



Aportaciones de la biopsia muscular al entrenamiento deportivo

Contributions of muscle biopsy to sport training

Subiela, J.V.¹, Torres, S.H.²

¹ Laboratorio de Fisiología del Ejercicio, Instituto Nacional de Deportes, Caracas - Venezuela.

² Laboratorio de Adaptación Muscular, Instituto de Medicina Experimental, Facultad de Medicina, Universidad Central de Venezuela, Caracas - Venezuela.

Dirección de contacto

Sonia H. Torres: sonia.hecker@gmail.com

Fecha de recepción: 16 de noviembre de 2009

Fecha de aceptación: 4 de junio de 2010

RESUMEN

La biopsia muscular por aguja es una técnica bastante asequible, que ha permitido conocer las características de los diferentes tipos de fibras del músculo esquelético, su potencial metabólico y su gran capacidad de adaptación a los distintos estímulos de entrenamiento. Aunque el modelo de distribución de las fibras en los distintos músculos parece estar determinado genéticamente, se ha observado la transformación reversible de los tipos de fibras pertenecientes a un mismo músculo, inducida por el entrenamiento físico y otros estímulos asociados al modo de vida de las personas.

Cabe destacar las sutilezas en la adaptación del grupo enzimático presente en cada fibra, así como su capilarización y la capacidad de almacenar substratos energéticos. Llama poderosamente la atención, el estrecho vínculo que existe entre los tipos de fibras, los mecanismos energéticos y la capacidad de rendimiento en distintas actividades físicas de intensidad y duración diferentes.

La información obtenida de los estudios de biopsia muscular ha permitido ubicar a los deportistas en la especialidad atlética para la que están mejor dotados, diseñar de manera más precisa y con sólidas bases científicas sus programas de entrenamiento, hacer los ajustes correspondientes durante el desarrollo de los mismos y acercar los atletas a su máximo potencial genético. Sin embargo, las diferencias individuales y los distintos patrones de adaptación al acto deportivo, ofrecen un amplio margen para seguir estudiando la invaluable información que nos proporciona la biopsia muscular.

Palabras clave: biopsia, tipos de fibras musculares, aeróbico, anaeróbico, capilaridad.

ABSTRACT

Needle muscle biopsy is a relatively simple and safe technique that has been used to study the different muscles fiber types, their metabolic potential and capacity to adapt to a variety of training stimuli.

Although fiber type is genetically determined, some characteristics of the fibers, including reversible changes in fiber subtypes, can be modeled by physical training and other factors related to life style. The fine and selective adaptation of enzyme levels, capillary supply and energy substrates to training is remarkable, as well as the close links between fiber type, energetic mechanisms and performance in physical exercises of different intensity and duration.

The information obtained by the study of the muscle biopsy in sport practicing subjects has allowed the selection of the athletic specialty that it better suited to their muscle characteristics, to design a precise and scientifically based training program, to adjust it during training, and to try to obtain the best of the genetic potential of the subject. However, individual differences and the varied patterns of adaptation to exercise training is still an open field for the study of muscle characteristics by the muscle biopsy technique.

Keywords: biopsy, muscle fiber types, aerobic, anaerobic, capillarity.

INTRODUCCIÓN

La incorporación de la biopsia muscular por aguja (Bergstrom, 1962) al estudio experimental humano, ha permitido conocer las características histoquímicas, bioquímicas y fisiológicas del músculo esquelético (Brooke y Kaiser, 1970; Essen y et al., 1975; Saltin y et al., 1977; Flandrois, 1979). El uso de esta técnica está ampliamente difundido en los laboratorios más importantes del mundo que estudian la función y adaptación muscular y la fisiología del ejercicio en general, empleándose rutinariamente en dichos centros.

La clasificación de las fibras musculares ha evolucionado a través del tiempo, de acuerdo a la incorporación de nuevas técnicas de identificación. En el siglo XIX, se clasificaron de acuerdo al color que se apreciaba macroscópicamente, y fue Ranvier, el primero que asoció la diferencia de color a diferencias funcionales (Ranvier, 1873). Posteriormente se clasificaron de acuerdo a la velocidad de contracción y a las características metabólicas (Brooke y Kaiser, 1970). Más recientemente, con la incorporación de técnicas inmunológicas, con el empleo de anticuerpos específicos de la cadena pesada de la miosina (MHC), se han identificado al menos cuatro categorías de tipos de fibras (Reiser y et al., 1985; Staron y Pette, 1986), tomando en consideración las isoformas de la MHC para su denominación respectiva, quedando establecida de la siguiente manera: fibras rojas de contracción lenta o tipo I, fibras rojas de contracción rápida o tipo IIa, fibras blancas de contracción rápida, subdivididas en dos categorías la tipo IIx y la tipo IIb. Las fibras glicolíticas en el humano son las IIx, y las IIb se han descrito en roedores, siendo éstas últimas las que muestran la mayor velocidad de contracción y la mayor actividad ATPasa de la miosina (Smerdu y et al.; Spangenburg y Booth, 2003). (Figura 1).

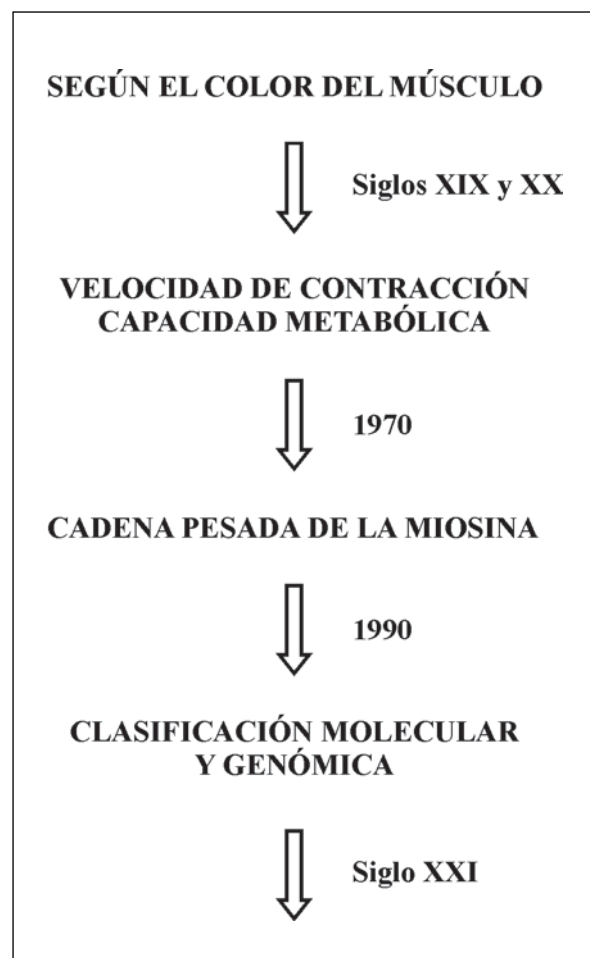


Figura 1. Evolución de la clasificación de los tipos de fibras musculares. Modificado de Spangenburg y Booth, 2003.

El músculo esquelético es un órgano complejo y con gran versatilidad para responder a una importante variedad de estímulos, mostrando una sorprendente capacidad de adaptación tanto desde el punto de vista estructural, funcional y metabólico, de acuerdo a las demandas que la actividad neuromuscular y mecánica le impongan (Pette y Staro, 2001; Pette, 2002).

En el presente trabajo se presentan algunos aspectos del uso de la biopsia muscular en la caracterización de los atletas que participan en diferentes deportes y especialidades atléticas, las adaptaciones y los cambios inducidos por el entrenamiento, así como sugerencias para utilizar la información obtenida en este tipo de estudios en la prescripción, programación y control del entrenamiento.

INFORMACIÓN QUE APORTA LA BIOPSIA MUSCULAR

La biopsia muscular proporciona información de gran valor sobre las características histoquímicas, bioquímicas, fisiológicas y ultraestructurales del músculo esquelético.

I. TIPOS DE FIBRAS

El estudio de los tipos de fibras musculares es uno de los aspectos más importantes en la fisiología del ejercicio, porque de alguna manera cada tipo de fibra muscular está vinculado al rendimiento en un patrón específico de movimiento. La determinación de la presencia de los distintos tipos de fibras presentes en un determinado músculo, y su distribución porcentual es una de las características más importantes en el estudio histológico del músculo (Ibáñez y Ceberio, 1985; Torres et al., 1989).

Con la incorporación de modernas técnicas histoquímicas, inmunológicas y electroforéticas, ha sido posible determinar con mucha precisión las distintas isoformas de la MHC (López y Vaquero, 2006), clasificándose las fibras en función de algunas características fundamentales: su velocidad de contracción, su capacidad metabólica energética, almacenamiento de sustratos, capacidad de movilización del calcio y otros (Subiela, 1982). En el humano está bien establecida la existencia de dos tipos fundamentales de fibras: las tipo I, también denominadas fibras rojas de contracción lenta, o fibras oxidativas; y las tipo II, las cuales, a su vez, se clasifican en fibras tipo IIa, o fibras rojas de contracción rápida, o fibras oxidativo-glicolíticas, cuyo potencial oxidativo es de dos a tres veces mayor que en las fibras tipo I, al menos en los mamíferos no humanos, y las fibras tipo IIx, o fibras blancas de contracción rápida, o fibras glicolíticas (Spangenburg y Booth, 2003). En roedores se ha descrito el tipo IIb, que corresponde a las fibras

glicolíticas con la mayor velocidad de contracción y la mayor capacidad glicolítica, llegando éstas a representar hasta el 70% de la composición fibrilar de sus músculos (Spangenburg y Booth, 2003) Se ha descrito también un tipo intermedio de fibras tipo II, las IIc, que se considera una forma de transición (Brooke y Kaiser, 1970; López y Vaquero, 2006).

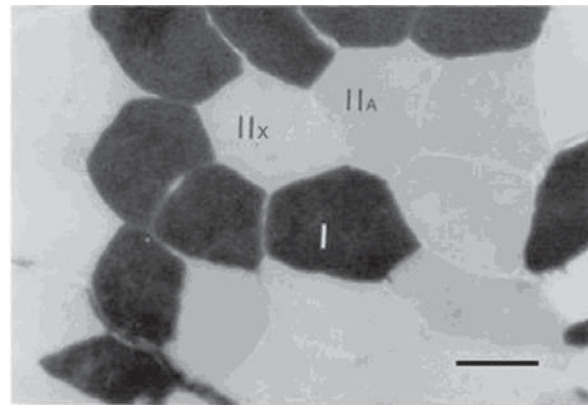


Figura 2. Corte transversal del músculo cuádriceps de una persona normal. Tinción ATPasa a pH de preincubación de 4.6. Se observan los tipos de fibras I, IIa y IIx. Barra = 50 μ m.

Hoy en día es evidente que “hay muchas más que cuatro categorías de la expresión de proteínas en el músculo esquelético” (Spangenburg y Booth, 2003), pero la clasificación descrita (Tabla I) sigue siendo útil para definir las características del músculo esquelético en el humano, estudiar su adaptación al entrenamiento y su alteración en las enfermedades (López y Vaquero, 2006; Subiela, 1982; Torres y et al., 2002).

La composición de fibras del músculo esquelético en el hombre es mixta, encontrándose tanto fibras de contracción rápida como lenta, pero en proporciones variables (Saltin y et al., 1977; Torres y et al., 1989; Ibáñez y Ceberio, 1985). Numerosos estudios reportan que los deportistas que practican ejercicios de resistencia tienen predominio de fibras tipo I (Essen y et al., 1975; Saltin y et al., 1977; Jansson y Kaijser, 1977), y en los que practican ejercicios de fuerza, potencia y velocidad, predominan las fibras tipo II (Costill et al., 1976; Thorstensson et al., 1975; Gollnick et al., 1973).

Algunos autores han sugerido que el entrenamiento físico (Thorstensson et al., 1975) y otras condiciones, pueden provocar cambios bidireccionales en los tipos de fibras (Glenn, 1994). Aunque son más firmes y consistentes los hallazgos sobre la adaptación bioquímica, (Costill et al., 1976; Thorstensson et al., 1975a, b; Blomstrand et al., 1986). En apoyo a estos conceptos

hay que resaltar que cada tipo de fibra muscular recibe innervación de un solo tipo de fibra nerviosa, con una velocidad de conducción y una frecuencia de descarga definidas (Close, 1972). Esto confiere alta selectividad a las unidades motoras presentes en el músculo (Close, 1972). Sin embargo, la gran plasticidad y capacidad de adaptación que ha demostrado el músculo esquelético, es posible observar, bajo el efecto de ejercicios extremos, algunas condiciones de la vida cotidiana, o en estado de enfermedad, la transformación de fibras tipo I en tipo II y viceversa (Pette y Staron, 2001; Pette, 2002; Gleen, 1994; Schantz, 1986).

2. CAPILARIDAD

Otro de los aspectos a medir en una biopsia muscular son los diferentes índices de capilaridad:

- Densidad capilar:** expresa el número de capilares por milímetro cuadrado de sección muscular. Los valores más altos se obtienen en los atletas que practican deportes de resistencia, existiendo una buena correlación entre tipo de fibra predominante, potencia aeróbica y densidad capilar (Flandrois 1979; Torres y col. 1989; Ibáñez 1985)
- Capilares por fibra:** es la relación entre el número de capilares y el número de fibras en un área determinada de un corte transversal del músculo. Este parámetro también muestra valores superiores en atletas que practican ejercicios de resistencia (Schantz 1986; Ibáñez 1985).
- Capilares adyacentes a un tipo de fibra:** es el promedio de los capilares que rodean cada tipo de fibra en un corte transversal del músculo.
- Área de fibra por capilar:** nos informa de la superficie de fibra muscular irrigada por cada capilar, lo cual queda definido por el tamaño de la fibra y el número de capilares adyacentes a cada fibra. Se puede considerar como un índice indirecto del área del intercambio capilar. Cuanto más pequeña la fibra y mayor el número de capilares adyacentes, mejor relación de intercambio.

3. TAMAÑO DE LAS FIBRAS

La biopsia muscular también permite determinar el área transversal global de las fibras mediante planimetría u otro procedimiento adecuado, al igual que el área transversal promedio de cada tipo de fibra. Las fibras más grandes en el hombre suelen ser las

de tipo IIa, seguidas de los tipos I y IIx (Torres et al., 1989; Close, 1972).

La fuerza muscular está vinculada a la sección transversal (Ikai y Fukunaga, 1968), pero ésta suele ser mayor, cuando intervienen mayor número de fibras (Hakkinen et al., 1985).

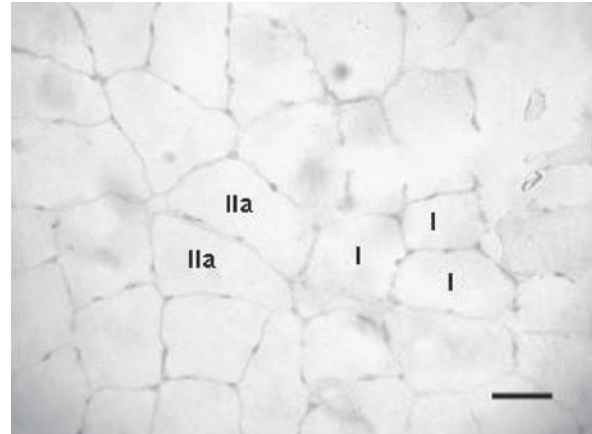


Figura 3. Corte transversal del músculo cuádriceps de un ciclista. Tinción de PAS-amilasa para evidenciar capilares. Nótese que las fibras tipo I son más pequeñas que las IIa y que están rodeadas por un número mayor de capilares. Barra= 50 μ m.

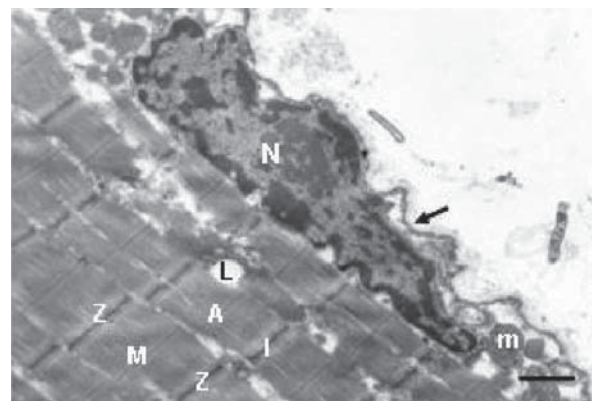


Figura 4. Corte longitudinal de músculo de una persona normal. Al microscopio electrónico se observan los sarcómeros separados por las líneas Z, en cuyo centro se destaca la línea M. Se ven las bandas A e I, estas últimas divididas por la línea Z. Núcleo (N), mitocondria (m), espacio dejado libre por una gota lipídica al procesar la muestra (L). La flecha señala el sarcolema o membrana de la fibra muscular. Barra = 1 μ m.

4. ACTIVIDAD ENZIMÁTICA

Otros aspectos que permite estudiar la biopsia, son las diversas actividades enzimáticas que tienen lugar en el músculo esquelético, y su respuesta frente a diversos estímulos de entrenamiento. La Tabla II muestra las diferencias de niveles enzimáticos en los distintos tipos de fibras.

Las características de un tipo de fibra pueden ser reguladas independientemente unas de otras, es decir, existen mecanismos múltiples que regulan la expresión de genes individuales. Por ejemplo, se puede producir un aumento de las enzimas oxidativas sin que se modifique la expresión de las isoformas lentas de las proteínas contráctiles, o sea, sin cambios en la proporción de los tipos de fibra (Spangenburg y Booth, 2003).

5. MECANISMOS ENERGÉTICOS

Desde los trabajos de AV Hill (Hill et al., 1924) y Margaria (Margaria et al., 1933; Margaria, 1975), se sabe que el músculo dispone de tres mecanismos energéticos: anaeróbico alactácido, anaeróbico lactácido y aeróbico, los cuales participan de manera simultánea, pero con responsabilidad y preponderancia diferente, de acuerdo a las características del ejercicio.

a. Mecanismo Anaeróbico Alactácido

Su función principal es proporcionar energía de forma inmediata, para permitir la contracción muscular. Es el mecanismo más potente (libera la mayor cantidad de energía en la unidad de tiempo), es cuatro veces superior a la potencia aeróbica máxima y el doble que la glicólisis (Margaria, 1975). Las enzimas más representativas del mecanismo son: la adenosintrifosfatasa (ATPasa), la creatinfosfoquinasa (CPK) y la miokinasa (MK). La mayor actividad se registra en las fibras tipo IIx, (Thorstensson et al., 1975; Thorstensson et al., 1976) las cuales participan preponderantemente en movimientos muy intensos de carácter supramáximo, pero de muy corta duración, como se observa en el levantamiento de pesas, saltos, lanzamientos y carreras de velocidad.

b. Mecanismo Anaeróbico Lactácido

El mecanismo glicolítico, aporta energía a través de la transformación de la glucosa en ácido láctico. Su potencia es dos veces superior a la aeróbica máxima (Margaria, 1975). Interviene con carácter preponderante en ejercicios máximos y supramáximos que llevan al agotamiento entre menos de 1 minuto y hasta 3 a 5 minutos, como se observa en las carreras de 400 m, 800 m y

1500 m en atletismo; 100 m, 200 m y 400 m en natación; 1000 m y 4000 m en ciclismo de pista. Las enzimas representativas de este mecanismo son la hexokinasa (HK), fosfofructokinasa (PFK) y la lactatodeshidrogenasa (LDH), (Blomstrand et al., 1986; Margaria, 1975). En el caso de la LDH se observa mayor actividad en las fibras tipo IIx, al menos en la isoenzima LDH5 (Henriksson y Reitman, 1976; Karlsson et al., 1975).

c. Mecanismo Aeróbico

Es el menos potente, pero el de más capacidad. Proporciona la energía en forma mayoritaria durante la realización de esfuerzos de larga y muy larga duración (desde 30 minutos a varias horas). Depende de la capacidad máxima de consumo de oxígeno.

Las enzimas más importantes en este mecanismo son la citratosintetasa (CS) y la succinatodeshidrogenasa (SDH), pertenecientes al Ciclo de Krebs (Jansson y Kaijser, 1977; Blomstrand et al., 1986). Otra enzima de gran relevancia es la β -3- hidroxiacil – CoA – deshidrogenasa (HAD), perteneciente a la beta-oxidación y refleja la capacidad para el uso de ácidos grasos como combustible (Jansson y Kaijser, 1977; Blomstrand et al., 1986). Estas enzimas muestran la mayor actividad en las fibras tipo I y también en las tipo IIa, particularmente la CS y la SDH. Por lo que respecta a la HAD, su mayor actividad se observa en atletas con predominio de fibras tipo I (Torres et al., 1989; Jansson y Kaijser, 1977), aumentando la concentración y la utilización de los ácidos grasos, lo que provoca la inhibición de la PFK (enzima reguladora de la glicólisis) por aumento del citrato, que, conjuntamente con una mayor actividad de la HAD, lleva a un uso importante de las grasas y a una menor proporción de éstas en la composición corporal (Subiela et al., 2007).

6. DEPÓSITO DE SUBSTRATOS

La biopsia muscular también permite determinar la magnitud de los depósitos de sustratos proveedores de energía para el trabajo físico, tales como ATP, PC, (Karlsson et al., 1972), glucógeno (Bergstrom et al., 1973; Essen, 1977; Gollnick et al., 1981) y grasas (Gollnick et al., 1981; Havel, 1971; Froberg et al., 1971), la tasa de utilización de los mismos está de acuerdo con las características del ejercicio (Havel, 1971) y la contribución absoluta y relativa de los hidratos de carbono y las grasas con la intensidad del mismo (Essen, 1977; Gollnick et al., 1981, además permite demostrar que el almacenamiento se manifiesta como respues-

ta adaptativa al entrenamiento (Karlsson et al., 1972; Gollnick, et al., 1981; Havel, 1971; Froberg et al., 1971).

7. ULTRAESTRUCTURA

Con el uso del microscopio electrónico, es posible establecer las características de algunos elementos importantes en el proceso contráctil, tales como forma y grosor de las líneas Z del sarcómero en los diferentes tipos de fibras; el grado de desarrollo del retículo-sarcoplásmico; número, tamaño y disposición de las mitocondrias; así como los gránulos de glucógeno y las partículas de grasa (Schon, 1980), todas ellas, estructuras celulares de gran importancia en la función del músculo esquelético.

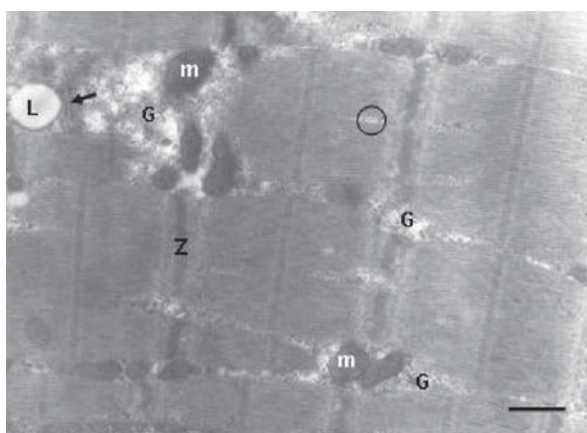


Figura 5. Otro aspecto de un corte longitudinal de músculo normal. Se destaca la presencia de gránulos de glucógeno (G), Mitocondrias (m) y el espacio dejado por una gota de lípido (L). La flecha señala un tubo T (sistema tubular transversal) y el círculo señala el sistema tubular longitudinal del retículo-sarcoplásmico.

TABLA I. Características de los diferentes tipos de fibras musculares

	I	Ila	Iix
Color	Rojo	Rojo	Blanco
Concentración de Mioglobina	Muy alta	Alta	Baja
Velocidad de Contracción.	Lenta	Rápida	Muy rápida
Grosor línea Z	120 nm	100 nm	70 nm
Mitocondrias	Muchas y pequeñas	Muchas y grandes	Pocas
Reticulo-sarcoplásmico	Poco desarrollado	Bien desarrollado	Muy desarrollado
Actividad ATPasa de la miosina	Baja	Alta	Muy alta
Fatigabilidad	Baja	Regular	Alta
Inervación	Baja velocidad de conducción. Baja frecuencia de descarga	Alta velocidad de conducción. Alta frecuencia de descarga	Muy alta velocidad de conducción. Muy alta frecuencia de descarga
Densidad Capilar	++++	+++	+
Capacidad Respiratoria	++++	+++	+
Capacidad Glicolítica	+	+++	++++
Capacidad Lipolítica	++++	++	-
Concentración Fosfágeno	++++	++++	++++
Concentración Glucógeno	+++	++++	++++

++++ → Muy alta, +++ → Alta,
++ → Promedio, + → Baja.

TABLA II. Actividad enzimática en los diferentes tipos de fibras

ENZIMAS	TIPO DE FIBRA		
	I	Ila	Iix
Adenosintrifosfatasa (ATPasa)	++	+++	++++
Creatinfosfokinasa (CPK)	++	+++	++++
Miokinasa (MK)	++	+++	++++
Hexokinasa (HK)	++	++++	++++
Fosfofructokinasa (PFK)	++	+++	++++
Lactatodeshidrogenasa (LDH)	++	+++	++++
Citrosintetasa (CS)	++++	+++	++
Succinatodeshidrogenasa (SDH)	++++	+++	++
β-3-Hidroxiacil-CoA deshidrogenasa (HAD)	++++	+ / ++	-

RELACIÓN ENTRE TIPOS DE FIBRAS, FUENTES DE ENERGÍA Y TIPOS DE EJERCICIO

En el amplio contexto del entrenamiento deportivo, existe un gran número de clasificaciones de los ejercicios, tomando en consideración diversos criterios, tales como: cantidad de masa muscular activa, continuidad o discontinuidad en el ejercicio, uniformidad o alternancia en las ejecuciones, fuente de energía utilizada preponderantemente y otras. Por otra parte, se ha tratado de relacionar la capacidad de rendimiento en un determinado deporte o especialidad atlética, tomando en cuenta la prevalencia del tipo de fibra en el deportista, y si bien esta consideración podría tomarse como válida en un alto porcentaje de casos, las evidencias acumuladas en los últimos años, han demostrado que tal correspondencia no existe en un sentido estricto. Se ha observado que atletas de una misma especialidad, con altos niveles de rendimiento, presentan diferencias significativas en el porcentaje de los distintos tipos de fibras (López y Fernández, 2006; Subiela et al., 2007), y por lo tanto con utilidades diversas de los distintos mecanismos energéticos para proveer al músculo de la energía necesaria. En tal sentido, la división de los esfuerzos en estrictamente aeróbicos o anaeróbicos, y en estos últimos, en estrictamente alactácidos o lactácidos “es más artificiosa que real” (López y Fernández, 2006). Lo que en este caso se puede considerar con mayor constancia, es que el entrenamiento físico regular y sistemático, de acuerdo a sus características, induce dos tipos extremos de adaptación muscular: uno, caracterizado por la hipertrofia de las fibras musculares, acompañado del incremento de la fuerza, como puede verse en el levantamiento de pesas; y otro, caracterizado por el aumento de la capacidad del músculo de trabajar durante lapsos de tiempo prolongados (aumento de la resistencia) sin menoscabo en el rendimiento, como se observa en el maratón o el ciclismo de ruta (Subiela, 1982). Entre estas dos situaciones hay una serie de adaptaciones intermedias, con predominio de uno u otro componente, (fuerza – potencia o resistencia), de acuerdo a la naturaleza del deporte o ejercicio practicado.

Como ejemplo podemos considerar el caso de los futbolistas élite, los cuales realizan entre 150 a 250 esfuerzos de acciones breves e intensas durante un partido, en el cual usan en promedio un 70% de su capacidad máxima de consumo de oxígeno (Bangsbo et al., 2007). Un estudio de biopsia muscular practicado a futbolistas élite reveló que su proporción de fibras musculares no era diferente de la observada en sujetos del grupo control, aunque las fibras de los primeros eran de mayor tamaño y su capilaridad muy superior (Kuzon et al. 1990).

A pesar de los posicionamientos generales de la especificidad del tipo de entrenamiento en relación con

el tipo de actividad que se desea mejorar, debemos señalar que algunos trabajos recientes muestran que el uso de ejercicios exhaustivos de corta duración, también pueden producir aumento de la capacidad oxidativa, y por tanto de la capacidad máxima de consumo de oxígeno (Burgomaster et al., 2008). Esto nos indica que el estudio de la adaptabilidad muscular sigue siendo un campo abierto, sin quitarle validez a la evidencia bien establecida.

CONCLUSIONES

1. El predominio y la distribución de los diferentes tipos de fibras tienen un marcado carácter genético (Komí et al., 1973; Komí et al., 1977; Bouchard et al., 1986), sin embargo el entrenamiento físico (Thorstensson et al., 1976), la madurez, el envejecimiento (Glenn, 1994) y otras actividades, pueden inducir la transformación reversible entre los subtipos II (Torres et al., 1989); y también, aunque más difícil y limitado, el cambio fibras tipo I a II y viceversa (López y Fernández, 2006). El hecho de que la mayoría de los atletas destacados en una especialidad deportiva tengan una distribución similar de los tipos de fibras en los mismos músculos, y un potencial metabólico muy parecido, no parece casual; antes bien, invita a pensar en la existencia de una “fuerza interna” que impulsa al sujeto a escoger la especialidad para la que está mejor dotado genéticamente. El entrenamiento acentúa los caracteres heredados (Subiela, 1982), aunque no siempre resulta así (Torres et al., 1989). Las adaptaciones enzimáticas son mucho más sutiles y específicas (Essen et al., 1975; Flandrois, 1979; Cosrill et al., 1976; Thorstensson et al., 1975; Blomstrand et al., 1986) y pueden ser logradas con facilidad con el entrenamiento apropiado.

2. La velocidad de contracción de las unidades motoras está regulada por la actividad ATPasa de la miosina, la cual es tres veces superior en las fibras tipo II (Flandrois, 1979; Schon, 1980) y está influenciada por el tipo de inervación (Close, 1972; Subiela, 1982). Cada unidad motora está constituida por un solo tipo de fibra muscular, y es inervada por un axón con una velocidad de conducción y una frecuencia de descarga determinadas (Close, 1972).

3. De lo descrito en el presente trabajo se puede establecer la existencia de una relación estrecha entre el tipo de fibra muscular predominante en un determinado músculo, su patrón metabólico y la capacidad para obtener mejores resultados en un tipo específico de ejercicio, sin olvidar la gran diversidad de adaptaciones y respuestas en este sentido (Bangsbo et al., 2007; Kuzon et al., 1990; Burgomaster et al., 2008).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bangsbo, J., Iaia, F.M., Krstrup, P. (2007). Metabolic response and fatigue in soccer. *Int J Sports Physiol Perform*, 2, 111-127.
- Bergstrom, J. (1962). 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.
- Bergstrom, J., Hultman, E, Saltin, B. (1973). Muscle glycogen consumption during crosscountry skiing (the vasa ski race). *Ing. Z. Angew. Physiol*, 31, 71-75.
- Blomstrand, E., Ekblom, B., Newsholme, A. (1986). Maximum activities of key glycolytic and oxidative enzymes in human muscle from differently trained individuals. *J. Physiol (London)*, 381, 111-118.
- Bouchard, C., Simoneau, J.A., Lotie, G., Boulay, M.R., Marcotte, M., Tribault, M.C. (1986). Genetic effects in human skeletal muscle, fibre type distribution and enzyme activities. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 64, 1245-1251.
- Brooke, M.H., Kaiser, K.K. (1970). Muscle fibre types: how many and what kind? *Arch. Neurol.* 23, 369-379.
- Burgomaster, K.A., Howarth, K.R., Phillips, S.M., Rakobowchuk, M., McDonald, M.J., McGee, S.L., Gibala, M.J. (2008). Similar metabolic adaptations during exercise after low volume sprint interval and traditional endurance training in humans. *J Physiol*, 586, 151-160.
- Close, R. (1972). Dynamic properties of mammalian skeletal muscles. *Physiol Rev.* 52, 129-196.
- Costill, D., Daniels, S., Evans, W., Fink, W., Krahenduhl, G., Saltin, B. (1976). Skeletal muscle enzymes and fibre composition in male and female track athletes. *J Appl Physiol*, 40, 149-154.
- Essen, B., Jansson, Henrikson, A., Taylor, W., Saltin, B. (1975). Metabolic characteristics of fibre types in human skeletal muscle. *Acta Physiol. Scand*, 95, 155-165.
- Essen, B. (1977). Intramuscular substrate utilization during prolonged exercise. *Ann NY Acad. Sci*, 301, 30-44.
- Flandrois, R. (1979). Energétique de l'exercice musculaire maximal chez l'homme. *J.Physiol (Paris)*, 75, 195-205.
- Froberg, S.O., Carlson, L.A., Ekelund, L.G. (1971). Local lipid stores in exercise. En: Pernow B; Saltin B (Eds), *Advances in Experimental Medicine and Biology vol. 11* (pp. 307-314).
- Glenn, B. (1994). Skeletal muscle fibre types, physical performance, physical activity in women and men. A follow-up from age 16-27. *Acta Physiol Scand*, 151, Suppl 623.
- Gollnick, P.D., Armstrong, R.B., Saltin, B., Saubert, C.W., Sembrowich, W.L., Shephard, R.E. (1973). Effect of training on enzyme activity and fibre composition of human skeletal muscle. *J. Appl. Physio*, 34, 107-111.
- Gollnick, P.D., Pernow, B., Essen, B., Jansson, E., Saltin, B. (1981). Availability of glycogen and plasma FFA for substrate utilization in leg muscle of man during exercise. *Clin. Physiol*, 1, 27-42.
- Hakkimen, K., Alen, M., Komi, P.V. (1985). Changes in isometric force and relaxation-time electromyographic and muscle fibre characteristics of human skeletal muscle during strength training and detraining. *Acta Physiol. Scand*, 125, 573-585.
- Havel, R.J. (1971). Influence of intensity and duration of exercise on supply and use of fuels. En: Pernow, B., Saltin, B., (Eds), *Advances in Experimental Medicine and Biology*, vol 11 (pp. 315-325.)

- Henriksson, J., Reitman, J.S. (1976). Quantitative measures of enzyme activities in type I and II muscle fibres of man after training. *Acta Physiol. Scand*, 97, 392-397.
- Hil, A.V., Long, C.N.H., Lupton, H. (1924). Muscular exercise, lactic acid, and supply and utilization of oxygen. Part V. The recovery process after exercise in men. *Proc R Soc Lond*, 97.
- Ibáñez, J.M., Ceberio, F. (1985). Composición fibrilar del músculo esquelético. *Archivos de Medicina del Deporte*, 3, 161-168.
- Ibáñez, J.M. (1985). Capilarización de la fibra muscular y ejercicio. *Archivos de Medicina del Deporte*, 3, 263-271.
- Ikai, M., Fukunaga, T. (1968). Calculation of muscle strength per unit cross – sectional area of human by means of ultrasonic measurement. *Int. Z. Angew. Physiol*, 26, 26.
- Jansson, E., Kaijser, L. (1977). Muscle adaptation to extreme endurance training in man. *Acta Physiol Scand*, 100, 315-324.
- Karlsson, B., Sjodin, B., Thorstensson, A., Hulten, B., Frith, K. (1975). LDH isozymes in skeletal muscle of endurance and strength trained athletes. *Acta Physiol. Scand*, 93, 150- 156.
- Karlsson, J., Nordejo, L.O., Jorfeldt, L., Saltin, B. (1972). Muscle Lactate, ATP and PC levels during exercise after physical training in man. *J. Appl. Physiol*, 33, 199-203.
- Komi, P.V., Klissouras, V., Karvinen, E. (1973). Genetic variation in neuromuscular performance *Int Z Angew. Physiol*, 31, 289-306.
- Komi, P.V., Viitasalo, J.H., Havu, M., Thorstensson, A., Sjodin, B., Karlsson, J. (1977). Skeletal muscle fibres and enzyme activities in monozygous and dizygous twins of both sexes. *Acta. Physiol. Scand*, 100, 385-392.
- Kuzon, W.M., Rosenblatt, J.D., Huebel, S.C., Leat, P., Plyley, M.J., McKee, N.H., Jacobs, I. (1990). *Skeletal muscle fiber type, fiber size, and capillary supply in elite soccer players. Int J Sports Med*, 11, 99-102.
- López Chicharro, J., Fernandez Vaquero, A. (2006). *Fisiología del ejercicio*. Madrid: Médica- Panamericana,
- Margaria, R., Edwards, H.T., Dill, D. (1933). The possible mechanisms of contracting and paying the oxygen debt and role of lactic acid in muscular contraction. *Am J Physiol*, 106, 689-715.
- Margaria, R. (1975). *Fisología musculare e meccanica del movimento*. Milano: Mondadori.
- Pette, D. (2002). The adaptive potential of skeletal muscle fibers. *Can J Appl Physiol*, 27, 423-448.
- Pette, D., Staron, R.S. (2001). Transitions of muscle fiber phenotypic profiles. *Histochem Cell Biol*, 115, 359-372.
- Ranvier, L. (1873). Propriétés et structures différentes des muscles rouges et des muscles blanc, chez les lapins et chez les raies. *CR Hepd Séanc Acad Sci (Paris)*, 77, 1030-1043.
- Reiser, P.J., Moss, R.L., Giulian, G., Greaser, M.L. (1985). Shortening velocity in single fibers from adult rabbit soleus muscles is correlated with myosin heavy chain composition. *J Biol chem*, 260, 9077-9080.
- Saltin, B., Henriksson, J., Nygaard, E., Andersen, P., Jansson, E. (1977). Fibre types and metabolic potentials of skeletal muscles in sedentary man and endurance runners. *Ann. NY Acad. Sci*, 301, 3-29.
- Schantz, P. (1986). Plasticity of human skeletal muscle. *Acta Physiol. Scand*, Suppl. 558.

- Schon, F.A. (1980). La estructura de la musculatura humana. En: Rittel HF (Ed), *Sistema muscular y deporte* (pp. 13-41). Medellín: Copiservicio.
- Smerdu, V., Karsch-Mizrachi, I., Campione, M., Leinwand, L., Schiaffino, S. (1994). Typt IIx myosin heavy chain transcripts are expressed in type IIb fibers of human skeletal muscle. *Am J Physiol Cell Physiol*, 267, C1723-C1728.
- Spangenburg, E., Booth, F.W. (2003). Molecular regulation of individual skeletal muscle fibre types. *Acta Physiol Scand*, 178, 413-424.
- Staron, R.S., Pette, D. (1986). Correlation between myofibrillar ATPase activity and myosin heavy chain composition in rabbit muscle fibers. *Histochemistry*, 86, 19-23.
- Subiela, J., Torres, S.H., Herrera, A., Hernández, N., Alexander, P., Jimeno, F. (2007). Características del músculo y potencia anaeróbica y aeróbica máximas en ciclistas de competencia. *Archivos de Medicina del Deporte*, 119, 169-178.
- Subiela, J.V. (1982). Relación entre los diferentes tipos de fibras, Fuentes de energía y tipos de ejercicio. En *Memorias del Congreso del Departamento de Educación Física* (pp. 62-74). Caracas: Instituto Pedagógico de Caracas.
- Thorstensson, A., Sjodin, B., Karlsson, J. (1975). Enzyme activities and muscle strength after "sprint training" in man. *Acta. Physiol. Scand*, 9, 313-318.
- Thorstensson, A., Hulten, B., von Döbeln, W., Karlsson, J. (1976). Effect of strength training on enzyme activities and fibre characteristics in human skeletal muscle. *Acta Physiol. Scand*, 96, 392-398.
- Thorstensson, A., Sjodin, B., Karlsson, J. (1975). Enzyme activities and muscle strength after "sprint training" in man. *Acta Physiol Scand*, 99, 313-318.
- Torres, S.H., Finol, H.J., Brito, A., Rivera, J. (2002). Alteraciones musculares en montañistas que ascendieron los Himalayas. *Revista de la Facultad de Medicina UCV*, 25, 41-44.
- Torres, S.H., Mijares, H., Hernandez, N., Rivas, M., Garmendia, J., Kaswan, D. (1989). La biopsia muscular como ayuda para la orientación del entrenamiento de atletas. *Archivos de Medicina del deporte*, 22, 153-158.