

# COMPARACIÓN EN LA COMPOSICIÓN DE LOS PRINCIPALES MIOFENOTIPOS DE FIBRAS MUSCULARES ESQUELÉTICAS DEL *M. G. medius*, ENTRE CABALLOS VENEZOLANOS PURA SANGRE DE CARRERA Y SALVAJES

Comparison in the Composition of Principal Myophenotypes of Skeletal Muscle Fibres in *M.G. medius*, between Venezuelan Thoroughbred and Wild Horses

Miguel E. Quiñones<sup>1</sup>, Luis Eduardo Sucre P.<sup>2</sup>, Sonia H. Torres<sup>3</sup> y Héctor J. Finol<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Centro de Microscopía Electrónica, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Apdo. 47114. Caracas 1041, Venezuela.

<sup>2</sup>Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Central de Venezuela, Apartado 4563. Maracay, Edo. Aragua, Venezuela.

<sup>3</sup>Escuela Luis Razzetti, Instituto de Medicina Experimental, Sección de Adaptación Muscular, Facultad de Medicina, Universidad Central de Venezuela, Apdo. 50587. Caracas 1050, Venezuela.

## RESUMEN

Los caballos salvajes venezolanos, descendientes directos de los caballos andaluces traídos por los colonizadores españoles, no han sido objeto de muchas investigaciones, quedando prácticamente en el olvido. Este equino posee un temperamento nervioso, agilidad en sus movimientos y una alta capacidad de resistencia. Tales características deben estar relacionadas directamente con una composición de tipos de fibras musculares original. El propósito de este estudio fue caracterizar los perfiles histoquímicos y morfométricos del músculo esquelético del caballo salvaje adulto, y compararlos con los correspondientes al caballo pura sangre de carrera (CPSC). Para la realización de este trabajo, se tomaron biopsias musculares al *M.G. medius* de veinte (20) caballos venezolanos (10 salvajes, 10 CPSC), machos, clínicamente sanos y de 3 a 9 años de edad. Las biopsias fueron procesadas usando las técnicas histoquímicas de la ATPasa miofibrilar (después de preincubación a pHs 10,3; 4,8; 4,6 y 4,37) y NADH diaforasa para determinar la composición de fibras, el área de cada tipo de fibra se determinó con la reacción histoquímica  $\alpha$ -amilasa-PAS. La proporción media ( $\pm$  ds) de las fibras Tipos I (43, 23  $\pm$  2,7%) del músculo glúteo medio de los caballos salvajes fue superior ( $P < 0,001$ ) al que presentan los CPSC (11,1  $\pm$  0,77%). La proporción media ( $\pm$  ds) de las fibras Tipo II (25  $\pm$  4,37) en los caballos salvajes, fue inferior ( $P < 0,001$ ) al que presentan los CPSC (52,5  $\pm$  3,13). La proporción media ( $\pm$  ds) de las fibras de contracción lenta y alta capa-

acidad oxidativa (43  $\pm$  5) en los caballos salvajes fue superior ( $P < 0,001$ ) al que poseen los CPSC. La proporción media ( $\pm$  ds) de las fibras de contracción rápida y alta capacidad oxidativa y glicolítica (25,5  $\pm$  4,4) en el músculo glúteo medio de los caballos salvajes, fue inferior ( $P < 0,001$ ) al observado en los CPSC (47  $\pm$  2,9). Por otra parte, los valores medios ( $\pm$  ds) del tamaño de las fibras ( $\mu\text{m}^2$ ), fueron de mayor tamaño (Tipo I: 5.308  $\pm$  392,  $P < 0,01$ ; Tipo IIA: 5.354  $\pm$  461,  $P < 0,01$ ; Tipo IIB: 10.154  $\pm$  346;  $P < 0,001$ ) en los caballos salvajes que en la otra raza de equinos (Tipo I: 3.059  $\pm$  392; Tipo IIA: 3.462  $\pm$  185, Tipo IIB: 4.731  $\pm$  438). Estos resultados sugieren que las propiedades histoquímicas y morfométricas del músculo glúteo medio de los caballos salvajes, los hace más aptos para ejecutar trabajos de alta resistencia a baja intensidad, en comparación con los CPSC que han sido seleccionados para eventos de alta intensidad.

**Palabras clave:** Caballos salvajes venezolanos, músculo glúteo medio, tipos de fibras.

## ABSTRACT

The Venezuelan wild horses, direct descendent of Andalusian horse, carry on for Spanish colonizers, they haven't been object of many researches, remaining practically in the forgetfulness. This equine has a nervous temperament, agility in its movements and higher endurance potential. These characteristics should be directly related with a muscle fibre type original composition. The purpose of this study was to characterize the histochemical and morphometric profiles of the skeletal muscle

in adult wild horses, and compare it with those Thoroughbred (CPSC). For the accomplishment of this work, were taken muscular biopsies to the *M. G. medius* of twenty (20) Venezuelan horses (10 wild and 10 CPSC), male, health clinically, 3 to 9 years old. The biopsies were processed using the histochemical technique of myosin ATPase (after preincubation at pHs 10.3, 4.8, 4.6, 4.37) and NADH diorase in order to determine fibre composition, the area of each fibre type was carried the histochemistry reaction  $\alpha$ -amylase-PAS. The mean ( $\pm$  ds) proportion of fibre Type I (43, 23  $\pm$  2.7%) from the middle gluteal muscle of wild horses were higher ( $P < 0.001$ ) than CPSC (11.1  $\pm$  0.77%). The mean ( $\pm$  ds) proportion of fibre Type IIA (25  $\pm$  4.37) in wild horses were smaller ( $P < 0.001$ ) than CPSC (52.5  $\pm$  3.13). The mean ( $\pm$  ds) proportion of oxidative capacity of slow and high contraction fibre (SO: 43  $\pm$  5) in wild horses were higher ( $P < 0.001$ ) than CPSC. The mean ( $\pm$  ds) proportion of oxidation and slicolitical capacity of fast and high contraction fibres (FOG: 25.5  $\pm$  4.4) from the middle gluteal muscle of wild horses were smaller ( $P < 0.001$ ) than CPSC (47  $\pm$  2.9). On the other hand, the mean values ( $\pm$  ds) fibres size ( $\mu\text{m}^2$ ), were higher (Type I: 5,308  $\pm$  392,  $P < 0.01$ ; Type IIA: 5,354  $\pm$  461,  $P < 0.01$ ; Type IIB: 10,154  $\pm$  346,  $P < 0,001$ ) in wild horses than other equine breeds (Type I: 3,059  $\pm$  392; Type IIA: 3,462  $\pm$  185; Type IIB: 4,731  $\pm$  438). These results suggest that histochemical and morphometric properties of the middle gluteal muscle of wild horses make them best suited to work requiring high endurance potential at low intensity, in comparison to Thoroughbred which has been selected for high intensity events.

**Key words:** Venezuelan wild horses, muscle gluteus medius, types of fibres.

## INTRODUCCIÓN

Con la excepción de los músculos que contribuyen a mantener la postura corporal o de contracción fásico-lenta (ej. *M. soleus*), la gran mayoría de los músculos esqueléticos de los animales vertebrados, están compuestos por diferentes tipos de fibras [22, 46] que le dan a las secciones transversales del músculo esquelético, aspecto de tablero de ajedrez [10]. Esta conclusión se logró, gracias al uso de métodos como la histoquímica, a través de la cual, se pudo caracterizar los principales miofenotipo de fibras: Tipo I, Tipo IIA, Tipo IIB y Tipo IIC [2, 3, 5, 10, 25, 26, 33, 38, 40, 41, 48].

Según López [26] y Snow [48], la clasificación de las fibras musculares esqueléticas en el equino, se basa en la actividad de la enzima ATPasa miosínica, tras incubación a diferentes pHs. Dependiendo de la actividad miosina ATPasa, a un pH de incubación alcalino (pH 9,8), fue posible identificar fibras Tipo I y Tipo II [5, 10, 38]. A su vez, las fibras Tipo II, se han podido subclasificar en: IIA, IIB y IIC, de acuerdo a la labilidad de su actividad miosina ATPasa, luego de la incubación a pH ácido en rangos de 4 a 5 [5].

Bárány [3], pudo demostrar que la actividad de la ATPasa miofibrilar correspondientes a los tipos de fibras I y II, están correlacionadas con las velocidades de contracción. En este sentido, las fibras Tipo I, presentan tiempos de contracción y relajación más lentos que las fibras Tipo II [48].

Por otra parte, la utilización de los niveles de las enzimas oxidativas y glicolíticas han permitido mostrar que las fibras de contracción lenta o del Tipo I, poseen por lo general, altas concentraciones de enzimas asociadas con la oxidación del sustrato terminal, el sistema de transporte de electrones y la  $\beta$ -oxidación de los ácidos grasos [10, 26, 33, 40, 41, 45, 48]. Además, el estudio ultraestructural de este tipo de fibra ha mostrado que está ricamente dotada de mitocondrias [12, 20, 52] y tiene por ende una alta capacidad de consumo de oxígeno. Es importante destacar que, tanto las fibras Tipo I como las IIA, presentan mayor irrigación sanguínea que las fibras Tipo IIB, debido al menor grosor de las primeras [12, 23, 52, 55].

Las fibras de contracción rápida o del Tipo II, se pueden subdividir en aquellas que tienen un relativo potencial alto de consumo de oxígeno y presentan un alto contenido de mitocondrias, son las fibras de contracción rápida oxidativo-glicolítica o del Tipo IIA, y en las que tienen un número limitado de mitocondrias, fibras de contracción rápida glicolítica o del Tipo IIB. Ambos tipos tienen altas concentraciones de enzimas glicolíticas [25, 26, 33, 40, 41, 48, 49, 50, 55].

A modo de resumen, las fibras Tipo I están bien dotadas, desde el punto de vista estructural, funcional y bioquímico, para resistir la fatiga, por lo que resultan esenciales en las actividades musculares de larga duración y baja intensidad (por ejemplo funciones posturales, ejercicios de resistencia). Estas cualidades le permiten rendir una alta tasa energética desde rutas aeróbicas, utilizando substratos extracelulares (glucosa y ácidos grasos sanguíneos), lo cual justifica su mayor índice de fatigoresistencia [26, 33, 40, 41, 48, 50]. Por el contrario, las Tipo II, son de contracción rápida y vigorosa, más adecuadas para el ejercicio de corta duración y alta intensidad (deportes de velocidad y fuerza). Su utilización energética acontece normalmente desde rutas anaeróbicas, usando combustibles intramusculares (glucógeno y triglicéridos). Tienen por consiguiente, un potencial más alto de consumo y rendimiento, pero a costa de una de una capacidad de resistencia más limitada [26, 33, 40, 41, 48, 50].

Tomando en consideración las premisas antes indicadas, con relación a las características de los tipos de fibras musculares esqueléticas, se hace necesario señalar que si bien es cierto que el desempeño de un atleta humano o animal, se encuentra regido por varios factores tales como son: los sistemas cardiovascular, respiratorio, músculo esquelético y endocrino [13, 14, 18], la proporción de los principales miofenotipos de fibras musculares esqueléticas Tipo I y II que conforman sus músculos de contracción fásico-rápida (ej. *M. gluteus medius*), así como el grosor de estos tipos de fibras, pueden darles ciertas ventajas, hacia una determinada capacidad

funcional del músculo esquelético [13, 14, 30, 54]. En este sentido, se ha observado que en el músculo esquelético de atletas humanos, corredores de distancia corta "sprinters", existe un promedio marcado de fibras de contracción rápida (Tipo II. 70-75%), mientras que los más capacitados para eventos de distancia larga (maratonistas), lo tienen del Tipo I [42, 47, 53, 54]. Esta habilidad atlética, reflejo de la proporción de fibras Tipos I y II, está determinada por los genes [24, 29, 35, 48, 49, 50], más que influida por factores extrínsecos, como lo constituye el entrenamiento [15, 17, 18, 26, 30, 45, 48, 53]. Sin embargo, además del componente genético, la composición y el grosor de los tipos de fibras de un músculo esquelético en un animal adulto, son el resultado de la interacción de diferentes factores tales como, la influencia neural [40], así como la presencia o ausencia de algunos factores hormonales, que son capaces de tener efecto crucial en los procesos de diferenciación en las fibras musculares [6, 26, 41].

En el caso específico de los equinos, existe una estrecha relación entre el tipo de habilidad atlética de una determinada raza de caballos, y las características histoquímicas y bioquímicas de las fibras musculares esqueléticas que posean los músculos esqueléticos dichas razas [26, 32, 48, 49, 50].

De los músculos de contracción fásico-rápidos del caballo, el *M.G. medius*, ha sido el músculo de elección para muchos fisiólogos hipiatras, debido a su gran volumen, fácil acceso y además por el hecho de que se trata de un músculo que participa en forma activa en la propulsión del miembro pelviano, durante el trote y el galope [26, 32, 39, 48, 52]. Esto último hace que dicho músculo, sea el más estudiado, para analizar los cambios morfológicos y bioquímicos, por efectos de la edad y el ejercicio [26], y las alteraciones patológicas por el sobre uso [52]. Con relación a este músculo, los estudios histoquímicos y morfométricos realizados en el equino, demuestran que la selección del hombre, ha dejado una huella indeleble en la composición de fibras Tipos I y II en cada raza de caballos [21, 22, 24, 26, 33, 34, 39, 48, 49, 50, 52]. En este sentido, se ha reportado que en el caballo cuarto de milla, el *M.G. medius* posee una alta proporción de fibras de contracción rápida (Tipo II), del 91% y de contracción lenta (Tipo I) del 9% [48]. Así mismo, el análisis de varios autores [14, 15, 48, 49, 50, 51, 52] sobre el mismo músculo en CPSC, coincide en señalar que el *M.G. medius*, tiene una proporción de fibras Tipo II de 89%, mientras que la proporción de fibras Tipo I es del 11%. Las indicadas composiciones de fibras, presentes en estas dos razas de equinos, ha permitido sugerir que las mismas están más capacitadas para la ejecución de ejercicios físicos explosivos y de corta duración [33]. En contraposición a esto último, razas como el caballo de tiro, presenta una proporción de fibras Tipo II del 69% y de fibras Tipo I del 31% [21, 22, 43], tal distribución constituye un excelente atributo para el ejercicio de resistencia [43].

La selección natural también ha jugado un papel de considerable importancia en las capacidades de trabajo que pre-

sentan ciertas especies de animales domesticadas y domadas que han sido aprovechadas por el hombre para auxiliarse en diferentes actividades que requieren del uso de la fuerza [8]. A modo de ejemplo, se puede señalar que los asnos, los cuales presentan según Snow [48] una proporción de fibras Tipo II del 76%, y de fibras Tipo I del 24%, se han utilizado con éxito, en las labores de tracción en predios pequeños [16].

El caballo salvaje venezolano, descendiente directo de los caballos andaluces, traídos por los colonizadores españoles hace más de 500 años [7, 9], evolucionó en el "Nuevo Mundo" a través de una selección natural, la cual produjo un caballo rústico, de gran resistencia a la fatiga, ágil y nervioso en todos sus movimientos [7], características éstas muy útiles en las faenas del llano venezolano y que posiblemente estén reflejadas en una constitución miofenotípica original.

Tomando en consideración de que las características histoquímicas de los músculos locomotores varían de forma significativa entre los equinos dependiendo del trabajo que ellos ejecutan [49, 50], se postula que el caballo salvaje venezolano, caracterizado por realizar trabajos de resistencia, presenta características musculares propias relacionadas con su origen y tipo específico de trabajo que de forma habitual ejecutan. Así pues, el principal objetivo en este trabajo fue analizar y comparar las características de las fibras musculares que conforman el *M.G. medius* de una muestra de caballos salvajes y CPSC venezolanos, adultos e inactivos, a fin de extraer algunas conclusiones sobre la capacidad atlética de estas razas de equinos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Población

Para la realización de la presente investigación, se utilizaron veinte (20) caballos machos adultos, desentrenados (por un período aproximado de 90 días), y de edades comprendidas entre 3 y 9 años. Diez de ellos salvajes y ubicados en el Hato "El Frío", en el estado Apure, Venezuela, y los diez restantes, CPSC, pertenecientes al "Haras Los Samanes", Belén, estado Carabobo, Venezuela. Tanto los caballos salvajes, así como los CPSC, se encontraban clínicamente sanos para el momento de la toma de la biopsia.

### Descripción de la toma de la biopsia

En todos los casos, se realizaron biopsias permaneciendo los caballos en estación. Con la excepción de los caballos salvajes, a los que se les suministró Istocalm<sup>®</sup>, a una dosis de 10mg/100kg de peso por vía intravenosa, la toma de las muestras en los CPSC, se realizó sin tranquilización previa. Para la toma de las muestras, se establecieron referencias anatómicas concretas, ejecutándose las biopsias sobre el área que dista 3 cm dorsal al límite entre los tercios craneal y medio de la línea que une el centro de la espina ilíaca ventral con el

punto más culminante de la porción caudal del trocánter mayor del fémur [32]. En la zona seleccionada, se rasuró y asepsió un área de 5-10 cm<sup>2</sup>, inyectándose subcutáneamente 3 mL de clorhidrato de procaina (Novocaína<sup>®</sup>, solución al 2%) con una aguja recta de 0,8 mm x 25 mm a lo largo de la línea prevista, la cual podría afectar la piel y la fascia de revestimiento externo del músculo, pero no al tejido muscular subyacente, ya que ello podría alterar las características de la muestra [48, 52]. Transcurridos entre 3 y 5 minutos de la infiltración anestésica, se procedió a la intervención propiamente dicha, incidiendo (aproximadamente 5 mm) la piel, tejido subcutáneo y fascia glútea con hojilla de bisturí N° 4.

Luego, la aguja de biopsia muscular diseñada por Bergström [4], se insertó en el espesor del músculo (procurando que todas las muestras, se obtuvieran a una profundidad de 6 cm) con dirección ventromedial y con la ventana de la aguja dirigida hacia arriba o hacia un lado. Para ello, se retiró parcialmente el cilindro interno cortante, al tiempo que la aguja, se comprimió con suavidad contra la masa muscular mediante un movimiento de palanca, para favorecer así la entrada del tejido muscular a través de la ventana. En este momento el cilindro interno cortante se introdujo, produciéndose con este movimiento la sección de muestra muscular. Antes de extraer la aguja, esta operación se repitió de 2 a 3 veces, a objeto de obtener una cantidad suficiente de tejido muscular (aproximadamente 50-200 mg de tejido). Por último, se extrajo la aguja del músculo, y la muestra se sacó del interior del cilindro interno cortante con la ayuda del estilete. Al extraer la aguja se empapó la superficie de la piel con un algodón embebido en alcohol isopropílico, haciendo presión con los dedos índice y pulgar sobre el área, con el propósito de hacer hemostasis. La operación no requiere sutura cutánea y concluye con la disposición sobre la herida quirúrgica de sustancias cicatrizantes y antisépticas.

Posterior a los procedimientos de recolección de biopsias, los caballos fueron sometidos a una inspección visual, a objeto de determinar algún grado de claudicación o alteraciones en el caminar atribuible a los procedimientos de extracción de los especímenes de biopsia muscular.

### Análisis histoquímico

Una vez obtenidas las biopsias musculares de cada espécimen, fueron cubiertas con OCT (Tissue tek., Miles Sci USA) luego se sumergieron en isopentano en frío (-60°C) por 2-3 min; por último, las muestras se mantuvieron en nitrógeno líquido hasta su procesamiento.

Fueron realizadas secciones transversales seriadas de un espesor de 10 µ en un criostato a -20°C, siendo montadas sobre una laminilla o cubreobjeto, con el fin de realizar las reacciones histoquímicas, para la Adenosina trifosfatasa miofibrilar (ATPasa miosínica), a un pH de preincubación alcalino (10,3) [38] y pHs de preincubación ácido (4,8; 4,6 y 4,37) [5], para la Nicotinamida adenina dinucleótido reducida (NADH-diaforasa) [37].

Los capilares, fueron visualizados utilizando el método recomendado por Henckel [17], el cual se basa en la presencia de mucopolisacáridos que reaccionan con el PAS, tiñéndose tanto el glucógeno de las fibras como la membrana basal del endotelio capilar. A objeto de observar los capilares, el glucógeno es digerido previamente por la α-amilasa-PAS), quedando teñidos los mucopolisacáridos de la membrana basal de las fibras y de los capilares [1].

Sobre las micrografías tomadas a esta reacción α-amilasa-PAS y con la ayuda de un analizador de imágenes (LADD Microcomputer Graphic Data Analyser System), fueron determinados: el área promedio de cada tipo de fibra (I, IIA y IIB), la densidad capilar (capilares/mm<sup>2</sup>), el índice capilar (N° de capilares/N° de fibras), el N° de capilares adyacentes a cada fenotipo de fibra (I, IIA y IIB) y el área promedio capilar adyacente a cada tipo de fibra.

La clasificación de los miofenotipos de fibras, fue realizada según Snow y Guy [49, 50], comparando con la nomenclatura de Brooke y Kaiser [5] (Tipos I, IIA y IIB) y siguiendo las recomendaciones de Andrews y Spurgeon [2], para la determinación de los tipos de fibras, contándose un mínimo de 200 fibras en cada muestra.

El potencial metabólico oxidativo de las fibras musculares esqueléticas, se estimó como alto o bajo, dependiendo de las intensidades de reacción para la Nicotinamida adenina dinucleótido reducida (NADH-diaforasa).

### Análisis estadístico

Se realizó un test de student "t" [36], comparando los porcentajes de los miofenotipos de fibras, así como de otras variables estudiadas en la población de equinos.

## RESULTADOS

### Tipos de fibras musculares

La identificación de éstas se logró en las reacciones de la ATPasa miosínica (a pH de preincubación ácido y alcalino), lo cual permitió establecer en las muestras analizadas, tres (3) fenotipos básicos de fibras musculares que de acuerdo a la nomenclatura propuesta por Brooke y Kaiser [5] corresponden a las fibras Tipo I, IIA y IIB. Se determinó un predominio significativo (P<0,001) de las fibras Tipo I, y una disminución de igual significación (P<0,001) de fibras Tipo IIA en los caballos salvajes, con las análogas pertenecientes a los CPSC criollos, TABLA I.

### Potencial metabólico oxidativo

Los resultados del análisis del potencial metabólico oxidativo de las fibras musculares de los animales biopsiados, se exhiben en la TABLA II. Se puede apreciar que los caballos salvajes presentaron un alto porcentaje de fibras soxidativas (68%), producto de la suma de los porcentajes de los porcen-

TABLA I

PROMEDIO  $\pm$  ds DE LOS TIPOS DE FIBRAS EXPRESADOS EN PORCENTAJE (%) EXISTENTES EN EL *M.G. medius* DE UNA MUESTRA DE VEINTE (20) CABALLOS MACHOS VENEZOLANOS (10 SALVAJES Y 10 PURA SANGRE DE CARRERA), DE EDADES COMPRENDIDAS ENTRE 3 Y 9 AÑOS Y EN CONDICIONES DE DESENTRENAMIENTO

Razas	% de Tipos de Fibras		
	Tipo I	Tipo IIA	Tipo IIB
Salvajes (n=10)	43, 23 $\pm$ 2,7*	25,1 $\pm$ 6,08	31,67 $\pm$ 5,41
C. P. S. D. C. (n=10)	11,1 $\pm$ 0,77	52,44 $\pm$ 0,13*	37,11 $\pm$ 0,50

\* P&lt;0,001.

TABLA II

PROMEDIO  $\pm$  ds DE LOS PORCENTAJES DE FIBRAS QUE REACCIONAN A LA ENZIMA NADH-diaforasa, EXISTENTES EN EL *M.G. medius* DE UNA MUESTRA DE VEINTE (20) CABALLOS MACHOS VENEZOLANOS (10 SALVAJES Y 10 PURA SANGRE DE CARRERA), DE EDADES COMPRENDIDAS ENTRE 3 Y 9 AÑOS Y EN CONDICIONES DE DESENTRENAMIENTO

Razas	NADH-diaforasa		
	Alta	Media	Baja
Salvajes (n=10)	43, 13 $\pm$ 4,9*	25,49 $\pm$ 4,37	31,38 $\pm$ 4,90
C. P. S. D. C. (n=10)	17,62 $\pm$ 3,92	47,06 $\pm$ 2,94*	35,30 $\pm$ 2,35

\* P&lt;0,001.

TABLA III

PROMEDIO  $\pm$  ds ÁREA PROMEDIO DE LOS TIPOS DE FIBRAS (I, IIA Y IIB) EXPRESADAS EN  $\mu\text{m}^2$  EXISTENTES EN EL *M.G. medius* DE UNA MUESTRA DE VEINTE (20) CABALLOS MACHOS VENEZOLANOS (10 SALVAJES Y 10 PURA SANGRE DE CARRERA), DE EDADES COMPRENDIDAS ENTRE 3 Y 9 AÑOS Y EN CONDICIONES DE DESENTRENAMIENTO POR UN PERÍODO DE 90 DÍAS

Razas	Área Promedio de los Tipos de Fibras ( $\mu\text{m}^2$ )		
	Tipo I	Tipo IIA	Tipo IIB
Salvajes (n= 10)	5.307,7 $\pm$ 392,15*	5.353,84 $\pm$ 461,53*	10.153,84 $\pm$ 346,15**
C. P. S. C. (n= 10)	3.058,82 $\pm$ 392,30	3461,53 $\pm$ 184,61	4.730,76 $\pm$ 438,46

\*\* P&lt;0,001. \*P&lt;0,01.

tajes de fibras que reaccionan de forma intensa (ALTA) y media (MEDIA) a la enzima NADH-diafora. Por su parte, los CPSC, presentaron un porcentaje similar al correspondiente a los salvajes (63%), con la diferencia de que el aporte de las fibras que reaccionan de forma intensa (ALTA) a la NADH-diaforasa para la sumatoria antes indicada, es significativamente menor (P<0,001).

#### Análisis del área promedio de los tipos de fibras y de la capilaridad

El análisis de las micrografías en blanco y negro, tomadas a la reacción histoquímica  $\alpha$ -amilasa-PAS, permitió analizar el área promedio de los tipos de fibras, TABLA III; la densidad capilar (cap./mm<sup>2</sup>) y el Índice capilar (N° cap./N° fibras), TABLA IV; el número de capilares adyacentes a cada tipo de fibra (Tipo I, IIA y IIB), TABLA V y calcular las áreas promedios

calculadas por capilar adyacente a cada tipo de fibra de los tipos de fibras musculares (Tipo I, IIA y IIB), TABLA VI.

El análisis de tales variables demuestra una diferencia significativamente mayor en los caballos salvajes, en el área promedio de los tipos de fibras (P<0,01) I, (P<0,01) IIA y (P<0,001) IIB, TABLA III, así como en el área calculada por capilar adyacente a las fibras Tipo I (P<0,01), Tipo IIA (P<0,01) y Tipo IIB (P<0,001), TABLA V.

Los CPSC exhibieron una capilaridad mayor, representada por la densidad capilar (P<0,001), TABLA IV y un número de capilares adyacentes a las fibras Tipo I (P,001); Tipo IIA (P<0,01) y Tipo IIB (P<0,01), TABLA V.

No se evidenciaron diferencias significativas, en la variable Índice Capilar (N° cap. / N° de fibras), TABLA IV.

TABLA IV

**PROMEDIO  $\pm$  ds DE LA DENSIDAD CAPILAR (cap./mm<sup>2</sup>) E INDICE CAPILAR (N° cap./N° fibras), EXISTENTES EN EL *M.G. medius* DE UNA MUESTRA DE VEINTE (20) CABALLOS MACHOS VENEZOLANOS (10 SALVAJES Y 10 PURA SANGRE DE CARRERA), DE EDADES COMPRENDIDAS ENTRE 3 Y 9 AÑOS Y EN CONDICIONES DE DESENTRENAMIENTO POR UN PERÍODO DE 90 DÍAS**

Razas	Densidad Capilar (cap./mm <sup>2</sup> )	Índice Capilar (N° cap./N° fibras)
Salvajes (n= 10)	342,32 $\pm$ 16,21	1,9 $\pm$ 0,08 NS
C. P. S. C. (n= 10)	567,57 $\pm$ 24,32*	1,94 $\pm$ 0,05

\* P&lt;0,001. NS= no significativo.

TABLA V

**PROMEDIO  $\pm$  ds NÚMERO DE CAPILARES ADYACENTES A CADA TIPO DE FIBRA (I, IIA Y IIB) EXISTENTES EN EL *M.G. medius* DE UNA MUESTRA DE CUARENTA Y SEIS (46) CABALLOS PURA SANGRE DE CARRERA VENEZOLANOS, DE EDADES DIFERENTES 1-2 años (Grupo I), 3-4 años (Grupo II), 5-10 años (Grupo III) Y 11-21 años (Grupo IV)**

Razas	Capacidad Adyacente a cada Tipo de Fibra		
	Tipo I	Tipo IIA	Tipo IIB
Salvajes (n= 10)	3,76 $\pm$ 0,17	3,64 $\pm$ 0,11	3,74 $\pm$ 0,35
C. P. S. C. (n= 10)	6,370 $\pm$ 0,23**	5,29 $\pm$ 0,55*	5,21 $\pm$ 0,23*

\*\* P&lt;0,001. \* P&lt;0,01.

TABLA VI

**PROMEDIO  $\pm$  ds ÁREA PROMEDIO CALCULADA POR CAPILAR ADYACENTE A CADA TIPO DE FIBRA (I, IIA Y IIB), EXPRESADAS EN  $\mu$ mm<sup>2</sup> EXISTENTES EN EL *M.G. medius* DE UNA MUESTRA DE VEINTE (20) CABALLOS MACHOS VENEZOLANOS (10 SALVAJES Y 10 PURA SANGRE DE CARRERA), DE EDADES COMPRENDIDAS ENTRE 3 Y 9 AÑOS Y EN CONDICIONES DE DESENTRENAMIENTO POR UN PERÍODO DE 90 DÍAS**

Razas	Área Promedio calculada por Capacidad Adyacente a cada Tipo de Fibra ( $\mu$ m <sup>2</sup> )		
	Tipo I	Tipo IIA	Tipo IIB
Salvajes (n= 10)	1.384,61 $\pm$ 201,92*	1.500 $\pm$ 115,38*	2.769,23 $\pm$ 346,15**
C. P. S. C. (n= 10)	519,23 $\pm$ 86,53	634,61 $\pm$ 69,23	923,07 $\pm$ 57,69

\*\* P&lt; 0,001. \* P&lt; 0,01.

## DISCUSIÓN

### Tipos de fibra

En el caballo, la distribución porcentual de los tipos de fibras musculares difiere entre razas [26, 27, 29, 31, 32, 33, 39, 40, 43, 48, 50, 51, 55], por lo cual se puede inferir que el efecto de la selección del hombre ha diversificado la aptitud de estos animales para los distintos trabajos, dejando con esto una huella inalterable sobre los miofenotipos de fibras, Tipo I y II.

Como fue señalado en párrafos anteriores, en el caso del caballo Andalúz traído por los conquistadores españoles [7, 9], la evolución en un nuevo ambiente contrario al de su lugar de origen, desencadenó con los años un proceso de adaptación, a través de la selección natural. La adaptación indicada, se tradujo en una raza de equinos, que según Canelón [7], perdió algunos elementos de sus ancestros, tales como la alzada y la corpulencia, pero ganó condiciones como son la rusticidad y la resistencia física que le han permitido prestar un servicio valioso y

económico en el campo venezolano, en condiciones a la intemperie, en donde otras razas de equino perecerían.

La distribución porcentual de los miofenotipos de fibras musculares esqueléticas Tipo I (43,23  $\pm$  2,7), exhibida por el caballo salvaje venezolano, fue mucho mayor que la reportada en otras razas de equinos, tales como: Cuarto de milla [48, 51], CPSC [15, 27, 29, 31, 32, 48, 49, 50, 51, 55], Árabes [27, 29], Trotones [11, 17, 23, 25, 44, 45, 48, 49, 50, 51, 55] y el caballo criollo chileno [39], TABLA VII. Sin embargo, la proporción de fibras Tipo I de los caballos salvajes venezolanos, es comparable a la que presentan el caballo andalúz [28, 29, 31] y el caballo de tiro mestizos chilenos [21, 22, 43], TABLA VII.

Esta característica de la raza de caballos salvajes venezolanos, en cuanto a la distribución porcentual de los miofenotipos de fibras Tipo I, podría explicar la gran resistencia física que presentan estos animales, para soportar el arduo trabajo a que regularmente son sometidos durante las labores en los llanos venezolanos. Vale decir, el hecho de que los caballos sal-

TABLA VII  
COMPOSICIÓN DE TIPOS DE FIBRAS QUE PRESENTAN ALGUNAS RAZAS DE CABALLOS

Razas	% de Tipos de Fibras		
	Tipo I	Tipo IIA	Tipo IIB
Cuarto de milla	9	51	40
CPSC	11	57	32
Arabe	14	48	38
Trotones	18	55	27
Pony	23	37	32
Asno	24	38	38
Caballo de tiro	31	37	32
Andaluz	32	39	34
Salvaje venezolano	43	25	31

vajes criollos tengan una mayor proporción de fibras de contracción lenta, significa que el músculo esquelético de esta raza de equinos está diseñado, para realizar trabajos de fuerza y resistencia a intensidad moderada. Por el contrario, en las razas de equinos, en donde la proporción de fibras de contracción rápida (Tipo II) predominan, indicaría que estas razas, están mejor capacitadas para realizar trabajos explosivos y de corta duración (alta intensidad) [33].

En un estudio realizado por López-Rivero y col. [26], donde se analiza la composición de los miofenotipos de fibras musculares del *M. gluteus medius* del caballo andaluz, se puede apreciar que a una profundidad de toma de los especímenes similar a la del presente trabajo (aprox. 6 cm), el porcentaje de fibras Tipo I de los caballos andaluces (32%), es menor a la observada en los caballos salvajes venezolanos, TABLA VII. Este hallazgo, permite sugerir que muy probablemente, además del proceso de adaptación que sufrió el caballo andaluz, aunado al mestizaje indiscriminado que según Canelón [7] al que fue objeto el caballo salvaje venezolano, experimentó cambios conformacionales que también pudieron modificar su composición miofibrilar ancestral.

#### Área promedio de los tipos de fibras

En cuanto al área promedio de los tipos de fibras el caballo salvaje venezolano, las fibras Tipo IIB, presentaron un grosor mayor, si se compara con lo reportado en el caballo andaluz [28], en el caballo criollo chileno [39], en el CPSC [48, 51, 52], y en el caballo árabe [27, 31]. Esta característica del caballo salvaje criollo, desde el punto de vista de la mecánica muscular, podría significar que ante el hecho de que las fibras Tipo IIB, presentan una mayor área de sección transversal, en comparación con las fibras tipo I y IIA, tendría implicaciones en la generación de una mayor potencia, al momento de ser utilizadas, durante la ejecución de un ejercicio [40]. Con relación a esto último, es importante hacer la acotación que en el caballo durante la ejecución de ejercicios de intensidad y duración variable, las fibras se van utilizando (reclutando), partiendo de

las fibras más oxidativas, a las menos oxidativas (III A IIB) en la medida en que el ejercicio físico, se hace más exigente en intensidad y duración [56].

De otra parte, el hecho de que en las secciones transversales correspondientes al caballo salvaje, se observara un mayor porcentaje de fibras Tipo IIB ( $31,7 \pm 5,41$ ) en comparación a las fibras Tipo IIA ( $25,1 \pm 6,08$ ), podría indicar que si un mismo número de fibras Tipo IIB y Tipo IIA, son reclutadas durante el ejercicio las primeras pudrían jugar un papel de considerable importancia sobre la fuerza y el impulso de arrancada de este animal [33, 39].

#### Capilaridad

Con relación a los vasos intramusculares, se determinó en los caballos salvajes que las variables densidad capilar ( $\text{cap./mm}^2$ ), e Índice capilar ( $\text{N}^\circ \text{ cap./ N}^\circ \text{ fibras}$ ), fueron menores que las reportadas por Henckel [16] en caballos trotones, López-Rivero y col. [28] en caballos andaluces y Sucre [52] en CPSC. Sin embargo, la densidad capilar de los caballos salvajes, puede ser comparable con la reportada por Pérez y col. 39 en el caballo criollo chileno.

La menor capilaridad observada en los caballos salvajes venezolanos probablemente está asociada, por una parte a la alta proporción de fibras Tipo IIB en comparación con la proporción de fibras Tipo IIA, y por otra al hecho de que ambos tipos de fibras (IIA y IIB) poseen una mayor área de sección transversal, si se les compara con los porcentajes y secciones transversales pertenecientes a los CPSC evaluados en la presente investigación, TABLAS I y II. Con relación a esto, se ha observado en caballos Trotones que existe una correlación inversa entre el grosor de los tipos de fibras y la densidad capilar [23, 55].

#### Capacidad oxidativa

El potencial metabólico oxidativo (expresado en %), determinado mediante la reacción histoquímica de la enzima NADH-diaforasa, muestra un patrón diferente al reportado en

otras razas de equinos, tales como: Trottones [17] y CPSC [52]. En este sentido, los caballos salvajes, presentaron un alto porcentaje de fibras oxidativas (67%) que se corresponde perfectamente con la sumatoria de los miofenotipos de fibras I (45%) y IIA (25%) que presentan este tipo de metabolismo. En el caso del CPSC, se determinó una proporción similar de fibras (65%), pero con un origen totalmente diferente: fibras Tipo I (18%) y IIA (47%). Por consiguiente, el mayor aporte de fibras oxidativas en el caballo salvaje lo constituyen las de contracción lenta (Tipo I), factor que le proporciona un atributo para la realización de ejercicios con un alto grado de resistencia a la fatiga muscular. Observaciones similares a las del presente trabajo, fueron reportadas en el caballo de tiro mestizo chileno [21, 22, 43] cuya capacidad oxidativa, es altamente consistente con el tipo de actividad física que realiza durante las labores agrícolas, trabajo de fuerza y resistencia a baja velocidad [21, 22, 43].

## CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Los resultados del presente trabajo, corroboran lo planteado por varios autores que han demostrado una correlación directa entre la capacidad física del caballo y las características de sus tipos de fibras musculares. En este sentido, las características histoquímicas y morfométricas que se evidenciaron en el músculo glúteo medio del caballo salvaje venezolano, los hace más aptos para ejecutar trabajos de alta resistencia a baja intensidad. Estas propiedades que posee el caballo salvaje venezolano, producto del proceso de adaptación de sus ancestros a un nuevo medio ambiente, los capacita para la realización de las labores de arreo del ganado. Con relación a esto último, la presencia de un alto porcentaje de fibras Tipo I, le proporciona una alta capacidad de resistencia a la fatiga muscular. Por otra parte, el gran tamaño de las fibras, en especial las fibras Tipo IIA y IIB, le confiere a los músculos de este animal, la capacidad de desarrollar, una alta velocidad (arranque), pero a un breve tiempo. Tales características histoquímicas y morfométricas, están en concordancia con la ejecución de las labores agrícolas antes señaladas.

Es importante hacer la acotación de que una simple biopsia muscular del músculo glúteo medio, constituye una pobre estimación de todo el músculo, debido a que existen variaciones sustanciales, relacionadas con la profundidad a la cual se tomen las biopsias. Estas variaciones según Bruce y Turek [6] y López [26], consisten en incrementos progresivos en el porcentaje de fibras Tipo I, a medida que aumenta la profundidad del muestreo. En este sentido, se ha señalado que en las biopsias superficiales (2-3 cm de profundidad), se observa un mayor porcentaje de fibras Tipo IIB, mientras que en las más profundas (6 y 9 cm) un mayor porcentaje de fibras Tipo I. Con relación a lo planteado, se hace necesario realizar futuros trabajos en el *M.G. medius* del caballo salvaje venezolano, a profundidades de biopsia recomendadas por López-Rivero y col. [28] (2, 4 y 6 cm), con el objetivo de reforzar los resultados de

los análisis histoquímicos y morfométricos realizados en la presente investigación en esta raza de caballos.

Por otra parte, y de acuerdo a los planteamientos de Canelón, por razones históricas y sentimentales, se hace necesario realizar estudios científicos del caballo salvaje venezolano que contribuya a su preservación.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- [1] ANDERSEN, P.; HERIKSON, J. Capillary supply of the quadriceps femoris muscle of man: Adaptive response to exercise. **J. Physiol.**, 270: 677-690. 1977.
- [2] ANDREWS, F.M.; SPURGEON, T.L. Histochemical staining characteristic of normal horse skeletal muscle. **Am. J. Vet. Res.**, 47: 1843-1852. 1986.
- [3] BÁRÁNY, M.. ATPase activity of myosin correlated with speed of muscle shortening. **J. Gen. Physiol.**, 50: 17-218. 1967.
- [4] BERGTRÖM, J. Muscle electrolytes in man: Determined by neutron activation analysis on needle biopsy specimens: a study in normal subjects. Kidney patients, and patients with chronic diarrhoea. **Scand. J. Clin. Lab. Invest.**, 14 Suppl. 68: 1. 1962.
- [5] BROOKE, M.H.; KAISER, K.K. Muscle fibre types: How many and What kind?. **Arch. Neurol.**, 23: 369-379. 1970.
- [6] BRUCE, V.; TUREK, R.J. Muscle fibre variation in the gluteus medius of the horse. **Equine Vet. J.**, 17: 317-321. 1985.
- [7] CANELÓN, J.L. Necesidad de preservar el Caballo Criollo venezolano. **El Garrapatoso**, 15: 7. 1997.
- [8] CRUZ, A. Tracción animal, contexto, general y situación en México. En: **Y sigue la yunta andando**. Tracción animal en la agricultura de México. Primera edición. Editor: Aurora González C., Universidad Autónoma Chapingo, México. :19-84. 1997.
- [9] DE ARMAS, J. Noticias Generales. En: **La ganadería en Venezuela. Ensayo Histórico**. Imprenta del Congreso de la República. Caracas, Venezuela., Cap I: 9-19 1974.
- [10] DUBOWITZ, V. Normal muscle In: **Muscle Biopsy. A practical approach**, Bailliere Tindall. London, Philadelphia, Toronto. Sec. Edit. Chap. 3: 41-129. 1985.
- [11] ESSÉN, B.; LINDHOLM, A.; THORTON, J. Histochemical properties of muscle fibre types and activities in skeletal muscles of Standardbred trotters of different ages. **Equine Vet. J.**, 12: 175-180. 1980.
- [12] FINOL, H.J. Contribución al estudio de los tipos de fibras en la musculatura estriada de los vertebrados. Universidad Central de Venezuela. (Trabajo de ascenso) :1-50. 1980.



- [13] GOLLNICK, P.D.; MOTOBA, H. The muscle fiber composition of skeletal muscle as a predictor of athletic success. An overview. **Am. J. Sports. Med.**, 12: 212. 1984.
- [14] GUNN, H.M. A perspective on athletic ability. **Irish Vet.**, 40: 85-86. 1986.
- [15] GUY, I.; SNOW, D.H. The effect of training and detraining on muscle composition in the horse. **J. Physiol.** 269: 33-51. 1977.
- [16] HAGMANN, J.; PRASSAD, V.L. Use of donkeys and their draught performance in smallholder farming in Zimbabwe. **Trop. Anim. Hlth. Prod.**, 27: 231-239. 1995.
- [17] HENCKEL, P. Training and growth induced changes in the middle gluteal muscle of young standardbred trotters. **Equine Vet. J.**, 15: 134-140. 1983.
- [18] HODGSON, D.R.; ROSE, R.; DIMAURO, J.; ALLEN, R. Effects of training on muscle composition in horses. **Am. J. Vet. Res.**, 47: 12-15. 1986.
- [19] HODGSON, D.R.; ROSE, R.; DIMAURO, J.; ALLEN, R. Effects of submaximal treadmill training programme on histochemical properties, enzyme activities and glycogen utilisation of skeletal muscle in horse. **Equine Vet. J.**, 17: 300-305. 1986.
- [20] HOPPELER, H.; CLAASEN, H.; HOWAL, H.; STRAUB, R. Correlated histochemistry and morphometry in equine skeletal muscle. In: **Equine Exercise Physiology**. D.H. Snow, S.G.B. Persson and R.J. Rose, Eds. Granta Editions, Cambridge: 184-192. 1983.
- [21] ISLAS, A.; LÓPEZ-RIVERO, J.L.; QUEZADA, M.; MORA, G.; AEDO, V.; BRIONES, M.; MARÍN, L. Características histoquímicas de las fibras del músculo *Gluteus medius* en equinos de tiro. **Arch. Med. Vet.**, 28: 83-91. 1996.
- [22] ISLAS, A.; LÓPEZ-RIVERO, J.L.; QUEZADA, M.; MORA, G.; MERINO, V.; BRIONES, M.; PÉREZ, R.; AGÜRRE, G.; MARÍN, L. Características histoquímicas y bioquímicas de las fibras del músculo *Gluteus medius* en equinos de tiro descendientes del Plan de Fomento Equino. **Arch. Med. Vet.**, 29: 35-43. 1997.
- [23] KARLSTRÖM, K.; ESSÉN-GUSTAVSSON, B.; LINDHOLM, A. Fibre type distribution, capillarization and enzymatic profile of locomotor and nonlocomotor muscles of horses and steers. **Acta Anat.** 151: 97-106. 1994.
- [24] KOMI, P.V.; VITASSALO, J.H.T.; HAVU, M.; THORSTENSSON, A.; SJÖDIN, B.; KARLSSON, J. Skeletal muscle fibres and muscle enzyme activities in monozygous and dizygous twins of both sexes. **Acta Physiol. Scand.**, 100: 385-392. 1977.
- [25] LINHOLM, A.; PIEHL, K. Fibre composition enzyme activity and concentrations of metabolites and electrolytes in muscles of Standardbred horses. **Acta Vet. Scand.**, 15: 287-309. 1974.
- [26] LÓPEZ, J.L. Características histoquímicas, bioquímicas y morfológicas del músculo esquelético del equino. **Agro-Ciencia**, 9: 113-132. 1993.
- [27] LÓPEZ-RIVERO, J.L.; AGÜERA, J.G.; MONTERDE, J.G.; RODRÍGUEZ-BARBUDO, M.V.; MIRÓ, F. Comparative study of muscle fiber type composition in the middle gluteal muscle of Andalusian, Thoroughbred and Arabian horses. **J. Equine Vet. Sci.**, 9: 337-340. 1993.
- [28] LÓPEZ-RIVERO, J.L.; SERRANO, A.L.; DIZ, A.M.; MORALES, J.L. Changes in cross-sectional area and capillary supply of the muscle fiber population in equine gluteus medius muscle as a function of sampling depth. **Am. J. Vet. Res.**, 54: 32-37. 1993.
- [29] LÓPEZ-RIVERO, J.L.; GALISTEO, A.M.; SERRANO, A.L.; MORALES, J.L. Influencia del semental sobre tipo y composición de fibra muscular en caballos árabes y andaluces en diferentes estados de desarrollo postnatal. **Agro-Ciencia**, 9: 43-48. 1993.
- [30] LÓPEZ-RIVERO, J.L.; AGÜERA, E.; MONTERDE, J.V.; RODRÍGUEZ-BARBUDO, M.V. Skeletal muscle fiber size in untrained and endurance-trained horses. **Am. J. Vet. Res.**, 53: 847-850. 1992.
- [31] LÓPEZ-RIVERO, J.L.; AGÜERA, E.; RODRÍGUEZ-BARBUDO, M.V.; GALISTEO, A.M.; MORALES-LÓPEZ, J.L. Degree of correspondence between contractile and oxidative capacities in horse muscle fibres: A histochemical study. **Histol. Histopath.**, 5: 49-53. 1990.
- [32] LÓPEZ-RIVERO, J.L.; MONTERDE, J.G.; MIRÓ, F.; DIZ, A.; MARTÍNEZ-GALISTEO, A. Biopsia muscular con aguja percutánea en el caballo: descripción y aplicaciones. **One 2ª época**, 81: 26-28. 1989.
- [33] Mc MIKEN, D.F. Muscle-fiber types and horse performance. **Equine Practice**, 8: 6-14. 1986.
- [34] Mc MIKEN, D.F. An energetic basis of equine performance. **Equine Vet. J.**, 15: 123-133. 1983.
- [35] NIMMO, M.A.; WILSON, R.H.; SNOW, D.H. The inheritance of skeletal muscle fibre composition in mice. **Comp. Biochem Physiol.**, 81A: 109-115. 1985.
- [36] NORMAN G. R.; STREINER, D. L. **Bioestadística** Mosly/doyma Libros, S.A. Madrid-Barcelona, España: 59. 1995.
- [37] NOVIKOFF, A.B.; SHINE, W.; DRUCKER, J. Mitochondrial localisation of oxidation enzymes: Stain results with two tetrazolium salts. **J. Biophys. Biochem.**, 9: 47-61. 1961.
- [38] PADYKULA, H.A.; HERMAN, E. The specificity of the histochemical method for adenosine triphosphatase. **J. Histochem. Cytochem.**, 3: 170-195. 1955.

- [39] PÉREZ, R.; BREVIS, C.; GARCÍA, M.; MERINO, V.; VALENZUELA, S.; GUZMÁN, R.; ISLAS, A.; CABEZAS, I. Composición fibrilar y densidad capilar del músculo *Gluteus medius* del caballo criollo chileno en reposo. **Arch. Med. Vet.**, 29: 313-320. 1997.
- [40] PETTE, D.; VRBOVÁ, G. Neural control of phenotype expression in mammalian muscle fibres. **Muscle Nerve**, 8: 676-689. 1985.
- [41] PETTE, K.; SPAMER, C. Metabolic properties of muscle fibres. **Federation Proc.**, 45: 2910-2914. 1986.
- [42] PRINCE, F.P.; HIKIDA, R.S.; HAGERMAN, F.C. Human muscle fibre types in power lifters, distance runners and untrained subjects. **Pflügers Arch.**, 363: 19-26. 1976.
- [43] RIVERO, J.L.L.; ISLAS, A.; QUEZADA, M.; MORA, G.; BRIONES, M.; LÓPEZ, J.; AGÜIRRE, G.; MARÍN, L. Histochemical properties and enzyme activities of skeletal muscle in Chilean draught horses. **Pferdeheikunde**, 12: 514-517. 1996.
- [44] RONÉUS, N. Muscle characteristic in Standardbreds of different ages and sexes. **Equine Vet. J.**, 25: 143-146. 1993.
- [45] RONÉUS, N.; ESSÉN-GUSTAVSSON, B. Skeletal muscle characteristic and metabolic response to exercise in young Standardbreds. **Am. J. Vet. Res.**, 58: 167-170. 1997.
- [46] RYAN, J.M.; COBB, M.A.; HERMANSSON, J.W. Elbow extensor muscles of the horse: Postural and dynamic implications. **Acta Anat.**, 144: 71-79. 1992.
- [47] SJÖSTRÖM, M.; FRIDÉN, J.; EKBLÖM, B. Endurance what is it ? Muscle morphology after and extremely long distance run. **Acta Physiol Scand.**, 130: 513-520. 1987.
- [48] SNOW, D.H. Skeletal muscle adaptations: A review, In: **Equine Exercise Physiology**. D.H. Snow, S.G.B. Persson and R.J. Rose, Eds. Granta Editions, Cambridge: 160-183. 1983.
- [49] SNOW, D.H.; GUY, P.S. Muscle fibre type composition of a number of limb muscles in different types of horses. **Res. Vet. Sci.**, 28: 137-144. 1980.
- [50] SNOW, D.H.; GUY, P. S. Fiber types and enzyme activities of gluteus medius in different breeds of horse. In: **Biochemistry of Exercise**. J. Poortmans and G. Niset. Eds. Univ. Park Press, Baltimore: 275-282. 1981.
- [51] STULL, C.L.; ALBERT, W. Comparison of muscle fibre type from 2-years fillies of the Belgian, Standardbred, Thoroughbred, Quarter horse and Welsh breeds. **J. Anim. Sci.**, 51: 340-343. 1981.
- [52] SUCRE, L. Rabdomiólisis en el equino. Análisis Ultraestructural, Histoquímico, Bioquímico y Hematológico. Facultad de Medicina Universidad Central de Venezuela. (Tesis Doctoral); 5-21. 1991.
- [53] TESCH, P.; KARLSSON, J. Muscle fibre types and size in trained and untrained muscles of elite athletes. **J. Appl. Physiol.**, 59: 1716-1720. 1985.
- [54] TORRES, S.H.; MIJARES, H.; HERNÁNDEZ, N.; RIVAS, M.; GARMENDIA, J.Y.; KASWAN, D. La biopsia muscular como ayuda para la orientación del entrenamiento de atletas. **Arch. Med. Deporte**, 6: 153-158. 1989.
- [55] VALBERG, S. Metabolic response to racing and properties of skeletal muscle in Standardbred and Thoroughbred horses. **Equine Vet. J.**, 7: 6-12. 1987.
- [56] VALBERG, S. Glycogen depletion patterns in the muscle of Standardbred Trotters after exercise of varying intensities and durations **Equine Vet. J.**, 18: 479-484. 1986.