



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

ESCUELA DE BIOLOGÍA

“Determinación de la contribución del tendón a la contractilidad en el músculo biventer cervicis de *Gallus domesticus*”

Tesis que para obtener el título de

BIÓLOGO

PRESENTA:

Ricardo Pérez Linares

TUTOR: Dr. Salvador Galicia Isasmendi



Junio de 2015

Agradezco al **Dr. Salvador**  
por ser mi guía en esta etapa de la carrera,  
la paciencia, sus explicaciones,  
y sobre todo por ser una gran persona.

Al **Dr. Juan**  
el apoyo brindado, sus clases incomparables  
y también por compartir su idiosincrasia.

A los **Profesores**  
que fueron parte de mi formación como  
biólogo.

**A mis padres**  
por la confianza, el amor, el esfuerzo,  
las preocupaciones, los consejos,  
y sus enseñanzas.

**A mis hermanos**  
por la vida compartida,  
inimaginable sin ustedes.

**A Maggi**  
por el cariño, la comprensión y paciencia.

## ÍNDICE

1. Resumen.
2. Introducción.
  - 2.1. El modelo viscoelástico.
  - 2.2. Elementos contráctiles.
    - 2.2.1. Estructura y composición del músculo.
    - 2.2.2. Acople excitación contracción.
    - 2.2.3. El papel de los elementos contráctiles en el ciclo contracción-relajación.
  - 2.3. Elementos elásticos.
    - 2.3.1. Estructura y composición del tendón.
    - 2.3.2. El papel de los elementos elásticos en el ciclo de contracción relajación.
3. Planteamiento del problema.
4. Hipótesis y Objetivos.
5. Material y Método.
6. Resultados.
7. Discusión.
8. Conclusión.
9. Bibliografía.

## RESUMEN.

El presente estudio fue diseñado para explorar la contribución del tendón a la contractilidad del músculo biventer cervicis del *Gallus domesticus*, el cual es un músculo poco estudiado y con una anatomía poco común, ya que está formado por dos porciones musculares unidas por un tendón aproximadamente 3 veces más largo que la porción muscular. Se seleccionaron al azar 9 músculos de individuos en la edad E21-P1 y para contracciones de tipo isométrico se les midió la amplitud, duración, derivada de contracción y derivada de relajación de la sacudida simple. Se realizó una prueba de análisis de varianza anidado para cada una de las variables tomando como factor de anidamiento al pollo y 2 factores fijos: (i) tendón a 3 longitudes (tendón completo, tendón escindido mecánicamente a la mitad y sin tendón) y (ii) estiramiento a 5 niveles ( $\Delta$  1 mm). Los resultados mostraron que el componente elástico representado por el tendón no afecta la eficiencia de la contracción en este músculo, puesto que para las tres longitudes de tendón se observaron valores de cinética similares. Se encontró además que las propiedades de la sacudida simple no dependen de la longitud del tendón, sin embargo sí aumentan con el estiramiento ( $\Delta$  1 mm). El valor de la mediana en miligramos para la amplitud de la sacudida simple al 80% del tendón completo, mitad y sin tendón, fue de 150, 100, y 90 respectivamente ( $p = 0.35$ ), de 0.77, 0.65, y 0.45 mgrs msec<sup>-1</sup> para la derivada de contracción ( $p = 0.398$ ), -0.66, -0.49, y -0.44 mgrs msec<sup>-1</sup> para la derivada de relajación ( $p = 0.294$ ), y 75.4, 85.7, y 88.7 msec para la duración ( $p = 0.605$ ). Los resultados permiten concluir que no existen diferencias en las propiedades de la sacudida simple por acortamiento del tendón así que la contribución de este a los ciclos de contracción relajación como almacén de energía potencial parece no ser importante en este modelo muscular. Se sabe que otros músculos, en los cuales sus elementos elásticos no almacenan energía potencial, tienen por papel funciones posturales y en ellos sus elementos elásticos funcionan como meros transmisores de tensión. Por lo que una función similar puede ser propuesta para el músculo biventer cervicis cuya ubicación en el cuello parecería acorde con este supuesto. Pero resulta importante, para estudios posteriores, definir la rigidez del tendón la cual de ser alta proporcionaría soporte adicional a la hipótesis de que el músculo biventer cervicis cumple funciones de mantenimiento postural.

**ANEXOS:****Abreviaturas.**

ALPES - aves libres de patógenos específicos

C - contracción

CE - elemento contractil

dc - derivada de contracción

df - grados de libertad

dr - derivada de relajación

dt - diferencia de tiempo

E - estiramiento

E11 - 11 días embrionarios

E21 - 21 días embrionarios

gr - gramos

grs - gramos

HO - hueso occipital

Hz - hertz

KHz - kilo hertz

mc - músculo complexus

mg - miligramos

mM - milíolar

ms - músculo spinalis

mseg - milisegundos

p - valor de probabilidad

P1 - postnatal 1

PEE - elemento elástico en paralelo

R - relajación

s - sumación

SEE - elemento elástico en serie

seg - segundos

SS - suma de cuadrados

st - sacudida simple

T - tendón

t - tetanización

Túbulos T - túbulos transversos

UMT - unión miotendinosa

UOT - unión osteotendinosa

vi - vientre inferior

vs - vientre superior

## **INTRODUCCIÓN.**

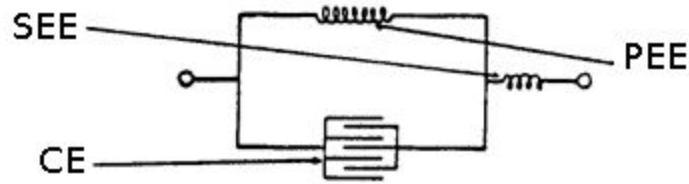
### **El modelo viscoelástico.**

Constituye uno de los modelos más empleados en la representación funcional del músculo esquelético, este modelo considera el tejido muscular como un material viscoelástico formado por la combinación de un sólido elástico y un fluido viscoso. Casi todo el tejido conectivo, es decir, piel, hueso, cartílago, tendón y ligamento, puede ser considerado como un material viscoelástico (Abrahams, 1967).

La elasticidad presente en el músculo se refiere a la propiedad de regresar a su forma original, después de haber sido deformado (Alexander, 1988). La elasticidad implica un cambio de longitud directamente proporcional a la fuerza o carga aplicada. Las propiedades viscosas son caracterizadas como dependientes de tiempo, el comportamiento del biomaterial es viscoso, porque la tensión decrece con el tiempo, y elástico, porque el espécimen mantiene algunos grados de tensión. En los materiales viscoelásticos, gran parte de la energía es absorbida durante la carga y es disipada durante la descarga (Taylor, 1990).

Si bien en el modelo viscoelástico los elementos contráctiles formados por la sarcómera producen la fuerza contráctil que genera el trabajo mecánico, los elementos viscoelásticos resultan importantes durante los ciclos de contracción relajación porque permiten almacenar energía antes de la contracción (pre-acortamiento) y al ser liberada durante la contracción esta se suma a la tensión producida por los elementos contráctiles permitiendo incrementar la tensión muscular (Taylor, 1990).

Las propiedades mecánicas del músculo pueden ser representadas (Figura 1) fundamentalmente por un elemento contráctil (CE), un elemento elástico en paralelo (PEE), y un elemento elástico en serie (SEE).



**Figura 1. Diagrama esquemático de los componentes mecánicos del músculo.** En esta figura se representan las características visco-elásticas de los elementos músculo tendinosos; el tendón se encuentra localizado "en serie" respecto del elemento contráctil (fibra muscular) y del tejido conjuntivo (endomisio, perimisio, epimisio) que constituye otra porción del componente elástico más el sarcolema, este último colocado "en paralelo". **CE**, elemento contráctil; **PEE**, elemento elástico en paralelo; **SEE**, elemento elástico en serie [Modificado de (mazinger.sisib.uchile.cl)].

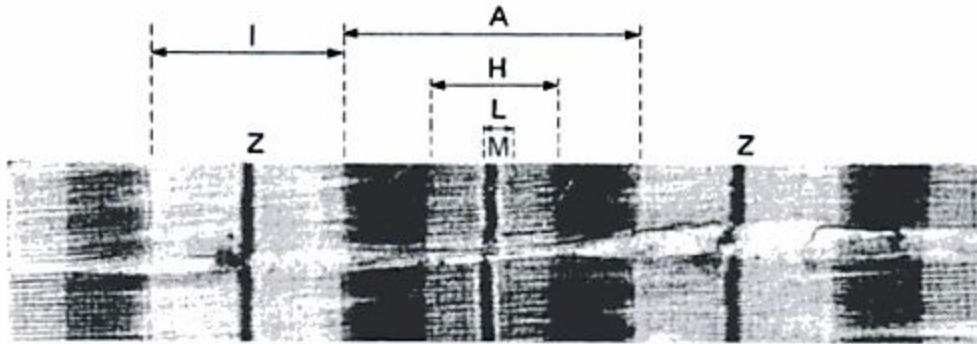
### Elementos contráctiles.

#### Estructura y composición del músculo.

Las fibras del músculo esquelético son células multinucleadas, formadas por la fusión de células uninucleadas alargadas llamadas mioblastos. Las fibras maduras pueden ser tan largas como el músculo del cual forman parte, y tener un diámetro de entre 10 y 100  $\mu\text{m}$ . La mayor parte del interior de la fibra consiste de filamentos de proteínas que constituyen el aparato contráctil, también llamado miofibrillas. Las miofibrillas están rodeadas por sarcoplasma que contiene mitocondrias, el sistema de membranas internas del retículo sarcoplásmico y el sistema T (Keynes & Aidley, 2001a).

En el músculo esquelético y cardíaco las miofibrillas tienen un patrón típico de bandas cruzadas, este patrón resulta de la interdigitación de miofilamentos de proteína dentro de las miofibrillas. Una sola miofibrilla contiene una serie de sarcómeros definidos por la presencia de la línea Z en ambos extremos, la distancia entre dos líneas Z es la longitud del sarcómero. A través de cada línea Z los filamentos delgados de actina se interdigitan con los filamentos gruesos de miosina, los filamentos de miosina tienen un engrosamiento central que forma la línea M. La parte del sarcómero que comprende únicamente los filamentos de

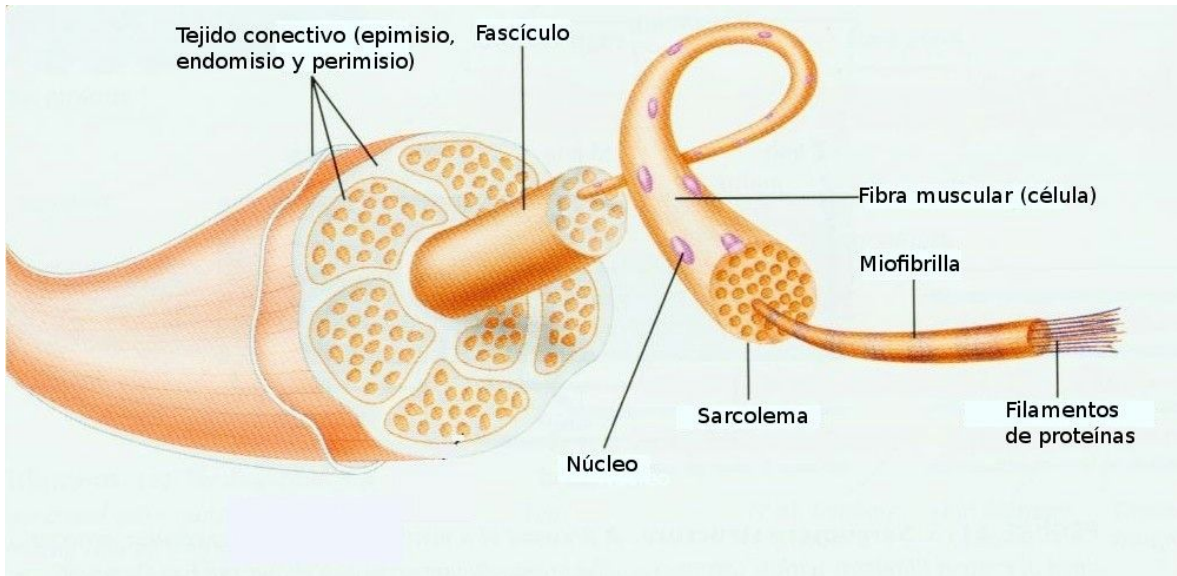
actina es llamada banda I, mientras que la parte atravesada por la longitud total del filamento de miosina es la banda A (Keynes & Aidley, 2001b; Kisia & Onyango, 2005; Figura 2).



**Figura 2. Patrón típico de bandeo del músculo esquelético.** En esta microfotografía se muestra el patrón de estriación de una fibra de músculo esquelético de vertebrados por el método de microscopía electrónica (Modificado de Keynes y Aidley, 2001).

La banda A, por lo tanto, posee dos zonas, una que consiste solo de los filamentos de miosina, la zona H, y una segunda región en medio de la zona H, la zona L, que puede distinguirse como una región clara a los lados de la línea M (Kisia & Onyango, 2005).

La fibra muscular está delimitada por el sarcolema, que se une a una capa delgada de tejido conectivo (el endomisio). El grupo de fibras musculares está rodeado por una vaina de tejido conectivo (el perimisio) y el músculo completo se encuentra dentro de una vaina de tejido conectivo llamada epimisio (Figura 3). Esas vainas de tejido conectivo son continuas con las inserciones y tendones que sirven para sujetar el músculo con el esqueleto (Keynes & Aidley, 2001a; Herzog, 2007b).



**Figura 3. Estructura básica del músculo esquelético.** Se muestra la disposición de las fibras musculares dentro de un músculo y algunas de las estructuras (núcleo, sarcolema y filamentos proteicos) características de las fibras musculares individuales (Modificado de [[http://163.178.103.176/Fisiologia/general/activ\\_bas\\_3/g335a.jpg](http://163.178.103.176/Fisiologia/general/activ_bas_3/g335a.jpg)]).

### **Acople excitación contracción.**

El mecanismo de acople excitación contracción en el músculo esquelético puede definirse como la secuencia de eventos que ocurren desde la generación del potencial de acción en la fibra nerviosa hasta el inicio de la generación de tensión en la fibra muscular (Calderón et al., 2009).

La contracción del músculo requiere de una serie de pasos coordinados y repetidos, e inicia en la unión neuromuscular, donde el sistema nervioso se comunica con el músculo vía motoneurona (eferente). La señal viaja por la neurona hasta alcanzar la terminal nerviosa (botón sináptico), donde la acetilcolina es liberada en la sinapsis. La acetilcolina se une a los receptores del sarcolema, provocando una despolarización de la membrana mediante cambios de conductancia dependientes de voltaje inicialmente del  $\text{Na}^+$  y luego, con cierto retraso, del  $\text{K}^+$ . Cada terminal nerviosa controla un grupo de miocitos; juntos, el

botón sináptico y los miocitos constituyen una unidad motora (Sandow, 1952; Kaplan, 2014).

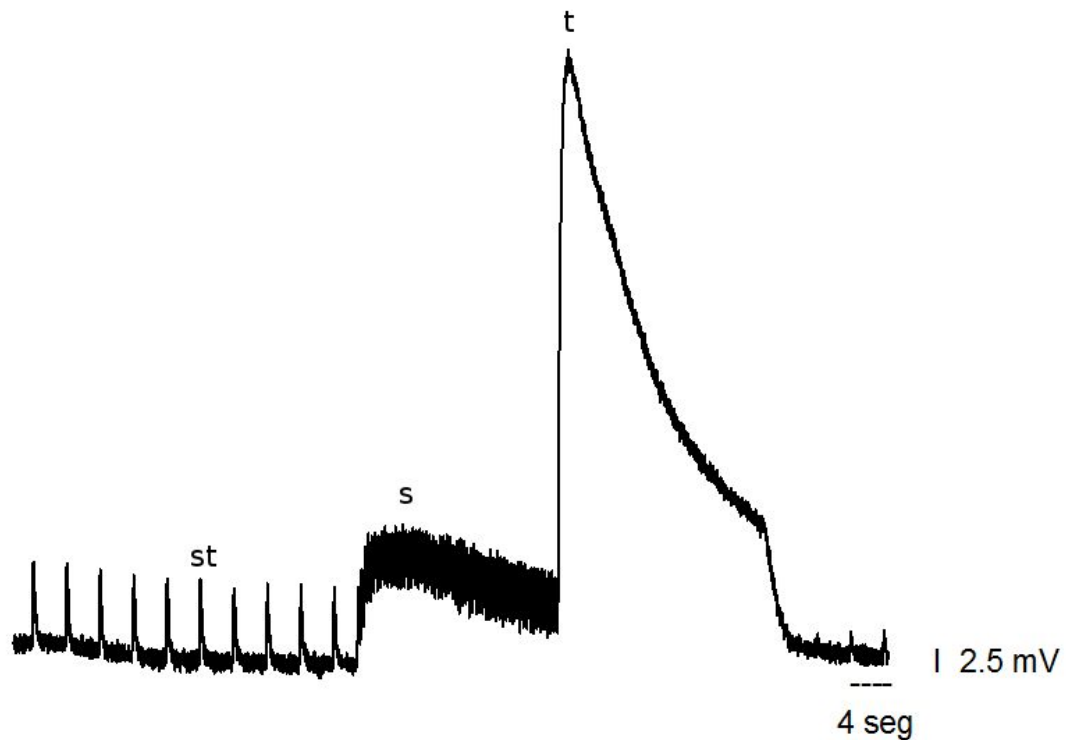
La despolarización desencadena un potencial de acción en el sarcolema, el potencial de acción se propaga a lo largo del sistema de túbulos transversos (túbulos-T), los túbulos-T viajan en los tejidos musculares al retículo sarcoplásmico, una vez que el potencial de acción llega al retículo sarcoplásmico se libera  $\text{Ca}^{2+}$ , lo que resulta en un aumento transitorio de la concentración de  $\text{Ca}^{2+}$  en el sarcoplasma. Los iones de calcio se unen a una subunidad reguladora en la troponina, provocando un cambio en la conformación de la tropomiosina que ahora expone los sitios de unión a miosina en el filamento delgado de actina. La subsecuente degradación de acetilcolina por la enzima acetilcolinesterasa resulta en el término de la señal, la recaptura del  $\text{Ca}^{2+}$  por el retículo sarcoplásmico y la repolarización del sarcolema (Kaplan, 2014).

Por lo general, los registros transitorios de  $\text{Ca}^{2+}$  presentan las siguientes características cinéticas: 1) una fase de ascenso, que refleja la salida de  $\text{Ca}^{2+}$  del retículo sarcoplásmico y su presencia, en forma libre, en el sarcoplasma, 2) un pico máximo, cuando se detiene la salida de  $\text{Ca}^{2+}$  y 3) una fase de caída, que representa la activación de los mecanismos de remoción del  $\text{Ca}^{2+}$  libre en el sarcoplasma (Calderón et al., 2009).

Las tasas de la tensión desarrollada y relajación son altamente dependientes de la temperatura. El tamaño de una sola sacudida es la misma para determinadas condiciones. Sin embargo, si las condiciones cambian, la fibra muscular puede responder con una sacudida de un tamaño diferente. La fatiga, por ejemplo, produce pequeñas sacudidas donde ciertos fármacos resultan en sacudidas grandes (Dowben, 1980).

La pronta estimulación de una fibra muscular después de una sacudida simple produce una segunda sacudida de mayor amplitud que la primera, a este proceso se le llama facilitación. Si una fibra muscular es estimulada repetidamente con pulsos próximos entre sí ocurre la adición parcial de las contracciones, esto

es, se inicia una nueva contracción cuando aún no se ha completado la relajación de la primera, como resultado se obtiene un gran pico de tensión. Si una fibra muscular es estimulada repetidamente a una frecuencia alta, obtenemos como resultado una contracción llamada tetánica. La sacudida simple no puede ser detectada individualmente durante una tetanización. La tensión de una tetanización es mucho más grande que la tensión máxima generada por una sola sacudida simple, y puede mantenerse constante si la estimulación continua o hasta que las fibras musculares se fatiguen (Figura 4). Las sacudidas simples en un músculo rojo de cinética lenta, se fusionan en una tetanización cuando el músculo es estimulado 20 veces por segundo, por otra parte, un músculo blanco de cinética rápida requiere de 60 a 100 estímulos por segundo para la fusión (Dowben, 1980; González, 1998).



**Figura 4. Respuestas típicas (sacudida simple st, sumación s y tetanización t) de la contracción muscular obtenidas al aplicar pulsos cuadrados de corriente.** Si un músculo es vuelto a estimular después de completar la fase de relajación, la segunda sacudida simple es de la misma magnitud que la primera; si un músculo es re-estimulado antes de completar la fase de relajación, la segunda sacudida simple es sumada a la primera, como resultado se obtiene una respuesta de sumación; si un músculo es estimulado tan rápidamente que no tiene oportunidad de relajarse entre cada estímulo, ocurre una contracción máxima sostenida conocida como tetanización (Pérez-Linares et al., 2015).

### **El papel de los elementos contráctiles en el ciclo contracción-relajación.**

Los músculos esqueléticos son los motores del cuerpo, se encuentran unidos a los huesos y el ciclo de contracción-relajación les permite ser usados en actividades diarias como la locomoción, mantenimiento de la postura, respiración, alimentación, ejecución de movimientos, entre otras (Fukunaga et al., 2000). Cuando los músculos se contraen, ejercen una fuerza (tensión) y se acortan cuando se les permite. Una contracción *isométrica* no permite el acortamiento del músculo, a diferencia, de una contracción *isotónica* en la cual se permite el

acortamiento del músculo manteniendo constante la tensión que usualmente es medida en newton ó gramos (Keynes & Aidley, 2001a).

El músculo alcanza su máxima tensión cuando todas las fibras musculares son activadas simultáneamente por un estímulo eléctrico alto, sin embargo, un estímulo eléctrico de baja intensidad puede no producir una contracción del músculo; esto es porque el flujo de corriente es muy pequeño para excitar cualquiera de las fibras nerviosas, al incrementar la intensidad del estímulo más fibras nerviosas son excitadas, entonces más unidades motoras son activadas y la tensión crece, para realizar un esfuerzo sostenido las diferentes unidades motoras de un músculo trabajan en relevos para no caer en fatiga muscular, este mecanismo provee una vía para regular la fuerza muscular necesaria para movimientos suaves o enérgicos (González, 1998; Keynes & Aidley, 2001a).

### Elementos elásticos.

#### Estructura y composición del tendón.

El tendón es un tejido que une el músculo con el hueso, se presenta en una variedad de formas y tamaños dependiendo de la morfología, fisiología y características mecánicas del hueso y músculo en que se encuentra. Usualmente el tendón tiene un color blanco brillante y tiene la forma de una banda delgada, consiste de una fracción externa que conecta el músculo con el hueso, generalmente conocida como tendón, y una interna que provee un área de anclaje para las fibras musculares, denominada aponeurosis (Herzog, 2007a; Figura 5).



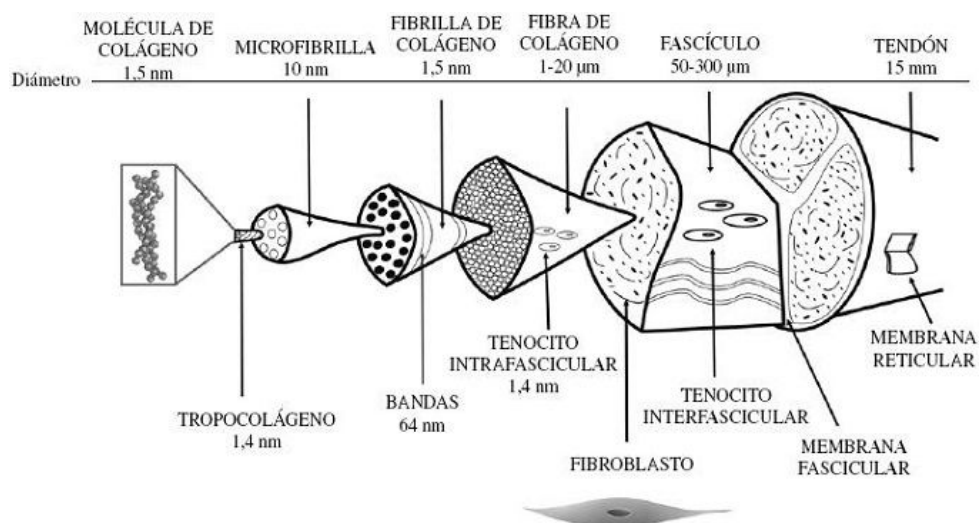
**Figura 5. Ilustración esquemática de un músculo bipenniforme.** Se muestra identificada la aponeurosis (membrana fibrosa que envuelve el músculo) y el tendón (Modificado de Ito et al., 1998).

Los tendones y ligamentos poseen tres zonas específicas en toda su longitud: (1) el punto de unión músculo-tendón se denomina unión miotendinosa (UMT); (2) la unión tendón-hueso recibe el nombre de unión osteotendinosa (UOT); y (3) la zona media o cuerpo del tendón. Los tendones están compuestos de colágeno en un 30% y de elastina en un 2%, todo ello en el seno de una matriz extracelular que contiene hasta un 68% de agua. El colágeno representa alrededor del 70% del peso seco del tendón (Jurado & Medina, 2008).

El colágeno posee como unidad mínima estructural al tropocolágeno, una única proteína larga y delgada que se caracteriza por la predominancia de los aminoácidos glicina, prolina, hidroxiprolina (única para el colágeno) e hidroxilisina (Jurado & Medina, 2008).

Cinco unidades de tropocolágeno forman una microfibrilla y las microfibrillas agregadas forman subfibrillas. Grupos de subfibrillas a su vez forman fibrillas, siendo este nivel de organización en el tendón el que conforma el patrón típico de bandas longitudinales. Las fibrillas agregadas forman fibras y un conjunto de fibras forman un fascículo, varios fascículos forman el tendón completo (Figura 6). Algunos tendones se encuentran rodeados por líquido sinovial, el cual reduce la fricción generada por su movimiento y el tejido que lo rodea (Herzog, 2007a).

En la superficie del tendón y envolviéndolo se encuentra una membrana, denominada epitendón. En su superficie interna el epitendón se continúa con una delgada capa de tejido conectivo compuesta de fibrillas de colágeno, proteoglicanos y elastina, el endotendón, y contiene vasos sanguíneos, capilares linfáticos y nervios. El epitendón está envuelto por el paratendón, tejido areolar laxo que funciona como una vaina que promueve el libre movimiento y es la cubierta más externa del tendón. El epitendón y el paratendón juntos se denominan peritendón. Estas diferentes capas y tipos de tejido conectivo son de importancia fundamental en propiedades mecánicas como el movimiento libre y la elongación (Resnick & Kang, 2000).



**Figura 6. Estructura del tendón.** Organización jerárquica microestructural del tendón, desde la molécula de tropocolágeno, hasta el tendón completo (Tomado de Carmona & Lopez, 2011).

En el tendón, muy cerca de la unión miotendinosa, se encuentra el órgano tendinoso de Golgi, que está compuesto de terminaciones nerviosas especializadas. Cada órgano tendinoso de Golgi conecta los fascículos tendinosos con aproximadamente 10 fibras musculares y se contacta mediante una fibra aferente al cordón espinal. Cuando el músculo se contrae, la tensión es transferida al tendón, causando que las fibras de colágeno compriman la terminación nerviosa y se originen potenciales de acción. El órgano tendinoso de Golgi es pues un mecanorreceptor que monitorea la tensión muscular e inhibe a la motoneurona alfa del músculo correspondiente durante la contracción isométrica. También puede excitar la motoneurona alfa durante movimientos cíclicos (Herzog, 2007a).

La región de unión entre las fibras musculares y la fijación tendinosa se denomina unión miotendinosa o musculotendinosa. En esta unión, las fibras musculares de forma variable se hacen más gruesas y continúan con los haces fibrosos del tendón. El estrés transferido del músculo hacia el tendón es considerablemente reducido en esta región (Resnick & Kang, 2000).

La unión osteotendinosa es la inserción gradual del tendón en el hueso o fibrocartílago, la transición de tejido blando a hueso sucede en un grosor de 1 mm, lo que dota a esta zona de una complejidad estructural considerable. La unión del tendón al hueso se denomina entesis, se han descrito dos tipos de entesis: fibrosa y fibrocartilaginosa, cada una de ellas corresponde a una zona ósea determinada. Así, la entesis fibrosa ocurre en la diáfisis de los huesos largos y se le denomina inserción indirecta; por otro lado, la entesis fibrocartilaginosa es típica de la epífisis de los huesos largos y se conoce como inserción directa (Jurado & Medina, 2008).

Cuando el tendón se ancla a la epífisis del hueso (inserción directa), se pueden observar cambios morfológicos sobre cuatro zonas distintas: tejido del tendón fibroso; tejido fibrocartilaginoso; tejido fibrocartilaginoso calcificado; y hueso. La transición de tendón a tejido fibrocartilaginoso se caracteriza por poseer una alta densidad de proteoglicanos. Los vasos sanguíneos están generalmente ausentes de la zona de fibrocartílago. La cantidad de fibrocartílago presente en la unión osteotendinosa varía ampliamente entre tendones, y entre regiones de la misma inserción. La zona de fibrocartílago calcificado es evidente por la presencia de una o más líneas que indican la transición entre el fibrocartílago no calcificado y calcificado. La zona de fibrocartílago calcificado se encuentra adyacente al hueso (Herzog, 2007a).

Cuando el tendón se ancla en la diáfisis del hueso (inserción indirecta), la zona fibrocartilaginosa no existe y las fibras de colágeno superficial se mezclan con el periostio que cubre la superficie del hueso. La transición gradual del tejido fibroso a hueso puede ayudar a distribuir fuerzas sobre el sitio de anclaje, de este modo, se minimiza la concentración de estrés local (Herzog, 2007a; Jurado et al., 2008).

### **El papel de los elementos elásticos en el ciclo de contracción-relajación.**

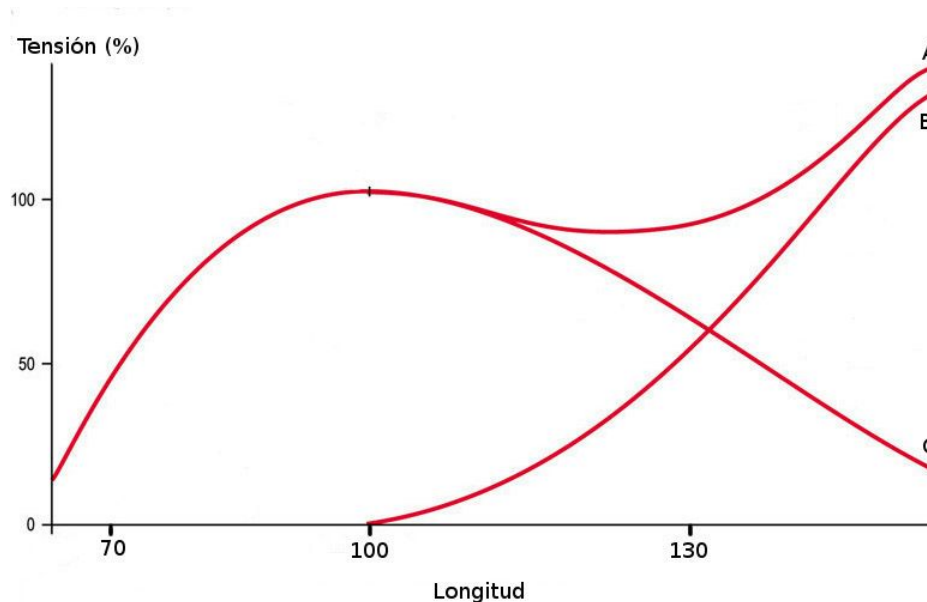
Un músculo está relajado o en estado de reposo cuando no recibe estimulación nerviosa. El músculo en estado de reposo es elástico y las fibras de colágeno que lo rodean mantienen su forma durante esta fase. El músculo resiste el estiramiento más allá de la longitud de reposo la cual corresponde a la longitud del músculo en el cuerpo en una posición pasiva. La resistencia al estiramiento procede de las fibras de colágeno que rodean la fibra muscular, por lo que cuando un músculo se contrae, primero debe vencer la resistencia del tejido conectivo (fibras de colágeno) que actúa como un elemento elástico en paralelo al elemento contráctil y la masa que debe mover representa una resistencia externa denominada carga (Kardong, 2007).

La fuerza generada por el elemento contráctil puede ser transmitida por el tendón (elementos elásticos en serie) a un punto distante, mejorando la tensión efectiva del músculo completo y el control de la fuerza, esto implica que el rendimiento no solo es influido por la fuerza que provee el músculo, sino también por los elementos elásticos de acuerdo con su posición anatómica y a diferencias especie específicas (Ker et al., 2000; Alexander, 2002; Kardong, 2007).

El elemento contráctil no se relaja activamente, la relajación ocurre espontáneamente y está relacionada con la cantidad de tejido conectivo que rodea la fibra muscular. Los músculos con más tejido conectivo no sólo son más resistentes al estiramiento, también, muestran una gran tendencia para regresar a la longitud de reposo una vez que la contracción ha terminado (Dowben, 1980).

Si bien los elementos elásticos pueden visualizarse como resortes, estos no obedecen completamente la ley de Hooke (Alexander, 2003), es decir, la resistencia al estiramiento no es proporcional a la cantidad de fuerza aplicada. Una demostración de esto es el comportamiento de la curva longitud-tensión mostrada en la Figura 7 (curva B), la cual muestra un incremento gradual para el estiramiento pasivo. Sin embargo, la curva no es lineal. El tejido conectivo limita el

acortamiento o estiramiento en el músculo de un 15% o a veces hasta un 30% desde la longitud de reposo (Dowben, 1980).



**Figura 7. Relación entre longitud y tensión en el estiramiento pasivo del sistema músculo-tendón.** Los puntos de 100% en ambos ejes representan respectivamente, la longitud de reposo y la tensión máxima. El incremento de la curva B simboliza el efecto del estiramiento pasivo sobre los elementos elásticos; la curva C simula el comportamiento del elemento contráctil a varias longitudes y la curva A se obtiene del sistema completo. Las curvas anteriores implican que los componentes activo y elástico cooperan en la producción de fuerza (Modificado de [<http://163.178.103.176/Fisiologia/general/musculos/Davies96.jpg>]).

El papel del estiramiento pasivo en la contractilidad muscular puede ser estudiado mediante dos tipos de técnicas denominadas: balísticas y estáticas, en ellas se aplica mediante diferentes métodos una fuerza externa para producir el estiramiento (Taylor, 1990).

La técnica de estiramiento balístico supone la realización de movimientos rítmicos de rebote, lanzamientos o balanceos en los cuales se produce un gran aumento de la longitud muscular por unidad de tiempo. El músculo sometido a estiramiento es trasladado hacia el final del rango de movimiento por una fuerza

externa o por la musculatura agonista al movimiento, bajo estas condiciones puede observarse un incremento notable en la fuerza producida por el músculo.

En el estiramiento estático, el movimiento y la elongación de los tejidos se produce con gran lentitud, sobre la base de una posición constante, lo que supone una mayor protección para los tejidos blandos. Dentro de esta técnica de estiramiento se pueden diferenciar 2 formas de trabajo distintas; el estiramiento estático-pasivo y el estiramiento estático-activo. En la técnica de estiramiento estático-pasivo, el individuo no hace ninguna contribución o contracción activa en el momento del estiramiento, dejando toda la musculatura relajada, de tal forma que el estiramiento es realizado por un agente externo. Por su parte, en la técnica de estiramiento estático-activo, el individuo mantiene la posición de estiramiento gracias a la activación isométrica de la musculatura agonista al movimiento (Ayala et al., 2012).

Gracias a estas técnicas sabemos que una porción de la energía gastada durante la deformación del tendón no es recuperada (histéresis) y que aproximadamente entre 89% y 94% de la energía asociada con el estiramiento del tendón se recupera cuando la carga sobre el tendón es removida (Alexander, 1984; Wang et al., 1995b; Ker et al., 2000; Ettema, 2001; Alexander, 2002; Kubo et al., 2003; Herzog, 2007a). Dependiendo del músculo al que se encuentre asociado, el tendón puede estar sujeto a cargas estáticas prolongadas, tal como aquellos músculos que mantienen la postura o que participan en la locomoción. Los materiales biológicos como el tendón muestran un marcado comportamiento elástico, sin embargo, pueden sufrir una ruptura cuando se mantienen bajo estrés prolongado (Wang et al., 1995a).

Ker et al. (1988) sostienen que los tendones delgados requieren fibras musculares largas, que permitan cambios de longitud, para compensar la deformación del tendón durante la contracción muscular. En contraste, los tendones gruesos se deforman menos, y pueden no necesitar fibras largas en el músculo correspondiente.

En conclusión, los tendones son estructuras altamente resistentes pues en las extremidades de mamíferos grandes soportan gran cantidad de tensión (20-80 Mpa) durante la carrera (Alexander, 1984; Wang et al., 1995a; Wang et al., 1995b; Ker et al., 2000), además son capaces de almacenar y liberar energía, esta propiedad es de considerable importancia para la evolución del sistema locomotor, particularmente en vertebrados que se mueven a altas velocidades como algunos mamíferos ungulados. Los músculos proximales de las extremidades de estos animales se caracterizan por su estructura, multipenada de fibra corta, con tendones largos que se extienden distalmente a los dedos de las patas, cuando se activan estos músculos son capaces de generar grandes fuerzas, sin embargo, por tener fibras musculares relativamente cortas, los cambios de longitud son limitados. Por lo tanto, parte de los cambios de longitud en esa unidad músculo-tendón es probable que ocurran en mayor medida dentro del tendón (Ker et al., 1988).

El ciclo de almacenar y liberar energía por deformación elástica en el tendón puede ser un mecanismo para reducir el gasto de energía metabólica durante la locomoción (Alexander, 1984; Ettema, 2001; Alexander, 2002).

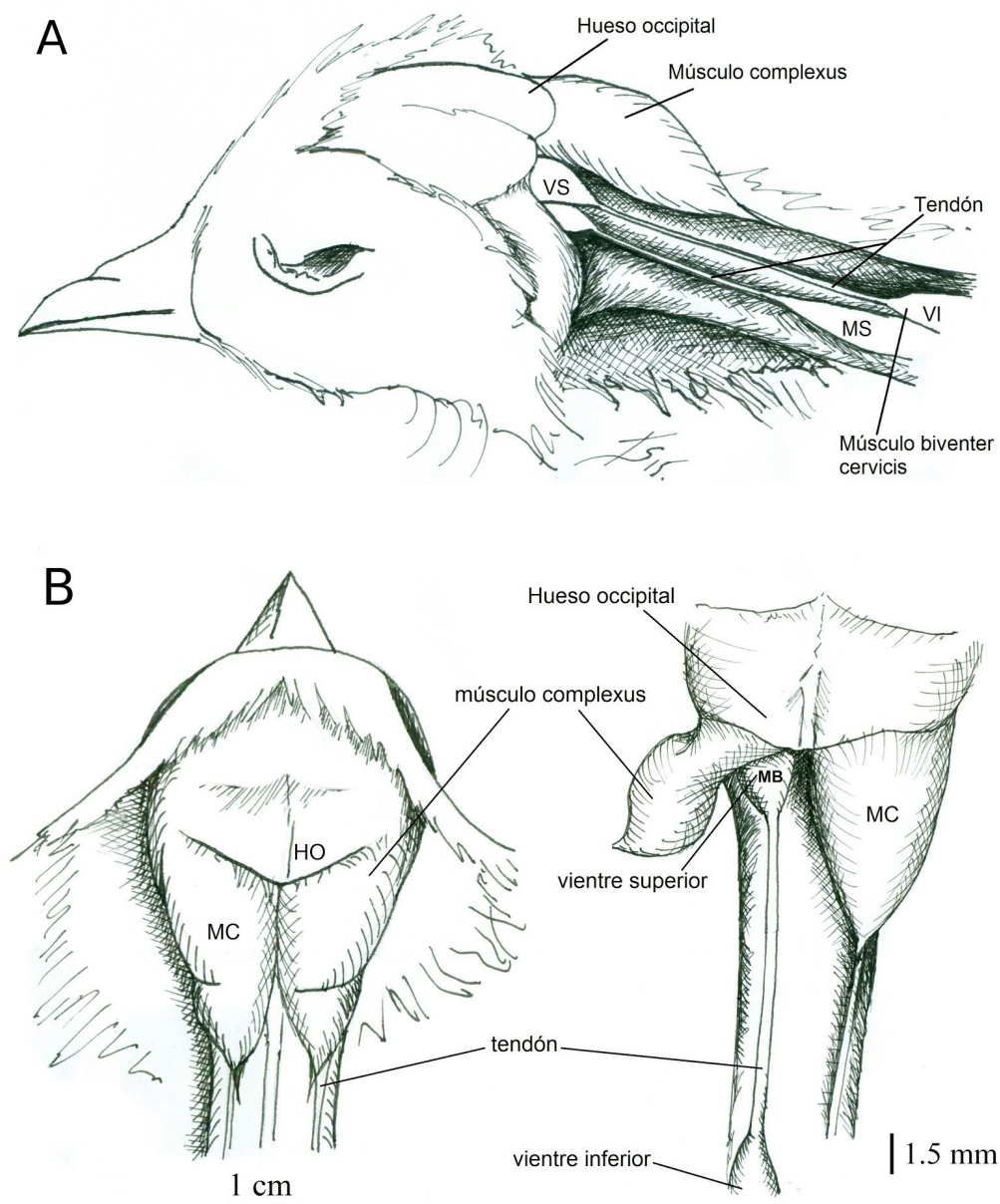
El salto en los canguros es un ejemplo que explica cómo el almacenamiento de energía en los elementos elásticos puede ser un mecanismo que incrementa la eficiencia de la locomoción a altas velocidades. Dawson & Taylor (1973) midieron el consumo de oxígeno en canguros entrenados para saltar en una cinta para correr y encontraron que el consumo de oxígeno disminuyó ligeramente con el aumento de la velocidad la cual se encuentra ligada a un incremento en el uso de la energía almacenada en los tendones de estas extremidades.

### **Planteamiento del problema.**

La mayoría de las investigaciones sobre músculo se dedican a describir las propiedades viscoelásticas en el músculo activo, pero un número menor de estudios se han aplicado al comportamiento de la unidad músculo-tendón bajo estiramiento pasivo. Los materiales biológicos que constituyen el tendón en los extremos de las fibras musculares pueden maximizar la transferencia de carga y minimizar la tensión en un tendón de mayor longitud (Taylor, 1990). La información sobre las propiedades elásticas y estructuras del tendón *in vivo* son esenciales para el entendimiento de las propiedades contráctiles del músculo y su función.

El músculo biventer cervicis, es un músculo par ubicado en el cuello de las aves, el cual posee una morfología poco común ya que está formado por dos porciones musculares o vientres, uno superior y otro inferior (de allí su nombre biventer o digástrico) unidos por un tendón intermedio que se caracteriza por poseer aproximadamente 3 veces la longitud muscular (Figura 8). Dada la presencia de un tendón muy largo, el músculo biventer cervicis podría constituir un buen modelo para estudiar la contribución de los elementos viscoelásticos a la contractilidad muscular; en particular sobre algunas variables de la sacudida simple como son la duración, la amplitud, y las derivadas de contracción y relajación.

En este trabajo buscamos evaluar el papel funcional del tendón sobre las variables mencionadas mediante el acortamiento por escisión mecánica del tendón, lo que permitirá valorar la contracción del músculo biventer cervicis en condiciones de tendón completo, tendón a una longitud del 50% y en ausencia de este. Con lo anterior se busca aportar información sobre el funcionamiento de este músculo con morfología marcadamente atípica, sobre lo cual existe poca información, de hecho desconocemos la existencia de estudio alguno en el que se haya abordado la relación entre la anatomía del músculo biventer y su fisiología.



**Figura 8. A.** Representación esquemática laterodorsal del músculo biventer cervicis con el tendón expuesto en un embrión de pollo de 19 días, se observan los vientres superior (**VS**) e inferior (**VI**) y el tendón intermedio que los une, además el músculo complexus derecho y el músculo spinalis (**MS**) izquierdo. **B.** Vista dorsal de los músculos complexus (**MC**) en una primera incisión sobre la piel y del músculo biventer cervicis izquierdo después de la remoción del músculo complexus, se muestra el vientre superior e inferior y el tendón intermedio. **HO** hueso occipital; **MC** músculo complexus; **MB** músculo biventer cervicis (Dibujo S. Galicia).

**Hipótesis.**

Los cambios en la longitud del tendón del músculo biventer cervicis se verán reflejados como alteraciones en la amplitud y cinética de la sacudida simple.

**Objetivo General.**

Describir el efecto del acortamiento del tendón del músculo biventer cervicis sobre las propiedades de la sacudida simple.

**Objetivos Particulares.**

- Determinar el efecto del acortamiento del tendón del músculo biventer cervicis sobre la amplitud, la duración y las derivadas de contracción y relajación de la sacudida simple.
- Caracterizar el efecto del acortamiento del tendón del músculo biventer cervicis sobre la curva longitud tensión de la sacudida simple.

## **MATERIAL Y MÉTODO.**

Las preparaciones fueron obtenidas de pollos (*Gallus domesticus*) en la edad E21-P1. Los organismos fueron obtenidos en la empresa ALPES (Aves Libres de Patógenos Específicos, Tehuacán-Puebla) y proporcionados por el bioterio “Claude Bernard” y la Vicerrectoría de Investigación y Estudios de Posgrado de la BUAP a una edad de 11 días embrionarios (E11) y se mantuvieron en incubación a 38°C con una humedad relativa del 60% (Thermo Scientific, Modelo 100).

Se seleccionaron aleatoriamente a 9 organismos que se encontraban en la edad mencionada, las aves fueron anestesiadas con pentobarbital sódico (Anestosal, Pfizer) a razón de 6.3 g/100 ml (6 mg/Kg) y decapitadas; La cabeza se colocó en una cámara de disección con solución fisiológica específica para ave (Cortés et al., 2013) a 4°C, con burbujeo constante de gas carbógeno (5% de CO<sub>2</sub> y 95% O<sub>2</sub>; Infra).

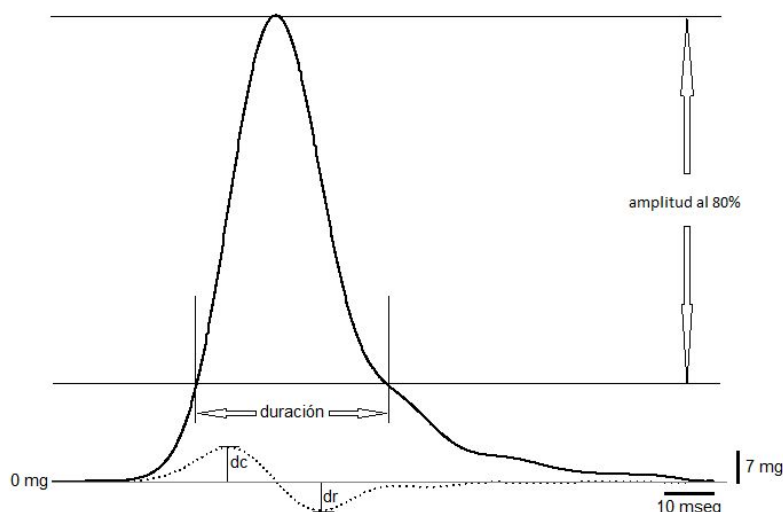
La solución fisiológica fue preparada con agua bidestilada inmediatamente antes de cada disección, de acuerdo con la siguiente composición (en mM): 124 NaCl, 5 KCl, 2.2 NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, 2 MgSO<sub>4</sub>, 2 CaCl<sub>2</sub>, 26 NaHCO<sub>3</sub> y 10 de glucosa. El pH de la solución fue de 7.3-7.4 tras la saturación con una mezcla de gas carbógeno (Peusner y Giaume, 1997).

Posteriormente, con ayuda de un microscopio estereoscópico (Nikon, SMZ-660) se realizó una disección de los músculos similar a la descrita por Ginsborg (1960), comenzando con una incisión en la piel a lo largo de la línea media del cráneo hasta la base del cuello, de esta forma se expusieron los dos músculos complexus e inmediatamente por debajo de ellos se encontraron los dos músculos biventer cervicis; el tendón y el músculo izquierdo o derecho indistintamente fueron cuidadosamente removidos y colocados en una cámara de registro de 3 cm<sup>3</sup> de volumen con perfusión continua (0.8 ml/seg) de solución fisiológica a una temperatura controlada de 37°C (Warner Instruments, TC-324B).

Se sujetó el extremo del tendón a un transductor de fuerza de puente completo (FT03, Grass Instruments) y el otro extremo, que permaneció unido a parte del hueso occipital, fue sujetado con un alfiler a la base del sylgard (Sylgard, Dow Corning) en la cámara de registro. La salida del transductor y su amplificador fue digitalizada a 5 KHz (National Instruments, USB-6251) para su posterior análisis fuera de línea (Clampfit 10.2 Axon Instruments).

Para la estimulación de la preparación se utilizaron un par de electrodos de tungsteno conectados a un estimulador Grass S48 (Grass Instruments), el estímulo se aplicó a una frecuencia de 0.1 Hz, con 3 mseg de duración y para un voltaje igual a 1.5 T.

La medición de las variables analizadas (amplitud, duración, derivada de contracción y relajación de la sacudida simple) se realizó sobre el promedio de al menos 15 sacudidas simples (Clampfit 10.2) y son reportadas al 80% de la amplitud total (Figura 9).



**Figura 9. Criterios para el análisis de la morfología de la sacudida simple.** En la figura se muestra el trazo resultante de la promediación de 15 sacudidas simples obtenidas del segundo nivel de estiramiento sin tendón del ejemplar 5, y con la herramienta “threshold search” del software clampfit 10.2. Se definieron, al 80% de la amplitud total, la duración, la derivada de contracción y la derivada de relajación como se indica en el esquema. **mg** miligramos, **mseg** milisegundos, **dc** derivada de contracción, **dr** derivada de relajación (Pérez-Linares et al., 2015).

Las cuatro variables de respuesta (amplitud, duración, derivada de contracción y relajación de la sacudida simple) fueron obtenidas de dos factores fijos categóricos, uno con 3 niveles (tendón completo, tendón a la mitad y tendón ausente) y otro con 5 niveles (estiramiento :  $\Delta$  1 mm), también se consideró en el modelo estadístico el factor pollo, teniéndolo en cuenta como un “bloque”. Se efectuó la transformación de las variables con el método de Box-Cox logrando sólo la normalización de la amplitud y la derivada de relajación, por lo que se consideró para la duración y la derivada de contracción las transformaciones (logaritmo y Box-Cox respectivamente) que más se acercaron a la normalidad en el análisis estadístico.

Se obtuvieron 135 observaciones para cada variable analizada a partir de 9 músculos de individuos seleccionados al azar de edad E21-P1, para saber si los datos conseguidos son diferentes entre músculo con tendón completo, músculo con tendón al 50% y músculo sin tendón, se realizó una prueba de análisis de varianza anidado (Crawley, 2012) y una post-prueba de comparaciones múltiples de Tukey ( $\alpha=0.05$ ). Los análisis se desarrollaron usando el paquete estadístico R versión 3.1.2 (Crawley, 2012; R Core Team, 2014).

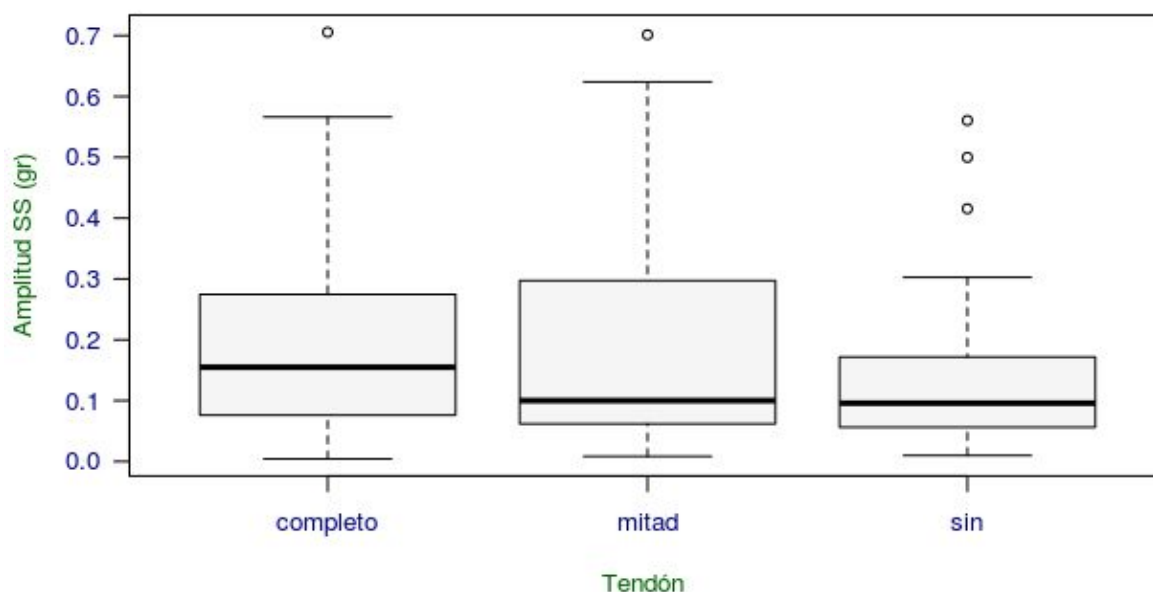
En todas las gráficas mostradas las líneas horizontales oscuras representan el valor de la mediana, las barras de error representan el valor máximo y mínimo, los círculos por encima o por debajo de las barras de error representan valores atípicos y las cajas representan el primer y tercer cuartil alrededor del promedio (Zar, 2010).

## RESULTADOS

**Efecto del acortamiento del tendón del músculo biventer cervicis sobre la amplitud, la duración y las derivadas de contracción y relajación de la sacudida simple.**

### Amplitud de la sacudida simple.

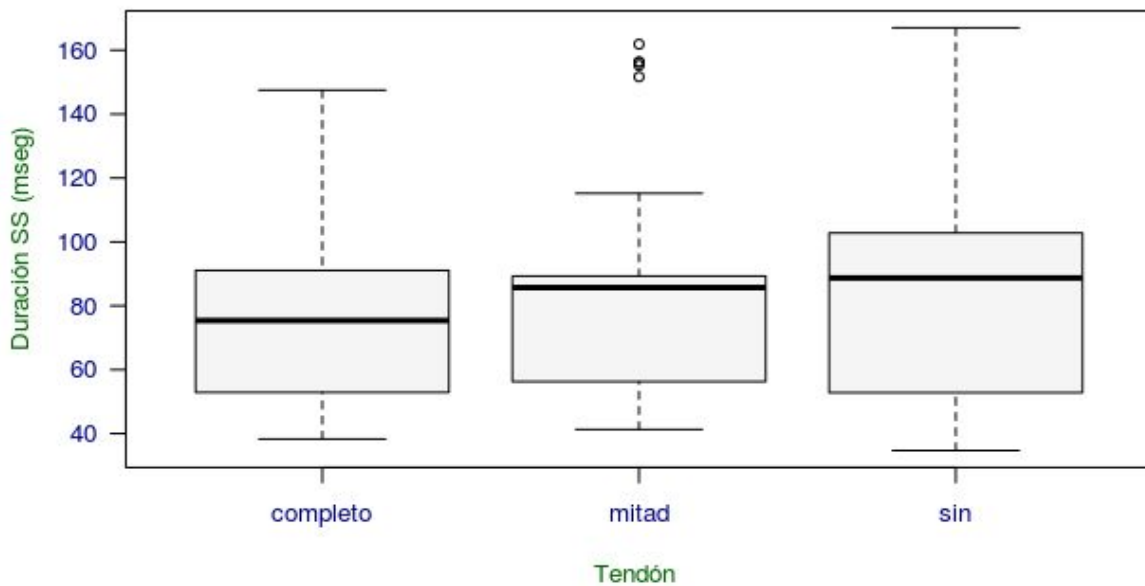
Se encontró que el tendón a diferentes longitudes no influyó en la amplitud de la sacudida simple ( $F = 1.119$ ;  $p = 0.35$ , Figura 10); la amplitud media para el músculo con tendón completo  $\pm$ error estándar fue de  $0.19 \pm 0.05$  grs, para el músculo con tendón al 50% fue de  $0.19 \pm 0.06$  grs y para el músculo sin tendón fue de  $0.13 \pm 0.04$  grs.



**Figura 10. Efecto del acortamiento del tendón por escisión mecánica sobre la amplitud de la sacudida simple.** Las modificaciones en el acortamiento del tendón no tuvieron un efecto significativo sobre esta variable ( $F = 1.119$ ;  $p = 0.35$ ).

### Duración de la sacudida simple.

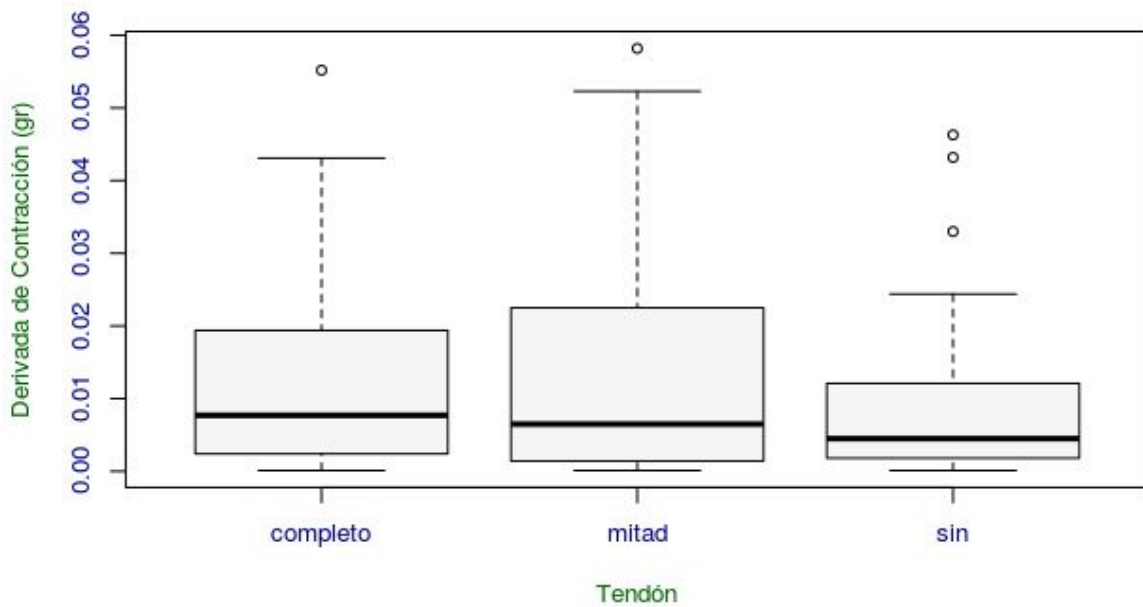
El tendón a diferentes longitudes no influyó en la duración de la sacudida simple ( $F = 0.518$ ;  $p = 0.605$ , Figura 11); la duración media para el músculo con tendón completo ( $\pm$ error estándar) fue de  $76.288 \pm 9.071$  mseg, para el músculo con tendón a la mitad fue de  $81.867$  mseg  $\pm 10.908$  mseg y para el músculo sin tendón fue de  $79.035$  mseg  $\pm 10.375$  mseg.



**Figura 11. Efecto del acortamiento del tendón por escisión mecánica sobre la duración de la sacudida simple.** Las modificaciones en el acortamiento del tendón no tuvieron un efecto significativo sobre esta variable ( $F=0.518$ ;  $p=0.605$ ).

### Derivada de contracción.

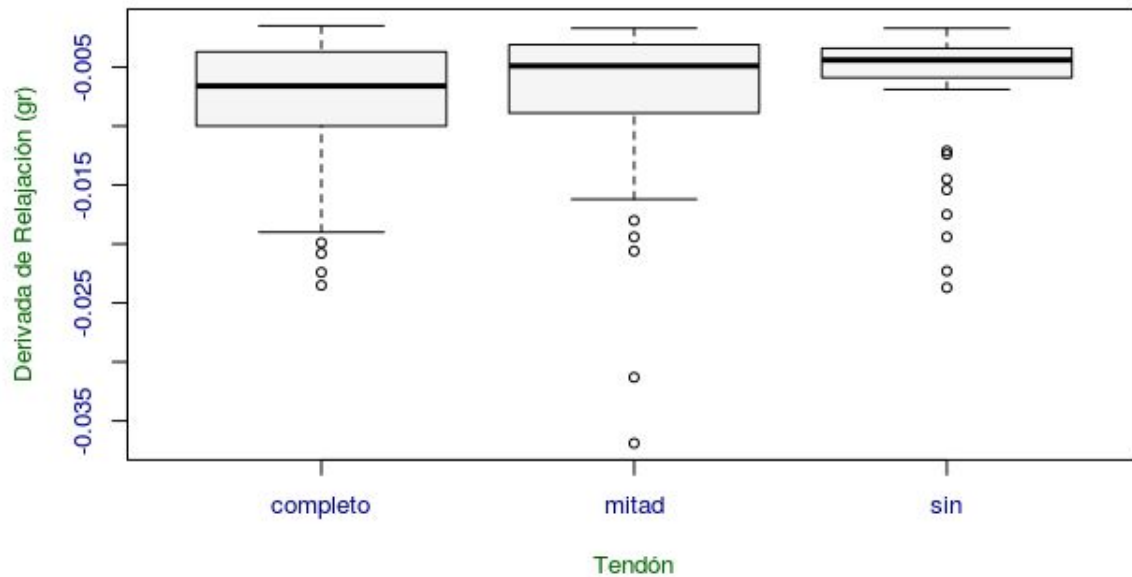
El tendón a diferentes longitudes no influyó en la derivada de contracción de la sacudida simple ( $F = 0.975$ ;  $p = 0.398$ , Figura 12); la derivada de contracción media para el músculo con tendón completo ( $\pm$ error estándar) fue de  $0.013 \pm 0.004$  gramos, para el músculo con tendón a la mitad fue de  $0.013 \pm 0.005$  gramos y para el músculo sin tendón fue de  $0.008 \pm 0.003$  gramos.



**Figura 12. Efecto del acortamiento del tendón por escisión mecánica sobre la derivada de contracción de la sacudida simple.** Las modificaciones en el acortamiento del tendón no tuvieron un efecto significativo sobre esta variable ( $F = 0.975$ ;  $p = 0.398$ ).

### Derivada de relajación.

El tendón a diferentes longitudes no influye en la derivada de relajación de la sacudida simple ( $F = 1.319$ ;  $p = 0.294$ , Figura 13); el promedio de la derivada de relajación para el músculo con tendón completo ( $\pm$ error estándar) fue de  $-0.0082 \pm 0.002$  gramos, para el músculo con tendón a la mitad fue de  $-0.0077 \pm 0.0025$  gramos y para el músculo sin tendón fue de  $-0.0063 \pm 0.0018$  gramos.



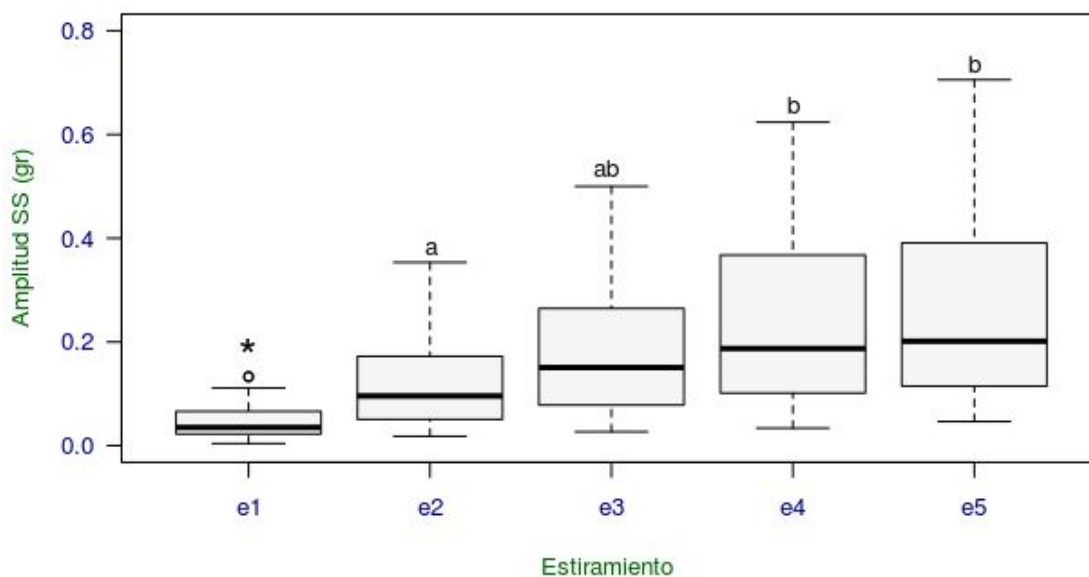
**Figura 13. Efecto del acortamiento del tendón por escisión mecánica sobre la derivada de relajación de la sacudida simple.** Las modificaciones en el acortamiento del tendón no tuvieron un efecto significativo sobre esta variable ( $F = 1.319$ ;  $p = 0.294$ ).

## **Efecto del acortamiento del tendón del músculo biventer cervicis sobre la curva longitud tensión.**

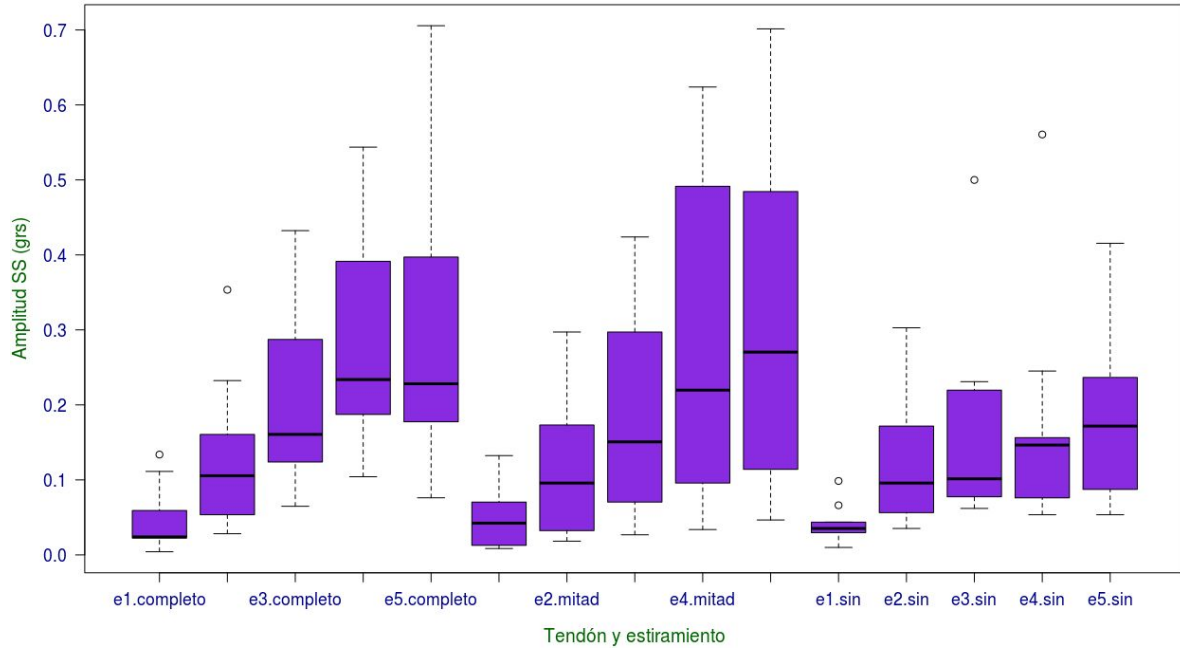
### **Amplitud.**

La amplitud de la sacudida simple difirió significativamente con los estiramientos alrededor de la longitud de reposo  $L_0$  ( $F = 102.786$ ;  $p < 0.0001$ , Figura 14). La amplitud media ( $\pm$  error estándar) para cada nivel de estiramiento (e1, e2, e3, e4, e5) fue en gramos  $0.047 \pm 0.012$ ,  $0.125 \pm 0.031$ ,  $0.188 \pm 0.045$ ,  $0.254 \pm 0.061$  y  $0.263 \pm 0.064$  respectivamente. En la tabla 1 se muestran la mediana y los valores mínimos y máximos para cada nivel de estiramiento. La interacción entre longitud del tendón y estiramiento no influyó en la amplitud de la sacudida simple ( $F = 1.856$ ;  $p = 0.075$ , Tabla 2 y Figura 15). No se encontró diferencia significativa en términos de la variable longitud del tendón ( $F = 1.119$ ;  $p = 0.35$ ).

De acuerdo al análisis de contrastes múltiples los niveles de estiramiento que difieren entre sí son: e1 - e2 ( $p = 0.001$ ), e1 - e3 ( $p < 0.0001$ ), e1 - e4 ( $p < 0.0001$ ), e1 - e5 ( $p < 0.0001$ ), e2 - e4 ( $p = 0.009$ ), e2 - e5 ( $p = 0.004$ , Figura 14). El factor estiramiento explica el 37.6% de la variación en la amplitud de la sacudida simple (Tabla 2).



**Figura 14. Amplitud (grs) de la sacudida simple del músculo biventer cervicis de *Gallus domesticus* con estiramiento a 5 diferentes niveles ( $\Delta$  1 mm).** En la gráfica se observa que la amplitud de la sacudida simple se incrementa de forma significativa con cada estiramiento ( $F = 102.786$ ;  $p < 0.0001$ ). El asterisco y las diferentes letras por encima de cada caja indican grupos que muestran diferencias significativas respecto de los grupos denotados por caracteres distintos de acuerdo a la prueba de comparaciones múltiples de Tukey.



**Figura 15. Amplitud (grs) de la sacudida simple del músculo biventer cervicis del *Gallus domesticus* en función de la interacción del tendón a diferentes longitudes y cinco niveles de estiramiento ( $\Delta$  1 mm). En la gráfica se observa que la amplitud de la sacudida simple se incrementa de forma significativa con cada estiramiento (e1-e5; ver figura 13) pero no se observa diferencia entre los grupos con tendón completo, tendón escindido al 50% y el grupo sin tendón ( $F = 1.856$ ;  $p = 0.075$ ).**

**Tabla 1.** Valores mínimos y máximos para cada propiedad (amplitud, duración, derivada de contracción y derivada de relajación) de la sacudida simple del músculo biventer cervicis de *Gallus domesticus* en función del estiramiento (5 niveles). gr = gramos; mseg = milisegundos; C = contracción; R = relajación; dt = diferencia de tiempo.

	Estiramiento 1	Estiramiento 2	Estiramiento 3	Estiramiento 4	Estiramiento 5
<b>Amplitud (gr)</b>					
mediana	0.0352	0.0958	0.1507	0.1873	0.2014
mínimo	0.0042	0.0183	0.0268	0.0338	0.0465
máximo	0.1338	0.3535	0.500	0.6239	0.7056
<b>Duración (mseg)</b>					
mediana	63.8	83.3	86.5	87.9	88.7
mínimo	34.7	41.1	40.4	41.9	44.6
máximo	167.0	156.3	161.9	151.7	155.3
<b>gr/dt C (gr/mseg)</b>					
mediana	0.0010	0.0065	0.0089	0.104	0.0131
mínimo	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0004
máximo	0.0108	0.0265	0.0432	0.0523	0.0582
<b>gr/dt R (gr/mseg)</b>					
mediana	-0.0030	-0.0046	-0.0056	-0.0068	-0.0059
mínimo	-0.0097	-0.0175	-0.0223	-0.0313	-0.0369
máximo	-0.0015	-0.0020	-0.0021	-0.0023	-0.0027

**Tabla 2.** Resultado del análisis de varianza multifactorial para cada propiedad (amplitud, duración, derivada de contracción y derivada de relajación) de la sacudida simple del músculo biventer cervicis de *Gallus domesticus* en función del tendón (T) y el estiramiento (E). % = porcentaje de variación explicada por cada factor en el modelo estadístico; df = grados de libertad; SS = suma de cuadrados; F = valor de F; P = valor de probabilidad que ejercen las variables sobre cada una de las propiedades de la sacudida simple.

	df	SS	F	P	%
<b>Amplitud</b>					
Pollo	8	21.04	5.596	0.16	38.32
Tendón (T)	2	0.939	1.119	0.35	1.71
Estiramiento (E)	4	20.644	102.786	<0.0001	37.6
T x E	8	0.745	1.856	0.075	1.35
Error	112	11.536			21.01
Total	134	54.904			
<b>Duración</b>					
Pollo	8	15.444	45.095	0.021	81.822
Tendón (T)	2	0.085	0.518	0.605	0.45
Estiramiento (E)	4	0.449	6.953	<0.0001	2.378
T x E	8	0.024	0.188	0.992	0.127
Error	112	2.873			15.221
Total	134	18.875			
<b>Derivada de Contracción</b>					
Pollo	8	22.713	14.309	0.066	58.599
Tendón (T)	2	0.396	0.975	0.398	1.021
Estiramiento (E)	4	9.298	79.8	<0.0001	23.988
T x E	8	0.304	1.306	0.249	0.784

Error	112	6.049			15.606
Total	134	38.76			

**Derivada de Relajación**

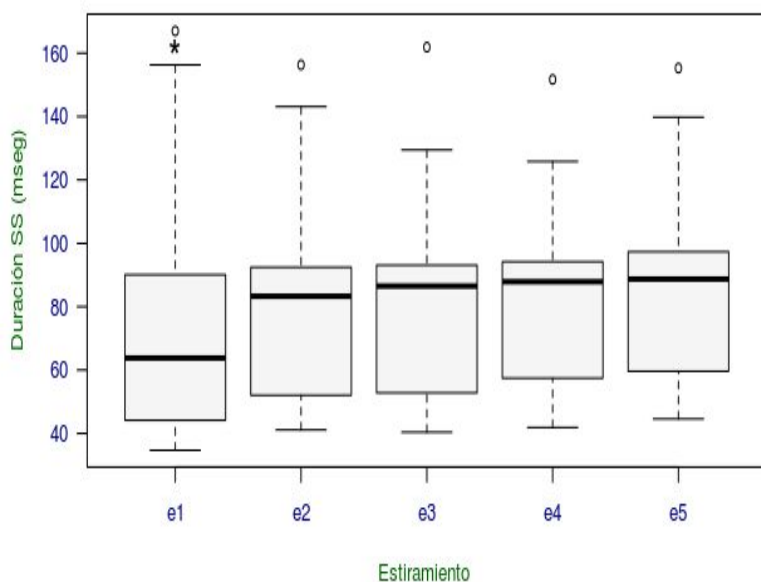
Pollo	8	787.97	8.073	0.114	57.04
Tendón (T)	2	24.401	1.319	0.294	1.766
Estiramiento (E)	4	304.008	73.747	<0.0001	22.006
T x E	8	18.142	2.2	0.033	1.313
Error	112	246.904			17.873
Total	134	1381.425			

---

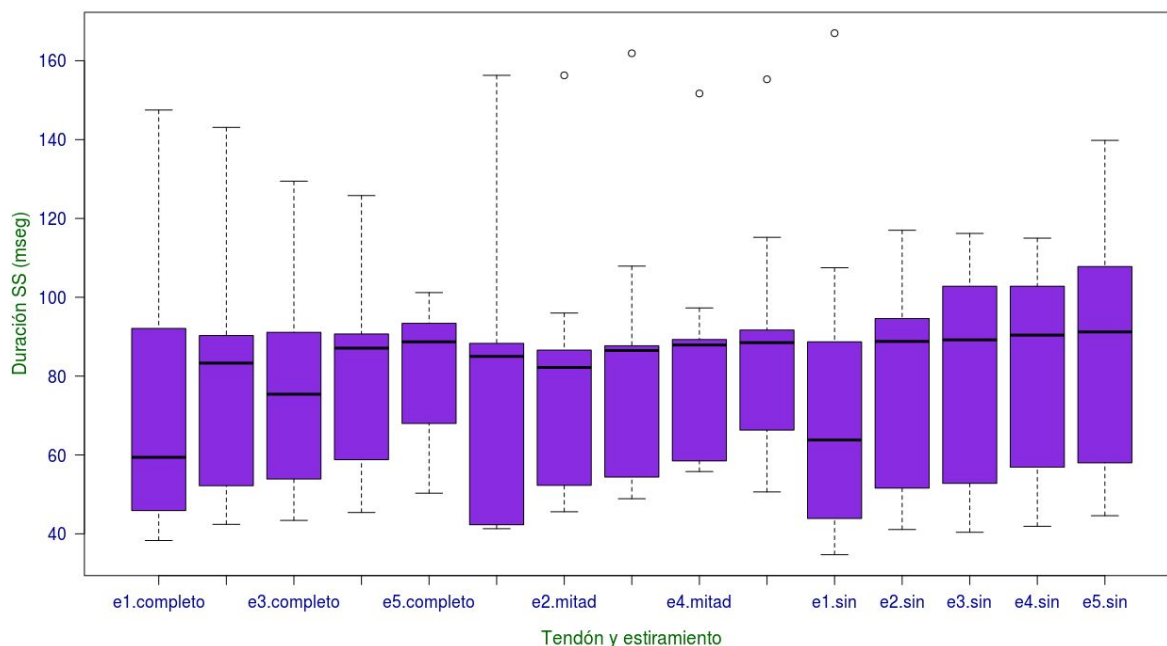
## Duración.

La duración de la sacudida simple difirió significativamente con el factor estiramiento ( $F = 6.953$ ;  $p < 0.0001$ , Figura 16). La duración media ( $\pm$ error estándar) para cada nivel de estiramiento (e1, e2, e3, e4, e5) fue en msec:  $74.201 \pm 12.187$ ,  $77.892 \pm 10.155$ ,  $78.757 \pm 10.056$ ,  $80.581 \pm 8.950$  y  $83.885 \pm 9.330$  respectivamente. En la tabla 1 se muestran la mediana y los valores mínimos y máximos de la duración de la sacudida simple para cada nivel de estiramiento. La interacción entre longitud del tendón y estiramiento no influyen en la duración de la sacudida simple ( $F = 0.188$ ;  $p = 0.992$ , Tabla 2 y Figura 17). No se encontró diferencia significativa en términos de la variable longitud del tendón ( $F = 0.518$ ;  $p = 0.605$ ).

De acuerdo con el análisis de contrastes múltiples los niveles de estiramiento que difieren entre sí son: e1 - e2 ( $p = 0.001$ ), e1 - e3 ( $p < 0.0001$ ), e1 - e4 ( $p < 0.0001$ ), e1 - e5 ( $p < 0.0001$ , Figura 16).



**Figura 16. Duración (mseg) de la sacudida simple del músculo biventer cervicis de *Gallus domesticus* con estiramiento a 5 diferentes niveles ( $\Delta 1$  mm).** En la gráfica se observa que la duración de la sacudida simple se incrementa con cada estiramiento. El “\*” por encima de la caja denota diferencias significativas ( $F = 6.953$ ;  $p < 0.0001$ ) entre los demás grupos de datos de acuerdo a la prueba de comparaciones múltiples de Tukey.

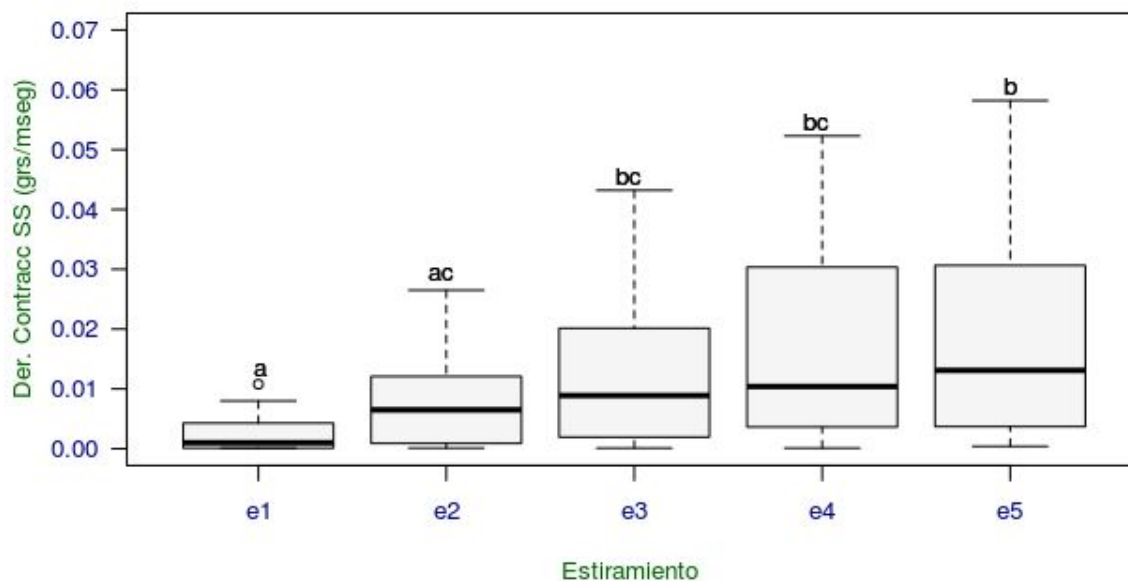


**Figura 17. Duración (mseg) de la sacudida simple del músculo biventer cervicis de *Gallus domesticus* en función de la interacción del tendón a tres diferentes longitudes y cinco niveles de estiramiento ( $\Delta$  1 mm). No se encontró diferencia significativa ( $F = 0.188$ ;  $p = 0.992$ ) entre los grupos con tendón completo, tendón escindido al 50% y el grupo sin tendón.**

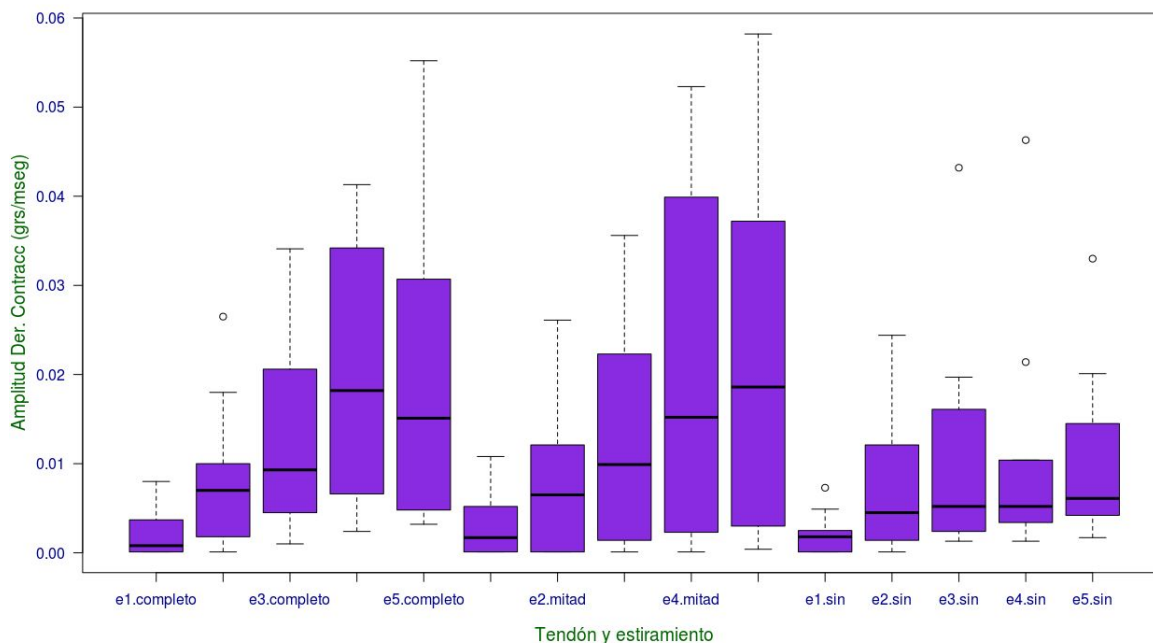
### **Derivada de la contracción.**

La derivada de contracción de la sacudida simple difirió significativamente con el estiramiento ( $F = 79.8$ ,  $p < 0.0001$ , Figura 18). La derivada de contracción media ( $\pm$  error estándar) para cada nivel de estiramiento (e1, e2, e3, e4, e5) fue 0.0026 gramos ( $\pm 0.0010$ ), 0.0082 gramos ( $\pm 0.0028$ ), 0.0130 gramos ( $\pm 0.0043$ ), 0.0176 gramos ( $\pm 0.0055$ ), 0.0176 gramos ( $\pm 0.0056$ ) respectivamente. En la tabla 1 se muestran la mediana y los valores mínimos y máximos para cada nivel de estiramiento. No se encontró diferencia en la interacción entre las condiciones de tendón presente o escindido mecánicamente y los estiramientos ( $F = 1.306$ ;  $p = 0.249$ ), para la derivada de contracción de la sacudida simple (Tabla 2 y Figura 19). No se encontró diferencia significativa en términos de la variable longitud del tendón ( $F = 0.975$ ;  $p = 0.398$ ).

De acuerdo con el análisis de contrastes múltiples los niveles de estiramiento que difieren entre sí son: e1 - e3 ( $p = 0.0005$ ), e1 - e4 ( $p < 0.0001$ ), e1 - e5 ( $p < 0.0001$ ), e2 - e5 ( $p = 0.049$ , Figura 18). El factor estiramiento explica el 23.98% de la variación en la derivada de contracción de la sacudida simple (Tabla 2).



**Figura 18. Derivada de la contracción (gr/mseg) de la sacudida simple del músculo biventer cervicis de *Gallus domesticus* con estiramiento a 5 diferentes niveles ( $\Delta 1$  mm).** Se encontró diferencia significativa en función del estiramiento ( $F = 79.8$ ;  $p < 0.0001$ ). Las diferentes letras por encima de cada caja denotan diferencias significativas entre cada grupo de datos de acuerdo a la prueba de comparaciones múltiples de Tukey.



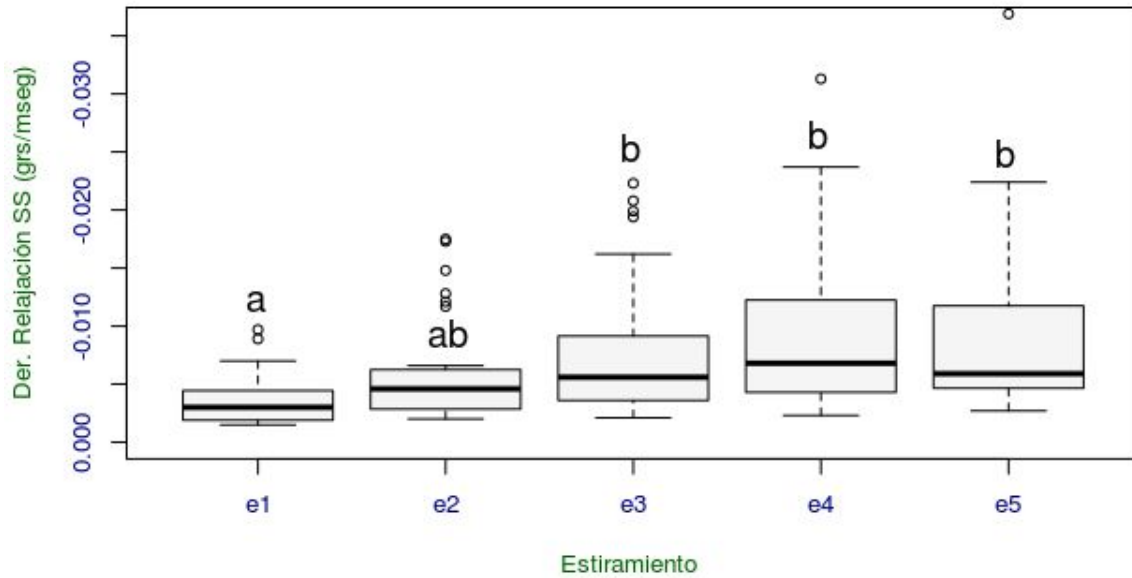
**Figura 19. Derivada de la contracción (grs/mseg) de la sacudida simple del músculo biventer cervicis de *Gallus domesticus* en función de la interacción del tendón a tres diferentes longitudes y cinco niveles de estiramiento ( $\Delta$  1 mm). No se encontró diferencia significativa ( $F = 1.306$ ;  $p = 0.249$ ) entre los grupos con tendón completo, tendón escindido al 50% y el grupo sin tendón.**

### Derivada de relajación.

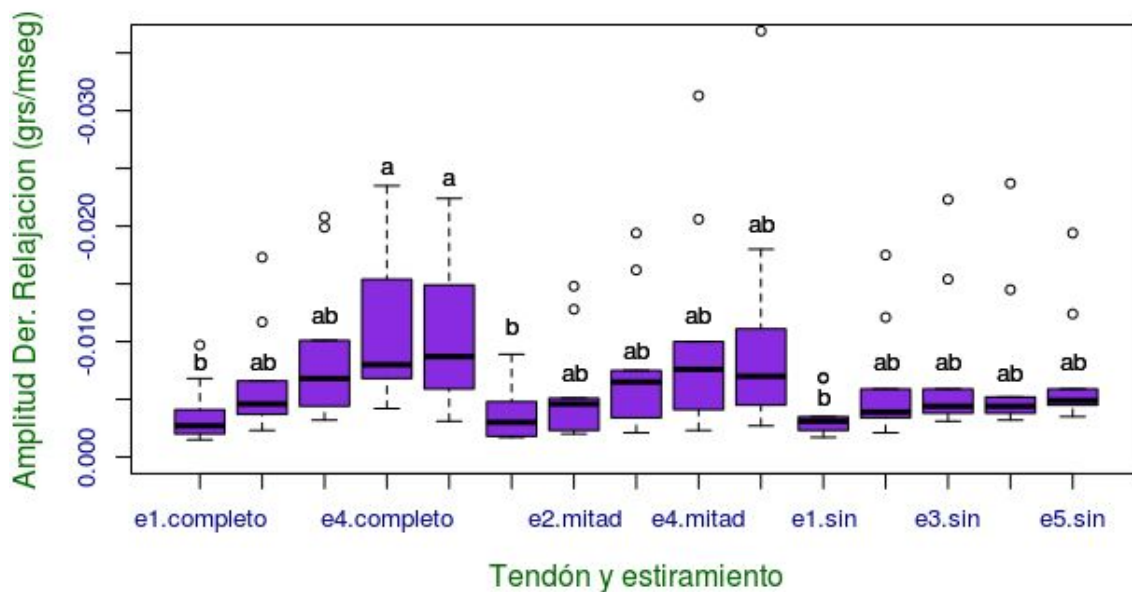
La derivada de relajación de la sacudida simple difirió significativamente con el estiramiento ( $F = 73.747$ ,  $p < 0.0001$ , Figura 20). El valor promedio de la derivada de relajación ( $\pm$ error estándar) para cada nivel de estiramiento (e1, e2, e3, e4, e5) fue -0.0037 gramos ( $\pm 0.0010$ ), -0.0061 gramos ( $\pm 0.0028$ ), -0.0081 gramos ( $\pm 0.0043$ ), -0.0096 gramos ( $\pm 0.0055$ ), -0.0096 gramos ( $\pm 0.0056$ ) respectivamente. En la tabla 1 se muestran la mediana y los valores mínimos y máximos para cada nivel de estiramiento. No se encontró diferencia significativa en términos de la variable longitud del tendón ( $F = 1.319$ ;  $p = 0.294$ ). Sin embargo, la interacción entre tendón y estiramiento sí influyó sobre la derivada de relajación de la sacudida simple ( $F = 2.2$ ;  $p = 0.033$ , Tabla 2 y Figura 21).

De acuerdo con el análisis de contrastes múltiples los niveles de estiramiento que difieren entre sí son: e1 - e3 ( $p = 0.0007$ ), e1 - e4 ( $p < 0.0001$ ), y

e1 - e5 ( $p < 0.0001$ , Figura 20). El factor estiramiento explica el 22% de la variación en la derivada de relajación de la sacudida simple (Tabla 2).



**Figura 20. Derivada de relajación (grs/mseg) de la sacudida simple del músculo biventer cervicis de *Gallus domesticus* con estiramiento a cinco diferentes niveles ( $\Delta 1$  mm).** Se encontró diferencia significativa en función del estiramiento ( $F = 73.747$ ;  $p < 0.0001$ ). Las diferentes letras por encima de cada caja denotan diferencias significativas entre cada grupo de datos de acuerdo a la prueba de comparaciones múltiples de Tukey.



**Figura 21.** Derivada de relajación (gr/mseg) de la sacudida simple del músculo biventer cervicis de *Gallus domesticus* en función de la interacción del tendón a tres diferentes longitudes y cinco niveles de estiramiento ( $\Delta$  1 mm). En la gráfica se observan diferencias en la interacción entre tendón y estiramiento en la derivada de relajación de la sacudida simple ( $F = 2.2$ ;  $p = 0.033$ ). Las diferentes letras por encima de cada caja denotan diferencias significativas entre cada grupo de datos de acuerdo a la prueba de comparaciones múltiples de Tukey.

## DISCUSIÓN

Este es el primer estudio, a nuestro entender, sobre las características funcionales del músculo biventer cervicis en aves. El músculo biventer cervicis al poseer un tendón muy largo, alrededor del triple de la longitud de la porción muscular, podría considerarse un buen modelo en el cual se puede estudiar la contribución de los elementos elásticos en serie al ciclo de contracción relajación. No obstante, no se observó que las modificaciones experimentales en la longitud del tendón trajeran consigo modificaciones en las variables cinéticas de la sacudida simple, ni en su amplitud o duración.

Estudios previos han demostrado que existe un gasto metabólico menor en los músculos con tendones largos de las extremidades de mamíferos grandes (ungulados), músculos usados generalmente para la locomoción (Alexander, 1984). De acuerdo a Alexander (1984), la mayor parte de la energía puede ser almacenada en las fibras musculares, si estas son largas y el tendón corto. Pero una mayor cantidad de energía es almacenada en el tendón, si este es largo y las fibras musculares son cortas; cierta cantidad de energía puede ser almacenada también en el cartílago articular y hueso aunque muy poca en los ligamentos.

En otros trabajos como el de Dawson y Taylor (1973) y el de Wang et al. (1995b), se observó una relación positiva entre las propiedades elásticas del tendón y el almacenamiento de energía elástica en la locomoción de mamíferos que se desplazan a altas velocidades.

Herzog (2007a) indica que los tendones almacenan entre un 89 y 94% de energía elástica durante la deformación longitudinal o estiramiento del tendón, sin embargo existe discrepancia con Alexander et al. (1982) quienes mencionan un almacenamiento de energía elástica del 45% en los tendones de las patas del camello (*Camelus dromedarius*). Roberts et al. (1997) calculan un almacenamiento y recuperación de energía del 60% en la aponeurosis del músculo gastrocnemio de pavo.

Debido a lo anterior se evaluó en primera instancia, si al igual que en los músculos implicados en la locomoción, las propiedades contráctiles de la sacudida simple del músculo biventer cervicis podrían cambiar a longitudes diferentes del tendón; al estar implicado en tareas demandantes cinéticamente. Partiendo de la premisa de que un músculo con un tendón más largo puede almacenar una mayor cantidad de energía elástica, en contraste con un músculo con tendón corto.

Esta posibilidad fue rechazada por los resultados encontrados en cada longitud de tendón estudiada, los datos de la presente investigación no muestran diferencias en las propiedades contráctiles de la sacudida simple para el tendón completo y los escindidos mecánicamente.

Parte de las diferencias encontradas con nuestro modelo experimental, respecto de otros músculos con tendón largo, pudieran encontrarse en los trabajos de Biewener et al. (1981) quienes señalan que el almacenamiento de energía elástica es menos importante en la locomoción de mamíferos pequeños que en mamíferos grandes como canguros y antílopes, también mencionan la importancia que existe en el almacenamiento de energía elástica en la avestruz pero no en la codorniz, lo que sugiere una divergencia entre ejemplares grandes y pequeños.

Alexander & Vernon (1975) calculan para el salto del wallaby un almacenamiento de energía elástica de casi el 40% a una velocidad de  $2.7 \text{ m sec}^{-1}$  y del 70% a  $6.2 \text{ m sec}^{-1}$ . Esto muestra que el proceso de almacenamiento de energía elástica no puede ser generalizado en todos los animales y que la manera en que esta acción ocurre puede depender del músculo que se esté estudiando (Ishikawa et al., 2005). Cavagna (1977) indica además que la cantidad de energía mecánica almacenada y reutilizada depende de la mecánica del ejercicio particular al que se somete cada músculo.

Lo anterior permite proponer que no obstante la gran longitud del tendón presente en el músculo biventer cervicis, este debe estar sometido a presiones funcionales diferentes que los músculos locomotores de las extremidades, en cuanto a las demandas de almacenamiento de energía potencial.

Al estudiar la función de otros músculos con anatomía similar a la del biventer cervicis podemos observar que estos trabajan básicamente como transmisores de tensión con poca actividad dinámica como la demandada en la locomoción.

Por ejemplo, Rai et al. (2008) exploraron el músculo omohioideo el cual posee una anatomía semejante a la del músculo biventer y mencionan que la función del músculo omohioideo en el humano es causar la dilatación de la vena yugular que penetra el cuello, además de bajar el hueso hioides para la deglución de los alimentos. Otro músculo con morfología similar, también en el humano, es el recto posterior mayor de la cabeza su función es la rotación cefálica ipsilateral y extensión de la cabeza (Chaitow & Walter, 2006). De manera semejante, la función del músculo digástrico ubicado en el cuello del caimán es el de bajar la mandíbula inferior (Kardong, 2007).

Otra característica importante que podría estar influyendo en el por qué de la anatomía tan particular del músculo biventer, es que los humanos tenemos siete vértebras cervicales, mientras que las aves tienen entre 11 y 25 vértebras que varían de acuerdo a la longitud del cuello, por esta razón el cuello de las aves es extremadamente flexible, movil y fuerte. El cuello es considerado una de las partes más fuertes en las aves ya que los músculos se han modificado por selección natural para hacerse menos masivos, pero consiguiendo una gran cantidad de fuerza (Wissman, 2006), asimismo, cuesta menos mantenerlos y transportarlos.

Es decir, una de las posibles soluciones ante un cuello tan largo en las aves podría haber sido el tener músculos extremadamente largos con tendones de una longitud corta típica o bien, poseer una entidad músculo tendón larga para estos grandes cuellos, pero donde la porción contráctil sea corta y esté unida en el centro por un tendón fuerte y poco elástico, esta segunda opción parece haber sido la fijada por selección natural, lográndose tener así una entidad muscular larga de poco peso y eficiente en la transmisión de tensión entre puntos muy separados de inserción muscular.

Las conjeturas anteriores vuelven importante, para estudios posteriores, el poder definir las propiedades elásticas del tendón del músculo biventer cervicis, del cual hemos observado en el laboratorio que es rígido y soporta grandes esfuerzos de compresión, al ser comprimido con una pinza se desliza de esta antes que ser cortado, pero estas observaciones meramente empíricas necesitan ser sistematizadas.

La importancia de lo anterior radica en que se ha observado que los mecanismos de locomoción rápidos en los cuales resultan fundamentales la participación de tendones elásticos, han requerido de especializaciones estructurales para almacenar energía y estabilizar el cuerpo; como hemos mencionado tendones largos en las piernas y pies que almacenan y liberan energía elástica durante la carrera, además de la hipertrofia del glúteo mayor y de los músculos extensores de la columna vertebral que se contraen fuertemente para estabilizar el tronco en el caso del hombre (Bramble & Lieberman 2004).

A nivel molecular estas características van acompañadas de modificaciones en la elastina que contribuye a dar elasticidad al tendón y es responsable de devolverle su configuración original ondulada tras ser estirado, la elastina es una proteína no colágena que representa el 2% del peso seco del tendón y puede alargarse hasta un 70% de su longitud sin romperse. Investigaciones recientes aseguran que la elastina está presente únicamente en el 10% de los tendones de un individuo sano (Jurado & Medina, 2008).

Summers & Koob (2002) aclaran que el tejido tendinoso tiene formas variadas dentro de un solo organismo, por lo que habría de esperar gran variabilidad funcional no sólo discernible por algunas cuantas variables como la longitud. Ker et al. (2000) indican que las mayores diferencias que han sido reportadas entre tendones son: (i) el diámetro de las fibras de colágeno y (ii) la naturaleza y cantidad del entrecruzamiento entre las moléculas de colágeno.

Alexander (2002) señala que la tensión en un tendón grueso es muy baja, entonces ellos deberían estirarse menos y almacenar menos energía por deformación elástica, también que los tendones que experimentan bajas tensiones no se estiran mucho en su uso pero su extensión elástica puede ser importante para la función muscular, además que el efecto de la elasticidad del tendón en el control de la posición es muy estable con fuerza bajas. Es decir, músculos de este tipo parecen estar bien adaptados para cumplir funciones posturales, como parecería ser entonces también la función de músculo biventer cervicis en las aves.

Nosotros no tenemos una explicación clara de por qué no hubo cambio con el tendón a diferentes longitudes, pero especulamos que la principal razón es que el tendón del músculo biventer cervicis es muy grueso para almacenar energía elástica, además el grosor del tendón parece ser necesario para resistir la fuerza ejercida por el músculo.

Herzog (2007a) menciona que el rol del tendón en la elasticidad aparece bien establecida solo para algunas especies de vertebrados, pero que el debate continua para la relevancia de este mecanismo. Hasta el momento, el papel del almacenamiento de energía elástica precisa ser examinada en estudios posteriores.

## CONCLUSIONES

Se observó que los tres niveles de acortamiento del tendón (tendón completo, tendón escindido a la mitad y ausente) en el músculo biventer cervicis conservan efectos similares en la amplitud, duración, derivada de contracción y derivada de relajación de la sacudida simple.

Para las curvas longitud tensión la magnitud de la duración, amplitud y las derivadas de contracción y relajación en el músculo biventer cervicis se incrementan en función del estiramiento con una diferencia significativa clara entre el primer y último nivel.

Debido a la ausencia de un efecto de las diferentes longitudes del tendón sobre las propiedades contráctiles de la sacudida simple podemos proponer que el músculo biventer no se encuentra implicado en tareas demandantes cinéticamente.

El efecto observado del acortamiento mecánico del tendón sobre las propiedades de la sacudida simple parecen ser más acordes con el tamaño de modelos experimentales también de pequeñas dimensiones, donde el almacenamiento de energía potencial es menor, como en la codorniz o en mamíferos pequeños.

Estudios en músculos con anatomía similar a la del biventer cervicis parecen indicar que estos trabajan como transmisores de tensión con poca actividad dinámica (Chaitow & Walter, 2006; Kardong, 2007; Rai et al., 2008), nuestros resultados son consistentes también con dicha función para nuestro modelo de estudio.

Músculos de tendones rígidos con poca capacidad para almacenar energía por deformación elástica parecen estar bien adaptados para cumplir funciones posturales, características que podrían ser más acordes con nuestros resultados para el músculo biventer cervicis en las aves.

El presente estudio constituye el primer trabajo en el que se aborda la relación anatomía función, respecto del efecto del acortamiento del tendón sobre las propiedades contráctiles, para el músculo biventer cervicis en el *Gallus domesticus*.

## BIBLIOGRAFÍA

Abrahams M (1967). Mechanical behaviour of tendon *in vitro*. *Med & biol Engng* (5): 433-443.

Alexander, R, McN. (1984). Elastic Energy Stores in Running Vertebrates. *Amer. Zool* 24: 85-94.

Alexander, R. McN. (1988). Elastic Materials. En Alexander, R. McN. (Ed.), *Elastic Mechanisms in Animal Movements* (pp: 1-21). Cambridge University Press. Cambridge, UK.

Alexander RM (2002). Tendon elasticity and muscle function. *Comparative and Physiology Part A* 133: 1001-1011.

Alexander RM (2003). Energy Requirements for Locomotion. En Alexander, R. McN. (Ed.), *Principles of Animal Locomotion* (pp: 38-48). Princeton University Press. UK.

Alexander RM, Maloiy GM, Ker RF, Jayes AS, Warui CN (1982). The role of tendon elasticity in the locomotion of the camel (*Camelus dromedarius*). *J. Zool., Lond.* 198: 293-313.

Alexander RM & Vernon A (1975). The mechanics of hopping by kangaroos (*Macropodidae*). *J Zool Lond* 177: 265-303.

Ayala F, Sainz de Baranda P, Cejudo A (2012). El entrenamiento de la flexibilidad: técnicas de estiramiento. *Rev Andal Med Deporte* 5 (3): 105-112.

Biewener A, Alexander RM, Heglund NC (1981). Elastic energy storage in the hopping of kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*) *J. Zool., Lond.* 195: 369-383.

Bramble DM & Lieberman DE (2004). Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature*. 432: 345-352.

Calderón-Vélez J & Figueroa-Gordon L (2009). El acoplamiento excitación-contracción en el músculo esquelético: preguntas por responder a pesar de 50 años de estudio. *Biomedica* 29: 140-160.

Carmona J & Lopez C (2011). Tendinopatía del tendón flexor digital superficial y desmopatía del ligamento suspensorio en caballos: fisiopatología y terapias regenerativas. *Arch Med Vet* 43: 203-214.

Cavagna GA (1977). Storage and utilization of elastic energy in skeletal muscle. [Disponible en:<http://journals.lww.com>] Consultado el jueves, 23 de abril de 2015.

Chaitow L & Walter J (2006). La región cervical. En Wernike CG (Ed.), *Aplicación Clínica de las Técnicas Neuromusculares. Tomo I - Parte Superior del Cuerpo* (pp: 208). España: Paidotribo.

Cortes-Romero C, Galindo F, Galicia-Isasmendi S, Cebada J, Flores A (2013). Excitatory Actions of GABA in Developing Chick Vestibular Afferents: Effects on Resting Electrical Activity. *Synapse* 67: 374-381.

Crawley, M.J. (2012). *The R Book*. John Wiley & Sons. United Kingdom.

Dawson, T. J., & Taylor, C. R. (1973). Energetic Cost of Locomotion in Kangaroos. *Nature* 246: 313-314.

Dowben R (1980). Contractility with special reference to skeletal muscle. En Mountcastle V (Ed.), *Medical physiology* (pp: 82-119). USA: The C.V. Mosby Company.

Ettema G (2001). Muscle efficiency: the controversial role of elasticity and mechanical energy conversion in stretch-shortening cycles. *Eur J Appl Physiol* 85: 457-465.

Fukunaga T, Kubo K, Kawakami Y, Kanehisa H (2000). Effect of Elastic Tendon Properties on the performance of Stretch-shortening Cycles. En Herzog W (Ed.), *Skeletal Muscle Mechanics: From Mechanics to Function* (pp: 289-303). England: Wiley.

Ginsborg BL & Warriner J (1960). The isolated chick biventer cervicis nerve-muscle preparation. *Brit J Pharmacol* 15: 410-411.

González H (1998). Los músculos, sus propiedades. En Fanjul ML, Fernández F & Hiriart M (Eds.), *Biología funcional de los animales* (pp: 169-208). España: Siglo Veintiuno Editores.

Herzog W (2007a). Tendon/Aponeurosis. En Nigg B & Herzog W (Eds.), *Biomechanics of the Musculo-skeletal System* (pp: 146-168). England: Wiley.

Herzog W (2007b). Muscle. En Nigg B & Herzog W (Eds.), *Biomechanics of the Musculo-skeletal System* (pp: 169-225). England: Wiley.

Ito M, Kawakami Y, Ichinose Y, Fukashiro S, Fukunaga T (1998). Nonisometric behavior of fascicles during isometric contractions of a human muscle. *J Appl Physiol* 85: 1230-1235.

Ishikawa M, Komi P, Grey M, Lepola V, Bruggemann G (2005). Muscle-tendon interaction and elastic energy usage in human walking. *J Appl Physiol* 99: 603-608.

Jurado A & Medina I (2008). *TENDÓN. Valoración y tratamiento en fisioterapia* (pp: 7-68). España: Editorial Paidotribo.

Kaplan (2014). The Musculoskeletal System. En Kaplan (Ed.), *Kaplan MCAT Biology Review: Created for MCAT 2015* (pp: 369-398). New York: Kaplan Publishing.

Kardong KV (2007). El sistema muscular. En Pardos F (Ed.) *Vertebrados Anatomía comparada, función y evolución* (pp: 365-405). España: Mc Graw Hill.

Ker RF, Alexander RM, Bennett MB (1988). Why are Mammalian Tendons so Thick? *J Zool* 216: 309-324.

Ker RF, Wang XT, Pike AVL (2000). Fatigue Quality of Mammalian Tendons. *The Journal of Experimental Biology* 203: 1317-1327.

Keynes RD & Aidley DJ (2001a). Skeletal muscles. En Keynes RD & Aidley DJ (Eds.), *Nerve and Muscle* (pp: 118-132). United Kingdom: Cambridge.

Keynes RD & Aidley DJ (2001b). The mechanism of contraction in skeletal muscle. En Keynes RD & Aidley DJ (Eds.), *Nerve and Muscle* (pp: 136-149) United Kingdom: Cambridge.

Kisia SM & Onyango DW (2005). Muscle contraction. En Dutta HM & Douglas WK (Eds.), *Muscular system of vertebrates* (pp: 53-65). India: SCIENCE.

Kubo K, Kanehisa H, Fukunaga T (2003). Gender differences in the viscoelastic properties of tendon structures. *Eur J Appl Physiol* 88:520-526.

Palomino F (2011). Miología. [Disponible en: fredpalomino.blogspot.mx] Consultado el lunes, 18 de agosto de 2014.

Pérez-Linares R, Báez B, Galicia-Isasmendi S (2015). Contribución del tendón a la contractilidad del músculo biventer cervicis del *Gallus domesticus*. En: *LVIII Congreso de la Sociedad Mexicana de Ciencias Fisiológicas A.C.* (enviado). México: Sociedad Mexicana de Ciencias Fisiológicas A.C.

Peusner KD, Giaume C (1997). Ontogeny of electrophysiological properties and dendritic pattern in second-order chick vestibular neurons. *J Comp Neurol* 384: 621-33.

R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Rai R, Ranade AV, Nayak SR, Vadgaonkar R, Pai MM, Krishnamurthy A (2008). A study of the omohyoid muscle and its clinical relevance. *Clinics* 63: 521-4.

Relación entre la fuerza y la elasticidad. [Disponible en: [mazinger.sisib.uchile.cl/repositorio/lb/medicina/hidalgoe01/cuerpo1/b3e.html](http://mazinger.sisib.uchile.cl/repositorio/lb/medicina/hidalgoe01/cuerpo1/b3e.html)] Consultado el miércoles, 26 de Noviembre de 2014.

Resnick D & Kang HS (2000). Músculos y tendones: anatomía y fisiopatología. En Merlo MC, Frydman J & Pueyrredón H (Eds.), *Trastornos Internos de las Articulaciones. Énfasis en la resonancia magnética* (pp: 141-160) Argentina: Editorial Medica Panamericana.

Roberts TJ, Marsh RL, Weyand PG, Taylor CR (1997). Muscular Force in Running Turkeys: The Economy of Minimizing Work. *Science* 275: 1113-1115.

Sandow A (1952). Excitation-contraction coupling in muscular response. *Yale J Biol Med* 25: 176-201.

Summers AP & Koob TJ (2002). The evolution of tendon - morphology and material properties. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 133: 1159-1170.

Taylor D, Dalton J, Seaber A, Garrett W (1990). Viscoelastic properties of muscle- tendon units. The biomechanical effects of stretching. *The American Journal of Sports Medicine* 18 (3): 300-309.

Wang XT & Ker RF (1995a). Creep Rupture of Wallaby Tail Tendons. *J Exp Biol* 198: 831-845.

Wang XT, Ker RF, Alexander RM (1995b). Fatigue Rupture of Wallaby Tail Tendons. *J Exp Biol* 198: 847-852.

Wissman MA (2006). Avian anatomy. [Disponible en: [www.exoticpetvet.net](http://www.exoticpetvet.net)] Consultado el martes, 24 de marzo de 2015.

Zar JH (2010). *Biostatistical Analysis*. Pearson Prentice Hall. USA.