debido a que aquellos músculos más oxidativos poseen menores capacidades buffer (Poso & Puolanne, 2005), estos (a pesar de presentar un pH final más elevado) podrían estar más expuestos a experimentar un descenso más acelerado del pH, lo cual repercute en un enmascaramiento de la mioglobina, con mayor reflexión de la luz y un aspecto más pálido de la carne (Kauffman & Marsh, 1987).

Al mismo tiempo las diferencias intermusculares detectadas respecto a la coordenada a\* en el presente estudio son también genéricamente coherentes con lo reportado por Tschirhart-Hoelscher *et al.* (2006) quienes por ejemplo, al igual que en nuestro estudio reportaron al músculo *Supraspinatus* como el más rojo de la canal ovina. Sin embargo, los valores absolutos para la coordenada a\* reportados en previas descripciones son



considerablemente más elevados que los detectados en el presente estudio. Algo similar ocurrió con la coordenada b\*, donde si bien las diferencias intermusculares detectadas en el presente estudio también resultaron coherentes con anteriores descripciones, coincidiendo por ejemplo en reportar al *Semitendinosus* como uno de los músculos más amarillos y al *Longissimus lumborum* como uno de los que menor valor de b\* presentó en promedio, los valores absolutos detectados en nuestro estudio son considerablemente más elevados que los anteriormente reportados por Bianchi *et al.* (2006) y Tschirhart-Hoelscher *et al.* (2006). No obstante, similares valores absolutos de las coordenadas a\* y b\* también han sido reportados en diferentes músculos ovinos (Abdullah & Qudsieh, 2009). El hallazgo de valores absolutos reducidos para la coordenada a\* y elevados para la coordenada b\*, puede ser explicado por diferencias raciales o de biotipos de los animales incluidos en los distintos estudios. Comparando los atributos de calidad de la carne de diferentes razas ovinas, Martínez-Cerezo *et al.* (2005) demostraron que la carne de animales de la raza Merino es más roja en comparación con animales de aptitud carnífera. Al mismo tiempo, si consideramos que la coordenada b\* se asocia positivamente con la actividad glicolítica y la palidez muscular (Meat & MacInnis, 2000), nuestros resultados también podrían ser explicados en función de la mayor actividad glicolítica muscular que caracteriza a los animales de aptitud carnífera como los incluidos en este estudio. De hecho esta lógica nos permitiría asociar los bajos valores de pH muscular del presente estudio con los valores absolutos elevados de la coordenada b\*.

En cuanto a la longitud del sarcómero promedio, nuestros resultados, en particular para los músculos *Psoas major* y *Longissimus dorsi* son similares a anteriores reportes (Wheeler & Koohmaraie, 1999; Hopkins *et al.*, 2011). Además, las diferencias intermusculares en esta variable son en general coherentes con los reportes previamente realizados tanto en la especie ovina (Bianchi *et al.*, 2006; Tschirhart-Hoelscher *et al.*, 2006) como en bovinos (Rhee *et al.*, 2004; Stolowski *et al.*, 2006). No obstante, una vez más nuestros resultados difieren en términos de valores absolutos con lo reportado por Tschirhart-Hoelscher *et al.* (2006) quienes reportaron valores promedio algo más elevados para algunos músculos de capones producto de cruces laneras. Nuevamente, las diferencias entre trabajos podrían deberse al tipo de animal empleado en ambos trabajos. De hecho, Koohmaraie *et al.* (1996b), demostraron que la castración afecta la longitud del sarcómero del músculo *Longissimus dorsi*, produciendo sarcómeros más largos en los animales castrados.

Por último, en cuanto a la terneza instrumental, nuestros resultados, si bien son coherentes con lo reportado anteriormente por Bianchi *et al.* (2006) para músculos de corderos pesados, difieren bastante de lo reportado por Tschirhart-Hoelscher *et al.* (2006). Sin embargo, en bovinos se ha reportado rankings de terneza instrumental muy similares al detectado en el presente estudio. De forma similar a lo ocurrido en nuestro trabajo, Torrescano *et al.* (2003) ubicaron al músculo *Psoas major* como el más tierno de la canal bovina, seguido por los músculos *Longissimus thoracis*, *Longissimus lumborum* y *Gluteus medius*, al tiempo que (también coincidiendo con nuestro estudio) estos autores reportaron a los músculos *Triceps brachii* y *Gluteobiceps* como los menos tiernos de la canal bovina. De todos modos, en la bibliografía revisada existe en general cierto grado de inconsistencia entre los diferentes trabajos que reportan diferencias intermusculares en la terneza instrumental de la carne tanto en bovinos (Torrescano *et al.*, 2003; Belew *et al.*, 2003; Stolowski *et al.*, 2006) como en ovinos (Sazili *et al.*, 2005; Bianchi *et al.*, 2006; Tschirhart-Hoelscher *et al.*, 2006). Probablemente esta inconsistencia pueda ser explicada a través de las diferencias entre biotipos en los

animales empleados en los distintos estudios. De acuerdo con Sañudo *et al.* (2003), el biotipo es capaz de afectar la terneza de la carne a través de diversos factores que incluyen el contenido y naturaleza del colágeno, la tasa de enfriamiento de las carcasas, la actividad glicolítica muscular, y la tasa de descenso del pH *postmortem*. De hecho, el efecto significativo del biotipo sobre la terneza instrumental ha sido comprobado tanto para ovinos (Martínez-Cerezo *et al.*, 2005) como para bovinos (Stolowski *et al.*, 2006). Por lo tanto, es esperable que nuestros resultados muestren ciertas discrepancias con anteriores reportes, considerando los diferentes tipos de animales empleados. Sumado a esto, en el caso particular de la comparación entre nuestros resultados y los reportados para un grupo numeroso de músculos de capones de cruza laneras (Tschirhart-Hoelscher *et al.*, 2006), la inconsistencia entre ambos estudios también puede ser explicada por el hecho de que en dicho estudio la terneza instrumental de los diferentes músculos fue determinada tras 7 días de maduración.

Por otra parte, en lo que respecta a la fuerza de compresión de Lepetit-Theix, en el presente estudio los coeficientes de variación entre muestras resultaron considerablemente elevados conduciendo a que las diferencias intermusculares detectadas fueran escasas. Sin embargo, particularmente en lo que respecta a la fuerza de compresión 80%, las diferencias intermusculares detectadas en el presente estudio son en general coherentes con los contenidos de colágeno insoluble y el grado de solubilidad del colágeno reportados para distintos músculos bovinos (Seideman, 1986; Belew *et al.*, 2003).

En síntesis, esta es la primera descripción comparativa de los principales atributos de calidad instrumental de la carne abarcando los músculos más importantes de la canal de corderos pesados producto de cruza con razas carniceras. Nuestros resultados indican la existencia de relevantes diferencias intermusculares en los atributos más importantes de calidad instrumental de la carne.

### **9.3. Efecto del desosado en caliente sobre la calidad instrumental de la carne**

Este es el primer trabajo en describir el efecto del desosado en caliente sobre la calidad instrumental de la carne de los principales músculos de la canal ovina. Nuestros resultados, considerando la totalidad de los músculos estudiados, indican que el desosado en caliente afecta significativamente algunas variables de calidad instrumental sin producir efecto sobre otras.

En lo que respecta al color instrumental de la carne, si bien se considera que el rápido enfriamiento que experimentan los músculos desosados en caliente se acompaña de una mejora en el color y su estabilidad (Samuel *et al.*, 2002), nuestros resultados indican que en los principales músculos de la canal ovina este tratamiento solamente fue capaz de producir carne con mayor nivel de amarillo, sin alterar ni la luminosidad ni el índice de rojo. Esto es relevante, sugiriendo que el desosado en caliente no sería capaz de afectar los parámetros objetivos más importantes asociados al color instrumental de la carne (luminosidad y nivel de rojo) cuando se considera a los principales músculos de la canal ovina en su conjunto.

En cuanto al pH final de la carne, nuestros resultados indican que cuando se considera a los principales músculos de la canal ovina en su conjunto, el desosado en caliente no es

capaz de afectar esta variable. Esto concuerda con lo reportado por Rashid *et al.* (1983) para el músculo *Longissimus dorsi* de ovejas.

Por otra parte, en el total de los músculos evaluados el desosado en caliente produjo un notorio efecto positivo sobre la capacidad de retención de agua, aunque curiosamente produjo mayores pérdidas por cocción. El aumento en la capacidad de retención de agua de los músculos desosados en caliente es esperable en función de una mitigación de los efectos nocivos de la combinación de bajo pH y elevada temperatura (McPhail, 1995). No obstante, el hallazgo de mayores PPC en los músculos desosados en caliente en cierta medida no acompaña a la idea anterior. Como ya se mencionó antes, ambas características (PPC y CRA) son afectadas por diferentes factores. De hecho, si consideramos que mientras que la CRA es determinada principalmente por la interacción pH/temperatura y las PPC son principalmente afectadas por el pH de la carne en sí mismo (Honikel, 1987), es esperable que ambas características respondan de forma diversa frente al desosado en caliente. Por otra parte, nuestros resultados respecto al efecto del desosado en caliente sobre las PCC están en concordancia con lo reportado por Farouk & Swan (1998), quienes demostraron que las elevadas temperaturas prerigor son capaces de reducir las PPC en el *Semitendinosus* de bovinos. Al mismo tiempo, comparando los efectos de distintas prácticas tecnológicas para la preparación de curry con carne ovina, Mendiratta *et al.* (2008), demostraron que la carne desosada en frío presentaba mayores niveles de jugosidad en comparación con la carne ovina desosada en caliente.

Por otra parte, nuestros resultados sugieren que el desosado en caliente ejerce un efecto diferente sobre la capacidad de retención de agua dependiente del tipo muscular. De hecho, el desosado en caliente solo fue capaz de incrementar las PPC en los músculos rápidos-glicolíticos e intermedios. Las diferentes respuestas al desosado en caliente de los distintos grupos musculares pueden contribuir a explicar por qué en trabajos en los cuales se abarcó uno o bien un número reducido de músculos, no se evidenció un efecto claro del desosado en caliente sobre las variables vinculadas a la capacidad de retención de agua. Precisamente, Rashid *et al.* (1983) reportaron la ausencia de efecto del desosado en caliente y la tasa de enfriamiento sobre las PPC de los músculos *Semitendinosus* y *Longissimus dorsi* de ovejas, mientras que Wheeler *et al.* (1991) no detectaron efecto del desosado en caliente sobre las PPC de los músculos *Semimembranosus* y *Biceps femoris* de bovinos.

A su vez, los resultados del presente estudio indican que cuando se considera a los principales músculos de la canal ovina en su conjunto, el desosado en caliente es capaz de afectar negativamente las variables vinculadas directa e indirectamente a la terneza instrumental de la carne. Estos resultados son coherentes con lo previamente reportado para el músculo *Longissimus dorsi* de ovinos (Devine *et al.*, 2002; Toohey *et al.*, 2006), y a la vez sugieren que el mayor grado de acortamiento experimentado por los sarcómeros en los músculos desosados en caliente podría ser un factor determinante de la menor terneza instrumental que mostraron dichos músculos.

Por otra parte, nuestros resultados indican que aquellos músculos de velocidad rápida y metabolismo glicolítico son menos sensibles al acortamiento por frío. La mayor susceptibilidad al acortamiento por frío de aquellos músculos más lentos u oxidativos puede ser explicada por el hecho de que las fibras lentas-oxidativas poseen una actividad metabólica anaeróbica más reducida (Hertzman *et al.*, 1993), un mayor

desarrollo y abundancia de mitocondrias (Buege & Marsh, 1975) y un retículo sarcoplásmico menos desarrollado (Cassens, 1971).

En síntesis, nuestros resultados indican que el desosado en caliente ejerce un efecto diferencial sobre los distintos atributos de calidad instrumental de la carne, dependiendo del tipo contráctil-metabólico muscular. Esto es relevante, ya que permite especular con el hecho de que esta práctica (que conlleva varios beneficios tecnológicos y económicos) podría dirigirse a ciertos músculos en particular, permitiendo así maximizar sus beneficios y minimizar sus efectos adversos. Este último aspecto es especialmente relevante si se considera una posible extrapolación de estos hallazgos a la producción de carne bovina, donde el mayor calibre de los músculos permite mejores posibilidades de comercializar algunos músculos de forma individual.

#### **9.4. Correlaciones entre la tipificación fibrilar y la calidad instrumental de la carne**

Este es el primer reporte que describe la asociación entre los atributos más importantes de calidad instrumental de la carne y la tipificación fibrilar a lo largo de los principales músculos de la canal ovina. En términos generales nuestros resultados demuestran la existencia de relevantes asociaciones entre la distribución y características morfométricas de los distintos tipos fibrilares y la calidad instrumental de la carne, algunas de las cuales resultan sumamente útiles para explicar las diferencias existentes en la calidad de la carne proveniente de los diferentes músculos de la canal ovina. Por otra parte, la calidad de la carne se encuentra definida por una compleja interacción de factores intrínsecos y extrínsecos, incluidos el nivel y velocidad de descenso del pH *postmortem*, la velocidad de enfriamiento y la capacidad buffer muscular (Offer & Knight, 1988; Dransfield, 1993; Huff-Lonergan & Lonergan, 2005), los cuales a su vez pueden resultar significativamente diferentes entre distintos músculos de la canal (Purchas *et al.*, 2004; Mora *et al.*, 2008). Por lo tanto el presente estudio también se planteó como objetivo estudiar las asociaciones entre tipificación fibrilar y calidad de carne en grupos musculares metabólica y contráctilmente homogéneos, así como en el total de músculos y en los mismos grupos musculares desosados en caliente. De hecho, la conformación de estos grupos musculares resultó en el hallazgo de importantes diferencias intermusculares en el modo cómo la tipificación fibrilar y la calidad de carne se asociaron, y muchas veces también implicó el hallazgo de correlaciones más intensas y relevantes. Del mismo modo, el estudio de las asociaciones entre tipos fibrilares y calidad de carne en músculos desosados en frío o en caliente también reveló un comportamiento diferente.

El hallazgo de correlaciones positivas entre la proporción y el volumen porcentual de fibras oxidativas con el nivel de rojo de la carne en el total de los músculos estudiados acompaña la teoría ampliamente aceptada que afirma que una mayor proporción de fibras lentas-oxidativas favorece el nivel de rojo muscular a través de un aumento en el contenido de mioglobina muscular (Whipple *et al.*, 1992; Henckel *et al.*, 1997). A su vez, en el total de los músculos desosados en caliente, el índice de rojo mostró asociaciones más intensas y significativas con varias de las variables de tipificación fibrilar, entre ellas una fuerte asociación positiva con el índice oxidativo muscular. Este hecho pudo deberse a que en los músculos desosados en caliente se redujo el efecto ejercido por varios factores extrínsecos que afectan la determinación del color de la carne, entre ellos el nivel de estiramiento y la velocidad de enfriamiento muscular. Probablemente por esta misma razón, en los músculos lentos-oxidativos, el desosado en

caliente también determinó el hallazgo de correlaciones positivas e intensas entre  $a^*$  y el diámetro de las fibras tipo I y los volúmenes porcentuales de las fibras tipo I y oxidativas.

En lo que respecta a las diferencias intermusculares en las correlaciones entre  $a^*$  y la tipificación fibrilar, nuestros resultados sugieren que en general la asociación positiva entre la abundancia y tamaño de fibras lentas-oxidativas y esta variable, es más intensa cuando se estudia dentro de grupos musculares predominantemente rápidos o glicolíticos. Esto sugiere que en grupos musculares predominantemente lentos y oxidativos, la abundancia de fibras lentas-oxidativas no es capaz de explicar *per se* las diferencias en el nivel de rojo de la carne.

En cuanto a la luminosidad, a pesar de que nuestros resultados para el total de los músculos evaluados resultan coherentes con la teoría que establece que la luminosidad de la carne está positivamente asociada con una mayor actividad glicolítica muscular (Hamilton *et al.*, 2003), los resultados del presente estudio revelaron la existencia de diferencias en el modo cómo  $L^*$  y la tipificación fibrilar se asocian, dependiendo del tipo de desosado. En ese sentido, el hecho de no haber detectado correlaciones entre  $L^*$  y la tipificación fibrilar en el total de los músculos desosados en caliente, puede explicarse por el hecho de que el grado de luminosidad de la carne más que depender del nivel de actividad glicolítica en sí, dependería de la interacción entre elevada acidez y temperatura muscular, que produce enmascaramiento de la mioglobina, desnaturalización parcial de proteínas miofibrilares y sarcoplásmicas, y aumento en la reflexión de la luz (Kauffman & Marsh, 1987; Dransfield, 1993). De hecho, al igual que en el total de los músculos evaluados, en la mayoría de los grupos musculares estudiados, la variable  $L^*$  mostró asociaciones más claras e intensas con la tipificación fibrilar cuando los mismos fueron desosados en frío. Por otra parte, los resultados del presente estudio también demuestran la existencia de importantes diferencias intermusculares en el modo cómo  $L^*$  y la tipificación fibrilar se vinculan. Hasta donde sabemos, el único antecedente previo que describe la asociación entre el color instrumental y la tipificación fibrilar en ovinos, se refiere exclusivamente al músculo *Longissimus dorsi*, en el cual aparentemente una mayor proporción de fibras que expresan el MyHC IIX se correlaciona con mayor luminosidad en la carne de este músculo (Gardner *et al.*, 2007). No obstante, nuestros resultados sugieren que la asociación positiva entre la luminosidad de la carne y la abundancia y/o tamaño de las fibras rápidas o glicolíticas se manifiesta de forma más clara dentro de aquellos músculos predominantemente más rápidos o glicolíticos. Sin embargo, cuando se consideró a aquellos músculos más lentos u oxidativos, la luminosidad de la carne mostró una fuerte asociación positiva con el diámetro de las fibras de contracción lenta. Nuevamente, la explicación más probable para este hallazgo sería que en aquellos músculos más lentos u oxidativos el aumento de aquellas fibras con menor capacidad buffer determina un descenso del pH más acentuado que favorece la aparición de carne más luminosa.

De forma similar a lo ocurrido con la luminosidad, las asociaciones entre el índice de amarillo  $b^*$  y las variables de tipificación fibrilar también mostraron un comportamiento distinto dependiente del grupo muscular. Nuestros resultados sugieren que la asociación positiva entre la coordenada  $b^*$  y la actividad glicolítica muscular (Meadeus & MacInnis, 2000) se manifiesta de forma más clara cuando se considera a aquellos músculos más rápidos y glicolíticos.

En lo que respecta a las asociaciones entre nivel de pH último y tipificación fibrilar, el hallazgo de fuertes correlaciones negativas entre los diámetros de las fibras tipo II y

glicolíticas con el pH final de la carne en la totalidad de los músculos evaluados, está en concordancia con la teoría ampliamente difundida que establece que la abundancia de fibras rápidas y glicolíticas de mayor tamaño determina una mayor tasa glicolítica y por consiguiente un pH muscular final más reducido (Talmant *et al.*, 1986; Larzul *et al.*, 1997). Sin embargo, en los músculos lentos-oxidativos el pH final de la carne no se asoció con la tipificación fibrilar, mientras que en los músculos rápidos-glicolíticos e intermedios se detectó fuertes asociaciones negativas entre la abundancia y tamaño relativo de las fibras rápidas y glicolíticas con el pH final de la carne. Estos hallazgos sugieren que a pesar de que la tipificación fibrilar es capaz de contribuir a la explicación de las diferencias intermusculares en el pH final de la carne a lo largo de los principales músculos de la canal ovina, este concepto no se aplica estrictamente para todos los tipos musculares de forma ecuánime, sino que depende de los músculos que se incluya en cada comparación.

En lo que respecta a las variables asociadas a la capacidad de retención de agua, de forma similar a como se describió para el color, y considerando a su vez que estas variables también son afectadas significativamente por la velocidad de descenso del pH y la interacción entre acidez y calor muscular, el presente estudio identificó un comportamiento diferente de las asociaciones entre CRA, PPC y tipificación fibrilar en los distintos grupos musculares desosados en frío o en caliente. Ejemplo de ello fue la asociación negativa entre el porcentaje de fibras glicolíticas y la cantidad de jugo liberado en los músculos intermedios desosados en frío, en contraposición con la fuerte tendencia a una asociación negativa que mostró la cantidad de jugo liberado con el porcentaje de fibras tipo I cuando estos músculos fueron desosados en caliente. Al parecer, cuando se mitiga las diferencias en la tasa de enfriamiento entre los distintos músculos de la canal, las asociaciones entre tipos fibrilares y capacidad de retención de agua parecen más claras, adecuándose a la teoría más aceptada que vincula a menores capacidades de retención de agua con una mayor presencia de fibras rápidas y/o glicolíticas (Laborde *et al.*, 1985; Talmant *et al.*, 1986; Larzul *et al.*, 1997).

Por otra parte, el hallazgo de asociaciones positivas entre la cantidad de jugo liberado y la abundancia y tamaño relativo de las fibras lentas y/o oxidativas, detectadas tanto para la totalidad de los músculos como para los músculos intermedios y lentos-oxidativos desosados en frío, podría nuevamente estar asociado con la mayor capacidad buffer que poseen los músculos más rápidos y glicolíticos (Poso & Puolanne, 2005), que les permite minimizar el efecto nocivo del desarrollo prematuro de elevada acidez cuando la temperatura muscular todavía no se ha disipado. De hecho, Moody *et al.* (1980) describieron la existencia de una asociación positiva entre el diámetro promedio de las fibras tipo I y las pérdidas por goteo del músculo *Longissimus* ovino, a la vez que Henckel *et al.* (1997) reportaron la asociación entre una elevada proporción de fibras oxidativas y menores capacidades de retención de agua en carne de cerdos.

En lo concerniente a la terneza instrumental, el hallazgo de una asociación positiva entre el diámetro promedio de las fibras lentas y oxidativas con la fuerza de corte WB en el total de los músculos estudiados es consistente con una de las teorías más aceptadas, que relaciona a la terneza con la tipificación fibrilar a través de diferencias en las actividades de las enzimas calpaínas y su inhibidor específico calpastatina entre músculos con distintas composiciones fibrilares (Whipple & Koohmaraie, 1992). Varios estudios han asociado a las fibras lentas y oxidativas con una actividad calpastatínica más elevada, tanto en bovinos como en ovinos (Ouali & Talmant, 1990; Whipple & Koohmaraie, 1992; Singh *et al.*, 1997; O' Halloran *et al.*, 1997; Sazili *et al.*, 2005),

sugiriendo que aquellos músculos más lentos u oxidativos experimentan tasas de tiernización *postmortem* menos acentuadas. Al mismo tiempo, en la especie suina se ha asociado al diámetro de las fibras tipo I con carne menos tierna (Ruusunen, 1996). Sin embargo, específicamente en la especie ovina, dos reportes previos han manifestado lo contrario, afirmando que un aumento en la abundancia de fibras lentas u oxidativas se asocia a una mejora en los niveles de terneza de la carne (Valin *et al.*, 1982; Solomon & Lynch 1988). La inconsistencia entre estos reportes y nuestros resultados probablemente se deba a que, a diferencia de lo ocurrido en el presente estudio, en el cual las asociaciones involucraron un grupo numeroso y heterogéneo de músculos, ambos antecedentes (Valin *et al.*, 1982; Solomon & Lynch, 1988) reportaron dicha asociación exclusivamente para la carne del músculo *Longissimus dorsi*. De hecho, Valin *et al.* (1982) reportaron la asociación entre la tipificación fibrilar en los músculos *Stilohioideo* y *Scutulo auricularis superficialis accesorius* con la terneza en el músculo *Longissimus dorsi*. Esto difiere significativamente de lo realizado en el presente estudio en el cual no sólo se abarcó a un grupo numeroso y heterogéneo de músculos sino que además las asociaciones entre tipificación fibrilar y terneza se estudiaron sobre la base de observaciones provenientes de un mismo músculo y no a partir de extrapolaciones desde músculos anatómica y fisiológicamente diversos.

Por otra parte, en el presente estudio también se detectó ciertas diferencias en el modo cómo la tipificación fibrilar se asocia con la terneza instrumental, dependientes del tipo contráctil-metabólico muscular. Nuestros resultados sugieren que dentro de los músculos predominantemente rápidos y glicolíticos una mayor abundancia y tamaño relativo de fibras rápidas está asociada con un deterioro en la terneza instrumental. Por otra parte, entre aquellos músculos con características contráctiles y metabólicas intermedias, es la presencia de fibras lentas y oxidativas más abundantes y de mayor diámetro la que se asocia a una mejora en los niveles de terneza. Este hallazgo es relevante, sugiriendo que a pesar de que la tipificación fibrilar puede contribuir a explicar las diferencias intermusculares en la terneza instrumental a través de un grupo grande y heterogéneo de músculos, dicha relación no es estrictamente aplicable cuando se considera grupos más pequeños y homogéneos de músculos. Probablemente esta sea una de las razones por la cual en estudios en los que se abarca un número más reducido de músculos no es posible detectar asociaciones claras entre la tipificación fibrilar y la terneza instrumental de la carne. De hecho, en la propia especie ovina en los músculos *Longissimus dorsi*, *Tensor fasciae latae*, *Semitendinosus*, *Trapezius* y *Supraspinatus* de corderos de 10 meses de edad, no se detectó ningún tipo de asociación entre los tipos fibrilares definidos mediante ATPasa, la expresión de las isoformas de MyHC y la terneza instrumental de la carne (Sazili *et al.*, 2005).

Por último, en lo que respecta a la longitud del sarcómero, a pesar de que en general se acepta el hecho de que una mayor abundancia de fibras lentas y/o oxidativas se asocia con mayor nivel de acortamiento muscular (Hertzman *et al.*, 1993), Alhus & Price (1991), afirmaron que a través de diversos músculos ovinos, la distribución fibrilar no es capaz de predecir el nivel de acortamiento de los sarcómeros, principalmente debido a que las diferencias en el nivel de estiramiento muscular (que mayormente dependen de la posición anatómica de cada músculo en la canal) son capaces de influir estas asociaciones. Este hecho explica el comportamiento notoriamente diverso de las asociaciones entre tipificación fibrilar y longitud del sarcómero, cuando en el presente estudio los músculos fueron desosados en frío o en caliente. Nuestros resultados indican que cuando se considera a los principales músculos de la canal desosados en frío, contrariamente a lo normalmente más aceptado, la longitud del sarcómero se asocia

negativamente con el tamaño de las fibras rápidas y glicolíticas. De hecho, resultados similares han sido reportados para un grupo muscular heterogéneo en bovinos (Hwang *et al.* 2010). Sin embargo, en el presente estudio cuando las asociaciones fueron estudiadas en el conjunto de los músculos desosados en caliente, mitigando las diferencias en el nivel de estiramiento muscular, se detectó una asociación negativa relativamente intensa entre la longitud del sarcómero y el porcentaje de fibras oxidativas.

Al mismo tiempo, en el presente estudio la longitud del sarcómero mostró importantes diferencias intermusculares en el modo cómo ésta se asoció con la tipificación fibrilar. Aparentemente, el efecto adverso de una mayor abundancia y tamaño de las fibras lentas y oxidativas que se suscita a través de una menor capacidad glicolítica (Hertzman *et al.*, 1993), un mayor número de mitocondrias (Buege & Marsh, 1975) y un retículo sarcoplásmico menos desarrollado (Casssens, 1971), contribuye a explicar el hallazgo de diferencias en las longitudes del sarcómero, particularmente cuando se considera a aquellos músculos predominantemente rápidos o glicolíticos.

En síntesis, si bien nuestros resultados demuestran la existencia de importantes asociaciones entre la tipificación fibrilar y la calidad instrumental de la carne, también sugieren que estas asociaciones pueden mostrar importantes variaciones dependiendo del tipo muscular considerado, así como también se ven claramente afectadas por las condiciones de procesamiento de la carne. Esto afirma la idea de que las variaciones en la tipificación fibrilar pueden resultar más o menos beneficiosas o contraproducentes para la calidad de la carne, dependiendo tanto del tipo muscular como del modo de procesamiento considerado para cada músculo.

## **10. CONCLUSIONES**

A continuación se enumeran las conclusiones de la presente tesis. Por una cuestión de claridad, el grado de originalidad de cada una de ellas es brevemente comentado.

1. Los diferentes músculos de la canal de corderos pesados difieren en la distribución y características morfométricas de los tipos fibrilares contráctiles y metabólicos, pudiendo dichas diferencias ser asociadas con la función muscular en el animal vivo. Esta conclusión (con la excepción de algunas diferencias intermusculares puntuales) no es original.
2. Al mismo tiempo, los distintos músculos de la canal de corderos pesados también presentan diferencias apreciables en los distintos atributos de calidad instrumental de la carne, indicando que se puede incurrir en errores cuando se realizan extrapolaciones o generalizaciones desde uno o unos pocos músculos, a la totalidad de los músculos que son destinados al consumo como carne. Al igual que para la conclusión anterior, ésta tampoco es original en términos generales.
3. Cuando se considera a los principales músculos de la canal de corderos pesados, el desosado en caliente afecta significativamente algunas variables de calidad instrumental de la carne, sin producir efecto sobre otras. Esta conclusión es original en forma absoluta.



4. Al mismo tiempo, el desosado en caliente ejerce un efecto diferencial sobre los distintos atributos de calidad instrumental de la carne ovina, dependiendo del tipo contráctil-metabólico muscular, lo cual permite especular con el hecho de que esta práctica (que conlleva varios beneficios tecnológicos y económicos) podría dirigirse a ciertos músculos en particular, permitiendo así maximizar sus beneficios y minimizar sus efectos adversos. Esta conclusión también es original en forma absoluta.

5. En el cordero pesado, la calidad instrumental de la carne se encuentra correlacionada con la distribución y características morfométricas de los tipos fibrilares contráctiles y metabólicos. Exceptuando algunas de las asociaciones específicas detectadas, esta conclusión no es original.

6. Los vínculos entre tipificación fibrilar y calidad de carne varían en función del tipo contráctil-metabólico muscular, así como también se ven afectados por el tipo de desosado. Esto implica que cuando se estudia estas asociaciones es necesario considerar la diversidad de los músculos incluidos en cada estudio, y a la vez sugiere que la abundancia y/o características morfométricas de uno u otro tipo fibrilar podría resultar más o menos beneficiosa para la calidad de la carne, dependiendo del tipo muscular considerado. Esta conclusión es original en forma absoluta.

## **11. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

1. Aalhus JL, Price MA. (1991). Endurance-Exercised Growing Sheep: I. Post-mortem and Histological Changes in Skeletal Muscles. *Meat Sci* 29: 43-56.
2. Abdullah AY, Qudsieh RI. (2009). Effect of slaughter weight and aging time on the quality of meat from Awassi ram lambs. *Meat Sci* 82: 309–316.
3. Aberle ED, Forrest JC, Gerrard DE, Mills EW. (2001). *The Principles of Meat Science*. 4<sup>th</sup>. ed. Dubuque, IA: Kendall/ Hunt Publ. Co.
4. Acevedo LM, Rivero JL. (2006). New insights into skeletal muscle fibre types in the dog with particular focus towards hybrid myosin phenotypes. *Cell Tissue Res* 323: 283–303.
5. Alasnier C, Rémignon H, Gandemer G. (1996). Lipid characteristics associated with oxidative and glycolytic fibres in rabbit muscles. *Meat Sci* 43: 213–224.
6. Albertí P, Ripoll G. (2010). Los pigmentos de la carne y factores que afectan su color. En: Bianchi, G.; Feed, O. (Eds.). *Introducción a la Ciencia de la Carne*. Montevideo; Hemisferio Sur. pp. 115–116.
7. Allen ER, Pepe FA. (1965). Ultrastructure of developing muscle cells in the chick embryo. *Am J Anat* 116(1): 115–147.
8. Arbanas J, Starcevic Klasan G, Nikolic M, Jerkovic R, Miljanovic I, Malnar M. (2009). Fibre type composition of the human psoas major muscle with regard to the level of its origin. *J Anat* 215(6): 636–641.
9. Arguello A, Lopez Fernandez JL, Rivero JLL. (2001). Limb myosin heavy chain isoproteins and muscle fiber types in the adult goat (*Capra hircus*). *Anat Rec* 264: 284–293.
10. Arnold AM, Meyer HH. (1988). Influences of gender, time of castration, genotype, birthtype and feeding regimen on lamb longissimus fiber type proportions. *J Anim Sci* 66: 2476-2483.

11. Arthur W, English M, Weeks OI. (1987). An anatomical and functional analysis of cat biceps femoris and semitendinosus muscles. *J Morphol* 191(2): 161–175.
12. Ashmore CR, Doerr L. (1971). Comparative aspects of muscle fiber types in different species. *Exp Neurol* 31: 408–418.
13. Ashmore CR, Robinson DW, Rattray P, Doerr L. (1972). Biphasic development of muscle fibers in the fetal lamb. *Exp Neurol* 37(2): 241–255.
14. Ashmore CR, Addis PB, Doerr L. (1973). Development of muscle fibers in the fetal pig. *J Anim Sci* 36:1088-1093.
15. Ashmore CR. (1974). Phenotypic expression of muscle fiber type and some implications to meat quality. *J Anim Sci* 38(5): 1158-1164.
16. Bacou F, Vigneron P. (1988). Propriétés des fibres musculaires squelettiques. 1. Influence de l'innervation motrice. *Reprod Nutr Dev* 28: 1387-1453.
17. Bayol S, Jones D, Goldspink G, Stickland NC. (2004). The influence of undernutrition during gestation on skeletal muscle cellularity and on the expression of genes that control muscle growth. *Br J Nutr* 91:331–339.
18. Beermann DH, Cassens RG, Hausman GJ. (1978). A second look at fiber type differentiation in porcine skeletal muscle. *J Anim Sci* 46:125-132.
19. Belew JB, Brooks JC, McKenna DR, Savell JW. (2003). Warner–Bratzler shear evaluations of 40 bovine muscles. *Meat Sci* 64:507–512.
20. Bendall JR, Taylor AA. (1972). Consumption of oxygen by the muscles of beef animals and related species, and its effect on the color of meat. II. Consumption of oxygen by post-rigor muscle. *J Sci Food Agric* 23:707–719.
21. Bianchi G, Garibotto G, Nan F, Ballesteros F, Michelon R, Feed O, Franco J, Forichi S, Bentancur O. (2006). Efecto de distintos músculos sobre la calidad instrumental de la carne en corderos pesados. *Rev Argen Prod Anim* 26:225.230.
22. Boos A, Meyer W, Schwarz R, Grunert E. (1996). Immunohistochemical assessment of estrogen receptor and progesterone receptor distribution in biopsy samples of the bovine endometrium collected throughout the oestrous cycle. *Anim Reprod Sci* 44:1–21.

23. Bouton PE, Ford AL, Harris PV, Ratcliff D. (1975). Objective–subjective assessment of meat tenderness. *J Text Stud* 6:315–328.
24. Bowker BC, Grant A, Swartz DR, Gerrard DE. (2004). Myosin heavy chain isoforms influence myofibrillar ATPase activity under simulated postmortem pH, calcium, and temperature conditions. *Meat Sci* 67:139–147.
25. Brandstetter AM, Picard B, Geay Y. (1998). Muscle fibre characteristics in four muscles of growing bulls - I. Postnatal differentiation. *Livest Prod Sci* 53:15-23.
26. Brewer MS, Zhu LG, Bidner B, Meisinger DJ, McKeith FK. (2001). Measuring pork color: Effects of bloom time, muscle, pH and relationship to instrumental parameters. *Meat Sci* 57(2): 169–176.
27. Briand M, Talmant A, Briand Y, Monin G, Durand R. (1981). Metabolic types of muscle in the sheep: I. Myosin ATPase, glycolytic, and mitochondrial enzyme activities. *Eur J Apl Physiol* 46: 347-358.
28. Brooke MH, Kaiser KK. (1970). Muscle fiber types: How many and what kind? *Arch Neurol* 23:369-379.
29. Brunk CF. (1981). Mitochondrial proliferation during myogenesis. *Exp Cell Res* 136(2): 305–309.
30. Buege DR, Marsh BB. (1975). Mitochondrial calcium and postmortem muscle shortening. *Biochem Biophys Res Commun* 65(2): 478-482.
31. Bünger L, Navajas EA, Stevenson L, Lambe NR, Maltin CA, Simm G, Fisher AV, Chang KC. (2009). Muscle fibre characteristics of two contrasting sheep breeds: Scottish Blackface and Texel. *Meat Sci* 81: 372–381.
32. Carpenter CE, Rice OD, Cockett NE, Snowden GD. (1996). Histology and composition of muscles from normal and callipyge lambs. *J Anim Sci* 74: 388-393.
33. Cartee GD, Douen AG, Ramlal T, Klip A, Holloszy JO. (1991). Stimulation of glucose transport in skeletal muscle by hypoxia. *J Appl Physiol* 70: 1593–1600.

34. Cassens RG. (1971). Microscopic structure of animal tissues. En: JF Price and BS Schweigert (eds.) The science of meat and meat products. 2<sup>nd</sup>. Ed., W. H. Freeman and Company, San Francisco.
35. Chang KC, Fernandes K, Dauncey MJ. (1995). Molecular characterization of a developmentally regulated porcine skeletal myosin heavy chain gene and its 5' regulatory region. *J Cell Sci* 108: 1779-1789.
36. Chang KC, Fernandes K. (1997). Developmental expression and 5' end cDNA cloning of the porcine 2x and 2b myosin heavy chain genes. *DNA Cell Biol* 16: 1429-1437.
37. Chin ER, Olson EN, Richardson JA, Yang Q, Humphries C, Shelton JM, Wu H, Zhu W, Bassel-Duby R, Williams RS. (1998). A calcineurin-dependent transcriptional pathway controls skeletal muscle fiber type. *Genes Dev* 12: 2499–2509.
38. Cornforth DP, Pearson AM, Merkel RA. (1980). Relationship of mitochondria and sarcoplasmic reticulum to cold-shortening. *Meat Sci* 4: 103-121.
39. Culioli J. (1995). Meat tenderness: Mechanical assessment. En: A. Ouali, D. I. DeMeyer and F. J. M. Smulders (Eds.). Expression of tissue proteinases and regulation of protein degradation as related to meat quality (pp. 239–263). Utrecht (The Netherlands): ECCEAMST.
40. Curtis DH, Zalin RJ. (1981). Regulation of muscle differentiation: stimulation of myoblast fusion *in vitro* by catecholamines. *Science* 214(4527): 1355-1357.
41. Da Costa N, Blackley R, Alzuherri H, Chang KC. (2002). Quantifying the temporospatial expression of postnatal porcine skeletal myosin heavy chain genes. *J Histochem Cytochem* 50: 353–364.
42. Daniel ZCTR, Brameld JM, Craigon J, Scollan ND, Buttery PJ. (2007). Effect of maternal dietary restriction on lamb carcass characteristics and muscle fiber composition. *J Anim Sci* published ahead of print, doi:10.2527/jas.2006-743.
43. Denny-Brown DE. (1929). The histological features of striped muscle in relation to its functional activity. *Proc R Soc B* 104: 371-411.

44. Devine CE, Payne SR, Peachey BM, Lowe TE, Ingram JR, Cook C.J. (2002). High and low rigor temperature effects on sheep meat tenderness and ageing. *Meat Sci* 60(2): 141-146.
45. Devine CE, Hopkins DL, Hwang IH, Ferguson DM, & Richards I. (2004). Electrical stimulation. En: W. Jensen C. Devine & M. Dikeman (Eds.). *Encyclopedia of meat sciences* (pp. 413–423). Oxford: Elsevier.
46. Devlin RB, Emerson CP. (1979). Coordinate accumulation of contractile protein mRNAs during myoblast differentiation. *Dev. Biol* 69: 202-216.
47. Dransfield E, Francombe M.A, Whelehan OP. (1984). Relationships between sensory attributes in cooked meat. *J Text. Stud* 15: 337-356.
48. Dransfield E. (1993). Modelling post-mortem tenderisation – IV: role of calpains and calpastatin in conditioning. *Meat Sci* 34: 217–234.
49. Dreyer JH, Naudé RT, Henning JWN, Rossouw E. (1977). The influence of breed, castration and age on muscle fibre type and diameter in Friesland and Afrikaner cattle. *S Afr J Anim Sci* 7: 171-180.
50. Dubowitz V, Pearse AGE. (1960). Reciprocal relationship of phosphorylase and oxidative enzymes in skeletal muscle. *Nature (Lond)* 185:701-702.
51. Dwyer CM, Stickland NC, Fletcher JM. (1994). The influence of maternal nutrition on muscle fibre number development in the porcine fetus and on subsequent postnatal growth. *J Anim Sci* 72: 911–917.
52. Dyce. KM, Sack WO, Wensing CJG. (1991). *Anatomía veterinaria*. Ed. Panamericana. Buenos Aires-Argentina.
53. Ennion S, Sant’Ana Pereira J, Sargeant AJ, Young A, Goldspink G. (1995). Characterization of human skeletal muscle fibres according to the myosin heavy chains they express. *J Muscle Res Cell Motil* 16: 35–43.

54. Essén-Gustavsson B, Fjelner-Modig S. (1985). Skeletal muscle characteristics in different breeds of pigs in relation to sensory properties of meat. *Meat Sci* 13: 33-47.
55. Essén-Gustavsson B. (1993). Muscle fiber characteristics in pigs and relationships to meat quality parameters-Review. In: E. Puolanne and D. I. Demeyer (Ed.) *Pork Quality: Genetic and Metabolic Factors*. pp 140-159. CAB International, Wallingford, U.K.
56. Essén-Gustavsson B, Karlsson A, Lundstrom K, Enfält AC. (1994). Intramuscular fat and muscle fibre lipid contents in halothane-gene-free pigs fed high or low protein diets and its relation to meat quality. *Meat Sci* 38: 269–277.
57. Farouk MM y Swan JE. (1998). Effect of rigor temperature and frozen storage on functional properties of hot-boned manufacturing beef. *Meat Sci* 49(2):233-47
58. Fahey AJ, Brameld JM, Parr T, Buttery PJ. (2005). The effect of maternal undernutrition before muscle differentiation on the muscle fiber development of the newborn lamb. *J Anim Sci* 83: 2564-2571.
59. Fazarinc G, Majdic G, Lorger J, Pogacnik A, Bavdek SV. (1995). Combined histochemical and immunohistochemical determination of three muscles fibre types in a single section of porcine skeletal muscle. *Eur J Histochem* 39: 309-316.
60. Florini JR, Ewton DZ, Coolican SA. (1996). Growth hormone and the insulin-like growth factor system in myogenesis. *Endocr Rev* 17: 481-517.
61. Franco J, Feed O, Bianchi G, Garibotto G, Ballesteros F, Nan F, Percovich M, Píriz M, Bentancur O. (2008). Parámetros de calidad de carne de cinco músculos de novillos Holando durante la maduración post mórtem I. Calidad instrumental. *Agrociencia* 12(1): 61-68.
62. Franco J, Feed O, Bianchi G, Garibotto G, Ballesteros F, Nan F, Percovich M, Píriz M, Bentancur O. (2008b). Parámetros de calidad de carne de cinco músculos de novillos Holando durante la maduración post mórtem II. Evolución del color durante su almacenamiento. *Agrociencia* 12(1): 69-73.
63. Gardner GE, Pethick DW, Greenwood PL, Hegarty RS. (2006). The effect of genotype and plane of nutrition on the rate of pH decline in lamb carcasses and the expression of metabolic enzymatic markers. *Aust J Agric Res* 57: 661–670.

64. Gardner GE, Hopkins DL, Greenwood PL, Cake MA, Boyce MD, Pethick DW. (2007). Sheep genotype, age and muscle type affect the expression of metabolic enzyme markers. *Aust J Exp Agricul* 47: 1180–1189.
65. Gauthier GF. (1969). On the relationship of ultrastructural and cytochemical features to color in mammalian skeletal muscle. *Z Zellforsch Mikrosk Anat* 95: 462-482.
66. Geesink GH, Koohmaraie M. (1999). Postmortem proteolysis and calpain/calpastatin activity in callipyge and normal lamb biceps femoris during extended postmortem storage. *J Anim Sci* 77: 1490–1501.
67. Gil M, Oliver MA, Panea B. (2005). Fibras musculares y longitud del sarcómero: métodos de análisis. En: Estandarización de las metodologías para evaluar la calidad del producto (animal vivo, canal, carne y grasa) en los rumiantes. Cañeque V y Sañudo C. Monografías INIA: Serie Ganadera número 3; España; pp:105-140.
68. Gondret F, Lefaucheur L, Dalbis A, Bonneau M. (1996). Myosin isoform transitions in four rabbit muscles during postnatal growth. *J Muscle Res Cell Motil* 17: 657-667.
69. Gottschalk F, Kourosh S, Leveau B. (1989). The functional anatomy of tensor fasciae latae and gluteus medius and minimus. *J Anat* 166: 179-189.
70. Graziotti G, Ríos C, Basso L. (2000). Las fibras musculares esqueléticas y la producción de carne en el cerdo. *Rev Arg Prod Anim* 20(2): 145-159.
71. Graziotti GH, Ríos CM, Rivero JLL. (2001). Evidence for three fast myosin heavy chain isoforms in type II skeletal muscle fibers in the adult llama (*Lama glama*). *J Histochem Cytochem* 49: 1033–1044.
72. Graziotti GH, Palencia P, Delhon G, Rivero JLL. (2004). Neuromuscular partitioning, architectural design, and myosin fiber types of the M. Vastus lateralis of the llama (*Lama glama*). *J Morphol* 262: 667–681.
73. Greenwood PL, Hunt AS, Hermanson JW, Bell AW. (2000). Effects of birth weight and postnatal nutrition on neonatal sheep: II. Skeletal muscle growth and development. *J Anim Sci* 78: 50-61.



74. Greenwood PL, Davis JJ, Gaunt GM, Ferrier GR. (2006). Influences on the loin and cellular characteristics of the m. longissimus lumborum of Australian poll dorset-sired lambs. *Austral J Agric Res* 57: 1-12.
75. Greenwood PL, Harden S, Hopkins DL. (2007). Myofibre characteristics of ovine longissimus and semitendinosus muscles are influenced by sire breed, gender, rearing type, age and carcass weight. *Austral J Exp Agric* 47: 1137–1146.
76. Guth L, Samaha FJ. (1970). Procedure for the histochemical demonstration of actomyosin ATPase. *Exp Neurol* 28: 365-367.
77. Hamilton DN, Miller KD, Ellis M, McKeith FK, Wilson ER. (2003). Relationships between longissimus glycolytic potential and swine growth performance, carcass traits, and pork quality. *J Anim Sci* 81(9): 2206–2212.
78. Harrison AP, Rowlerson AM, Dauncey MJ. (1996). Selective regulation of myofiber differentiation by energy status during postnatal development. *Am J Physiol* 39: 667-674.
79. Hawkins RR, Moody WG, Kemp JD. (1985). Influence of genetic type, slaughter weight and sex on ovine muscle fiber and fat cell development. *J Anim Sci* 61:1154-1163.
80. Hemmings KM, Parr T, Daniel ZC, Picard B, Buttery PJ, Brameld JM. (2009). Examination of myosin heavy chain isoform expression in ovine skeletal muscles. *J Anim Sci* 87(12): 3915-22.
81. Henckel P, Oksbjerg N, Erlandsen E, Barton-Gade P, Bejerholm C. (1997). Histo- and biochemical characteristics of the longissimus dorsi muscle in pigs and their relationships to performance and meat quality. *Meat Sci* 47: 311-321.
82. Hertzman C, Olsson U, Tornberg E. (1993). The influence of high-temperature, type of muscle and electrical-stimulation on the course of rigor, aging and tenderness of beef muscles. *Meat Sci* 35: 119–141.

83. Hickey MS, Carey JO, Azevedo JL, Houmard JA, Pories WJ, Israel RG, Dohm GL. (1995). Skeletal muscle fiber composition is related to adiposity and in vitro glucose transport rate in humans. *Am J Physiol* 268: 453–457.
84. Holloszy JO. (2003). A forty-year memoir of research on the regulation of glucose transport into muscle. *Am J Physiol Endocrinol Metab* 284: 453–467.
85. Honikel KO. (1987). How to Measure the water-holding capacity of meat? Recommendation of standardized methods. *Curr Top Vet Med Anim Scie* 38: 129-142.
86. Hopkins DL, Toohey ES, Lamb TA, Kerr MJ, Van de Ven R, Refshauge G (2011). Explaining the variation in the shear force of lamb meat using sarcomere length, the rate of rigor onset and pH. *Meat Sci* 88: 794–796.
87. Huff-Lonergan E, Mitsuhashi T, Beekman DD, Parrish FC, Olson DG, Robson RM. (1996). Proteolysis of specific muscle structural proteins by mu-calpain at low pH and temperature is similar to degradation in postmortem bovine muscle. *J Anim Sci* 74: 993–1008.
88. Huff-Lonergan E, Lonergan SM. (1999). Postmortem mechanisms of meat tenderization. The roles of the structural proteins and the calpain system. *En*: Xiong et al. (Eds). *Quality attributes of muscle foods*. Kluwer Academic/ Plenum Publishers. New York. pp 229-251.
89. Huff-Lonergan E, Lonergan SM. (2005). Mechanisms of water-holding capacity of meat: The role of postmortem biochemical and structural changes. *Meat Sci* 71: 194–204.
90. Huff Lonergan E, Zhang W, Lonergan SM. (2010). Biochemistry of postmortem muscle — Lessons on mechanisms of meat tenderization. *Meat Sci* 86: 184–195.
91. Hughes SM, Taylor JM, Tapscott SJ, Gurley CM, Carter WJ, Peterson CA. (1993). Selective accumulation of myoD and myogenin mRNAs in fast and slow adult skeletal muscles is controlled by innervation and hormones. *Development* 118: 1137-1147.

92. Hwang YH, Kim GD, Jeong JY, Hur SJ, Joo ST. (2010). The relationship between 542 muscle fiber characteristics and meat quality traits of highly marbled Hanwoo (Korean 543 native cattle) steers. *Meat Sci* 86: 456–461.
93. Instituto Nacional de Carnes (INAC). (2006). *Manual de carnes bovina y ovina (Handbook of Uruguayan Meat)*. Montevideo, Uruguay. Empresa gráfica, Mosca.
94. Jackson SP, Green RD. (1993). Muscle trait inheritance, growth performance and feed efficiency of sheep exhibiting a muscle hypertrophy phenotype. *J Anim Sci* 71(1): 241.
95. Jackson SP, Miller MF, Green RD. (1997). Phenotypic characterization of Rambouillet sheep expressing the callipyge gene: III. Muscle weights and muscle weight distribution. *J Anim Sci* 75: 133–138.
96. Joost HG, Bell GI, Best JD, Birnbaum MJ, Charron MJ, Chen YT, Doege H, James DE, Lodish HF, Moley KH, Moley JF, Mueckler M, Rogers S, Schurmann A, Seino S, Thorens B. (2002). Nomenclature of the GLUT/SLC2A family of sugar/polyol transport facilitators. *Am J Physiol Endocrinol Metab* 282: 974–976.
97. Kanda T, Pearson AM, Merkel RA. (1977). Influence of pH and temperature upon calcium accumulation and release by bovine sarcoplasmic reticulum. *Food Chem* 2: 253-266.
98. Karlsson A., Enfólt A, Essén-Gustavsson B, Lundstrom K, Rydhmer L, Stern S. (1993). Muscle histochemical and biochemical properties in relation to meat quality during selection for increased lean tissue growth rate in pigs. *J Anim Sci* 71: 930-938.
99. Katz A. (2007). Modulation of glucose transport in skeletal muscle by reactive oxygen species. *J Appl Physiol* 102(4): 1671-1676.
100. Kauffman RG, Marsh BB. (1987). Características del músculo como alimento. En: Price J F (ed.). *Ciencia de la carne y de los productos cárnicos*. 2nda ed. Zaragoza. Acribia. Pp. 317 -336.
101. Keller JM, Nameroff M. (1974). Induction of Creatine Phosphokinase in Cultures of Chick Skeletal Myoblasts without Concomitant Cell Fus Differ 2(1): 19–23.

102. Kendall TL, Koohmaraie M, Arbona JR, Williams SE, Young LL. (1993). Effect of pH and ionic strength on bovine m-calpain and calpastatin activity. *J Anim Sci* 71: 96–104.
103. Kern M, Wells JA, Stephens JM, Elton CW, Friedman JE, Tapscott EB, Pekala PH, Dohm GL. (1990). Insulin responsiveness in skeletal muscle is determined by glucose transporter (Glut4) protein level. *Biochem J* 270(2): 397-400.
104. Kirchofer KS, Calkins CR, Gwartney BL. (2002). Fiber-type composition of muscles of the beef chuck and round. *J Anim Sci* 80: 2872-2878.
105. Klont RE, Brocks L, Eikelenboom G. (1998). Muscle Fibre Type and Meat Quality. *Meat Sci* 49: 219-229.
106. Klosowska D, Klosowski B, Kortz J. (1975). Das histologische Bild des Musculus longissimus dorsi des Schweines ante und post mortem. En: Proc. 21st Eur. Fleischforsch. Kongress, Berne, Switzerland. pp 73-75.
107. Knudsen KA, Horwitz AF. (1977). Tandem events in myoblast fusion. *Dev Biol* 58(2): 328–338.
108. König HE, Liebich HG (2007). *Veterinary Anatomy of Domestic Mammals: Textbook and Colour Atlas*. Schattauer Verlag. pp 768.
109. Koohmaraie M. (1995). The biological basis of meat tenderness and potential genetic approaches for its control and prediction. *Proc Rec Meat Conf* 48: 69-75.
110. Koohmaraie M, Shackelford SD, Wheeler TL, Lonergan SM, Doumit ME. (1995). A muscle hypertrophy condition in lamb (callipyge): Characterization of effects on the muscle growth and meat quality. *J Anim Sci* 73: 3596.
111. Koohmaraie M, Shackelford SD, Wheeler TL (1996). Effects of a beta-adrenergic agonist (L-644,969) and male sex condition on muscle growth and meat quality of callipyge lambs. *J Anim Sci* 74: 70-79.

112. Laborde D, Talmant A, Monin G. (1985). Activités enzymatiques métaboliques et contractiles de 30 muscles du porc. Relations avec le pH ultime atteint après la mort. *Reprod Nutr Dev* 25: 619-628.
113. Larzul C, Lefaucheur L, Ecolan P, Gogué J, Talmant A, Sellier P, Le Roy P, Monin G. (1997). Phenotypic and genetic parameters for Longissimus muscle fiber characteristics in relation to growth, carcass, and meat quality traits in Large White pigs. *J Anim Sci* 75: 3126-3137.
114. Lee SH, Joo ST, Ryu YC. (2010). Skeletal muscle fiber type and myofibrillar proteins in relation to meat quality. *Meat Sci* 86: 166–170.
115. Lefaucheur L, le Peuch C, Barenton B, Vigneron P. (1986). Characterization of insulin binding to slices of slow and fast twitch skeletal muscles in the rabbit. *Horm Metab Res* 18: 725-729.
116. Lefaucheur L. (1989). Influence d'une restriction alimentaire sur la composition de la carcasse et quelques caractéristiques musculaires chez le porc. D.E.A. thesis. University of Clermont II, Clermont-Ferrand, France.
117. Lefaucheur L, Le Dividich J, Mourot J, Monin G, Ecolan P, Krauss D. (1991). Influence of environmental temperature on growth, muscle and adipose tissue metabolism, and meat quality in swine. *J Anim Sci* 69: 2844-2854.
118. Lefaucheur L, Missohou A, Ecolan P, Monin G, Bonneau M. (1992). Performance, plasma hormones, histochemical and biochemical muscle traits, and meat quality of pigs administered exogenous somatotropin between 30 or 60 kilograms and 100 kilograms body weight. *J Anim Sci* 70: 3401-3411.
119. Lefaucheur L, Edom F, Ecolan P, Butler-Browne GS. (1995). Pattern of muscle fiber type formation in the pig. *Dev Dyn* 203: 27-41.
120. Lefaucheur L, Gerrard D. (2000). Muscle fiber plasticity in farm mammals. *J Anim Sci* 77: 1-19.
121. Lefaucheur L, Ecolan P, Plantard L, Gueguen N. (2002). New insights into muscle fiber types in the pig. *J Histochem Cytochem* 50: 719–730.

122. Lefaucheur L, Milan D, Ecolan P, Le Callennec C. (2004). Myosin heavy chain composition of different skeletal muscles in Large White and Meishan pigs. *J Anim Sci* 82: 1931–1941.
123. Lefaucheur L. (2010). A second look into fibre typing – Relation to meat quality. *Meat Sci* 84: 257–270.
124. Lengerken G, Maak S, Wicke M, Fiedler I, Ender K. (1994). Suitability of structural and functional traits of skeletal muscle for the genetic improvement of meat quality in pigs. *Arch Tierz Dummerstorf* 37: 133-143.
125. Lepetit J, Culioli J. (1994). Mechanical properties of meat. *Meat Sci* 36: 203-237.
126. Leseigneur-Meynier A, Gandemer G. (1991). Lipid composition of pork muscle in relation to the metabolic type of the fibres. *Meat Sci* 29: 229–241.
127. Lipton BH, Konigsberg IR. (1972). A fine-structural analysis of the fusion of myogenic cells. *J Cell Biol* 53: 348-364.
128. Locker RH, Hagyard C J. (1963). A cold shortening effect in beef muscles. *J Sci Food Agric* 14:787-793.
129. López-Rivero JL, Agüera E, Monterde JG, Vivo J, Rodriguez-Barbudo MV. (1992). Skeletal muscle fiber size in untrained and endurance-trained horse. *Am J Vet Res* 53(5): 847-850.
130. Luciano FB, Anton AA, Rosa CF. (2007). Biochemical aspects of meat tenderness: a brief review. *Arch Zootec* 56(R):1-8.
131. Lyons K, Perry J, Gronley JK, Barnes L, Antonelli D. (1983). Timing and relative intensity of hip extensor and abductor muscle action during level and stair ambulation an EMG study. *Phys Ther* 63: 1597-1605.
132. Maccatrozzo L, Patruno M, Toniolo L, Reggiani C, Mascarello F. (2004). Myosin Heavy Chain 2B isoform is expressed in specialized eye muscles but not in trunk and limb muscles of cattle. *Eur J Histochem* 48(4):357-366.

133. Maccatrozzo L, Caliaro F, Toniolo L, Patruno M, Reggiani C, Mascarello F. (2007). The sarcomeric myosin heavy chain gene family in the dog: Analysis of isoform diversity and comparison with other mammalian species. *Genomics* 89: 224–236.
134. Madhavi DL, Carpenter CE. (1993). Aging and processing affect color, metmyoglobin reductase and oxygen consumption of beef muscles. *J Food Sci* 58: 939–942.
135. Malenfant P, Joannis DR, Theriault R, Goodpaster BH, Kelley DE, Simoneau JA. (2001). Fat content in individual muscle fibers of lean and obese subjects. *Int J Obes* 25: 1316–1321.
136. Mallinson JE, Sculley DV, Craigon J, Plant R, Langley-Evans SC, Brameld JM. (2007). Fetal exposure to a maternal low-protein diet during mid-gestation results in muscle-specific effects on fibre type composition in young rats. *Br J Nutr* 98: 292–299.
137. Malttn CA, Warkup CC, Matthews KR, Grant CM, Porter AD y Delday MI. (1997). Pig muscle characteristics as a source of variation in eating quality. *Meat Sci* 47(3-4):237-248.
138. Malttn CA, Sinclair KD, Warriss PD, Grant CM, Porter AD, Delday MI, Warkup CC. (1998). The effects of age at slaughter, genotype and finishing system on the biochemical properties, muscle fibre type characteristics and eating quality of bull beef from suckled calves. *Anim Sci* 66: 341-348.
139. Mancini RA, Hunt MC. (2005). Current research in meat color. *Meat Sci* 71: 100–121.
140. Marette A, Burdett E, Douen A, Vranic M, Klip A. (1992). Insulin induces the translocation of GLUT4 from a unique intracellular organelle to transverse tubules in rat skeletal muscle. *Diabetes* 41: 1562–1569.
141. Martínez-Cerezo S, Sañudo C, Panea B, Medel I, Delfa R, Sierra I, Beltrán JA, Cepero R, Olleta JL. (2005). Breed, slaughter weight and ageing time effects on physico-chemical characteristics of lamb meat. *Meat Sci* 69(2): 325–333.
142. Marsh BB. (1954). Rigor mortis in beef. *J Sci Food Agricul* 5: 70–75.

143. Marsh BB, Cassens, RG, Kauffman RG, Briskey EJ. (1972). Hot deboning and pork tenderness. *J Food Sci* 37(1): 179–180.
144. Marsh BB, Carse WA. (1974). Meat tenderness and the sliding- filament hypothesis. *J Food Technol* 9: 129–139.
145. May, NDS. (1970). *The Anatomy of the Sheep: A Dissection Manual*, 3<sup>rd</sup> ed. University of Queensland Press, Australia.
146. MacDougall DB, Taylor AA. (1975). Colour retention in fresh meat stored in oxygen – A commercial scale trial. *J Food Technol* 10: 339–347.
147. McKenna DR, Mies PD, Baird BE, Pfeiffer KD, Ellebracht JW, Savell JW. (2005). Biochemical and physical factors affecting discoloration characteristics of 19 bovine muscles. *Meat Sci* 70: 665–682.
148. McPhail NG. (1995). Implementation of hot boning. In *Meat 95, The Australian meat industry research conference* (pp. 5–6).
149. Meadus WJ, MacInnis R. (2000). Testing for the RN gene in retail pork chops. *Meat Sci* 54(3): 231–237.
150. Megeney LA, Neufer PD, Dohm GL, Tan MH, Blewett CA, Elder GC, Bonen A. (1993). Effects of muscle activity and fiber composition on glucose transport and GLUT-4. *Am J Physiol* 264(E): 583–593.
151. Mendiratta SK, Kondaiiah N, Anjaneyulu ASR, Sharma BD. (2008). Comparisons of handling practices of culled sheep meat for production of mutton curry. *Asian-Aust J Anim Sci* 21(5): 738 – 744.
152. Molnar G, Dodson MV. (1992). Characterization of sheep semimembranosus muscle and associated satellite cells: Expression of fast and slow myosin heavy chain. *Basic Appl Myol* 2(3): 183-190.
153. Monin G. (1988). Evolution post-mortem du tissu musculaire et conséquences sur les qualités de la viande de porc. *J Rech Porcine Fr* 20: 201-214.



154. Monin G, Ouali A. (1992). Muscle differentiation and meat quality. En: Developments in Meat Science. Elsevier Applied Science, London.
155. Moody WG, Kemp JD, Mahyuddin M, Johnston MD, Ely DG. (1980). Effect of feeding systems, slaughter weight and sex on histological properties of lamb carcasses. *J Anim Sci* 50: 249-256.
156. Mora L, Sentandreu MA, Toldra F. (2008). Contents of creatine, creatinine and carnosine in porcine muscles of different metabolic types. *Meat Sci* 79: 709-715.
157. Mueckler M. (1994). Facilitative glucose transporters. *Eur J Biochem* 219: 713–725.
158. Needham DM. (1926). Red and white muscle. *Physiol Rev* 6:1.
159. Nomura S, Ogata T. (1953). A myographic study of the muscles concerning to standing-posture of goat. *Rec Res Fac Agric Univ Tokyo* 2: 84 (Abstract. No. 164). 159.
160. Nomura S, Sawazaki H, Inada S. (1954). Electromyographic studies on the function of the skeletal muscles. I. On the standing posture of the goat. *Jpn J Vet Sci* 16: 261-269.
161. Nordby DJ, Field RA, Riley ML, Kercher CJ. (1987). Effects of maternal undernutrition during early pregnancy on growth, muscle cellularity, fiber type and carcass composition in lambs. *J Anim Sci* 64: 1419-1427.
162. Offer G, Trinick J. (1983). On the mechanism of water holding in meat: the swelling and shrinking of myofibrils. *Meat Sci* 8: 245-280.
163. Offer G, Knight P. (1988). The structural basis of water-holding capacity in meat. Part 1: general principles and water uptake in meat processing. En: Lawrie, R. (Ed.). Developments in meat science. Elsevier Applied Science., New York, Vol. 4, pp. 61–171.
164. Offer G. (1991). Modeling of the formation of pale, soft and exudative meat – effects of chilling regime and rate and extent of glycolysis. *Meat Sci* 30: 157–184.

165. O'Halloran GR, Troy DJ, Buckley DJ, Reville WJ. (1997). The role of endogenous proteases in the tenderisation of fast glycolysing muscle. *Meat Sci* 47: 187–210.
166. Okeudo NJ, Moss BW. (2005). Interrelationships amongst carcass and meat quality characteristics of sheep. *Meat Sci* 69: 1-8.
167. Ouali A, Talmant A. (1990). Calpains and calpastatin distribution in bovine, porcine and ovine skeletal muscles. *Meat Sci* 28: 331–348.
168. Pearson AM. (1987). La función muscular y los cambios postmortem. En: Price J F, ed. *Ciencia de la carne y de los productos cárnicos*. 2nda ed. Zaragoza. Acribia. pp. 139-172.
169. Peinado B, Latorre R, Vázquez-Autón JM, Poto A, Ramírez G, López-Albors O, Moreno F, Gil F. (2004). Histochemical skeletal muscle fibre types in the sheep. *Anat Histol Embryol* 33: 236–243.
170. Perez CE, Guerrero CA. (2005). Mecanismos moleculares por los cuales los ácidos grasos podrían influir en la captación de glucosa. *Rev Fac Med Universidad Nacional* 53(2): 91-97.
171. Peter JB, Barnard RJ, Edgerton VR, Gillespie CA, Stemple KE. (1972). Metabolic profiles of three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. *Biochemistry* 11: 2627–2633.
172. Pette D. (1984). Activity-induced fast to slow transitions in mammalian muscle. *Med Sci Sports Exer* 16(6): 517-528.
173. Pette D, Vrbova G. (1992). Adaptation of mammalian skeletal muscle fibers to chronic electrical stimulation. *Rev Physiol Biochem Pharmacol* 120: 115–202.
174. Pette D, Staron RS. (1997). Mammalian skeletal muscle fiber type transitions. *Int Rev Cytol* 170: 143-223.

175. Pette D, Staron RS. (2000). Myosin isoforms, muscle fiber types, and transitions. *Microsc Res Tech* 50:500–509.
176. Picard B, Gagnière H, Robelin J, Geay Y. (1995). Comparison of the foetal development of muscle in normal and doubled- muscled cattle. *J Muscle Res Cell Motil* 16: 629-639.
177. Picard B, Duris MP, Jurie C (1998). Classification of bovine muscle fibres by different histochemical techniques. *Histochem J* 30: 473–479.
178. Picard B, Cassar-Malek I. (2009). Evidence for expression of IIB myosin heavy chain isoform in some skeletal muscles of Blonde d’Aquitaine bulls. *Meat Sci* 82: 30–36.
179. Poso AR, Puolanne E. (2005). Carbohydrate metabolism in meat animals. *Meat Sci* 70: 423–434.
180. Purchas RW, Rutherford SM, Pearce PD, Vather R, Wilkinson BHP. (2004). Concentrations in beef and lamb of taurine, carnosine, coenzyme Q(10), and creatine. *Meat Sci.* 66(3): 629–637.
181. Quinn LS, Ong LD, Roeder RA. (1990). Paracrine control of myoblast proliferation and differentiation by fibroblasts. *Dev Biol* 140: 8-19.
182. Quiroz-Rothe E, Rivero JL. (2004). Coordinated expression of myosin heavy chains, metabolic enzymes, and morphological features of porcine skeletal muscle fibre types. *Microsc Res Tech* 65: 43–61.
183. Rashid NH, Henrickson RL, Asghar A, Claypool PL. (1983). Biochemical and quality characteristics of ovine muscles as affected by electrical stimulation, hot boning, and mode of chilling. *J Food Sci* 48(1): 136–140.
184. Reggiani C, Mascarello F. (2004). Fibre type identification and functional characterization in adult livestock animals. En: MFW te Pas, ME Everts, HP Haagsman (Eds.). *Muscle development of livestock animals. Physiology, genetics and meat quality.* pp. 39–68. (CAB International: Wallingford, UK).

185. Renerre, M. (1984). Variabilité entre muscles et entre animaux de la stabilité de la couleur des viandes bovines. *Sci Aliment* 4: 567-584.
186. Rhee MS, Wheeler TL, Shackelford SD, Koohmaraie M. (2004). Variation in palatability and biochemical traits within and among eleven beef muscles. *J Anim Sci* 82: 534–550.
187. Rivero JLL, Serrano AL, Barrey E, Valette JP, Jouglin M. (1999). Analysis of myosin heavy chains at the protein level in horse skeletal muscle. *J Muscle Res Cell Motil* 20: 211–221.
188. Robson RM, Huff-Lonergan E, Parris FC, Ho CY, Stromer MH, Huiatt TW. (1997). Post- mortem changes in the myofibrillar and cyto- skeletal proteins in muscle. In: 50th Annu Recip Meat Conf Proc Iowa, USA pp. 43-52.
189. Roy D, Marette A. (1996). Exercise induces the translocation of GLUT4 to transverse tubules from an intracellular pool in rat skeletal muscle. *Biochem Biophys Res Commun* 223: 147–152.
190. Ruiz de Huidobro F, Miguel E, Blázquez B, Onega E. (2005). A comparison between two methods (Warner–Bratzler and texture profile analysis) for testing either raw meat or cooked meat. *Meat Sci* 69: 527–536.
191. Ruusunen M. (1996). Composition and cross sectional area of muscle fibre types in relation to daily gain and fat content of carcass in Landrace and Yorkshire pigs. *Agricul Food Sci In Finland* 5: 593-600.
192. Ruusunen M, Puolanne E. (1997). Comparison of histochemical properties of different pig breeds. *Meat Sci* 45: 119-125.
193. Sacks MS, Kronick PL, Buechler PR. (1988). Contribution of intramuscular connective tissue to the viscoelastic properties of post-rigor bovine muscle. *J Food Sci* 53: 19–24.

194. Sammel LM, Hunt MC, Kropf DH, Hachmeister KA, Kastner CL, Johnson DE. (2002). Comparison of assays for metmyoglobin reducing ability in beef inside and outside semimembranosus. *J Food Sci* 67(3): 978–984.
195. Sañudo C. (1992). La calidad organoléptica de la carne con especial referencia a la especie ovina. Factores que la determinan, métodos de medida y causas de variación. 117 p. Mimeo.
196. Sañudo C, Alfonso M, Sanchez A, Berge P, Dransfield E, Zygoiannis D, Stamataris C, Thorkelsson G, Valdimarsdottir T, Piasentier E, Mills C, Nute GR, Fischer AV. (2003). Meat texture of lambs from different European production systems. *Aust J Agric Res* 54: 551–560.
197. Sayd T, Meraa T, Martina V, Lavillea E. (1998). Spatial distribution of myosin heavy chain isoforms and lactate dehydrogenase M4 in the limb musculature of two crossbred lambs. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol* 120(1): 153-163.
198. Sazili AQ, Parr T, Sensky PL, Jones SW, Bardsley RG, Buttery PJ. (2005). The relationship between slow and fast myosin heavy chain content, calpastatin and meat tenderness in different ovine skeletal muscles. *Meat Sci* 69: 17–25.
199. Schiaffino S, Reggiani C. (1996). Molecular diversity of myofibrillar proteins: gene regulation and functional significance. *Physiol Rev* 76: 371-23.
200. Schwann T. (1839). Mikroskopische Untersuchungen über die Ubereinstimmung in der struktur und dem Wachstume der Tiere und Pflanzen. Reprint by Wilhelm Engelmann of Leipzig in 1910.
201. Seideman SC, Cohen SH, Schollmeyer JV. (1984). Some factors influencing ante-mortem changes in muscle: a brief review. *Food Microstruct* 3: 127-132.
202. Seideman SC. (1986). Methods of expressing collagen characteristics and their relationship to meat tenderness and muscle fiber types. *J Food Sci* 51: 273-276.
203. Serrano AL, Perez M, Lucia A, Chicharro JL, Quiroz Rothe E, Rivero JLL. (2001). Immunolabelling, histochemistry and in situ hybridisation in human skeletal muscle

fibres to detect myosin heavy chain expression at the protein and mRNA level. *J Anat* 199: 329–337.

204. Shackelford SD, Wheeler TL, Koohmaraie M. (1999). Evaluation of slice shear force as an objective method of assessing beef longissimus tenderness. *J Anim Sci* 77(10): 2693–2699.

205. Singh K, Dobbie PM, Simmons N J, Duganzich D y Bass JJ. (1997). The effects of the calpain proteolytic system on meat tenderisation rates in different ovine skeletal muscles. In *Proceedings of the 43rd international congress of meat science and technology* (pp. 612–613), New Zealand.

206. Smerdu V, Karsch-Mizrachi I, Campione M, Leinwand L, Schiaffino S. (1994). Type IIx myosin heavy chain transcripts are expressed in type IIb fibers of human skeletal muscle. *Am J Physiol Cell Physiol* 267: 1723–1728.

207. Smerdu V, Strbenc M, Meznaric-Petrusa M, Fazarinc G. (2005). Identification of myosin heavy chain I, IIa and IIx in canine skeletal muscles by an electrophoretic and immunoblotting study. *Cells Tissues Organs* 180: 106–116.

208. Snow DH, Billeter R, Mascarello F, Carpena E, Rowlerson A, Jenny A. (1982). No classical type IIB fibres in dog skeletal muscle. *Histochem* 75: 53–65.

209. Solomon MB, Moody WG, Kemp JD, Ely DG. (1981). Effect of breed, slaughter weight and sex on histological properties of ovine muscle. *J Anim Sci* 52: 1019-1025.

210. Solomon MB, Lynch GP (1988). Biochemical, histochemical and palatability characteristics of young ram lambs as affected by diet and electrical stimulation. *J Anim Sci* 66: 1955-1962.

211. Solomon MB, Dunn MC. (1988). Simultaneous histochemical determination of three fiber types in single sections of ovine, bovine and porcine skeletal muscle. *J Anim Sci* 66: 255-264.

212. Solomon MB, Campbell RG, Steele NC. (1990). Effect of sex and exogenous porcine somatotropin on longissimus muscle fiber characteristics of growing pigs. *J Anim Sci* 68: 1176-1181.

213. Solomon MB, Snowden G, Clark D. (1994). Effect of restricted intake on carcass composition and muscle fiber morphology in lambs. *FASEB J.* 8:A176 (Abstr.).
214. Staun H. (1963). Various factors affecting number and size of muscle fiber in the pig. *Acta Agric Scand* 13: 293-322.
215. Stolowski GD, Baird BE, Miller RK, Savell JW, Sams AR, Taylor JF, Sanders JO, Smith SB. (2006). Factors influencing the variation in tenderness of seven major beef muscles from three Angus and Brahman breed crosses. *Meat Sci* 73: 475–483.
216. Suzuki A. (1971a). Histochemical classification of individual skeletal muscle fibers in the sheep. I. On *M. semitendinosus*, *M. longissimus dorsi*, *M. psoas major*, *M. latissimus dorsi* and *M. gastrocnemius*. *Jap J Zootech Sci* 42: 39–54.
217. Suzuki A. (1971b). Histochemical classification of individual skeletal muscle fibers in the sheep. II. On *M. serratus ventralis*, *M. supraspinatus*, *M. infraspinatus*, *M. semimembranosus* and *M. triceps brachii (Caput longum)*. *Jap J Zootech Sci* 42: 463–473.
218. Suzuki A, Cassens RG. (1983). A histochemical study of myofiber types in the *serratus ventralis thoracis* muscle of sheep during growth. *J Anim Sci* 56: 1447–1458.
219. Suzuki A, Tamate H. (1988). Distribution of myofiber types in the hip and thigh musculature of sheep. *Anat Rec* 221: 494–502.
220. Suzuki A. (1995) Differences in distribution of myofiber types between the *supraspinatus* and *infraspinatus* muscles of sheep. *Anat Rec* 242: 483–490.
221. Swatland HJ. (1984). Muscle fiber differentiation and neuromuscular relationships. En: Swatland HJ. (ed.) *Structure and Development of Meat Animals*, pp. 201-254. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, NJ.
222. Talmant A, Monin G, Briand M, Dadet M, Briand Y. (1986). Activities of metabolic and contractile enzymes in 18 bovine muscles. *Meat Sci* 18: 23-40.

223. Tanabe R, Muroya S, Chikuni K. (1998). Sequencing of the 2a, 2x, and slow isoforms of the bovine myosin heavy chain and the different expression among muscles. *Mamm Genome* 9: 1056–1058.
224. Thomsen HH, Zeuthen P. (1988). The influence of mechanically deboned meat and pH on the water-holding capacity and texture of emulsion type products. *Meat Sci.* 24: 189-201.
225. Toniolo L, Maccatrozzo L, Patruno M, Caliaro F, Mascarello F, Reggiani C. (2005). Expression of eight distinct MHC isoforms in bovine striated muscles: Evidence for MHC-2B presence only in extraocular muscles. *J Exp Biol* 208: 4243–4253.
226. Toniolo L, Maccatrozzo L, Patruno M, Pavan E, Caliaro F, Rossi R, Rinaldi C, Canepari M, Reggiani C, Mascarello F. (2007). Fiber types in canine muscles: Myosin isoform expression and functional characterization. *Am J Physiol Cell Physiol* 292: 1915–1926.
227. Toohey ES, Hopkins DL. (2006). Eating quality of commercially processed hot boned sheep meat. *Meat Sci* 72: 660–665.
228. Torrescano G, Sánchez-Escalante A, Giménez B, Roncalés P, Beltrán JA. (2003). Shear values of raw samples of 14 bovine muscles and their relation to muscle collagen characteristics. *Meat Sci* 64: 85–91.
229. Tschirhart-Hoelscher TE, Baird BE, King DA, McKenna DR y Savell JW. (2006). Physical, chemical, and histological characteristics of 18 lamb muscles. *Meat Sci* 73: 48–54.
230. Valin C, Touraille C, Vigneron P, Ashmore CR. (1982). Prediction of lamb meat quality traits based on muscle biopsy fibre typing. *Meat Sci* 6: 257-263.
231. Von Seggern DD, Calkins CR, Johnson DD, Brickler JE, Gwartney BL. (2005). Muscle profiling: Characterizing the muscles of the beef chuck and round. *Meat Sci* 71: 39–51.
232. Vrbova G. (1963). The effect of motoneurone activity on the speed of contraction of striated muscle. *J Physiol (London)* 169: 513–526.



233. Vuocolo A, Byrne K, White J, McWilliam S, Reverter A, Cockett NE, Tellam RL. (2007). Identification of a gene network contributing to hypertrophy in Callipyge skeletal muscle. *Physiol Genomics* 28: 253–272.

234. Wakelam MJ. (1985). The fusion of myoblasts. *Biochem J* 228: 1-12.

235. Wang W, Hansen PA, Marshall BA, Holloszy JO, Mueckler M. (1996). Insulin unmasks a COOH-terminal Glut4 epitope and increases glucose transport across t-tubules in skeletal muscle. *J Cell Biol* 135: 415–430.

236. Warner RD, Kauffman RG, Greaser ML. (1997). Muscle protein changes postmortem in relation to pork quality traits. *Meat Sci* 45: 339-352.

237. Warner RD, Pethick DW, Greenwood PL, Ponnampalam EN, Banks RG, Hopkins DL. (2007). Unravelling the complex interactions between genetics, animal age and nutrition as they impact on tissue deposition, muscle characteristics and quality of Australian sheep meat. *Austr J Exp Agric* 47: 1229–1238.

238. Waylan AT, Kastner CL. (2004). Hot boning and chilling. En: W. Jensen, C. Devine and M. Dikemann (eds.). *Encyclopedia of Meat Sciences* 2, 606-613. Elsevier Science.

239. Weiss A, McDonough D, Wertman B, Acakposatchivi L, Montgomery K, Kucherlapati T. (1999). Organization of human and mouse skeletal myosin heavy chain gene clusters is highly conserved. *Proc Natl Acad Sci USA* 96: 2958–2963.

240. Wheeler TL, Koohmaraie M, Crouse JD. (1991). Effects of calcium chloride injection and hot boning on the tenderness of round muscles. *J Anim Sci* 69(12): 4871-5.

241. Wheeler TL, Koohmaraie M. (1999). The Extent of Proteolysis Is Independent of Sarcomere Length in Lamb Longissimus and Psoas Major. *J Anim Sci* 77: 2444–2451.

242. Whipple G, Koohmaraie M. (1992). Effects of lamb age, muscle type, and 24-hour activity of endogenous proteinases on postmortem proteolysis. *J Anim Sci* 70: 798-804.

243. Whipple G, Hunt MC, Klemm RD, Kropf DH, Goodband RD y Schricker BR. (1992). Effects of porcine somatotropin and supplemental lysine on porcine muscle histochemistry. *J Muscle Foods* 3: 217-227.
244. White NA, McGavin MD, Smith JE. (1978). Age-related changes in percentage of fiber types and mean fiber diameters of the ovine quadriceps muscles. *Am J Vet Res* 39(8): 1297-302.
245. Williams RS, Salmons S, Newsholme EA, Kaufman RE, Mellor J. (1986). Regulation of nuclear and mitochondrial gene expression by contractile activity in skeletal muscle. *J Biol Chem* 261: 376–380.
246. Wilson SJ, Ross JJ, Harris AJ. (1988). A critical period for formation of secondary myotubes defined by prenatal undernourishment in rats. *Development* 102: 815–821.
247. Wulf DM, Emmett RS, Leheska JM, Moeller SJ. (2002). Relationships among glycolytic potential, dark cutting (dark, firm, and dry) beef, and cooked beef palatability. *J Anim Sci* 80(7): 1895-1903.
248. Zierath JR, He L, Guma A, Odegaard Wahlstrom E, Klip A, Wallberg-Henriksson H. (1996). Insulin action on glucose transport and plasma membrane GLUT4 content in skeletal muscle from patients with NIDDM. *Diabetologia* 39: 1180 –1189.

Contents lists available at [ScienceDirect](http://www.sciencedirect.com)

## Small Ruminant Research

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/smallrumres](http://www.elsevier.com/locate/smallrumres)

Short communication



## Histochemical fiber types in 16 heavy-lamb skeletal muscles

Javier Ithurralde<sup>a,\*</sup>, Gianni Bianchi<sup>b</sup>, Oscar Feed<sup>b</sup>, Fernando Nan<sup>a</sup>,  
Gustavo Garibotto<sup>b</sup>, Alejandro Bielli<sup>a</sup><sup>a</sup>Area of Histology and Embryology, Department of Morphology and Development, Veterinary Faculty, Lasplaces 1550, Montevideo, Uruguay<sup>b</sup>Research Station "Dr. Mario A. Cassinoni", Agronomy Faculty, Route 3, km 363, Paysandú, Uruguay

## a r t i c l e i n f o

## Article history:

Received 19 March 2014

Received in revised form 16 January 2015

Accepted 12 February 2015

Available online 19 February 2015

## Keywords:

Fiber typing

Sheep

Muscle histochemistry

## a b s t r a c t

In order to histochemically describe contractile and metabolic fiber types in 16 heavy-lamb muscles, samples were taken from nine cross-bred heavy lambs. Relevant intermuscular differences were detected regarding fiber typing. Muscle Longissimus lumborum showed larger type II fibers than muscle Longissimus thoracis ( $P < 0.05$ ). Muscles Triceps brachii caput longum and caput laterale differed in their contractile and metabolic characteristics ( $P < 0.05$ ). Histochemical contractile and metabolic differences were also detected between muscles Cranial and Caudal Gluteobiceps, Supraspinatus and Infraspinatus, and Vastus lateralis and Rectus femoris ( $P < 0.05$ ). Our present results contribute knowledge about sheep muscular histophysiology, and demonstrate for the first time the existence of specific intermuscular differences in fiber typing. The present study may also contribute to developing optimal commercial uses of each muscle for the meat industry.

© 2015 Elsevier B.V. All rights reserved.

## 1. Introduction

Generally, it is accepted that muscle fiber diversity can affect meat quality (Klont et al., 1998; Lefaucheur, 2010). Contractile and metabolic properties are of paramount importance regarding muscle fiber heterogeneity. Indeed, skeletal muscle fibers are frequently classified according to both their contractile characteristics and their metabolic characteristics (Lefaucheur, 2010).

In the ovine species only a few studies have described muscle fiber composition in a relatively high number of muscles (Suzuki, 1971; Briand et al., 1981; Suzuki and Tamate, 1988; Sayd et al., 1998). Additionally, as far as we know, no one has described metabolic and contractile fiber

characteristics in the major muscles of meat-producing heavy lambs. Therefore, since muscle fiber characteristics might differ between biotypes and ages (Lefaucheur, 2010), a study describing and comparing contractile and metabolic fiber characteristics among the major muscles of cross-bred heavy lambs, might contribute to define fiber-type profiles of muscles in order to suggest optimal commercial uses for each muscle.

Thus, the aim of this study was to describe and compare the distribution and morphometric characteristics of contractile and metabolic muscle fibers in 16 cross-bred heavy-lamb muscles.

## 2. Materials and methods

## 2.1. Animals and sampling

All procedures were carried out in accordance with the regulations of the Animal Experimentation Committee (CHEA, Universidad de la República, Uruguay).

\* Corresponding author at: Area de Histología y Embriología, Depto de Morfología y Desarrollo, Facultad de Veterinaria Lasplaces 1550, CP 11600 Montevideo, Uruguay. Tel.: +598 2 622 2933; fax: +598 2 622 2933.  
E-mail address: [javiithu@gmail.com](mailto:javiithu@gmail.com) (J. Ithurralde).

Nine 14-month-old male Poll Dorset cross-bred heavy-lambs with live weights ranging 67–76 kg were used in this study. Their pre- and post-weaning growth rates were 230 and 120 g/day, respectively. Pre-weaning, lambs grazed on *Trifolium pratense* and *Cichorium intybus* grasslands. After weaning, they fed on soy-crop (*Glycine max*) and grain sorghum supplementation (1% of live weight).

Immediately after slaughter, samples were taken from the mid superficial belly of the Semitendinosus, Longissimus lumborum, Longissimus thoracis, Semimembranosus, Caudal Gluteobiceps, Cranial Gluteobiceps, Adductor, Gluteus medius, Triceps brachii caput longum, Triceps brachii caput laterale, Psoas major, Rectus femoris, Vastus lateralis, Serratus ventralis, Infraspinatus and Supraspinatus muscles. Samples were fixed (frozen) in liquid nitrogen and stored ( $-20^{\circ}\text{C}$ ) until processing. Sample fixation never exceeded 30 min after animal death. Samples were included in cryostat embedding medium (Cryomatrix, Thermo Shandon Limited, USA), and 24  $\mu\text{m}$ -thick sections were cut in a cryostat.

## 2.2. Histochemistry, fiber typing and morphometric analysis

Sections were treated with the myosin ATPase stain as performed in sheep (Peinado et al., 2004). Alkaline (pH 10.35), and acid (pH 4.35) preincubations revealed slow (type I) and fast (type II) fibers (Dubowitz and Brooke, 1973). Results were validated (Greenwood et al., 2000) using alkaline preincubated mATPase activity (alkali-stable or -labile mATPase). The nicotinic adenine dinucleotide (reduced) tetrazolium reductase (NADH-TR) technique was used (Dubowitz and Brooke, 1973) to classify fibers as oxidative (strongly stained), intermediate (weakly stained) or glycolytic (negatively stained).

Morphometric analyses were carried out using an image analysis system (Infinity analyze<sup>®</sup>, Toronto, Canada). The percentages of different contractile (types I and II) and metabolic fibers (oxidative, intermediate and glycolytic) were calculated by counting at least 500 fibers from random microscopic fields. The fiber diameter was measured at its minimum

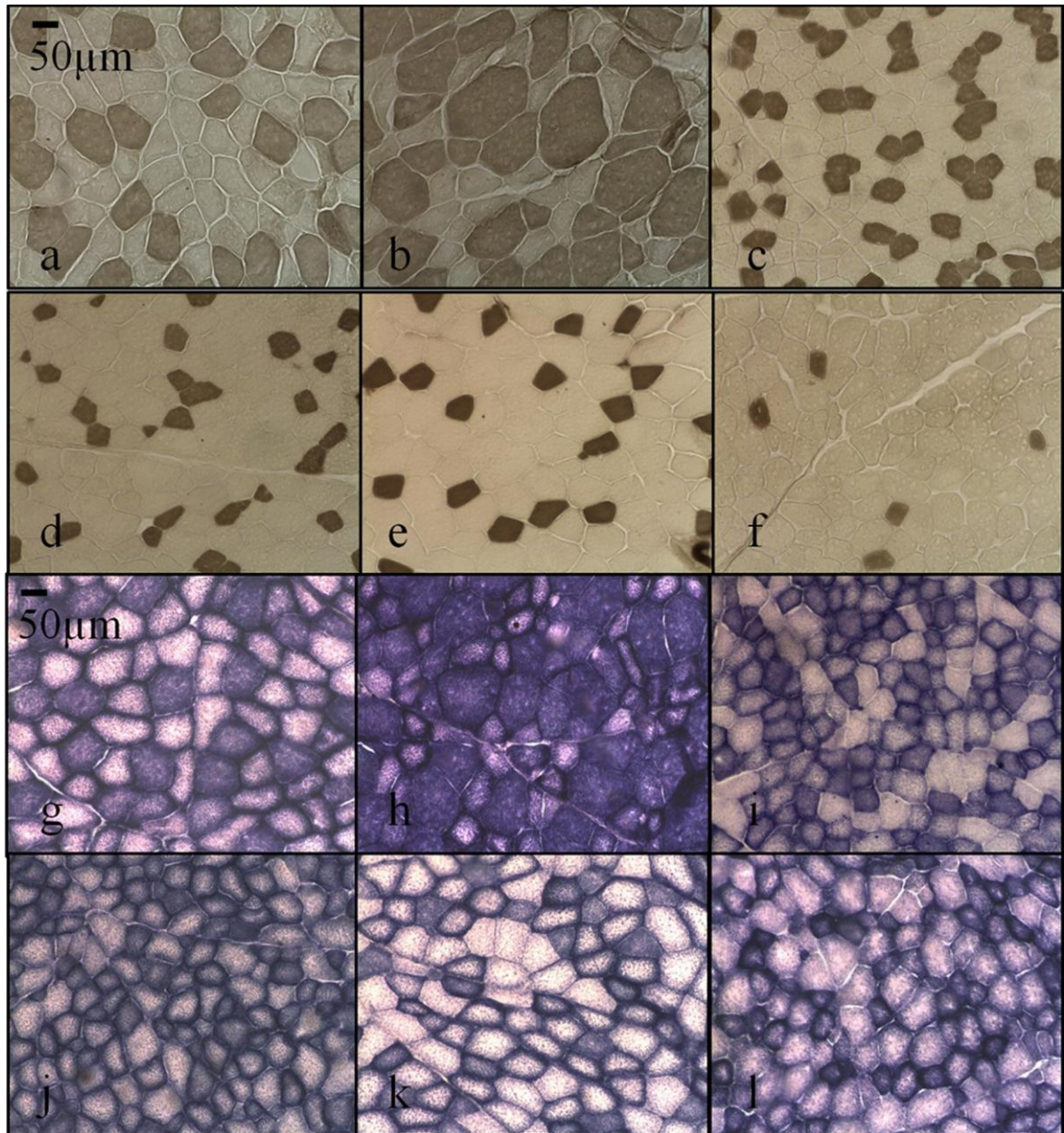


Fig. 1. Histological sections of heavy lamb muscles treated with the myosin ATPase stain (a–f) and with the NADH-TZ reaction (g–l). (a, g) Muscle Infraspinatus; (b, h) muscle Serratus ventralis; (c, i) muscle Psoas major; (d, j) muscle Adductor; (e, k) muscle Rectus femoris; and (f, l) muscle Semitendinosus.

value, in order to avoid possible errors due to tilted sections (Dubowitz and Brooke, 1973) in at least 50 fibers/type. A referenced grid containing 120 points was overlaid on eight pictures/animal and muscle. The number of points hitting each fiber type was used to calculate the percentage volume (%V) of contractile and metabolic fiber types. Also, each muscle's oxidative activity (OA) was estimated through an oxidative score, as follows:  $OA = (1 \times V_{Int}) + (2 \times V_{Oxi})$ , where  $V_{Int}$  = %V occupied by intermediate fibers, and  $V_{Oxi}$  = %V occupied by oxidative fibers. The %V occupied by oxidative and intermediate fibers were respectively multiplied by two and one in order to weigh the contribution of each fiber type to muscle OA. This equation estimating OA was based on a widespread methodology used to estimate immunohistochemical levels of expression (Boos et al., 1996).

### 2.3. Statistical analyses

Intermuscular differences in fiber typing variables (percentages, mean diameters and %V of contractile and metabolic fiber types, and muscle oxidative score) were analyzed by ANOVA ( $P < 0.05$ ). Variables are presented as means  $\pm$  SEM. Differences among groups were tested by comparing least-square differences.

Box plot analysis was performed to examine the distribution and to detect the presence of extreme outliers.

A k-means cluster analysis was performed in order to classify muscles based on the fiber typing variables included in the study.

### 3. Results

No extreme outliers were detected. Contractile and metabolic fiber types showed several intermuscular differences in their proportions, mean diameters and %V (Fig. 1, Tables 1 and 2).

Cluster analysis defined three clusters based on all the studied fiber typing variables. Clusters were defined as: fast-glycolytic muscles which included muscles Caudal Gluteobiceps, Rectus femoris, Longissimus thoracis, Vastus lateralis, Gluteus medius, Semitendinosus and Longissimus lumborum; intermediate muscles which included Cranial Gluteobiceps, Triceps brachii caput longum, Psoas major, Semimembranosus and Adductor; and slow-oxidative muscles which included muscles Serratus ventralis, Triceps brachii caput laterale, Infraspinatus and Supraspinatus.

### 4. Discussion

In the present study we have described and compared histochemical fiber types among the major muscles of meat-producing heavy lambs. Regarding specific fiber characteristics in each muscle, our results were generally consistent with previous reports, considering breed, biotype and age heterogeneity, as well as some important methodological differences covered in the reviewed literature (Solomon and Lynch, 1988; Sayd et al., 1998; Peinado et al., 2004; Sazili et al., 2005; Gardner et al., 2006, 2007; Greenwood et al., 2006; Bünger et al., 2009). Additionally, the intramuscular variability found for some of the variables in the present study was expectable, since it is accepted that a large individual variation in fiber type composition does exist between animals of the same breed, even when reared in the same environment (Lefaucheur and Gerrard, 2000).

Of all the lamb carcass muscles, Longissimus dorsi is by far the most widely studied. Although the large epaxial Longissimus muscle is composed of three different portions (Dyce et al., 1996), it is commonly considered

Table 1  
Metabolic and contractile fiber type proportions and percentage volumes (means  $\pm$  pooled SEM) in different heavy lamb muscles.

Muscle	Fiber types proportions			Fiber types percentage volumes							
	Type I	Type II	Type III	Oxidative	Intermediate	Glycolytic	Type I	Type II	Oxidative	Intermediate	Glycolytic
Serratus ventralis	49.8 $\pm$ 1.7 <sup>a</sup>	27.1 $\pm$ 1.3 <sup>ef</sup>	20.7 $\pm$ 1.3 <sup>ef</sup>	52.2 $\pm$ 1.6 <sup>bc</sup>	33.9 $\pm$ 1.3 <sup>a</sup>	16.4 $\pm$ 1.3 <sup>g</sup>	52.5 $\pm$ 1.7 <sup>a</sup>	34.6 $\pm$ 1.8 <sup>j</sup>	58.3 $\pm$ 1.5 <sup>a</sup>	14.8 $\pm$ 0.9 <sup>cd</sup>	20.9 $\pm$ 1.3 <sup>i</sup>
Supraspinatus	35.2 $\pm$ 1.7 <sup>b</sup>	38.4 $\pm$ 1.4 <sup>c</sup>	24.4 $\pm$ 1.3 <sup>cd</sup>	49.6 $\pm$ 1.6 <sup>c</sup>	33.9 $\pm$ 1.3 <sup>a</sup>	16.4 $\pm$ 1.3 <sup>g</sup>	32.6 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	55.6 $\pm$ 1.7 <sup>i</sup>	42.8 $\pm$ 1.5 <sup>cd</sup>	19.9 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	31.9 $\pm$ 1.3 <sup>gh</sup>
Infraspinatus	29.9 $\pm$ 1.8 <sup>c</sup>	24.8 $\pm$ 1.3 <sup>d</sup>	26.9 $\pm$ 1.3 <sup>bc</sup>	37.2 $\pm$ 1.7 <sup>gh</sup>	24.4 $\pm$ 1.3 <sup>cd</sup>	38.4 $\pm$ 1.4 <sup>c</sup>	34.8 $\pm$ 1.8 <sup>b</sup>	56.6 $\pm$ 1.9 <sup>i</sup>	40.6 $\pm$ 1.6 <sup>d</sup>	21.5 $\pm$ 1.0 <sup>a</sup>	33.5 $\pm$ 1.4 <sup>fg</sup>
Psoas major	27.9 $\pm$ 1.7 <sup>c</sup>	48.3 $\pm$ 1.6 <sup>cd</sup>	26.9 $\pm$ 1.3 <sup>bc</sup>	48.3 $\pm$ 1.6 <sup>cd</sup>	26.9 $\pm$ 1.3 <sup>bc</sup>	24.8 $\pm$ 1.3 <sup>d</sup>	24.6 $\pm$ 1.8 <sup>c</sup>	64.8 $\pm$ 1.9 <sup>h</sup>	45.2 $\pm$ 1.5 <sup>bc</sup>	19.1 $\pm$ 0.9 <sup>ab</sup>	28.8 $\pm$ 1.3 <sup>h</sup>
Triceps brachii caput laterale	26.6 $\pm$ 1.8 <sup>cd</sup>	42.9 $\pm$ 1.8 <sup>c</sup>	24.3 $\pm$ 1.4 <sup>cde</sup>	44.8 $\pm$ 1.7 <sup>de</sup>	24.3 $\pm$ 1.4 <sup>cde</sup>	32.7 $\pm$ 1.5 <sup>d</sup>	22.3 $\pm$ 1.9 <sup>c</sup>	62.9 $\pm$ 2.1 <sup>h</sup>	40.6 $\pm$ 1.7 <sup>d</sup>	21.6 $\pm$ 1.1 <sup>a</sup>	30.3 $\pm$ 1.5 <sup>gh</sup>
Triceps brachii caput longum	21.4 $\pm$ 1.9 <sup>de</sup>	44.8 $\pm$ 1.7 <sup>de</sup>	21.6 $\pm$ 1.3 <sup>def</sup>	44.8 $\pm$ 1.7 <sup>de</sup>	21.6 $\pm$ 1.3 <sup>def</sup>	33.7 $\pm$ 1.4 <sup>d</sup>	16.3 $\pm$ 1.9 <sup>de</sup>	72.3 $\pm$ 2.1 <sup>fg</sup>	40.1 $\pm$ 1.6 <sup>de</sup>	20.0 $\pm$ 1.1 <sup>a</sup>	34.7 $\pm$ 1.4 <sup>f</sup>
Cranial Gluteobiceps	24.9 $\pm$ 1.8 <sup>cd</sup>	54.8 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	14.7 $\pm$ 1.3 <sup>g</sup>	54.8 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	14.7 $\pm$ 1.3 <sup>g</sup>	30.4 $\pm$ 1.3 <sup>de</sup>	18.9 $\pm$ 1.8 <sup>d</sup>	71.7 $\pm$ 1.9 <sup>g</sup>	45.4 $\pm$ 1.5 <sup>bc</sup>	12.6 $\pm$ 0.9 <sup>de</sup>	32.1 $\pm$ 1.3 <sup>gh</sup>
Caudal Gluteobiceps	13.9 $\pm$ 2.1 <sup>fg</sup>	41.3 $\pm$ 1.8 <sup>ef</sup>	11.5 $\pm$ 1.4 <sup>g</sup>	41.3 $\pm$ 1.8 <sup>ef</sup>	11.5 $\pm$ 1.4 <sup>g</sup>	47.2 $\pm$ 1.5 <sup>b</sup>	8.9 $\pm$ 2.1 <sup>fg</sup>	83.3 $\pm$ 2.3 <sup>abc</sup>	35.3 $\pm$ 1.7 <sup>f</sup>	10.9 $\pm$ 1.1 <sup>e</sup>	45.8 $\pm$ 1.5 <sup>bc</sup>
Vastus lateralis	17.8 $\pm$ 1.6 <sup>ef</sup>	40.8 $\pm$ 1.5 <sup>ef</sup>	21.3 $\pm$ 1.2 <sup>def</sup>	40.8 $\pm$ 1.5 <sup>ef</sup>	21.3 $\pm$ 1.2 <sup>def</sup>	37.9 $\pm$ 1.2 <sup>c</sup>	13.9 $\pm$ 1.6 <sup>ef</sup>	76.9 $\pm$ 1.7 <sup>def</sup>	35.4 $\pm$ 1.4 <sup>f</sup>	17.1 $\pm$ 0.9 <sup>bc</sup>	39.4 $\pm$ 1.2 <sup>e</sup>
Rectus femoris	13.5 $\pm$ 1.6 <sup>ef</sup>	34.6 $\pm$ 1.5 <sup>b</sup>	20.4 $\pm$ 1.2 <sup>def</sup>	34.6 $\pm$ 1.5 <sup>b</sup>	20.4 $\pm$ 1.2 <sup>def</sup>	45.1 $\pm$ 1.2 <sup>b</sup>	8.6 $\pm$ 1.6 <sup>g</sup>	80.48 $\pm$ 1.7 <sup>bcd</sup>	25.8 $\pm$ 1.4 <sup>g</sup>	19.2 $\pm$ 0.9 <sup>ab</sup>	48.9 $\pm$ 1.2 <sup>ab</sup>
Longissimus lumborum	10.9 $\pm$ 1.8 <sup>g</sup>	33.5 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	26.0 $\pm$ 1.3 <sup>bc</sup>	33.5 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	26.0 $\pm$ 1.3 <sup>bc</sup>	40.5 $\pm$ 1.3 <sup>c</sup>	8.2 $\pm$ 1.8 <sup>g</sup>	84.2 $\pm$ 1.9 <sup>abc</sup>	32.6 $\pm$ 1.5 <sup>f</sup>	21.4 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	42.9 $\pm$ 1.3 <sup>cd</sup>
Longissimus thoracis	13.2 $\pm$ 1.8 <sup>fg</sup>	33.6 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	25.4 $\pm$ 1.3 <sup>c</sup>	33.6 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	25.4 $\pm$ 1.3 <sup>c</sup>	40.9 $\pm$ 1.3 <sup>c</sup>	10.9 $\pm$ 1.8 <sup>fg</sup>	78.6 $\pm$ 1.9 <sup>abc</sup>	32.8 $\pm$ 1.5 <sup>f</sup>	18.9 $\pm$ 0.9 <sup>ab</sup>	44.7 $\pm$ 1.3 <sup>c</sup>
Gluteus medius	17.5 $\pm$ 1.7 <sup>ef</sup>	41.2 $\pm$ 1.6 <sup>ef</sup>	25.4 $\pm$ 1.3 <sup>c</sup>	41.2 $\pm$ 1.6 <sup>ef</sup>	25.4 $\pm$ 1.3 <sup>c</sup>	33.4 $\pm$ 1.3 <sup>d</sup>	12.0 $\pm$ 1.7 <sup>efg</sup>	75.4 $\pm$ 1.8 <sup>efg</sup>	35.9 $\pm$ 1.5 <sup>ef</sup>	19.3 $\pm$ 0.9 <sup>ab</sup>	40.1 $\pm$ 1.3 <sup>de</sup>
Adductor	15.2 $\pm$ 1.6 <sup>ef</sup>	59.8 $\pm$ 1.5 <sup>a</sup>	20.8 $\pm$ 1.2 <sup>def</sup>	59.8 $\pm$ 1.5 <sup>a</sup>	20.8 $\pm$ 1.2 <sup>def</sup>	19.4 $\pm$ 1.6 <sup>fg</sup>	10.8 $\pm$ 1.7 <sup>def</sup>	77.3 $\pm$ 1.7 <sup>def</sup>	48.9 $\pm$ 1.4 <sup>b</sup>	19.4 $\pm$ 0.9 <sup>ab</sup>	23.0 $\pm$ 1.2 <sup>f</sup>
Semimembranosus	13.9 $\pm$ 1.9 <sup>g</sup>	36.4 $\pm$ 1.7 <sup>gh</sup>	35.0 $\pm$ 1.3 <sup>a</sup>	36.4 $\pm$ 1.7 <sup>gh</sup>	35.0 $\pm$ 1.3 <sup>a</sup>	28.5 $\pm$ 1.4 <sup>ef</sup>	9.9 $\pm$ 2.1 <sup>fg</sup>	77.9 $\pm$ 2.3 <sup>def</sup>	40.7 $\pm$ 1.6 <sup>d</sup>	18.6 $\pm$ 1.1 <sup>ab</sup>	34.9 $\pm$ 1.4 <sup>f</sup>
Semitendinosus	4.3 $\pm$ 1.7 <sup>h</sup>	15.5 $\pm$ 1.5 <sup>i</sup>	28.0 $\pm$ 1.2 <sup>b</sup>	15.5 $\pm$ 1.5 <sup>i</sup>	28.0 $\pm$ 1.2 <sup>b</sup>	55.6 $\pm$ 1.2 <sup>a</sup>	3.4 $\pm$ 1.7 <sup>h</sup>	85.9 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	22.5 $\pm$ 1.4 <sup>g</sup>	19.7 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	51.9 $\pm$ 1.2 <sup>a</sup>

Within a column, muscles not followed by the same superscript are different ( $P < 0.05$ ).

Table 2  
Metabolic and contractile fiber type diameters ( $\mu\text{m}$ , means  $\pm$  pooled SEM) and oxidative scores in heavy lamb muscles.

Muscle	Type I	Type II	Oxidative	Intermediate	Glycolytic	Oxidative score
Serratus ventralis	64.4 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	47.9 $\pm$ 1.5 <sup>b</sup>	70.9 $\pm$ 1.5 <sup>a</sup>	51.9 $\pm$ 1.3 <sup>ab</sup>	52.6 $\pm$ 1.5 <sup>defg</sup>	131.4 $\pm$ 2.5 <sup>a</sup>
Supraspinatus	55.9 $\pm$ 1.8 <sup>b</sup>	47.9 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	62.6 $\pm$ 1.5 <sup>b</sup>	48.9 $\pm$ 1.3 <sup>bc</sup>	50.6 $\pm$ 1.5 <sup>efg</sup>	105.5 $\pm$ 2.5 <sup>cd</sup>
Infraspinatus	64.2 $\pm$ 1.8 <sup>a</sup>	50.2 $\pm$ 1.6 <sup>ab</sup>	60.1 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	53.9 $\pm$ 1.3 <sup>a</sup>	59.3 $\pm$ 1.6 <sup>ab</sup>	102.7 $\pm$ 2.6 <sup>cd</sup>
Psoas major	38.5 $\pm$ 1.6 <sup>de</sup>	37.3 $\pm$ 1.5 <sup>d</sup>	36.0 $\pm$ 1.5 <sup>h</sup>	37.4 $\pm$ 1.3 <sup>h</sup>	41.3 $\pm$ 1.5 <sup>h</sup>	109.5 $\pm$ 2.5 <sup>c</sup>
Triceps brachii caput laterale	52.9 $\pm$ 1.8 <sup>b</sup>	52.7 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	54.0 $\pm$ 1.7 <sup>c</sup>	54.2 $\pm$ 1.5 <sup>a</sup>	55.0 $\pm$ 1.8 <sup>bcde</sup>	102.8 $\pm$ 2.8 <sup>cd</sup>
Triceps brachii caput longum	44.9 $\pm$ 1.9 <sup>c</sup>	47.9 $\pm$ 1.8 <sup>b</sup>	47.3 $\pm$ 1.6 <sup>d</sup>	48.8 $\pm$ 1.3 <sup>bc</sup>	51.6 $\pm$ 1.6 <sup>defg</sup>	100.3 $\pm$ 2.6 <sup>d</sup>
Cranial Gluteobiceps	45.3 $\pm$ 1.8 <sup>c</sup>	51.4 $\pm$ 1.6 <sup>ab</sup>	42.6 $\pm$ 1.5 <sup>ef</sup>	42.2 $\pm$ 1.3 <sup>fg</sup>	53.2 $\pm$ 1.5 <sup>def</sup>	103.3 $\pm$ 2.5 <sup>cd</sup>
Caudal Gluteobiceps	37.7 $\pm$ 2.1 <sup>e</sup>	46.9 $\pm$ 1.9 <sup>b</sup>	39.2 $\pm$ 1.7 <sup>fgh</sup>	42.2 $\pm$ 1.5 <sup>fg</sup>	54.0 $\pm$ 1.8 <sup>cdef</sup>	81.6 $\pm$ 2.8 <sup>f</sup>
Vastus lateralis	44.6 $\pm$ 1.5 <sup>c</sup>	52.5 $\pm$ 1.4 <sup>ab</sup>	42.4 $\pm$ 1.4 <sup>efg</sup>	45.9 $\pm$ 1.2 <sup>de</sup>	55.1 $\pm$ 1.4 <sup>bcd</sup>	87.9 $\pm$ 2.3 <sup>ef</sup>
Rectus femoris	38.9 $\pm$ 1.5 <sup>de</sup>	50.6 $\pm$ 1.4 <sup>ab</sup>	41.3 $\pm$ 1.4 <sup>efg</sup>	48.7 $\pm$ 1.2 <sup>bc</sup>	60.2 $\pm$ 1.4 <sup>a</sup>	70.8 $\pm$ 2.3 <sup>g</sup>
Longissimus lumborum	42.9 $\pm$ 1.8 <sup>cd</sup>	47.3 $\pm$ 1.6 <sup>b</sup>	42.1 $\pm$ 1.5 <sup>efg</sup>	45.4 $\pm$ 1.3 <sup>cdef</sup>	51.0 $\pm$ 1.5 <sup>defg</sup>	86.7 $\pm$ 2.5 <sup>ef</sup>
Longissimus thoracis	39.1 $\pm$ 1.8 <sup>de</sup>	40.4 $\pm$ 1.6 <sup>cd</sup>	40.8 $\pm$ 1.5 <sup>efg</sup>	42.9 $\pm$ 1.3 <sup>fg</sup>	48.7 $\pm$ 1.5 <sup>g</sup>	84.5 $\pm$ 2.5 <sup>ef</sup>
Gluteus medius	44.3 $\pm$ 1.6 <sup>c</sup>	50.3 $\pm$ 1.5 <sup>ab</sup>	43.8 $\pm$ 1.5 <sup>de</sup>	47.9 $\pm$ 1.3 <sup>cd</sup>	57.7 $\pm$ 1.5 <sup>abc</sup>	91.1 $\pm$ 2.5 <sup>e</sup>
Adductor	37.0 $\pm$ 1.5 <sup>e</sup>	41.7 $\pm$ 1.4 <sup>c</sup>	40.7 $\pm$ 1.4 <sup>efg</sup>	43.9 $\pm$ 1.2 <sup>ef</sup>	51.1 $\pm$ 1.4 <sup>defg</sup>	117.4 $\pm$ 2.3 <sup>b</sup>
Semimembranosus	40.6 $\pm$ 1.9 <sup>cde</sup>	38.8 $\pm$ 1.8 <sup>cd</sup>	36.1 $\pm$ 1.6 <sup>h</sup>	39.9 $\pm$ 1.8 <sup>g</sup>	50.1 $\pm$ 1.6 <sup>fg</sup>	100.1 $\pm$ 2.6 <sup>d</sup>
Semitendinosus	37.9 $\pm$ 1.6 <sup>e</sup>	41.8 $\pm$ 1.5 <sup>c</sup>	38.6 $\pm$ 1.4 <sup>gh</sup>	44.9 $\pm$ 1.2 <sup>def</sup>	50.9 $\pm$ 1.4 <sup>efg</sup>	64.6 $\pm$ 2.3 <sup>g</sup>

Within a column, muscles not followed by the same superscript are different ( $P < 0.05$ ).

homogeneous muscle and treated as a whole when studying its fiber type characteristics. Generally, our results concerning Longissimus dorsi are consistent with previous findings (Solomon and Lynch, 1988; Peinado et al., 2004; Gardner et al., 2006; Greenwood et al., 2006; Bünger et al., 2009). However, as far as we know, we are the first to describe differences in muscle fiber characteristics between lumbar and thoracic portions of the ovine Longissimus muscle. Our results indicate that the lumbar portion of the Longissimus muscle consists of larger fast fibers than its thoracic portion. These findings suggest that the thoracic portion of the Longissimus muscle is associated with either postural functions or slow and sustained contractions. As a matter of fact, the ovine Longissimus thoracis is functionally involved in expiration through its costal insertions (May, 1970).

As far as we know, our study is also the first to report muscle fiber characteristics in ovine muscle Triceps brachii caput laterale, suggesting that the ovine Triceps brachii caput laterale is slower and more oxidative than muscle Triceps brachii caput longum. This suggests that muscle Triceps brachii caput laterale is employed when sustained contraction is demanded, and that the Triceps brachii caput longum is associated with occasional high-intensity contractions.

Regarding the Semitendinosus muscle, our results showed a higher proportion of fast fibers than was previously described in sheep of different breeds and ages (Greenwood et al., 2007; Gardner et al., 2007; Koohmaraie et al., 1996; Sazili et al., 2005). This discrepancy could be due to methodological differences, sample location being one important aspect to consider. In fact, Sayd et al. (1998) detected higher proportions of slow fibers in deeper samples from the Semitendinosus muscle. In our study, samples were taken from the superficial mid belly of muscles, which might explain our finding fewer slow fibers in the Semitendinosus muscle. Moreover, differences between our study and previous descriptions regarding slow fiber proportions in the Semitendinosus muscle might involve breed or biotype differences. In fact, both Sayd et al. (1998) and Greenwood et al. (2007) reported a significant breed effect over fiber type composition in the Semitendinosus muscle.

Different criteria have been proposed for skeletal muscle classification according to fiber typing, although objective classification criteria were not found in the reviewed literature. In the present study, a k-means cluster analysis was performed to obtain an objective classification of the major muscles of the heavy lamb carcass based on their fiber type characteristics. Generally, our results agree with Briand et al. (1981) who classified 12 ovine skeletal muscles as fast-glycolytic, fast-oxidative-glycolytic or slow-oxidative, on the basis of combined metabolic and contractile criteria. Despite the methodological differences (animal breeds and ages, muscles involved in each study and fiber typing-muscle classification techniques) both reports agreed in describing muscles Supraspinatus and Infraspinatus as chief representatives of slow-oxidative muscles, the Semimembranosus as a typical intermediate muscle, and the Semitendinosus as a typical fast-glycolytic muscle.

Since muscle fiber characteristics are expected to impact on meat quality (Klont et al., 1998; Lefaucheur, 2010), grouping muscles according to their fiber type characteristics could help to unify criteria for muscle processing and to suggest optimal commercial uses of each muscle for the meat industry. Slower and more oxidative muscles are usually associated with redder meat (Lefaucheur, 2010), but also with highly shortened sarcomeres and reduced meat tenderness (Klont et al., 1998). Therefore, such muscles could benefit most by electrical stimulation and longer aging time. On the other hand, fast-glycolytic muscles are usually associated with lower ultimate pH, brighter meat and reduced water holding capacity (Lefaucheur, 2010), which might imply lower emulsification capacity when used in further processing.

## 5. Conclusions

In conclusion, this is the first comparative description of metabolic and contractile fiber type characteristics covering the major muscles of cross-bred heavy lambs. Present results confirm the existence of relevant intermuscular differences, contribute to knowledge about sheep

muscular histophysiology, and demonstrate for the first time the existence of intermuscular differences in fiber typing. Moreover, since fiber typing variation is expected to impact on the performance of the muscles when used in further processing, the present study may also contribute to developing optimal commercial uses for each muscle.

#### Conflicts of interest

We wish to confirm that there are no known conflicts of interest associated with this publication and there has been no significant financial support for this work that could have influenced its outcome.

#### References

- Briand, M., Talmant, A., Briand, Y., Monin, G., Durand, R., 1981. Metabolic types of muscle in the sheep. I. Myosin ATPase, glycolytic, and mitochondrial enzyme activities. *Eur. J. Appl. Physiol.* 46, 347–358.
- Boos, A., Meyer, W., Schwarz, R., Grunert, E., 1996. Immunohistochemical assessment of estrogen receptor and progesterone receptor distribution in biopsy samples of the bovine endometrium collected throughout the oestrous cycle. *Anim. Reprod. Sci.* 44, 1–21.
- Bünger, L., Navajas, E.A., Stevenson, L., Lambe, N.R., Maltin, C.A., Simm, G., Fisher, A.V., Chang, K.C., 2009. Muscle fibre characteristics of two contrasting sheep breeds: Scottish Blackface and Texel. *Meat Sci.* 81, 372–381.
- Dubowitz, V., Brooke, M.H., 1973. *Muscle Biopsy: A Modern Approach*. W.B. Saunders, Philadelphia, PA.
- Dyce, K.M., Sack, W.O., Wensing, C.J.G., 1996. *Textbook of Veterinary Anatomy*, 2nd ed. W.B. Saunders, Philadelphia, PA.
- Gardner, G.E., Pethick, D.W., Greenwood, P.L., Hegarty, R.S., 2006. The effect of genotype and plane of nutrition on the rate of pH decline in lamb carcasses and the expression of metabolic enzymatic markers. *Aust. J. Agric. Res.* 57, 661–670.
- Gardner, G.E., Hopkins, D.L., Greenwood, P.L., Cake, M.A., Boyce, M.D., Pethick, D.W., 2007. Sheep genotype, age and muscle type affect the expression of metabolic enzyme markers. *Aust. J. Exp. Agric.* 47, 1180–1189.
- Greenwood, P.L., Hunt, A.S., Hermanson, J.W., Bell, A.W., 2000. Effects of birth weight and postnatal nutrition on neonatal sheep. II. Skeletal muscle growth and development. *J. Anim. Sci.* 78, 50–61.
- Greenwood, P.L., Davis, J.J., Gaunt, G.M., Ferrier, G.R., 2006. Influences on the loin and cellular characteristics of the m. longissimus lumborum of Australian Poll Dorset sired lambs. *Aust. J. Agric. Res.* 57, 1–12.
- Greenwood, P.L., Harden, S., Hopkins, D.L., 2007. Myofibre characteristics of ovine longissimus and semitendinosus muscles are influenced by sire breed, gender, rearing type, age and carcass weight. *Aust. J. Exp. Agric.* 47, 1137–1146.
- Klont, R.E., Brocks, L., Eikelenboom, G., 1998. Muscle fibre type and meat quality. *Meat Sci.* 49, 219–229.
- Koohmaraie, M., Shackelford, S.D., Wheeler, T.L., 1996. Effects of a beta-adrenergic agonist (L-644,969) and male sex condition on muscle growth and meat quality of callipyge lambs. *J. Anim. Sci.* 74, 70–79.
- Lefaucheur, L., 2010. A second look into fibre typing – relation to meat quality. *Meat Sci.* 84, 257–270.
- Lefaucheur, L., Gerrard, D.E., 2000. Muscle fiber plasticity in farm animals. In: *Proceedings of the American Society of Animal Science*, 1999, Available at: <http://www.asas.org/jas/symposia/proceedings/0307.pdf>
- May, N.D.S., 1970. *The Anatomy of the Sheep: A Dissection Manual*, 3rd ed. University of Queensland Press, Australia.
- Peinado, B., Latorre, R., Vázquez-Autón, J.M., Poto, A., Ramírez, G., López-Albors, O., Moreno, F., Gil, F., 2004. Histochemical skeletal muscle fibre types in the sheep. *Anat. Histol. Embryol.* 33, 236–243.
- Sayd, T., Mera, T., Martina, V., Lavillea, E., 1998. Spatial distribution of myosin heavy chain isoforms and lactate dehydrogenase M4 in the limb musculature of two crossbred lambs. *Comp. Biochem. Physiol. B* 120–121, 153–163.
- Sazili, A.Q., Parr, T., Sensky, P.L., Jones, S.W., Bardsley, R.G., Buttery, P.J., 2005. The relationship between slow and fast myosin heavy chain content, calpastatin and meat tenderness in different ovine skeletal muscles. *Meat Sci.* 69, 17–25.
- Suzuki, A., 1971. Histochemical classification of individual skeletal muscle fibers in the sheep. I. On M. semitendinosus, M. longissimus dorsi, M. psoas major, M. latissimus dorsi and M. gastrocnemius. *Jpn. J. Zootech. Sci.* 42, 39–54.
- Suzuki, A., Tamate, H., 1988. Distribution of myofiber types in the hip and thigh musculature of sheep. *Anat. Rec.* 221, 494–502.
- Solomon, M.B., Lynch, G.P., 1988. Biochemical, histochemical and palatability characteristics of young ram lambs as affected by diet and electrical stimulation. *J. Anim. Sci.* 66, 1955–1962.



## ACTA DE EXAMEN

**CURSO:** Defensa de Tesis de Maestría

**LUGAR Y FECHA DE LA DEFENSA:** Montevideo, 20 de noviembre de 2015

**TRIBUNAL:** Dres. Elly Navajas, Carlos Safudo, Gustavo Brito

CI ESTUDIANTE	NOMBRE	CALIFICACIÓN	NOTA
4.212.159-5	ITHURRALDE LEMES, Javier	S.S.S.	12

PRESENTADOS	NO PRESENTADOS	APROBADOS	APLAZADOS	INSCRIPTOS
1	0	1	0	1

### TRIBUNAL

Dra. Elly Navajas (Presidente)

Dr. Carlos Safudo

Dr. Gustavo Brito

### FIRMA

**NOTA:** La calificación mínima para aprobar el examen es B.B.B (6)