

## CALIDAD DE LA CARNE Y SU ASOCIACIÓN CON LAS FIBRAS MUSCULARES

### MEAT QUALITY AND ITS ASSOCIATION WITH MUSCULAR FIBERS

Ph.D.Cruz Elena Enriquez Valencia<sup>a</sup>, Zoot. César Uron Castro<sup>b</sup>, Msc. Juliana Andrea Cuetia Londoño<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Universidad Francisco de Paula Santander Ocaña, Grupo de Investigación GI@DS, Vía Acolsure, Sede el Algodonal, Ocaña, Colombia, [ceenriquezv@ufpso.edu.co](mailto:ceenriquezv@ufpso.edu.co)

<sup>b</sup>Universidad Francisco de Paula Santander Ocaña, Grupo de Investigación GI@DS, Vía Acolsure, Sede el Algodonal, Ocaña, Colombia, [cauronc@ufpso.edu.co](mailto:cauronc@ufpso.edu.co)

<sup>c</sup>Universidad Francisco de Paula Santander Ocaña, Grupo de Investigación Vía Acolsure, Sede el Algodonal, Ocaña, Colombia, [jacuetial@ufpso.edu.co](mailto:jacuetial@ufpso.edu.co)

**Fecha de recepción:** 12-09-2016

**Fecha de aprobación:** 02-12-2016

**Resumen:** La presente revisión hace una exploración profunda y actualizada sobre el tipo de fibra muscular y su asociación con las características de calidad de la carne en bovinos. Se ha demostrado a través de los años, que las características consideradas como calidad de la carne, especialmente la ternera, están asociadas a factores específicos del músculo como contenido de grasa, colágeno, sistemas de actividad proteolítica y tipo de fibra muscular. Cada tipo de fibra presenta distintas características funcionales, estructurales, metabólicas, químicas y morfológicas, las cuales pueden alterar los procesos bioquímicos post-mortem y consecuentemente afectar los mecanismos de ternera de la carne. En la actualidad, los últimos estudios biotecnológicos que incluyen proteoma e interactoma asociados a la bioinformática confirman este hecho, la ternera de la carne depende de la raza y las propiedades contráctiles y metabólicas específicas de cada músculo, propiedades las cuales, están incorporadas de acuerdo al tipo de fibra muscular.

**Palabras clave:** Ternera, *Bos taurus*, Miosina, Músculo esquelético.

**Abstract:** This review makes a profound and updated exploration on the type of muscle fiber and its association with the characteristics of meat quality in cattle. It has been shown through the years that characteristics considered as meat quality, especially tenderness, they are associated with specific muscle factors as fat, collagen, proteolytic activity systems and fiber type. Each type of fiber has different functional, structural, metabolic, chemical and morphological characteristics, which may alter the post-mortem biochemical processes and

consequently affect the mechanisms of the meat tenderness. Currently, the latest biotechnology studies, including proteome and interactome associated with bioinformatics, confirm this fact. The tenderness of the meat depends on the breed and the contractile and metabolic specific properties, which, are incorporated according to muscle fiber type.

**Keywords:** Tenderness, *Bos taurus*, Myosin, Skeletal muscle.

## 1. INTRODUCCIÓN

En forma general en la producción de ganado de carne, el crecimiento animal y la calidad de la carne producida, son dos factores de impacto económico para las fincas ganaderas. En relación al crecimiento, el mayor interés es el peso final al sacrificio, mientras que en la calidad de la carne, la terneza es la característica de mayor importancia para satisfacer a los consumidores (Troy & Kerry, 2010).

El aumento de la masa muscular puede ser adquirida principalmente por el aumento en el tamaño de las fibras y/o transformación de fibras de contracción lenta para fibras de contracción rápida (Wegner, Albrecht, & Fiedler, 2000). Sin embargo, cada tipo de fibra presenta diferentes características funcionales, estructurales, metabólicas, químicas y morfológicas (Lefaucheur, 2010), las cuales pueden alterar los procesos bioquímicos *post-mortem* y consecuentemente afectar los mecanismos de terneza de la carne (Bowker et al., 2004a; Bowker et al., 2004b).

A través de los años, se ha demostrado que las características consideradas como de calidad de la carne, están asociadas al tipo de fibra muscular presente en ese tejido animal denominado carne. Varios estudios usando diferentes razas bovinas y en diferentes países han mostrado que el número, tamaño y tipo de fibra están relacionados con las características de calidad de la carne, especialmente sobre la terneza (Koochmaraie et al., 1996; Maltin et

al., 1998; Renand et al., 2001; Koochmaraie et al., 2002; Hocquette, et al., 2007; Hwang et al., 2010; Guillemin et al., 2012; Chriki et al., 2013; Zhang et al., 2014; Saccà et al., 2015; Enriquez-Valencia et al., 2016). Sin embargo, a pesar de la diversidad de estudios dirigidos sobre el tipo de fibra muscular y la calidad de la carne, varios reportes han sido contradictorios y consecuentemente este fenómeno no ha sido completamente dilucidado. De acuerdo a lo anterior, el objetivo de esta revisión es hacer una exploración profunda y actualizada sobre el tipo de fibra muscular y su asociación con las características de calidad de la carne de bovinos.

## 2. EL MÚSCULO ESQUELÉTICO Y LAS FIBRAS MUSCULARES

Los componentes principales del tejido muscular son agua, proteínas y lípidos. Las proteínas pueden ser clasificadas por su solubilidad y su localización en el tejido muscular en proteínas del estroma, proteínas del sarcoplasma y proteínas miofibrilares (Karlsson, Klont, & Fernandez, 1999).

Las miofibrillas representan 75 - 90 % del volumen muscular y su diámetro varía entre 10 a 100  $\mu\text{m}$  (Lefaucheur, 2010). Cada miofibrilla es constituida por dos tipos de filamentos longitudinales: un filamento grueso que contiene principalmente la proteína miosina (MyHC), y un filamento delgado constituido de las proteínas actina, tropomiosina y troponina (Karlsson et al., 1999).

Las fibras musculares son originadas a partir de células precursoras miogénicas llamadas mioblastos, los cuales proliferan y se funden para formar miotubos que finalmente se diferencian en fibras musculares (Picard, Lefaucheur, Berri, & Duclos, 2002).

Existe una gran diversidad del músculo esquelético la cual es atribuida a las características heterogéneas de las fibras musculares (Choi & Kim, 2009). Estas características heterogéneas son las responsables de la flexibilidad del músculo que le permiten su utilización para diferentes actividades de alta y baja intensidad (Schiaffino & Reggiani, 2011).

En forma general, un músculo está formado por diferentes tipos de fibras. La composición del tipo de fibra puede variar en diferentes especies y tipo de músculo dependiendo de su función, raza, sexo, hormonas y actividad física (Hocquette et al., 2010; Chriki et al., 2012; Chriki et al., 2013). Por ejemplo, Maltin et al., (2001) observaron diferencias en las proporciones y el tamaño de las fibras del músculo *Longissimus lumborum* en bovinos de las razas Aberdeen Angus y Holstein (Figura 1), a pesar de que todos los animales de ese experimento presentaban el mismo sexo, edad y el mismo modelo de alimentación. Concluyéndose por lo tanto en ese estudio, que las proporciones y tamaño de las fibras musculares depende de la raza.

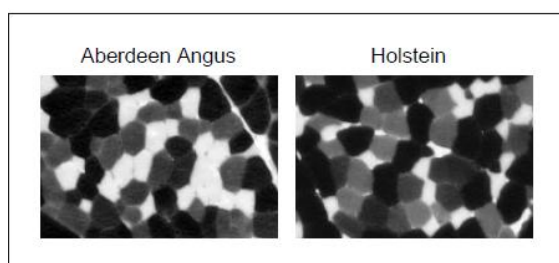


Figura 1. Diferencias en las proporciones del tipo de fibra y tamaño de las secciones

transversales del músculo *Longissimus lumborum* de las razas bovinas Aberdeen Angus y Holstein. Escala de 100  $\mu\text{m}$  (Maltin et al., 2001).

## 2.1 Características Biológicas de las fibras musculares

Las fibras del músculo esquelético son caracterizadas por la organización de arreglos ordenados en unidades idénticas conocidas como sarcómeros (Huff Lonergan, Zhang, & Lonergan, 2010). La estructura y composición molecular del sarcómero es similar entre diferentes tipos de fibras, sin embargo, muchas proteínas contráctiles pueden existir como varias isoformas las cuales son responsables por las grandes variaciones en las propiedades mecánicas activas y pasivas de las miofibrillas en los diferentes tipos de fibras musculares. Cada isoforma es una copia de una proteína que posee apenas pequeñas diferencias con otra isoforma de la misma proteína. La ligera diversidad de las isoformas dentro de sus secuencias de aminoácidos da origen a diferentes propiedades estructurales y funcionales que las caracterizan (Schiaffino & Reggiani, 2011).

A partir del descubrimiento de las isoformas de la MyHC y por lo tanto de la heterogeneidad del sarcómero, distintas propiedades funcionales son atribuidas a las isoformas de la MyHC, las cuales son consideradas la base de las diferencias funcionales entre las fibras del músculo esquelético (Bottinelli, 2001).

A lo largo del tiempo, las fibras musculares se han clasificado fundamentados principalmente en las dos vías metabólicas utilizadas por el músculo esquelético para la producción de ATP (vía aeróbica y anaeróbica).

La vía aeróbica u oxidativa está relacionada con la producción de ATP en la mitocondria, por medio de la oxidación de glicógeno, glucosa, aminoácidos, cuerpos cetónicos y lípidos con alto rendimiento de oxígeno, mientras que la vía anaeróbica o glicolítica posee relación con las reservas de glicógeno que son rápidamente convertidas en lactato sin requerimiento de oxígeno (Lefaucheur, 2010).

De esta forma, Peter et al. (1972), basados en la combinación de las reacciones de actividad de la ATPasa de la porción globular de la miosina (mATPase), además de la capacidad glicolítica empleando la enzima NADH-tetrazolio reductasa (NADH-TR), clasificaron las fibras musculares como oxidativas o tipo I correspondiendo a las fibras de metabolismo aeróbico. Fibras rápidas glicolíticas o tipo IIB obedeciendo a las fibras de metabolismo anaeróbico y rápidas oxidativas-glicolíticas o tipo IIA caracterizando a las fibras de metabolismo oxidativo y glicolítico. De esta forma, cada tipo de fibra presenta distintas características funcionales, estructurales, metabólicas, químicas y morfológicas (Louis Lefaucheur, 2010).

Diversos estudios en diferentes especies relatan que el contenido de las isoformas de la MyHC está grandemente correlacionado con la composición y las características del tipo de fibra muscular (Termin, Staron, & Pette, 1989; Schiaffino et al., 1989; Fry, Allemeier, & Staron, 1994; Rivero, Talmadge, & Edgerton, 1997; Staron et al., 2000; Serrano et al., 2001; Choi, Ryu, & Kim, 2006). De esta forma, la MyHC I es expresada en las fibras de contracción lenta del músculo esquelético y las isoformas IIA, IIX y IIB son expresadas en las fibras de contracción rápida (Choi & Kim, 2009; Lee, Joo, & Ryu, 2010). Por lo tanto,

histoquímicamente, las fibras tipo I expresan la isoforma MyHC I, las fibras tipo IIA expresan la isoforma MyHC IIA y las fibras tipo IIB expresan la isoforma MyHC IIB o MyHC IIX (Gorza, 1990; Schiaffino et al., 1989).

Generalmente, las fibras tipo I o fibras de contracción lenta son usadas para mantener la postura, mientras que las fibras tipo II o fibras de contracción rápida son especializadas en producir movimiento (Lefaucheur & Gerrard, 2000). De esta manera, las fibras tipo I utilizan grande cantidad de energía *in vivo* porque son normalmente reclutadas para mantener las contracciones de baja intensidad. Estas fibras demuestran baja actividad ATPasa miofibrilar y retículo sarcoplasmático (Louis Lefaucheur, 2010), además que, generan energía para la síntesis de ATP predominantemente por transferencia de energía aeróbica (Choi & Kim, 2009). Estas pueden ser pobres en glicógeno, ricas en mioglobina y triglicéridos y altamente resistentes a fatiga (Lefaucheur, 2010).

Por el contrario, el grupo de fibras tipo II, utiliza la glucosa como combustible y son fácilmente fatigados, muestran alta actividad ATPase miofibrilar y retículo sarcoplasmático (Louis Lefaucheur, 2010). Por lo tanto, las fibras tipo II, especialmente de tipo IIB, tienen la capacidad de transferir energía rápidamente para acciones musculares fuertes y rápidas, además de no utilizar gran cantidad de energía *in vivo*, ya que son reclutadas apenas para mantener movimientos agudos y de corta duración (Choi & Kim, 2009).

El tipo de fibra IIB es rica en glicógeno, pobre en mioglobina y triglicéridos, y altamente fatigable. Las características de las fibras tipo IIX son similares a las fibras IIB, con excepción de la velocidad de

contracción de la IIX que es menor y su metabolismo oxidativo ligeramente mayor. Por último, las fibras IIA demuestran propiedades contráctiles y metabólicas intermediarias entre los tipos de fibra I y IIB (Lefaucheur, 2010).

### **3. FIBRAS MUSCULARES Y SU ASOCIACIÓN CON LA CALIDAD DE LA CARNE**

Dentro de las características de calidad de la carne, el color es la característica más importante para carnes frescas. En carnes cocidas, la terneza es clasificada como la característica de palatabilidad más relevante seguida por el sabor y la succulencia (Vásquez et al., 2007; Verbeke et al., 2010; Joo et al., 2013).

Por otro lado, características como área del ojo del lomo, deposición de grasa intramuscular y subcutánea influyen directamente en el rendimiento y/o en la calidad de la carne producida.

El área del ojo del lomo predice en cierta forma el tamaño del animal y el rendimiento de los cortes cárneos presentes en la canal (Pereira et al., 2009). El marmóreo y la cantidad de lípidos intramusculares le confiere a la carne succulencia y sabor interfiriendo en el hábito del consumo e indirectamente en el precio final del producto (Killinger et al., 2004).

Por otro lado, la deposición de grasa subcutánea es importante para garantizar la calidad de la canal (Tait, Wilson, & Rouse, 2005). El mercado consumidor busca canales con cobertura de grasa subcutánea entre 3,0 a 6,0 mm. Valores menores de 3,0 mm aumentan las pérdidas con el resfriamiento, debido al encortamiento de las fibras causado por la mayor pérdida de agua, promoviendo el oscurecimiento de la

parte externa de los músculos que recubren la canal y por tanto reduciendo el valor comercial (Pacheco et al., 2005).

A través de los años ha sido demostrado que las características consideradas como de calidad de la carne están asociadas al tipo de fibra muscular presente en ese tejido animal denominado carne. Varios estudios usando diferentes razas bovinas y en diferentes países han mostrado que el número, tamaño y tipo de fibra están relacionados con las características de calidad de la carne, especialmente sobre la terneza de la carne (Maltin et al., 1998; Renand et al., 2001; Hocquette, et al., 2007; Hwang et al., 2010; Guillemain et al., 2012; Chriki et al., 2013; Zhang et al., 2014; Saccà et al., 2015; Enriquez-Valencia et al., 2016).

En el caso del color, el aumento de la proporción de las fibras tipo I disminuye la estabilidad del color con un cambio para color marrón (Renner, 1990). Por otro lado, el contenido de grasa intramuscular también puede ser alterado de acuerdo al tipo de fibra muscular (Klont, Brocks, & Eikelenboom, 1998). Por ejemplo, las fibras tipo I y IIA contienen mayores cantidades de fosfolípidos y triglicéridos en relación al tipo IIX (Lefaucheur, 2006; Hocquette et al., 2010). Según Hwang (2010), el contenido de grasa intramuscular presenta correlación positiva con el porcentaje de fibras oxidativas y correlación negativa con el tipo de fibras glicolíticas.

De la misma forma, la terneza ha sido positivamente relacionada con las fibras tipo I ( $r = 0,48$ ) y negativamente asociada con la frecuencia de las fibras tipo II ( $r = - 0,38$ ) (Maltin et al., 1998; Hwang et al., 2010). Sin embargo, otros estudios muestran correlación negativa de la MyHC-I y la terneza de la carne (Crouse, Koochmarai, & Seideman, 1991; Zamora et al., 1996; Zhao

et al., 2014). Consecuentemente, la relación entre la composición del tipo de fibra muscular y la terneza de la carne aún está en polémica.

La terneza de la carne parece depender de varios factores relacionados a los animales como raza, edad y manejo, además de las características específicas del músculo como contenido de grasa, colágeno y sistemas de actividad proteolítica (Saccà et al., 2015).

En los últimos años, análisis de proteoma e interactoma han sido usados para comprender mejor el proceso de la terneza de la carne (Guillemin et al., 2011; Picard et al., 2014). En estos análisis, Guillemin et al. (2011) observaron que en la raza Charoles, la MyHC-IIx está positivamente relacionada con la terneza de la carne en los músculos glicolíticos (son aquellos músculos que tienen mayores porcentajes o proporciones de MyHC-IIx) y negativamente relacionada en músculos oxidativos (son aquellos músculos que tienen mayores porcentajes o proporciones de MyHC-I) mientras que la MyHC-I es positivamente relacionada con la terneza de los músculos oxidativos y negativamente relacionada con la terneza de los músculos glicolíticos.

Este hecho fue confirmado por Chriki et al. (2013) en un estudio de meta-análisis usando 332,000 datos de tipo de fibra y actividad enzimática de músculos de razas de la subespecie *Bos taurus*. Los autores mostraron relación positiva entre la MyHC-I y la terneza de la carne del músculo *Longissimus thoracis* (músculo oxidativo) de vacas y novillos Limosin, Charoles y Blonde'Aquitaine y relación negativa con la terneza del músculo semitendinoso (músculo glicolítico) de las mismas razas.

Picard et al. (2014) en estudios con razas Aberdeen Angus, Limosin y Blond d'Aquitaine observaron que la relación de

MyHC-IIx y la terneza de la carne depende de la raza y las propiedades contráctiles y metabólicas específicas de cada músculo.

En la raza Nelore (subespecie *Bos indicus*), Enriquez-valencia, et al. (2016) encontraron que la MyHC-IIa está positivamente asociada con la terneza de la carne, mientras que la MyHC-IIx no mostró efecto significativo.

En las razas criollas colombianas, la raza Romosinuano y sus cruces con razas comerciales, han sido ampliamente estudiadas por sus habilidades cárnicas, reportando una buena predisposición genética para la producción de carne de buena calidad, por presentar alta frecuencia de genotipos deseables relacionados con mayor terneza de la carne (Vásquez et al, 2006; Cerón-Muñoz, M. F., Montoya Atehortua, A. E., Trujillo Bravo, E. R., Ramírez Toro, E., & Monsalve Fonnegra, Z. I. (2009); Martínez Correal, 2010; Cuetia Londoño, Alvarez Franco, & Muñoz Florez, (2012); Martinez et al, 2012; Martínez, 2013; ).

Sin embargo, hasta la fecha no se han relatado trabajos donde se relacione las fibras musculares con la calidad de la carne en Romosinuano, por lo tanto, con el objetivo de dilucidar la importancia de la calidad de la carne de esta raza, además de su mérito para su conservación genética, futuros estudios de relación de las fibras musculares y la calidad de la carne de Romosinuano deberían ser recomendados.

#### 4. CONCLUSIONES

Desde hace varios años se ha planteado la relación o la influencia de las fibras musculares sobre las características de calidad de la carne, especialmente sobre la terneza de la misma. Los estudios iniciales fueron realizados a nivel de histoquímica sin

embargo, varias dudas y discrepancias dejaron estos resultados. En la actualidad estudios de proteoma e interactoma parece dar una nueva vía donde se confirma que la terneza de la carne depende de la raza y las propiedades contráctiles y metabólicas específicas de cada músculo, es decir, la asociación de las fibras con la calidad de la carne parece depender específicamente del tipo de músculo (oxidativo o glicolítico) además de la especificidad de cada raza estudiada.

## 5. BIBLIOGRAFÍA

- Bottinelli, R. (2001). Functional heterogeneity of mammalian single muscle fibres: do myosin isoforms tell the whole story. *Pflugers Arch*, 443, 6–17.
- Bowker, B. C., Botrel, C., Swartz, D. R., Grant, a. L., & Gerrard, D. E. (2004). Influence of myosin heavy chain isoform expression and postmortem metabolism on the ATPase activity of muscle fibers. *Meat Science*, 68(4), 587–594.  
<http://doi.org/10.1016/j.meatsci.2004.05.010>
- Bowker, B. C., Grant, a. L., Swartz, D. R., & Gerrard, D. E. (2004). Myosin heavy chain isoforms influence myofibrillar ATPase activity under simulated postmortem pH, calcium, and temperature conditions. *Meat Science*, 67(1), 139–147.  
<http://doi.org/10.1016/j.meatsci.2003.09.016>
- Cerón-Muñoz, M. F., Montoya Atehortua, A. E., Trujillo Bravo, E. R., Ramírez Toro, E., & Monsalve Fonnegra, Z. I. (2009). Marcadores del GEN Leptina en bovinos cruzados con Angus, cebú, romosinuano y blanco orejinegro. *Revista Científica*, 19(4), 371-381. Recuperado en 07 de diciembre de 2016, de [http://www.scielo.org.ve/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0798-22592009000400009&lng=es&tlng=es](http://www.scielo.org.ve/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0798-22592009000400009&lng=es&tlng=es).
- Choi, Y. M., & Kim, B. C. (2009). Muscle fiber characteristics, myofibrillar protein isoforms, and meat quality. *Livestock Science*, 122(2-3), 105–118.  
<http://doi.org/10.1016/j.livsci.2008.08.015>
- Choi, Y. M., Ryu, Y. C., & Kim, B. C. (2006). EFFECT OF MYOSIN HEAVY CHAIN ISOFORMS ON MUSCLE FIBER CHARACTERISTICS AND MEAT QUALITY IN PORCINE LONGISSIMUS MUSCLE. *Journal of Muscle Foods*, 17, 413–427.  
<http://doi.org/10.1111/j.1745-4573.2006.00060.x>
- Chriki, S., Gardner, G. E., Jurie, C., Picard, B., Micol, D., Brun, J.-P., ... Hocquette, J.-F. (2012). Cluster analysis application identifies muscle characteristics of importance for beef tenderness. *BMC Biochemistry*, 13(1), 29. <http://doi.org/10.1186/1471-2091-13-29>
- Chriki, S., Renand, G., Picard, B., Micol, D., Journaux, L., & Hocquette, J. F. (2013). Meta-analysis of the relationships between beef tenderness and muscle characteristics. *Livestock Science*, 155(2-3), 424–434.  
<http://doi.org/10.1016/j.livsci.2013.04.009>
- Crouse, J. D., Koohmaraie, M., & Seideman, S. D. (1991). The Relationship of Muscle Fibre Size to Tenderness of Beef. *Meat Science*, 30, 295–302.
- Cuetia Londoño, J. A., Alvarez Franco, L. A., & Muñoz Florez, J. E. (2012). Polimorfismo de los genes calpaína, calpastatina y leptina en diez razas bovinas criollas mediante siete

- marcadores de polimorfismos de nucleótido simple (SNPs). Obtenido de Tesis Maestría. Universidad Nacional de Colombia sede Palmira.: <http://www.bdigital.unal.edu.co/10255/1/7409502.2012.pdf>
- Enriquez-valencia, C. E., Malheiros, J. M., Ivan, V.-J., Dal-Pai-Silva, M., & Chardulo, L. A. L. (2016). Cadeia pesada da miosina no crescimento e a maciez da carne de bovinos Nelore. *Ciência & Tecnologia: Fatec-JB, Jaboticabal*, 8(1), 2–6.
- Fry, a C., Allemeier, C. a, & Staron, R. S. (1994). Correlation between percentage fiber type area and myosin heavy chain content in human skeletal muscle. *European Journal of Applied Physiology*, 68, 246 – 251.
- Gorza, L. (1990). Identification of a novel type 2 fiber population in mammalian skeletal muscle by combined use of histochemical myosin ATPase and anti-myosin monoclonal antibodies. *The Journal of Histochemistry and Cytochemistry : Official Journal of the Histochemistry Society*, 38(2), 257–265. <http://doi.org/10.1177/38.2.2137154>
- Guillemin, N., Bonnet, M., Jurie, C., & Picard, B. (2011). Functional analysis of beef tenderness. *Journal of Proteomics*, 75(2), 352–365. <http://doi.org/10.1016/j.jprot.2011.07.026>
- Guillemin, N. P., Jurie, C., Renand, G., Hocquette, J.-F., Micol, D., Lepetit, J., & Picard, B. (2012). Different phenotypic and proteomic markers explain variability of beef tenderness across muscles. *International Journal of Biology*, 4(2), 26–38. <http://doi.org/10.5539/ijb.v4n2p26>
- Hocquette, J. F., Gondret, F., Baéza, E., Médale, F., Jurie, C., & Pethick, D. W. (2010). Intramuscular fat content in meat-producing animals: development, genetic and nutritional control, and identification of putative markers. *Animal*, 4(02), 303. <http://doi.org/10.1017/S1751731109991091>
- Hocquette, J.-F., Lehnert, S., Barendse, W., Cassar-Malek, I., & Picard, B. (2007). Recent advances in cattle functional genomics and their application to beef quality. *Animal*, 1(01), 159. <http://doi.org/10.1017/S1751731107658042>
- Huff Lonergan, E., Zhang, W., & Lonergan, S. M. (2010). Biochemistry of postmortem muscle - Lessons on mechanisms of meat tenderization. *Meat Science*, 86(1), 184–195. <http://doi.org/10.1016/j.meatsci.2010.05.004>
- Hwang, Y. H., Kim, G. D., Jeong, J. Y., Hur, S. J., & Joo, S. T. (2010). The relationship between muscle fiber characteristics and meat quality traits of highly marbled Hanwoo (Korean native cattle) steers. *Meat Science*, 86(2), 456–461. <http://doi.org/10.1016/j.meatsci.2010.05.034>
- Joo, S. T., Kim, G. D., Hwang, Y. H., & Ryu, Y. C. (2013). Control of fresh meat quality through manipulation of muscle fiber characteristics. *Meat Science*, 95(4), 828–836. <http://doi.org/10.1016/j.meatsci.2013.04.044>
- Karlsson, A. H., Klont, R. E., & Fernandez, X. (1999). Skeletal muscle fibres as factors for pork quality. *Livestock Production Science*, 60(2-3), 255–269. [http://doi.org/10.1016/S0301-6226\(99\)00098-6](http://doi.org/10.1016/S0301-6226(99)00098-6)
- Killinger, K. M., Calkins, C. R., Umberger, W. J., Feuz, D. M., & Eskridge, K. M. (2004). Consumer visual preference and value for beef steaks differing in



- marbling level and color. *Journal of Animal Science*, 82(11), 3288–3293.
- Klont, R. E., Brocks, L., & Eikelenboom, G. (1998). Muscle fibre type and meat quality. *Meat Science*, 49S1(98), S219–29. [http://doi.org/10.1016/s0309-1740\(98\)00086-2](http://doi.org/10.1016/s0309-1740(98)00086-2)
- Koohmaraie, M. (1996). Biochemical factors regulating the toughening and tenderization processes of meat. *Meat Science*. Vol. 43. Pag. 193.
- Koohmaraie M., Kent M. P., Shackelford S. D., Veisethe., Wheeler T. L. (2002). Meat tenderness and muscle growth: is there any relationship?. *Meat Science*. Vol. 62. Pag. 345–352
- Lee, S. H., Joo, S. T., & Ryu, Y. C. (2010). Skeletal muscle fiber type and myofibrillar proteins in relation to meat quality. *Meat Science*, 86(1), 166–170. <http://doi.org/10.1016/j.meatsci.2010.04.040>
- Lefaucheur, L. (2006). Myofibre typing and its relationships to growth performance and meat quality. *Archives Tierzucht Dummerstorf*, 49, 4–17.
- Lefaucheur, L. (2010). A second look into fibre typing - Relation to meat quality. *Meat Science*, 84(2), 257–270. <http://doi.org/10.1016/j.meatsci.2009.05.004>
- Lefaucheur, L., & Gerrard, D. (2000). Muscle fiber plasticity in farm mammals. *J. Anim Sci.*, 77(E-Suppl), 1–19. Retrieved from <http://jas.fass.org/cgi/content/abstract/77/E-Suppl/1-a>
- Maltin, C. A., Sinclair, K. D., Warriss, P. D., Grant, C. M., Porter, A. D., Delday, M. I., & Warkup, C. (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. *Animal Science*, 66(2), 341–348.
- Maltin, C. a., Delday, M. I., Sinclair, K. D., Steven, J., & Sneddon, a. a. (2001). Impact of manipulations of myogenesis in utero on the performance of adult skeletal muscle. *Reproduction*, 122(3), 359–374. <http://doi.org/10.1530/reprod/122.3.359>
- Martínez Correal, G. (2010). Plan nacional de acción para la conservación, mejoramiento y utilización sostenible de los recursos genéticos animales de colombia. Obtenido de: <https://coin.fao.org/coin-static/cms/media/12/13346079520090/pna02-arreglado.pdf>
- Martínez R. A., Quiceno J., Gallego J. L., Mateus H., Rodriguez O., Medina P., Ballesteros H. (2012). Desempeño de toretes de las razas criollas Blanco Orejinegro y Romosinuano en prueba de crecimiento en pastoreo. *Revista Colombiana Ciencias Pecuarias*. Vol. 25. Pag.36-45
- Martínez, R. (2013). Nuevos enfoques de conservación, caracterización y mejoramiento de razas bovinas criollas colombianas. En R. Campos Gaona, & C. V. Durán, Consideraciones sobre el mejoramiento genético y factores asociados en bovinos criollos colombianos y grupos multirraciales (págs. 1 - 19). Palmira: Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira - Facultad de Ciencias Agropecuarias - Departamento de Ciencia Animal.
- Montoya A. E., Cerón M. F., Trujillo E., Ramirez E. J. y Angel P. A. 2009. Frecuencia de los marcadores del gen leptina en razas bovinas criollas y colombianas: I. Romosinuano, chino santandereano, sanmartinero y velásquez. *Rev. Cient. (Maracaibo)* v.19 n.1 Maracaibo.
- Pacheco, P. S., Restle, J., Henrique, J., Brondani, I. L., Pascoal, L. L., Celestino, D., ... Freitas, A. K. De.

- (2005). Composição Física da Carcaça e Qualidade da Carne de Novilhos Jovens e Superjovens Carcass Physical Composition and Meat Quality of Steers and Young Steers of Different Genetic Groups O experimento foi conduzido no Setor de, 1691–1703.
- Pereira, P. M. R. C., Pinto, M. F., de Abreu, U. G. P., & de Lara, J. a F. (2009). Características de carcaça e qualidade de carne de novilhos superpreoces de três grupos genéticos. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 44(11), 1520–1527.  
<http://doi.org/10.1590/S0100-204X2009001100021>
- Peter, J. B., Barnard, R. J., Edgerton, V. R., Gillespie, C. a, & Stempel, K. E. (1972). Metabolic profiles of three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. *Biochemistry*, 11(14), 2627–2633.  
<http://doi.org/10.1021/bi00764a013>
- Picard, B., Gagaoua, M., Micol, D., Cassar-Malek, I., Hocquette, J. F., & Terlouw, C. E. M. (2014). Inverse relationships between biomarkers and beef tenderness according to contractile and metabolic properties of the muscle. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 62(40), 9808–9818.  
<http://doi.org/10.1021/jf501528s>
- Picard, B., Lefaucheur, L., Berri, C., & Duclos, M. (2002). Muscle fibre ontogenesis in farm animal species. *Reproduction, Nutrition, Development*, 42, 415–431.  
<http://doi.org/10.1051/rnd:2002035>
- Renand, G., Picard, B., Touraille, C., Berge, P., & Lepetit, J. (2001). Relationships between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls. *Meat Science*, 59(1), 49–60.  
[http://doi.org/10.1016/S0309-1740\(01\)00051-1](http://doi.org/10.1016/S0309-1740(01)00051-1)
- Renner, M. (1990). Review: Factors involved in the discoloration of beef meat. *International Journal of Food Science and Technology*, 25, 613–630.
- Rivero, J. L., Talmadge, R. J., & Edgerton, V. R. (1997). A sensitive electrophoretic method for the quantification of myosin heavy chain isoforms in horse skeletal muscle: histochemical and immunocytochemical verifications. *Electrophoresis*, 18(11), 1967–1972.
- Saccà, E., Corazzin, M., Pizzutti, N., Lippe, G., & Piasentier, E. (2015). Early post mortem expression of genes related to tenderization in two Italian Simmental young bulls' skeletal muscles differing in contractile type. *Animal Science Journal*, 1 – 8.  
<http://doi.org/10.1111/asj.12386>
- Schiaffino, S., Gorza, L., Sartore, S., Saggin, L., Ausoni, S., Vianello, M., Lømo, T. (1989). Three myosin heavy chain isoforms in type 2 skeletal muscle fibres. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 10(3), 197–205.
- Schiaffino, S., & Reggiani, C. (2011). Fiber Types in Mammalian Skeletal Muscles. *Physiological Reviews*, 91(4), 1447–1531.  
<http://doi.org/10.1152/physrev.00031.2010>
- Serrano, a L., Pérez, M., Lucía, A., Chicharro, J. L., Quiroz-Rothe, E., & Rivero, J. L. (2001). Immunolabelling, histochemistry and in situ hybridisation in human skeletal muscle fibres to detect myosin heavy chain expression at the protein and mRNA level. *Journal of Anatomy*, 199(3), 329–337.
- Staron, R. S., Hagerman, F. C., Hikida, R. S., Murray, T. F., Hostler, D. P., Crill, M. T., ... Toma, K. (2000). Fiber type composition of the vastus lateralis muscle of young men and women. *The Journal of Histochemistry and Cytochemistry : Official Journal of the*

- Histochemistry Society*, 48(5), 623–629. <http://doi.org/10.1097/00005768-199905001-01645>
- Tait, R. G., Wilson, D. E., & Rouse, G. H. (2005). Prediction of retail product and trimmable fat yields from the four primal cuts in beef cattle using ultrasound or carcass data. *Journal of Animal Science*, 83(6), 1353–1360.
- Termin, a, Staron, R. S., & Pette, D. (1989). Myosin heavy chain isoforms in histochemically defined fiber types of rat muscle. *Histochemistry*, 92(6), 453–457. <http://doi.org/10.1007/BF00524756>
- Troy, D. J., & Kerry, J. P. (2010). Consumer perception and the role of science in the meat industry. *Meat Science*, 86(1), 214–226. <http://doi.org/10.1016/j.meatsci.2010.05.009>
- Vásquez, R., Martínez, R., Ballesteros, H., Grajales, H., Abuabara, Y. & Pérez, J. E. (2006). El ganado Romosinuano en la producción de carne en Colombia. Bogotá: Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria – CORPOICA –.
- Vásquez R. E., Ballesteros H. H., Muñoz C. A. 2007. Factores asociados con la calidad de la carne. I parte: la terneza de la carne bovina en 40 empresas ganaderas de la región Caribe y el Magdalena Medio. *Revista Corpoica – Ciencia y Tecnología Agropecuaria*. Vol. 8. Pag. 60-65.
- Verbeke, W., Van Wezemael, L., de Barcellos, M. D., Kügler, J. O., Hocquette, J. F., Ueland, Ø., & Grunert, K. G. (2010). European beef consumers' interest in a beef eating-quality guarantee. Insights from a qualitative study in four EU countries. *Appetite*, 54(2), 289–296. <http://doi.org/10.1016/j.appet.2009.11.013>
- Wegner, J., Albrecht, E., & Fiedler, I. (2000). Growth-and breed-related changes of muscle fiber characteristics in cattle. *Journal of Animal Science*, 78(6), 1485–1496. Retrieved from <http://jas.fass.org/content/78/6/1485.short>
- Zamora, F., Debiton, E., Lepetit, J., Lebert, a., Dransfield, E., & Ouali, a. (1996). Predicting variability of ageing and toughness in beef M. Longissimus lumborum et thoracis. *Meat Science*, 43(3-4), 321–333. [http://doi.org/10.1016/S0309-1740\(96\)00020-4](http://doi.org/10.1016/S0309-1740(96)00020-4)
- Zhang, M., Liu, Y., Fu, C., Wang, J., Chen, S., Yao, J., & Lai, S. (2014). Expression of MyHC genes, composition of muscle fiber type and their association with intramuscular fat, tenderness in skeletal muscle of Simmental hybrids. *Molecular Biology Reports*, 41(2), 833–840. <http://doi.org/10.1007/s11033-013-2923-6>
- Zhao, C., Zan, L., Wang, Y., Scott Updike, M., Liu, G., Bequette, B. J., ... Song, J. (2014). Functional proteomic and interactome analysis of proteins associated with beef tenderness in Angus cattle. *Livestock Science*, 161(1), 201–209. <http://doi.org/10.1016/j.livsci.2013.11.013>