

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO.
FACULTAD DE MEDICINA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA CELULAR Y
TISULAR
BIOLOGÍA CELULAR E HISTOLOGÍA MÉDICA**

(12 de FEBRERO. 2011)

SISTEMA LOCOMOTOR

CÉSAR EDUARDO MONTALVO ARENAS M.V.; Ms. C. B.

Asesoría técnica:

Técnico Académico: Francisco Pasos Nájera.

Laboratorista: Ricardo Hernández Trujillo.

INTRODUCCIÓN

Todo ser vivo, perteneciente al reino animal, se diferencia de los seres vivos del reino vegetal porque tienen la capacidad de desplazarse de un lugar a otro.

Esta capacidad de movimiento es utilizada para diversos fines: búsqueda de alimentos, encontrar un hábitat más adecuado para la supervivencia del individuo o del grupo animal al cual pertenece, realizar movimientos migratorios hacia lugares alejados con la finalidad de hallar ambientes propicios para la reproducción, huir de algún peligro, etc.

En el caso específico de los animales vertebrados, el hombre incluido, los movimientos del cuerpo se realizan mediante el funcionamiento armónico y coordinado (locomoción) de una serie de estructuras constituidas por varios tejidos (óseo, cartilaginoso, conjuntivo denso y muscular) regulados de manera precisa por los componentes del sistema nervioso.

ESTRUCTURA GENERAL DEL SISTEMA LOCOMOTOR.

El sistema locomotor está considerado el de mayor desarrollo y volumen del cuerpo humano. Lo integran una serie de órganos y estructuras formados principalmente por componentes de los tejidos óseo (huesos), conjuntivo denso (cápsulas, tendones, ligamentos, fascias y aponeurosis), cartilaginoso (superficies articulares, inserciones tendinosas) que, a su vez, forman una serie de uniones entre sí denominadas articulaciones y el tejido muscular (músculos). Acompañando a las estructuras mencionadas se unen vasos sanguíneos, linfáticos y nervios con sus terminaciones nerviosas aferentes o sensoriales (husos neuromusculares y neurotendinosos) y eferentes o motrices (placas neuromusculares).

Los huesos intervienen como soporte de los músculos que se unen a ellos mediante ligamentos y tendones. Los músculos, a través de las funciones de contracción y relajación, permiten el desplazamiento del soporte óseo mediante la actividad de las articulaciones. Así las diversas partes del cuerpo, se pueden extender o flexionar, rotar o girar, acercarse o alejarse unas de las otras, etc.

Gracias a los movimientos generados por el sistema locomotor, el individuo desarrolla una variedad de actividades íntimamente relacionadas con otras funciones del

organismo: desplazarse de un lugar a otro, respirar (inspiración y espiración a través de los movimientos de la caja torácica y del diafragma), alimentarse mediante los movimientos masticatorios y de deglución, cerrar o abrir los párpados y mover los músculos extrínsecos del globo ocular para captar imágenes, acercar los miembros superiores o inferiores a determinadas superficies para captar sensaciones de tacto, inclusive los movimientos casi imperceptibles de los músculos de la cadena de huesecillos del oído medio, facilitan a los animales y al ser humano realizar una gran cantidad de funciones de relación con el medio que lo rodea.

COMPONENTES CELULARES Y TISULARES DEL SISTEMA LOCOMOTOR.

El sistema locomotor está integrado por un conjunto de células y tejidos que, únicamente relacionados entre sí, y funcionando de manera armónica y coordinada con el sistema nervioso, permiten que se produzca movimiento.

En los capítulos anteriores se han revisado conceptos relacionados con los tejidos tendinoso, cartilaginoso, óseo y las articulaciones. En este capítulo nos ocuparemos de los componentes celulares del tejido muscular.

TEJIDO MUSCULAR.

En los seres animales pluricelulares las funciones que se desarrollan al interior de los mismos o en la relación que establecen con el medio que los rodea, requieren en muchos casos de una serie de movimientos, que les permitan, por ejemplo: transportar sustancias en el interior de estructuras u órganos tubulares membranosos: la sangre en el interior del corazón o de los vasos sanguíneos, los alimentos a través del aparato digestivo, la orina desde los riñones hacia la vejiga y posteriormente excretarla hacia el exterior. O para relacionarse con el medio que los rodea se deben trasladar de un lugar a otro, hablar, respirar, abrir o cerrar los párpados, alejar o acercar segmentos del cuerpo entre sí, para efectuar una serie de movimientos de la vida de relación, etc.

Los movimientos antes mencionados se realizan gracias a la acción contráctil de un conjunto de células musculares que, por la forma sumamente alargada que poseen, reciben el nombre de “*fibras musculares*”. Éstas han desarrollado, en grado sumo, la función de contracción de las células.

La capacidad contráctil que poseen las células o fibras musculares se debe a la existencia en el citoplasma, de dos tipos de microfilamentos proteínicos denominados *actina* y *miosina* y de la interacción que se produce entre ellos gracias a la presencia y actividad de un gran número de proteínas accesorias .

Los *miofilamentos* se disponen en forma paralela; esta orientación coincide con la dirección del movimiento de la fibra muscular durante la contracción.

La base bioquímica del movimiento consiste en la transformación de energía química en energía mecánica por degradación de la *adenosintrifosfato (ATP)*.

Origen embriológico del tejido muscular

Las fibras musculares tienen origen embriológico mesodermal, con excepción de ciertas células contráctiles que se originan del ectodermo como las fibras musculares del iris del ojo y las células mioepiteliales que integran las unidades secretoras de las glándulas salivales, mamarias y sudoríparas.

La casi totalidad de las fibras musculares que existen en nuestro organismo se originan de células **mesenquimatosas** provenientes de **miotomos somíticos** y de las células que integran las **hojas parietal y visceral del mesodermo lateral** (fig. tej. Musc. 1 y 2)

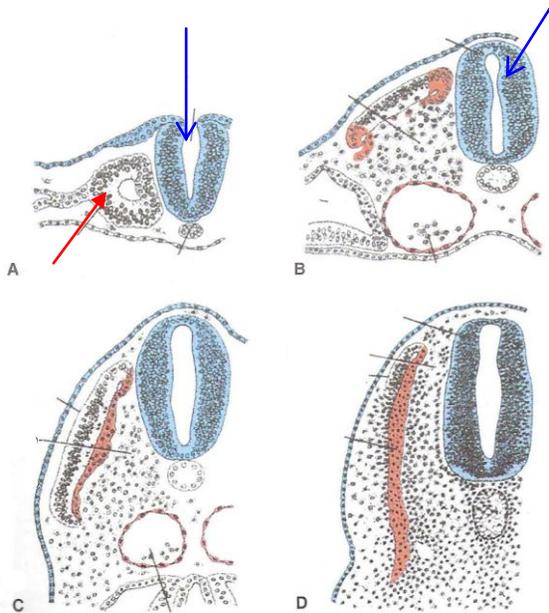


Figura tej. Musc. 1. Diversos estadios del desarrollo de la porción dorsal de embriones. A) Embrión trilaminar, la flecha roja señala a un somite. La flecha azul al surco neural. B) Embrión mostrando diversos blastemas. Las células mesenquimatosas rojas forman parte de la zona del miotomo. La flecha azul muestra al tubo neural. C) En color rojo, los mioblastos inician su diferenciación y D) La franja roja contiene a los mioblastos que posteriormente se fusionan para constituir miotubos. Lagman Embriología Humana 8a edición

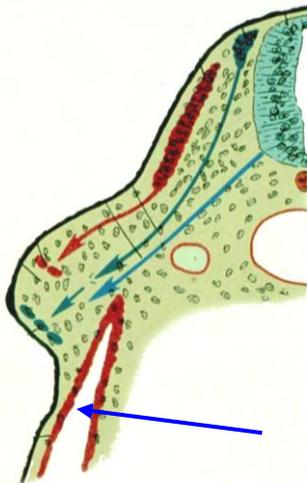


Figura tej. Musc. 2. Esquema semejante al de la figura tej. Musc. 1D. En color rojo se representan a los mioblastos somíticos y a los mioblastos de las hojas parietal y visceral del mesodermo lateral (flecha azul).

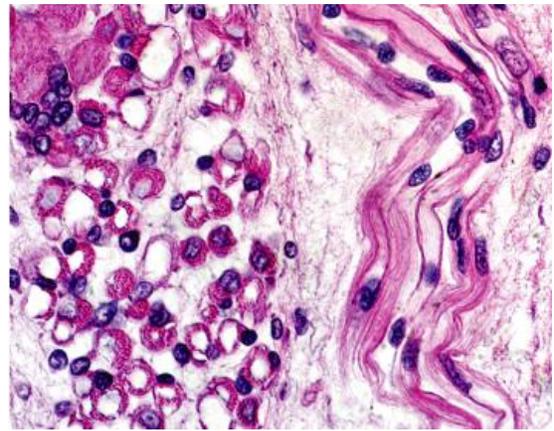
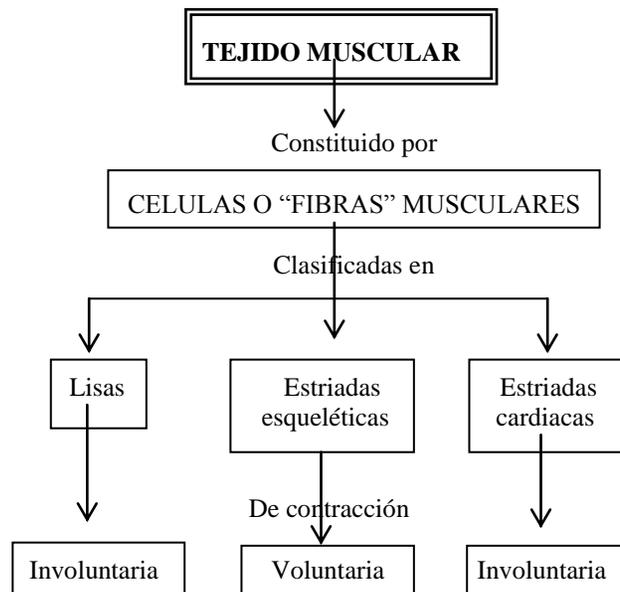


Figura Tej. Musc. 3. Fotomicrografía del tejido muscular estriado esquelético fetal. Se observan secciones transversales y longitudinales de miotubos. Estos complejos celulares (fusión de mioblastos) exhiben los núcleos centrales y las miofibrillas dispuestas en la periferia del sarcoplasma. Ross y Pawlina 2003

En general, las células musculares son alargadas (fig. tej. Musc. 4, 8 y 9), el eje longitudinal de las células coincide con la dirección de contracción. Su longitud disminuye cuando se contraen mientras que el grosor de las mismas se incrementa. A las células musculares también se les denomina fibras.



Tradicionalmente se han utilizado una serie de términos para describir componentes celulares de las fibras musculares, por ejemplo:

- ❖ **Sarcolema** = membrana celular
- ❖ **Sarcoplasma** = citoplasma
- ❖ **Retículo sarcoplásmico** = retículo endoplásmico liso.
- ❖ **Sarcosomas** = mitocondrias.
- ❖ **Sarcomero(a)** = unidad morfológica y funcional de la fibra muscular estriada

En los animales vertebrados existen tres tipos de fibras musculares que se diferencian entre ellas por características estructurales y funcionales en:

a) Músculo liso.

Las células que lo integran se caracterizan por mostrar forma de huso (fusiformes); poseen un solo núcleo alargado; de posición central (fig. tej. Musc. 4). Constituyen láminas concéntricas en los órganos membranosos o tubulares. La inervación que posee es proporcionada por el sistema nervioso autónomo. Es de contracción involuntaria. Su contracción contribuye a mantener el equilibrio fisiológico del medio interno del organismo (homeostasis).

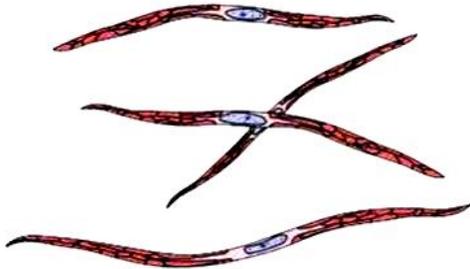


Figura tej. Musc. 4. Representación esquemática de fibras musculares lisas aisladas. Los núcleos se observan ovalados y situados en el centro de las células.

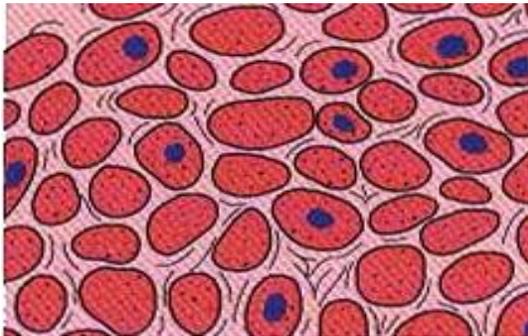
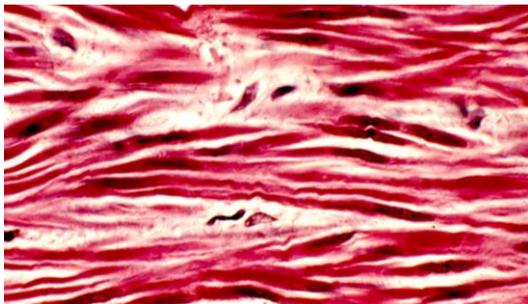
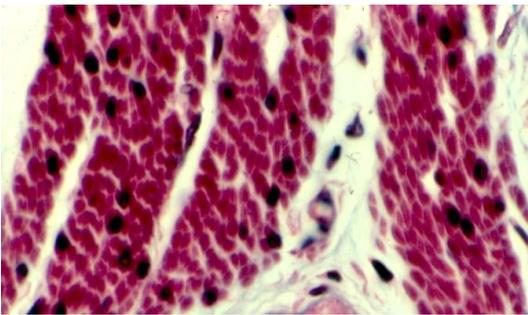


Figura tej. Musc. 5. Representación esquemática de un haz de fibras musculares lisas seccionadas transversalmente. Algunas de las fibras exhiben los núcleos en la porción más ensanchada del sarcoplasma.

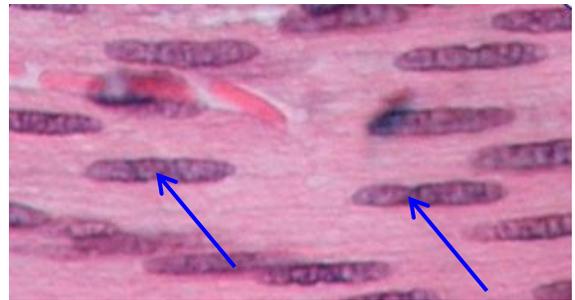


(A)

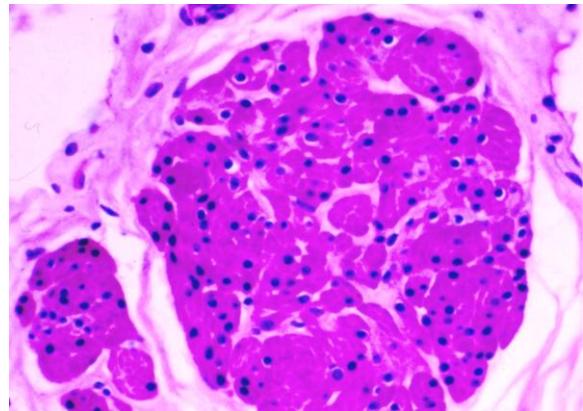


(B)

Figura tej. Musc. 6. Fotomicrografía de tónicas o capas musculares lisas. Tinción: H-E. Secciones A) longitudinales y B) transversales de las fibras musculares intestinales. 400x.



A



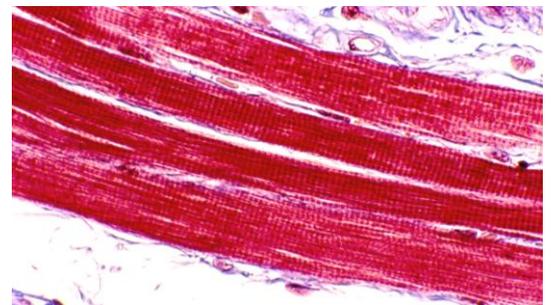
B

Figura tej. Musc. 7. Fotomicrografías de haces musculares lisos en secciones longitudinales y transversales. Tinción H-E. A) Se observa la posición y la forma alargada de los núcleos. B) Algunas fibras muestran en la parte central la presencia de núcleos.

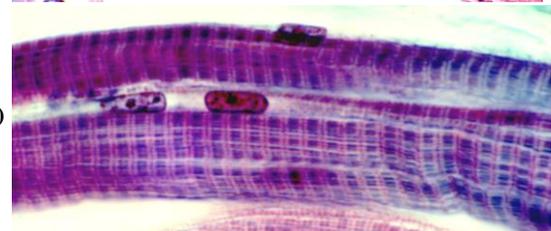
b) Músculo estriado esquelético.

Lo constituyen una serie de células muy alargadas, cilíndricas; son células multinucleadas: los núcleos se disponen en la periferia, debajo de la membrana celular. El citoplasma muestra, al microscopio, una serie de bandas claras y oscuras que le confieren un aspecto estriado. (Fig. tej. Musc. 8).

Está inervado por el sistema nervioso somático. Es de contracción voluntaria. Los movimientos producidos permiten al organismo desplazarse de un lugar a otro y establecer relación con el medio externo o producir movimientos de los componentes del cuerpo humano.



(A)



(A')

(B)

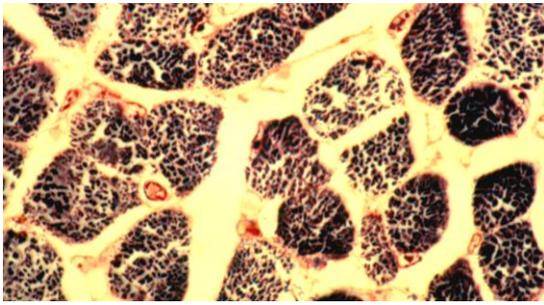


Figura tej. Musc. 8. Fotomicrografías de fibras musculares estriadas esqueléticas: A (tricromico de Masson, 400x) y A' (tricromico de Shorr, 1000x) secciones longitudinales. B) Hematoxilina fosfotúngstica 400 x, secciones transversales.

c) Músculo estriado cardiaco.

Está formado por células cilíndricas cortas que tienden a bifurcarse para unirse a células vecinas; presentan, en la gran mayoría de las fibras, un solo núcleo central, algunas otras son binucleadas, También muestran estriación transversal en el citoplasma. (fig.tej. Musc. 9).

Las fibras se unen en posición término-terminal mediante estructuras denominadas *discos o bandas intercalares*. Recibe inervación del sistema nervioso autónomo, por lo tanto es de contracción involuntaria.

Al igual que el músculo liso también coadyuva con sus contracciones en la regulación del medio interno.

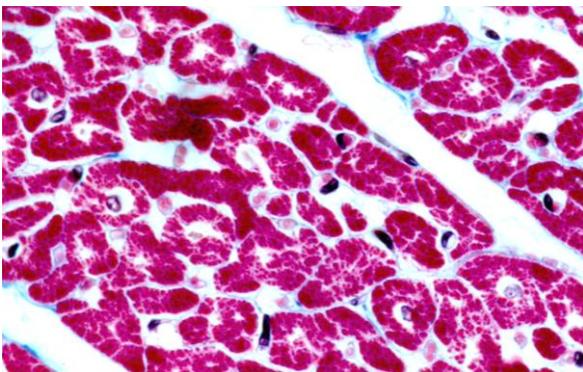


Figura tej. Musc 9. Fotomicrografías de tejido muscular estriado cardiaco. A) Tinción de Hematoxilina fosfotúngstica; sección longitudinal, 1000x; B) Tinción de Masson; sección 1000x.

TEJIDO MUSCULAR ESTRIADO ESQUELÉTICO.

Es el tejido integrante de los músculos locomotores del organismo. A este conjunto de células se le denomina comúnmente como “carne” (palabra griega: *sarco*).

Estos músculos unen, mediante tendones y sus inserciones, a diversos huesos del esqueleto y, mediante sus contracciones producen movimiento de las distintas regiones del cuerpo humano.

El tejido muscular estriado esquelético está formado por fibras (células) musculares que poseen características morfológicas y funcionales específicas.

Las fibras musculares estriadas son células alargadas, cilíndricas, que pueden medir varios milímetros o varios centímetros de longitud y entre 50 a 80 micrómetros de diámetro.

Son células multinucleadas, poseen numerosos núcleos periféricos dispuestos por debajo de la membrana celular o sarcolema como se observa en la figura tej. Musc. 21. La cantidad de núcleos que poseen estas células se debe a que, durante la embriogénesis, una gran cantidad de células embrionarias, los *mioblastos*, se fusionan y originan una célula muy larga y multinucleada (Fig. tej. Musc 10).

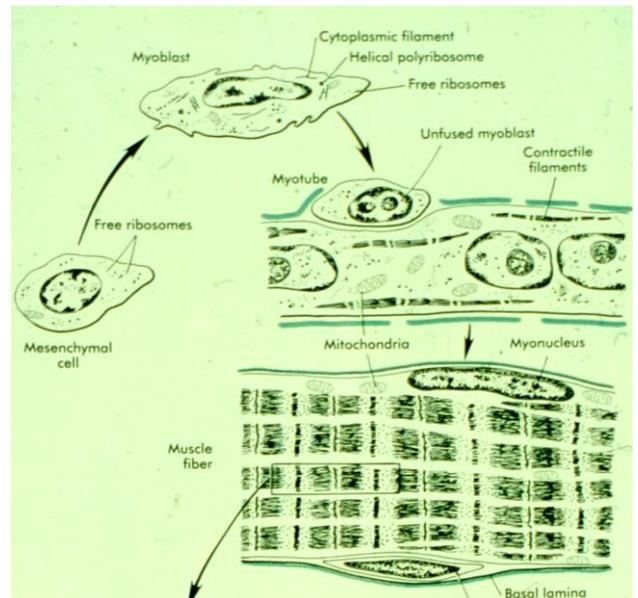


Figura tej. Musc. 10. Representación esquemática del desarrollo embriológico de una fibra muscular estriada esquelética.

Cuando estas fibras se observan en secciones longitudinales con el microscopio fotónico se distingue que en el sarcoplasma existen una serie de estriaciones claras y oscuras (fig. tej. Musc 11). Al examinarse las fibras en cortes transversales, el sarcoplasma exhiben una serie de puntitos que ocupan todo el espacio; los puntitos corresponden a secciones transversales de unidades morfológicas llamadas miofibrillas (Fig. tej. Musc 8 y 12).

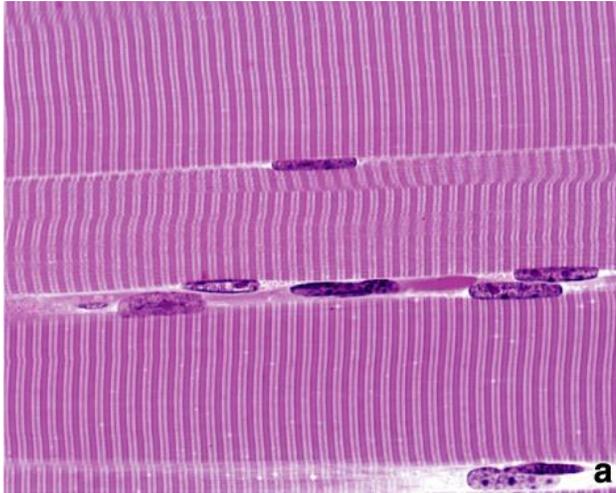
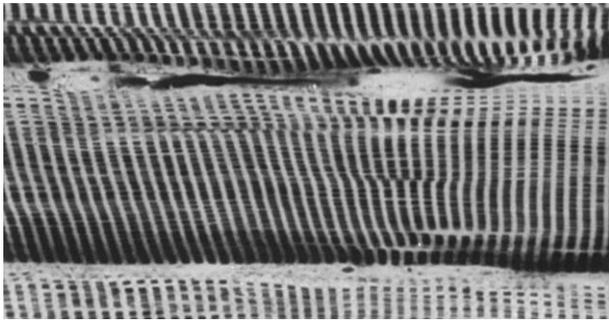


Figura tej. Musc. 11. Fotomicrografías de secciones longitudinales de fibras musculares estriadas esqueléticas. Tinción H-E. 1000x. Se observan las estriaciones transversales claras y oscuras. En la imagen inferior se muestra la posición periférica de los núcleos. En el centro de las bandas claras se distingue una línea muy fina (representa a la disco o línea Z)

Se ha mencionado anteriormente que en el citoplasma (*sarcoplasma*) de las fibras musculares esqueléticas se observan una serie de bandas verticales, claras y oscuras, que le dan un aspecto estriado del cual deriva su nombre. La presencia de bandas claras y oscuras se debe a la existencia dentro del citoplasma de dos tipos de proteínas fibrilares, los miofilamentos de *actina* (delgados) y de *miosina* (grosos).

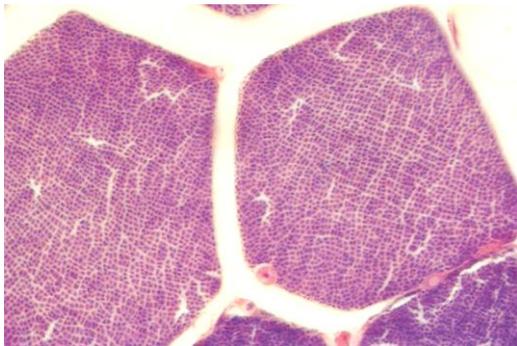


Figura tej. Musc. 12. Microfotografías de fibras musculares estriadas esqueléticas cortadas transversalmente. Se observa el sarcoplasma ocupado totalmente por secciones ligeramente oblicuas de miofibrillas. Tinción Hematoxilina Fosfotúngstica. 1500x.

Las estriaciones oscuras y claras también se denominan bandas A y bandas I, respectivamente. Las nomenclaturas A e I son las iniciales de palabras en alemán que significan *Anisotrópicas* o *birrefringentes* e *Isotrópicas* o *monorrefringentes* (fig. tej. Musc. 13B y 14B). Esto significa que cuando las fibras musculares estriadas se observan con luz polarizada las bandas A se observan transparentes o claras (dejan pasar las ondas polarizadas de la fuente luminosa) en cambio las bandas I se observan oscuras porque su monorrefringencia impide que las ondas de luz polarizada las atraviesen.

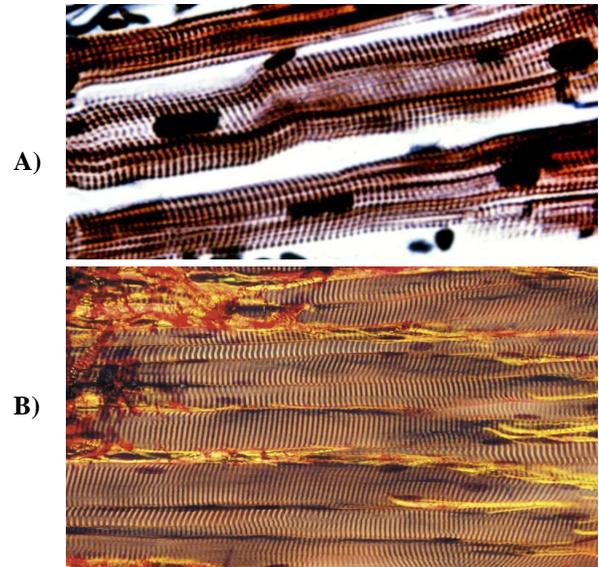


Figura tej. Musc. 13. Fibras musculares estriadas esqueléticas coloreadas con tinciones que emplean A) colorantes derivados de la anilina Hematoxilina Férrica de Heindenhain y B) fibras observadas a través del microscopio de polarización. Las bandas claras y oscuras de la imagen A, se observan en la imagen B como bandas oscuras y claras.

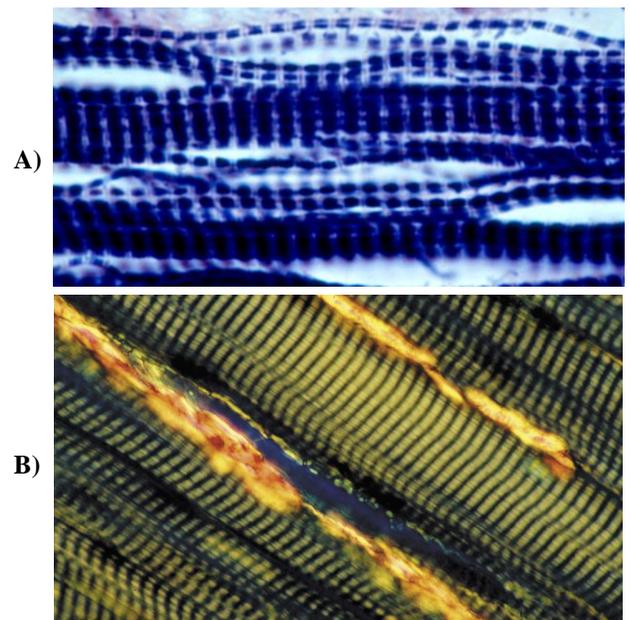


Figura tej. Musc. 14. Imágenes de fibras musculares estriadas esqueléticas A) Coloreadas con Hematoxilina Fosfotúngstica y B) Observadas con el microscopio de polarización.

En la figura tej. Musc 14 se observa, en la fotomicrografía “A”, la presencia de *miofibrillas* individualizadas del conjunto de la fibra muscular. En cada una de ellas se distinguen las bandas claras y oscuras que coinciden exactamente con las bandas claras y oscuras de las miofibrillas adyacentes; la coincidencia mencionada hace que la fibra muscular estriada exhiba las estriaciones en todo su grosor tal como se observa en la fotomicrografía “B”:

Cada fibra muscular está rodeada por una estructura anhisto semejante a la lámina basal o el equivalente de una membrana basal pero de menor espesor. A esta envoltura algunos autores le denominan *lámina externa*. La envoltura citada está integrada por la proteína denominada *laminina* (fig. tej. Mus. 15) y por fibras de colágena tipo III o fibras reticulares (fig. tej. Musc. 16)

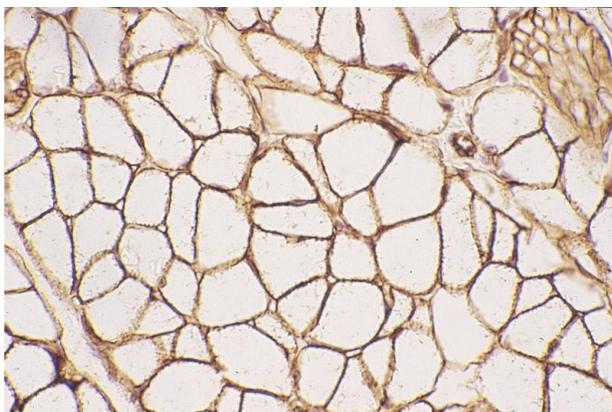


Figura tej. Musc. 15. Secciones transversales de haces musculares estriados esqueléticos en los cuales se demostró, mediante técnica inmunohistoquímica, la existencia de la proteína *laminina* existente en la lámina basal de cada fibra muscular. Junqueira y Carneiro 11ª edición 2005.

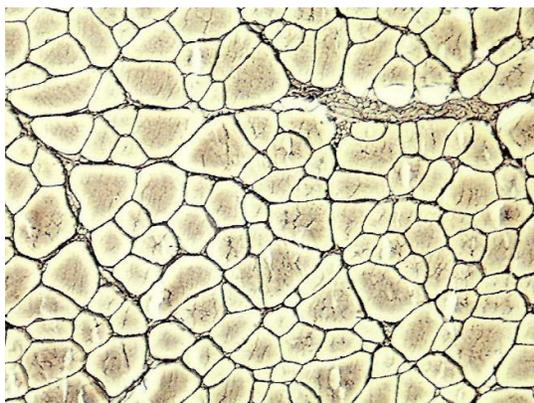


Figura tej. Musc. 16. Sección transversal de músculo estriado esquelético. Tinción impregnación argéntica para demostrar fibras reticulares la membranas o lámina basal rodea a cada fibra muscular-200x

Células satélite. Entre la lámina externa y el sarcolema de la fibra muscular es posible observar células alargadas con núcleos también alargados con un citoplasma escaso y con algunos gránulos citoplasmáticos (Fig. tej. Musc. 17). Son las denominadas “células satélite”.

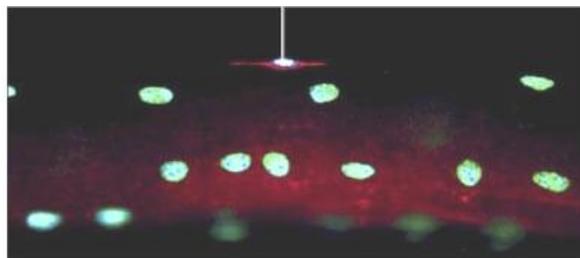


Figura tej. Musc. 17. Fotomicrografía de una fibra muscular estriada esquelética obtenida a través del microscopio de fluorescencia. Se observa tenuemente el plasmalema de la fibra de color rojo oscuro, abundantes núcleos de posición superficial. La línea blanca indica el núcleo de una célula satélite. Alberts. The Cell Molecular Biology

Las células satélite son consideradas como mioblastos que en la etapa adulta aún conservan su capacidad de proliferación y diferenciación celular. Ante la lesión o ruptura leve experimentada una fibra muscular esquelética, estas células proliferan y fusionan su membrana celular con el sarcolema de la fibra lesionada, reparando en parte la lesión sufrida.

Generalmente las células satélite permanecen inertes; se activan cuando las fibras musculares sufren algún tipo de lesión que compromete el sarcolema y parte del contenido sarcoplásmico o en respuesta a un exceso de trabajo contráctil del músculo.

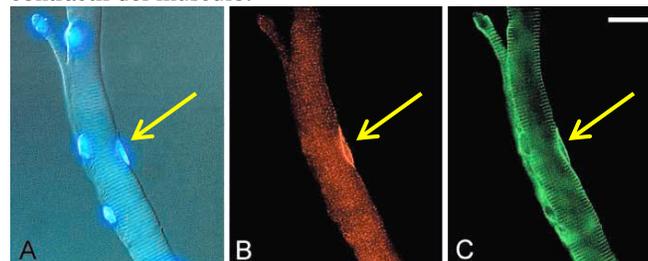


Figura tej. Musc. 18. Imágenes de fibras musculares estriadas esqueléticas mostrando la presencia de células satélite. Demostradas mediante técnicas inmunofluorescentes.

Esto ocurre siempre y cuando la lesión de la fibra muscular no sea tan extensa. En caso contrario la capacidad de regeneración de las células satélite es nula y la reparación se efectúa a través de la actividad de fibroblastos que producen cicatrización con la producción de fibras colágenas.

Las imágenes de las figuras tej. Musc. 18 y 19 se obtuvieron del trabajo de investigación denominado “**Ectopic skeletal muscles derived myoblast implanted under the skin**” A Irintchev et al. Journal of Cell Science. 111. 3287-3297, 1998. La presencia de las células satélite se demostró empleando varias técnicas de inmunofluorescencia. Los núcleos de la figura A con el reactivo bis-benzimide, en la figura B se demostró la presencia de M-cadherina y en la figura C se utilizó un anticuerpo antidesmina para evidenciar el filamento intermedio Desmina.

La fotomicrografía de la figura tej. Musc. 19 exhibe una fibra muscular estriada rodeada de laminina (fluorescencia roja) y el contorno de una célula satélite demostrando la presencia de desmina (fluorescencia verde)

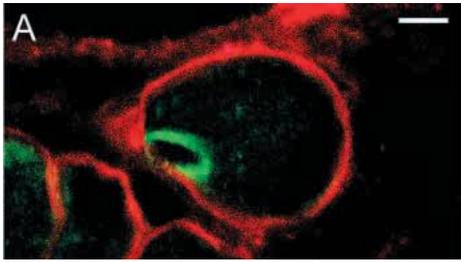


Figura tej. Musc. 19. Fotomicrografía de fluorescencia de una sección transversal de fibra muscular estriada esquelética. Teñida para demostrar laminina y desmina. 400x.

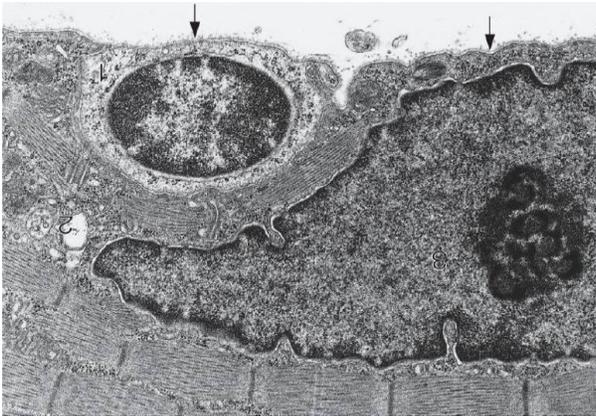


Figura tej. Musc. 20. Fotomicrografía electrónica que muestra sección transversal de una fibra muscular estriada esquelética. Se observan: porción de un núcleo y el nucleolo; sarcoplasma con dos miofibrillas y en la superficie una sección transversal de una célula satélite. Sobota y Welsch 2ª edición 2009. 20,700x

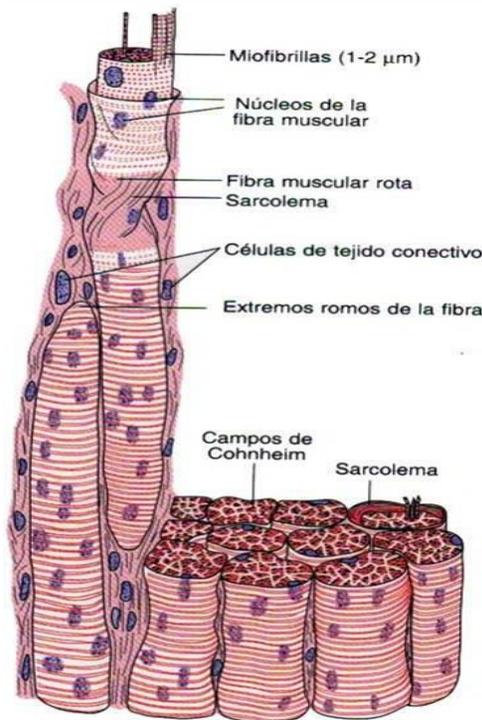


Figura tej. Musc. 21.- Representación esquemática de un haz muscular estriado esquelético. Las células o fibras musculares muestran los numerosos núcleos periféricos y el tejido conjuntivo (endomysio) rodeando a cada fibra.

Irrigación del tejido muscular estriado esquelético.

El tejido estriado esquelético está sumamente vascularizado. Estudios morfológicos e histoquímicos revelan que cada fibra muscular se encuentra muy irrigada. La inyección de colorantes suspendidos en gelatina o en material plástico y la determinación histoquímica de la enzima Adenosinatrifosfatasa (ATPasa) muestran que por lo menos cada fibra muscular entra en contacto con tres a seis capilares situados alrededor de ellas. (Fig. tej. Musc. 22 y 23)

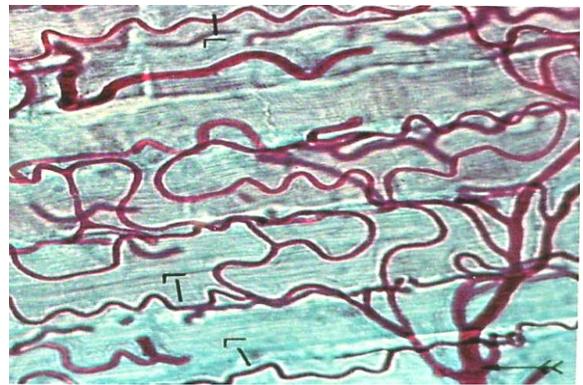
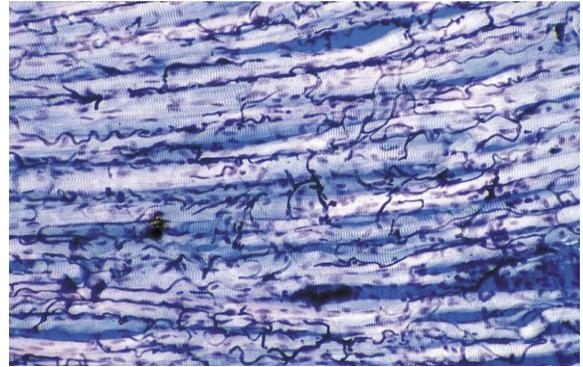


Figura tej. Musc. 22. Fotomicrografía fotónica de tejido muscular estriado esquelético. Haz de fibras musculares estriadas cuyos vasos sanguíneos se inyectaron para determinar la vascularización. 100x y 400x.

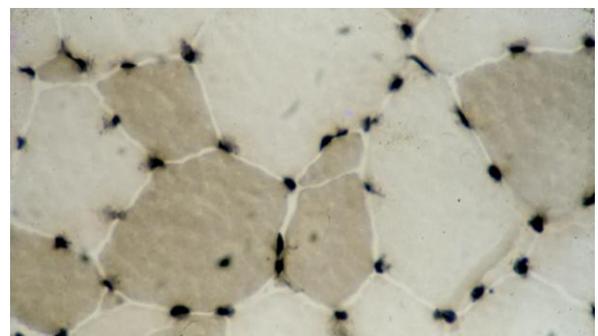


Figura tej. Musc. 23. Reacción histoquímica para la demostración de la enzima ATPasa en el endotelio de capilares sanguíneos 400x.

Componentes moleculares de una fibra muscular estriada esquelética.

Las proteínas contráctiles del tejido muscular actina y miosina (miofilamentos) se disponen en un arreglo tridimensional en el sarcoplasma de las fibras musculares estriadas, integrando, junto con otras proteínas accesorias, las unidades morfológicas y funcionales del músculo estriado, denominada *sarcómera(o)*. (fig. tej. Musc. 24 B y C).

Las sarcómeras se sitúan secuencialmente unos al lado de otros para formar las miofibrillas; éstas son estructuras alargadas dispuestas a todo lo largo de la fibra muscular tal como se observa en la figura tej. Musc. 24A.

Cada miofibrilla mide de 1 ó 2 micrómetros de diámetro. En el interior de cada fibra muscular existe una gran cantidad de miofibrillas; la coincidencia de las bandas claras y oscuras del total de las miofibrillas le confiere a la fibra muscular el aspecto estriado que muestra al microscopio fotónico (fig. tej. Musc. 24 A, B y C).

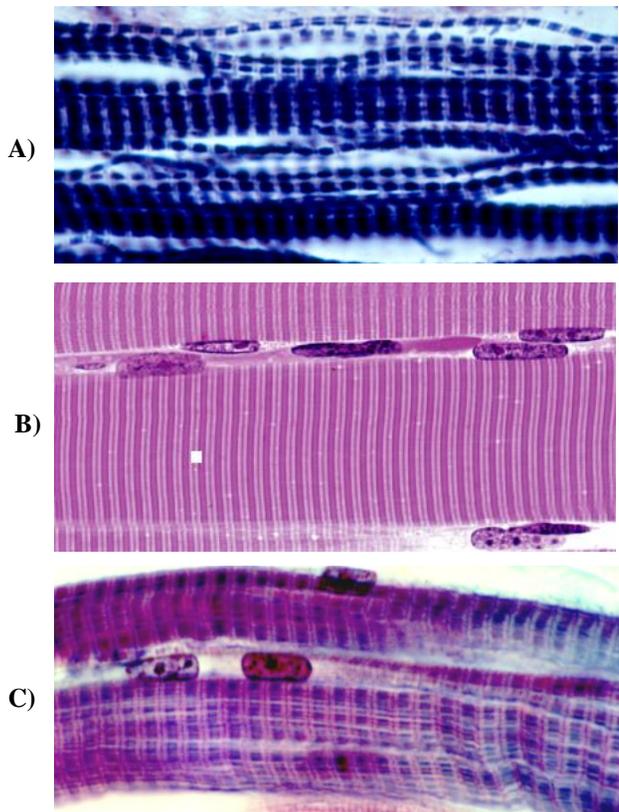


Figura tej. Epit. 24. Secuencia de fibras musculares estriadas esqueléticas mostrando la estructura fotónica de las miofibrillas y su disposición en el sarcoplasma. Se observan las bandas claras y las oscuras. En las bandas claras se distinguen las líneas o discos "Z". Una sarcómera está limitada por dos líneas Z

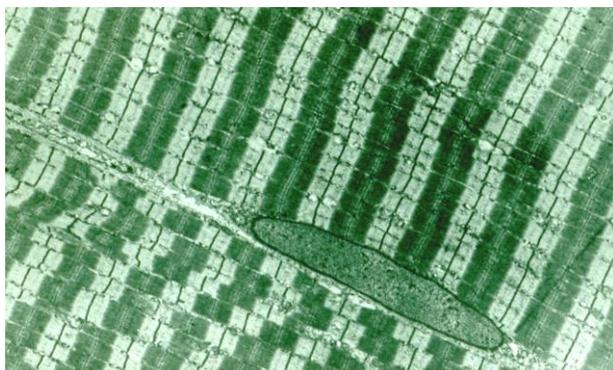


Figura tej. Musc. 25. Fotomicrografía electrónica de secciones longitudinales de dos fibras musculares estriadas esqueléticas. Se observa la presencia de un núcleo periférico (flecha) y abundantes miofibrillas constituidas por una sucesión de sarcómeras limitadas por las líneas Z mostrando las bandas claras y oscuras.

ESTRUCTURA DE UNA SARCÓMERA.

En las miofibrillas se distinguen varias porciones cuando se les observa coloreadas por ejemplo con H-Eosina: bandas claras y bandas oscuras, denominadas respectivamente **bandas I** y **bandas A**, cada banda I esta atravesada por una línea gruesa conocida como **línea Z** y en la banda A se observan dos porciones, una zona clara central conocida como **banda H**, en medio de la cual existe una línea más oscura denominada **línea M** (fig. tej. Musc. 25 y 26).

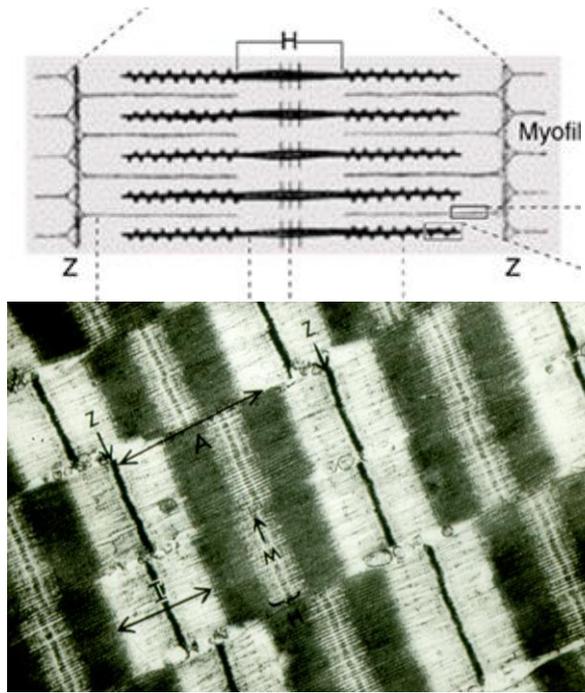


Figura tej. Musc. 26. Representación esquemática y Fotomicrografía electrónica de una sarcómera. La unidad esta limitada por las líneas o discos Z. Se muestra la disposición intercalada de los filamentos delgados de actina y los gruesos de miosina.

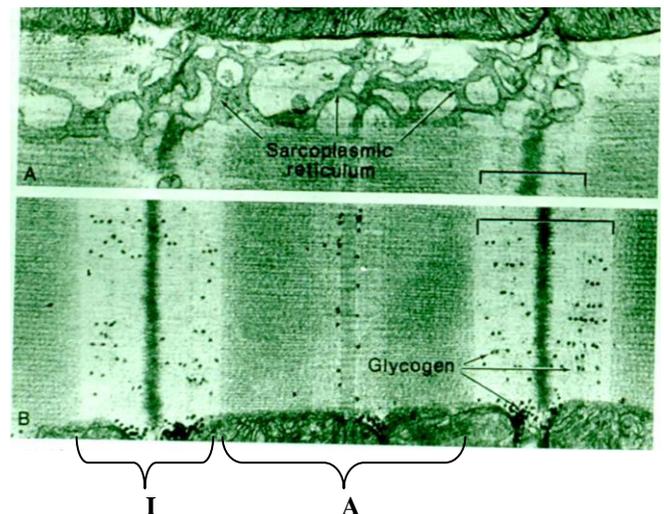


Figura tej. Musc. 27. Microfotografía electrónica de una sarcómera. En la imagen A se observa el reticulado membranar del retículo sarcoplásmico. La figura B muestra dos bandas claras y una banda oscura. La sarcómera está limitada por dos bandas Z. En el centro de la banda A se observa la H y en medio de ella la línea M.

Los componentes microfibrilares que existen entre una línea Z y otra línea Z consecutiva constituyen una sarcómera (fig. tej. Musc. 26 y 27). La línea Z está constituida por la proteína *alfa-actinina* la cual sirve para que en ella se inserten los filamentos de actina.

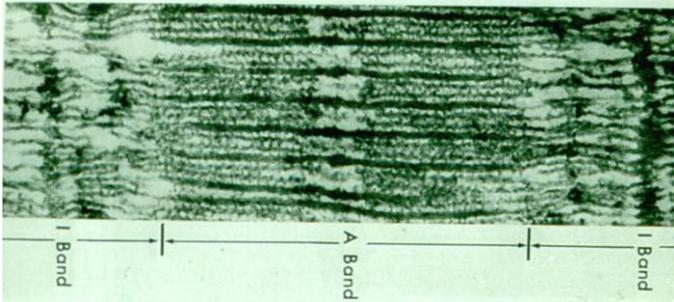


Figura tej. Musc. 28. Fotomicrografía a mayor aumento de la imagen 26 y 27. En el centro de la banda A se observa la banda H (zona de la sarcómera desprovista de filamentos de actina). La línea M se visualiza formada por engrosamientos donde se localizan la proteína *Meromiosina* y proteína "C".

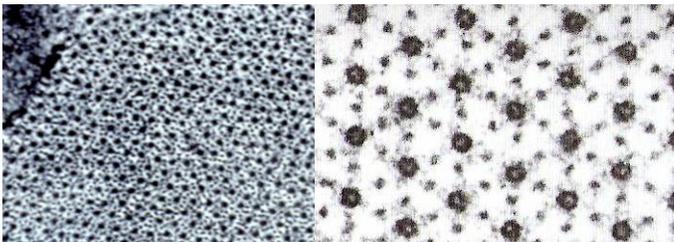


Figura tej. Musc. 29. Representación en sección transversal de la sarcómera observada a través del microscopio electrónico. Arreglo molecular de los miofilamentos de actina y miosina en secciones transversales en la banda A con diferentes aumentos.

Cada miofibrilla está rodeada de varios componentes celulares: mitocondrias, partículas de glucógeno, abundantes cisternas del retículo sarcoplásmico y, entre el límite de las bandas claras y oscuras se localizan invaginaciones membranales del sarcolema denominadas túbulos "T". (fig. tej. Musc. 30). En este lugar, se observan ensanchamientos de del retículo sarcoplásmico que se adosan a los túbulos "T" constituyendo las *triadas membranales* a través de las cuales el estímulo nervioso contráctil provoca la liberación de iones de calcio hacia el sarcoplasma para iniciar el proceso de contracción.

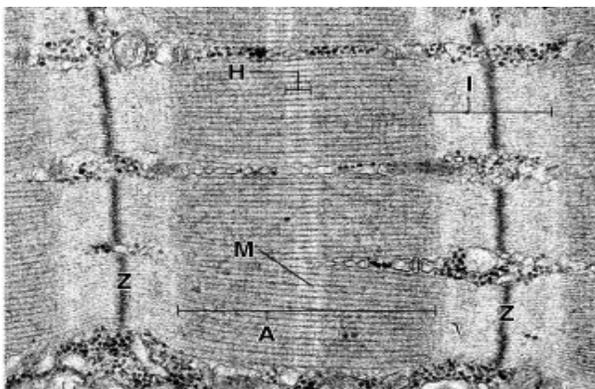


Figura tej. Musc. 30. Fotomicrografía electrónica de sarcómeras coincidentes en cuatro miofibrillas. Se señalan todos los componentes morfológicos de las sarcómeras.

Estructura molecular de los miofilamentos delgados y gruesos.

Filamentos de actina. Los filamentos delgados o de *actina* miden entre 6 a 8 nanómetros de diámetro. Están integrados por dos cadenas de *actina F*, que se enlazan de manera espiralada, formadas a su vez por moléculas globulares de *actina G* que se polimerizan para constituir las cadenas de actina *F* (fig.tej. Musc. 31 y 32).

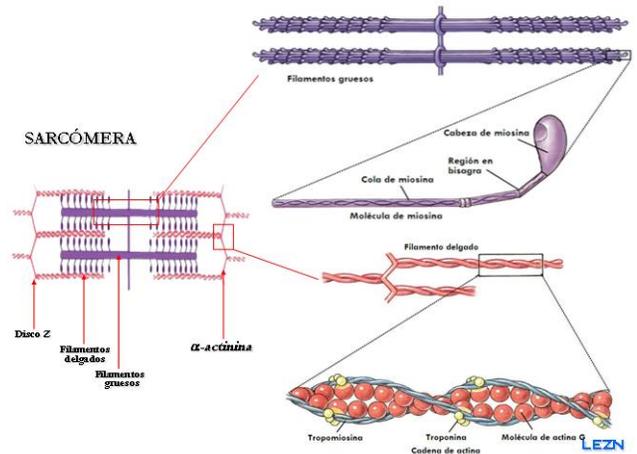


Figura tej. Musc. 31. Representación esquemática de los componentes moleculares proteínicos de una sarcómera.

A los filamentos de actina se unen dos proteínas reguladoras: la *tropomiosina*, proteína filamentosa de 40 nm de longitud que dispuesta en doble cadena entrelazada entre sí se localizan en los espacios dispuestos entre las dos cadenas de filamentos de actina *F* (fig. tej. Musc. 31 y 32). En los extremos de la tropomiosina se sitúan las moléculas de *troponina*, la otra proteína reguladora. La troponina es un complejo de tres subunidades proteínicas globulares. La troponina C (tnC) es la unidad más pequeña (18 kDa) de las tres subunidades. Fija Calcio un componente químico sumamente importante para iniciar el proceso contráctil. La troponina T (30 kDa) se une a la tropomiosina y ancla a esta molécula el complejo de troponina; la troponina I (TnI) del mismo peso molecular de la subunidad anterior, se une al filamento de actina e impide la interacción actina-miosina, es decir inhibe la función contráctil (fig. tej. Musc. 32).

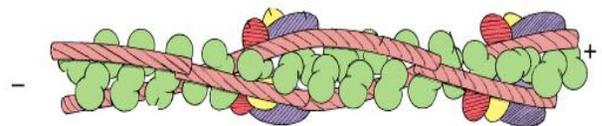


Figura tej. Musc. 32. Representación esquemática de los componentes moleculares que constituyen los filamentos de *actina*. En color verde las cadenas entrelazadas de *actina F*; el cordón estriado corresponde a la *Tropomiosina*. En colores rojo (troponina I), amarillo (troponina C) y azul (troponina T) se representan a los tres componentes moleculares de la proteína *Troponina*. Ross y Pawlina 2007

Filamentos gruesos de Miosina. Los filamentos gruesos, tienen un diámetro de 14 a 15 nm y una longitud de 1.5 micrómetros. Están constituidos por moléculas de miosina. Cada molécula de miosina mide 150 nm de largo por 2 a 3 nm de diámetro. Los filamentos se orientan

longitudinalmente en hileras paralelas y están separados por una distancia de 45 nm. Son los principales integrantes de la banda A. Los filamentos de miosina se unen lateralmente con otros mediante enlaces delgados cruzados (línea M proteínas miomesina y proteína "C") en la parte media de la banda A. La disposición transversal de estos enlaces forma una línea fina electrodensa que se denomina línea M y que divide en dos a la banda H (fig. tej. Musc 34).

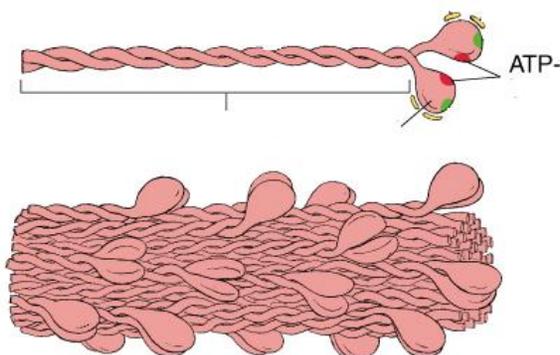


Figura tej. Musc 33. Representación esquemática de los componentes moleculares que constituyen los filamentos de miosina. Ross y Pawlina 2003

Los filamentos gruesos están integrados por 200 a 300 moléculas de miosina, que miden 300 nanómetros de longitud por 2 a 3 de diámetro. Cada una de las cuales está compuesta por dos cadenas pesadas y dos pares de cadenas ligeras semejantes. Están formados por una porción fibrilar y otra globular. Por medio de digestión enzimática se puede escindir en dos componentes principales:

Meromiosina ligera, es la porción fibrilar que integra los filamentos gruesos al unirse varias unidades iguales.

Meromiosina pesada, contiene a la porción globular que forma los puentes de enlace entre los filamentos gruesos y los de actina (fig. tej. Musc. 33). Le dan el aspecto de bastones de golf. Mediante digestión con tripsina se separan en una porción en forma de bastoncillo la meromiosina ligera y una forma globular la meromiosina pesada. Esta estructura globular o cabeza de miosina está constituida bioquímicamente por la enzima adenosinatrifosfatasa (ATPasa).

Al observar una sarcómera se puede distinguir que la banda I está constituida exclusivamente por la presencia de los filamentos de actina; los cuales se anclan en línea Z y se extienden a cada lado a una distancia de un (1) micrómetro; Los miofilamentos de actina se unen a la línea Z mediante una serie de proteínas de adhesión tales como la α -actinina; intervienen en esta unión moléculas de filamina, amorfina y la proteína Z.

La banda A esta integrada por los filamentos de miosina intercalándose con filamentos de actina.

La banda H contiene únicamente filamentos de miosina y la línea M está formada por proteínas de unión - la miomesina- y la proteína "C" que sujetan, en forma de una trama reticular, a los filamentos de miosina (Fig. tej. Musc. 35).

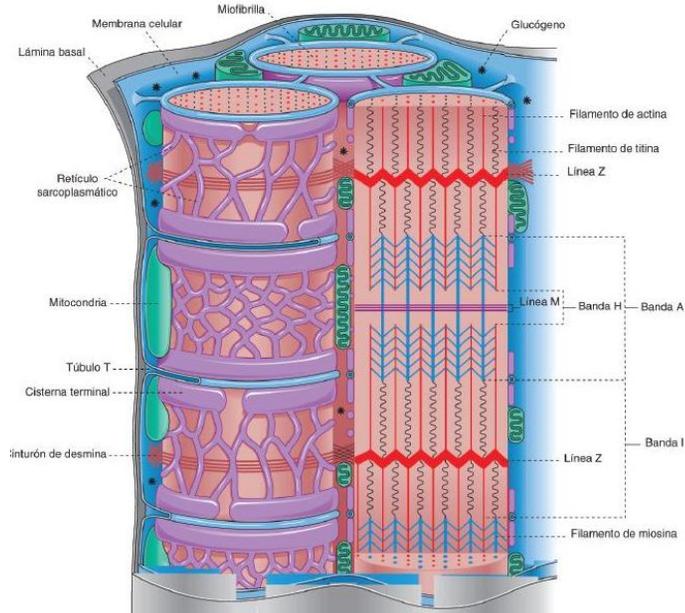


Figura tej. Musc. 34. Representación esquemática de las secciones longitudinales superficial e interna de los componentes ultraestructurales y moleculares del sarcoplasma de las sarcómeras.

En secciones transversales realizados a diferentes niveles de la sarcómera se observa el arreglo de los filamentos de actina y miosina así como de las proteínas de adhesión, tal como está representado en la figura tej. Musc. 35.

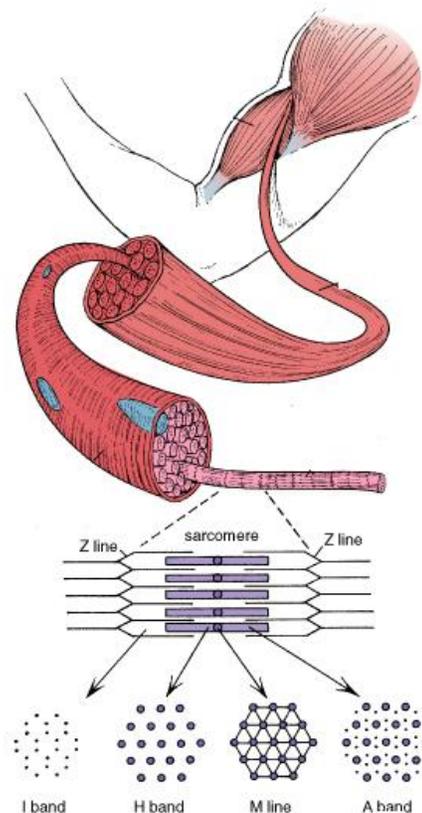


Figura tej. Musc. 35. Esquema representando la disposición anatómica, microscópica histológica fotónica y ultraestructural y molecular del tejido muscular estriado esquelético (Músculo bíceps, fibra muscular, miofibrilla y sarcómera en sección longitudinal y transversales. Gartner

Proteínas accesorias existentes en la sarcómera:

Con la finalidad de preservar y mantener la eficacia y la rapidez de la contracción muscular se requiere de la existencia de una serie de proteínas accesorias que mantienen la alineación precisa y exacta de los filamentos delgados y gruesos en el sarcómera. Las proteínas accesorias son necesarias para regular el espaciado y la distancia óptima entre los miofilamentos así como la alineación y la fijación de los mismos.

Las proteínas accesorias constituyen aproximadamente un 20% de las proteínas totales de una fibra muscular estriada esquelética. Se consideran como tales a las siguientes proteínas:

- **Titina**, es una proteína muy grande (2,500 kDa). Cada molécula rodea a los filamentos de miosina y los ancla a la línea Z. Posee una zona espiralada, en forma de resorte, contigua a los filamentos de actina que contribuyen al ensamble y centrado de los filamentos gruesos e influye en impedir la distensión excesiva de la sarcómera.

- **Alfa-actinina**. Es una proteína corta (190 kDa), bipolar, organiza a los filamentos de actina en forma paralela y los fija y los ancla a la línea Z.

celular denominas **costámeros**; forma enlaces cruzados estabilizadores entre miofibrillas adyacentes. Estos filamentos intermedios se unen entre ellos mediante otra proteína llamada **plectina**.

- **Miomesina**. Es una proteína fijadora de miosina con un peso molecular de 185 kDa. Se encarga de mantener a los filamentos gruesos alineados en la línea M.

- **Proteína C**. Es otra proteína fijadora de Miosina. También ancla a los filamentos gruesos; integra varias franjas transversales bien definidas a cada lado de la línea M.

- **Distrofina**. Es una proteína grande (427 kDa) Relaciona la laminina, un componente de la lámina externa con los filamentos de actina. La ausencia de esta proteína se relaciona con la debilidad muscular progresiva causada por una enfermedad congénita llamada **distrofia muscular de Duchenne**. La proteína distrofina es codificada por genes pertenecientes al cromosoma X por lo cual solamente los varones sufren de esta enfermedad.

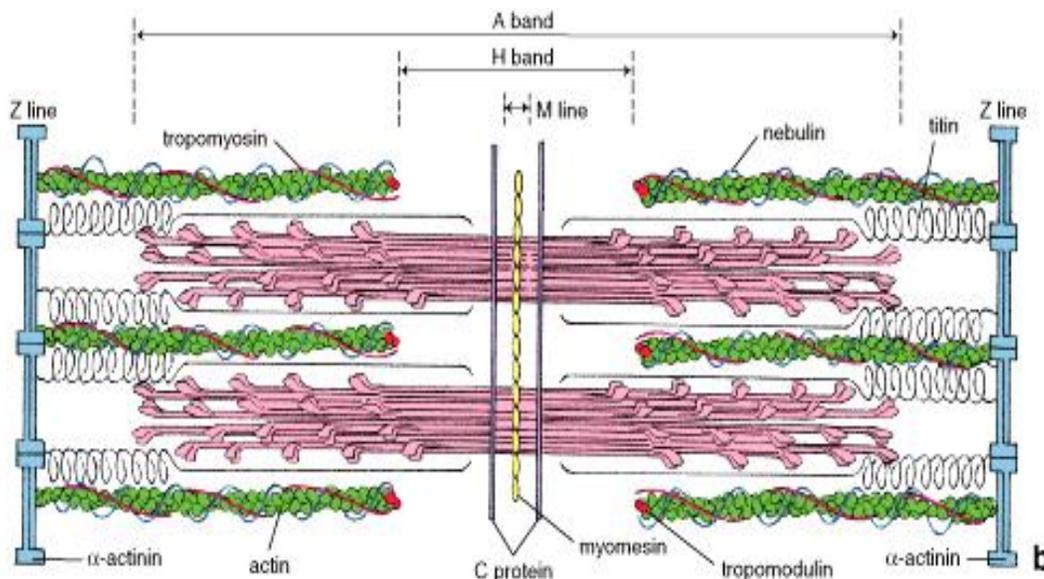


Figura tej. Musc. 36. Representación esquemática de los componentes morfológicos y moleculares de una sarcómera y sus proteínas anexas. Ross y Pawlina 2005.

- **Nebulina**, es una proteína alargada, rígida, no elástica (600 kDa), está adherida a la línea Z y discurre paralela a los filamentos delgados. Ayuda a la alfa-actinina a fijar la actina a la línea Z. Se considera que regula la longitud de los filamentos delgados durante el desarrollo muscular.

- **Tropomodulina**. También es una proteína fijadora de actina. Es pequeña (menos de 40 kDa), se adhiere al extremo libre de la actina formando el casquete del filamento. Se le denomina proteína de coronación pues regula y mantiene la longitud del filamento.

- **Desmina**. Constituye un filamento intermedio de 53 kDa. Es una proteína que integra una malla alrededor de las líneas Z y sirven para unir las entre sí y también las une al sarcolemma en unas zonas especializadas de la membrana

En el interior del citoplasma (*sarcoplasma*) de la fibra muscular existen abundantes mitocondrias, gránulos de glucógeno y entre las miofibrillas se sitúan unas cisternas aplanadas de retículo endoplásmico liso (*retículo sarcoplásmico*) que almacenan en su interior iones de calcio.

Como se observa en las figuras hist. Musc. 27, 30 y 34, 37, 38 y 39, alrededor de cada miofibrilla se organiza un sistema microtubular membranoso constituido por a) invaginaciones perpendiculares del sarcolemma, denominados túbulos transversos o túbulos T, que coinciden con el límite de las bandas claras y oscuras de la sarcómera y b) el retículo sarcoplásmico formado por sarcotúbulos o cisternas membranales aplanadas dispuestas en forma reticular y con sus extremos aplanados (cisternas terminales) que se ponen en estrecho contacto con ambos lados de los túbulos T.

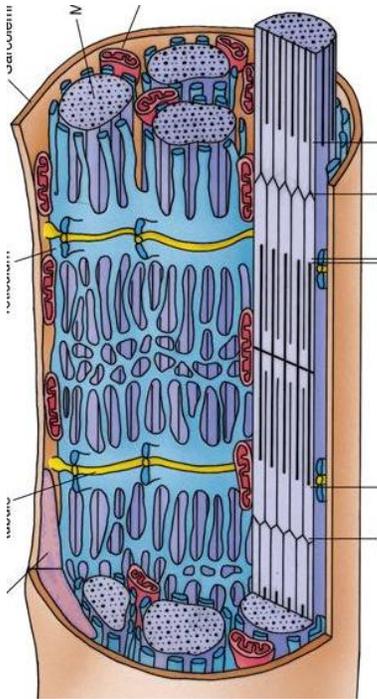


Fig. hist. Musc. 37. Representación esquemática de la organización membranal sarcoplémica y sarcoplásmica. Túbulo T de color amarillo. Retículo sarcoplásmico de color azul. Miofibrillas de color morado.

La unión de cada túbulo T con las cisternas terminales del retículo sarcoplásmico integran una **triada**.

En las fibras musculares de los mamíferos, existen dos triadas relacionadas con los límites de las bandas A e I.

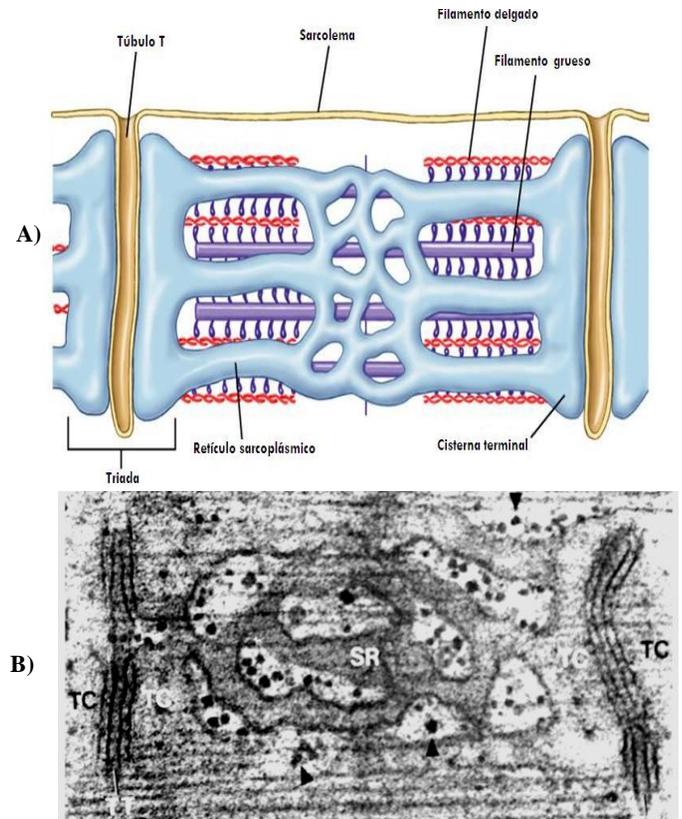


Figura tej. Musc. 39. Representación esquemática y fotomicrografía electrónica de la relaciones establecidas entre una sarcómera y los componentes membranales del retículo sarcoplásmico, sus cisternas y los túbulo T.

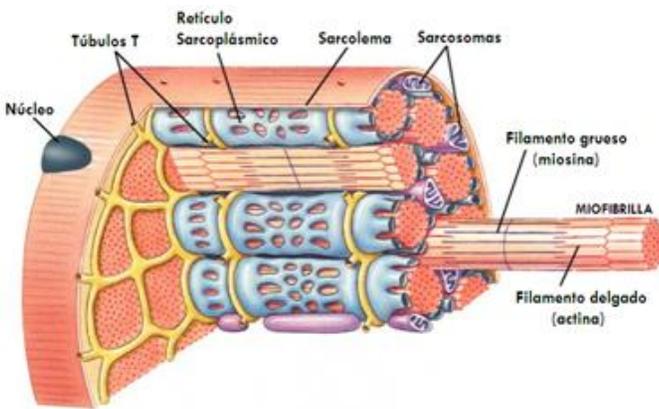
Tipos de fibras musculares estriadas esqueléticas.

Cuando se observan, al estado fresco, los músculos de diversas especies animales, pueden distinguirse dos tipos de masas musculares, unos músculos son de color rojo oscuro, “carnes rojas” como las de las reses (ganado vacuno) o de carnero y carnes blancas, como los músculos pectorales (pechuga) de pollos y dentro de una misma especie animal, existen regiones del cuerpo que poseen músculos de color distinto (en un pollo la carne de la pechuga es blanca, en cambio la de los muslos es roja) inclusive en el interior de un mismo músculo suelen existir los tres tipos de fibras musculares (ver figuras tej. Musc. 40 y 41).

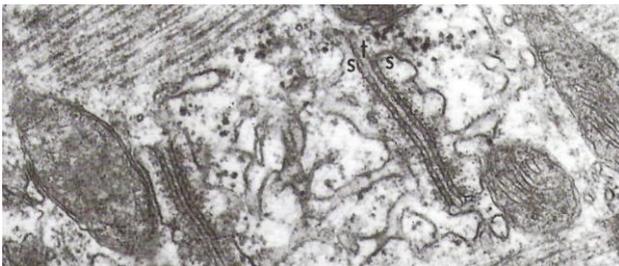
El color rojo oscuro de las fibras musculares se debe a varias causas:

- ❖ Irrigación sanguínea profusa.
- ❖ Presencia de una mayor cantidad de mioglobina.
- ❖ Alta reserva de glucógeno y de contenido de oxígeno.
- ❖ Gran cantidad de mitocondrias con abundantes citocromos
- ❖ Esto nos indica de un metabolismo aeróbico y, por lo tanto, de una capacidad de contraerse por mucho tiempo pero de forma lenta y mantener la tonicidad por periodos largos sin experimentar cansancio.

En cambio los músculos pálidos se contraen de forma rápida, pero en periodos de corta duración, es decir emplean un metabolismo anaerobio; esta acción tiene como efecto una



(A)



(B)

Figura tej. Musc. 38. A) Esquema similar al de la figura tej. Musc. 34. El sistema de túbulo T está representado en amarillo; se observa la relación que establecen con las cisternas del retículo sarcoplásmico de color azul para establecer las triadas. B) Fotomicrografía electrónica.

pronta fatiga debido al gasto de las reservas de energía y la acumulación de productos de desecho.

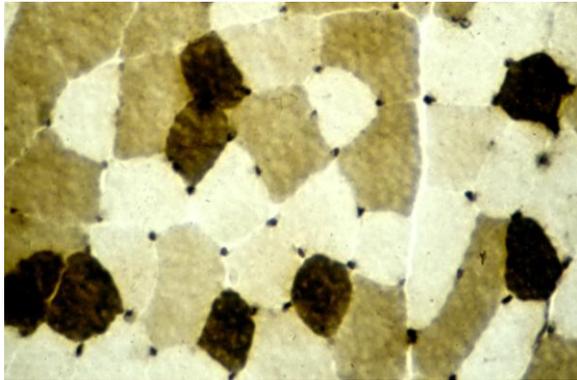


Figura tej. Musc. 40. Fotomicrografía del músculo gastronemio del cobayo mostrando los tres tipos de fibras musculares. Reacción histoquímica de ATPasa.

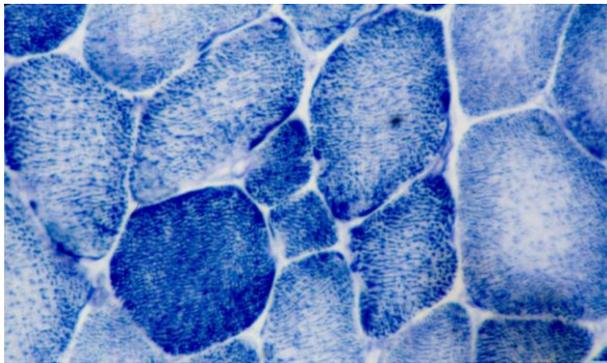


Figura tej. Musc. 41. Fotomicrografía del músculo gastronemio del cobayo mostrando los tres tipos de fibras musculares. Reacción histoquímica de succinodhidrogenasa.

Cuando se examinan fibras musculares al microscopio, que han sido sometidas a reacciones histoquímicas enzimáticas para determinar la presencia de ATPasa (fig. tej. Musc. 40) o enzimas mitocondriales como la succinodhidrogenasa ((fig. tej. Musc. 41) se obtienen imágenes cuyas características se resumen en el cuadro anexo. Si se aplican técnicas histoquímicas para demostrar glucógeno también es posible distinguir fibras blancas con un alto contenido de glucógeno y las fibras rojas con contenido escaso de este carbohidrato (fig. tej. Musc 42)

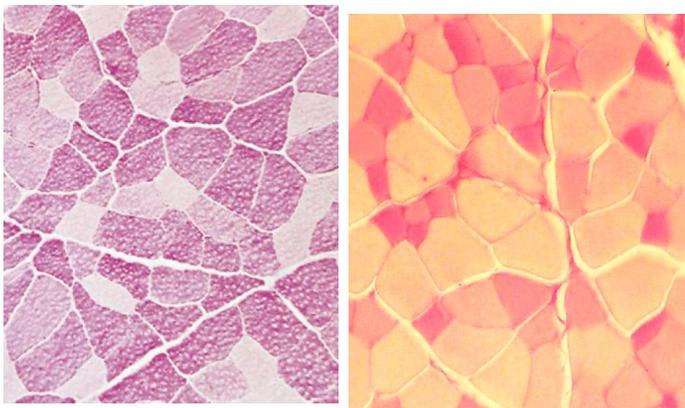


Figura tej. Musc. 42. Fotomicrografías de secciones transversales de fibras musculares estriadas esqueléticas teñidas para demostrar la presencia de glucógeno. Tinción de P.A.S.

Tipos de fibras del músculo esquelético:

Tipo	P.A.S.	Mioglobina	Mitocondrias	ATPasa
Rojas	+	abundante	numerosas	+
Blancas	++++	escasa	escasas	++++
Intermedias	++	intermedia	intermedias	++

SOPORTE CONJUNTIVO DEL TEJIDO MUSCULAR.

Cada fibra muscular está rodeada por una lámina muy fina de tejido conectivo denominada endomisio; las fibras musculares se reúnen en haces musculares, rodeados también por tejido conectivo el cual se le conoce como perimisio y los haces musculares unidos entre sí por tejido conectivo denso, llamado epimisio, constituyen un músculo (fig. tej. Musc. 43).

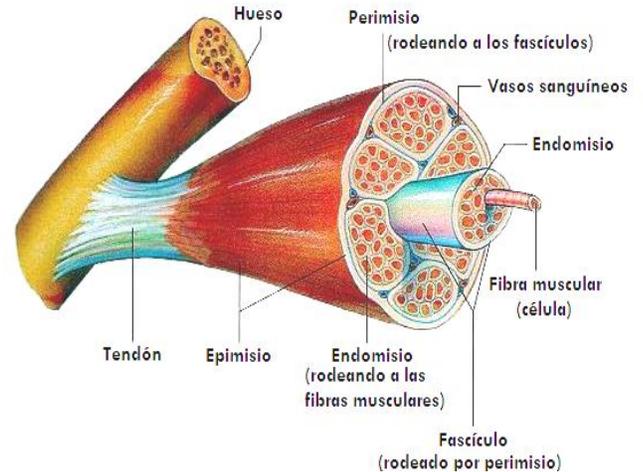


Figura tej. Musc. 43. Representación de las envolturas conjuntivas de un músculo: a) epimisio, b) perimisio y c) endomisio.

CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS DEL MÚSCULO.

Las características fisiológicas del músculo están relacionadas con la capacidad de producir movimiento de las partes óseas entre las cuales el se encuentra situado. De acuerdo a ello las funciones son:

Excitabilidad, Es una propiedad inherente de toda célula, es decir la capacidad de reaccionar frente a un estímulo. En el caso del tejido muscular esta es una de las funciones de mayor desarrollo. La excitabilidad de un músculo proviene de fibras nerviosas motoras cuyas neuronas están localizadas en los centros nerviosos voluntarios del sistema nervioso central (encéfalo y médula espinal).

Las fibras musculares estriadas tienen dos tipos de inervación: una sensorial captada a través de husos neuromusculares y neurotendinosos (fig. tej. Musc.41) que transmiten al sistema nervioso central el estado de contracción, semicontracción o relajación que tiene cada paquete muscular, así como la posición que adoptan las diversas partes del cuerpo determinadas por la contractibilidad de los músculos. A esta capacidad sensorial se le denomina *propiocepción*.

Husos neuromusculares y husos neurotendinosos.

La excitabilidad del tejido muscular estriado esquelético está gobernada por dos componentes sensoriales denominados husos neuromusculares y husos neurotendinosos u órganos de Golgi. Ambas estructuras se encargan de coordinar y controlar el estiramiento de los tendones y el inicio del proceso denominado de contracción refleja de los músculos, esto significa que cuando un músculo se estira debe funcionar un mecanismo que impida que este estiramiento continúe pues se corre el riesgo de rotura de fibras musculares y cuando un músculo experimenta una contracción de larga duración que puede llegar a de tensionar de manera excesiva al tendón, debe existir un mecanismo de relajación muscular para proteger al tejido tendinoso. Ambos husos tienen una actividad antagónica entre ellos, que influyen la estimulación o inhibición de las neuronas motoras existentes en la médula espinal.

Husos neuromusculares. El tejido muscular estriado esquelético constituye todo el conjunto de músculos del organismo que se requieren para generar movimiento voluntario comprometido con la locomoción o con otras funciones como los movimientos respiratorios y los movimientos involucrados en la masticación y la deglución.

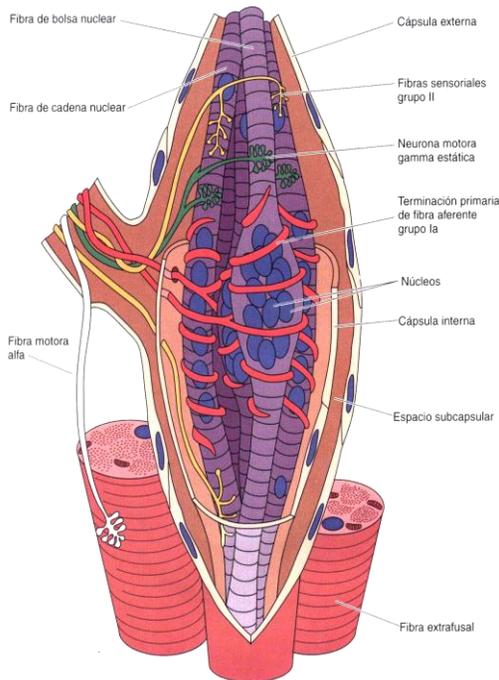


Figura tej. Musc. 44. Representación esquemática de un huso neuromuscular. Se observan: la envoltura conjuntiva, las fibras musculares intra y extrafusales y las diversas terminaciones nerviosas sensoriales (propioceptivas, amarillas y rojas) y las terminaciones neuromotoras blancas las extrafusales y verdes las motoras intrafusales). En las fibras musculares intrafusales se muestran a las fibras de cadena nuclear y las de bolsa nuclear.

El sistema nervioso central necesita obtener información de manera constante sobre el estado de contracción y relajación de los músculos comprometidos en los movimientos voluntarios antes mencionados; la capacidad de informarse de estos movimientos se efectúa mediante estímulos

sensoriales que indican la posición de todos los componentes de nuestro organismo. Los estímulos captados mediante terminaciones nerviosas especializadas se agrupan en la capacidad sensorial denominada **propiocepción**. Para alcanzar tal fin, los músculos contienen sensores complejos denominados husos neuromusculares y husos neurotendinosos.

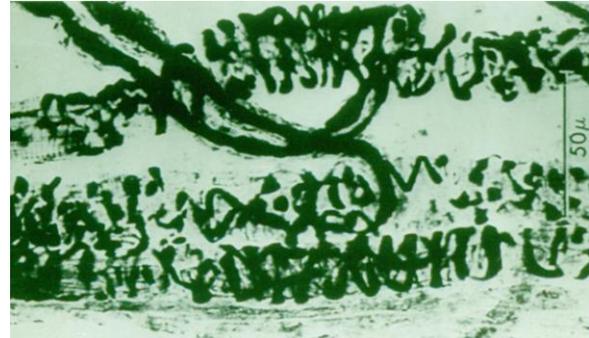


Figura tej. Musc. 45. Fotomicrografía de un huso neuromuscular demostrado mediante impregnación argéntica. Se observan dos ramas de un nervio aferente inervan al huso constituida por dos espirales abundantes de ramificaciones nerviosas que rodean a un haz muscular de fibras intrafusales en la región de los sacos nucleares.

Los husos neuromusculares están constituidos por un conjunto de fibras musculares estriadas esqueléticas modificadas (**intrafusales**) tanto en el grosor de las mismas como en la disposición de los núcleos en el sarcoplasma. Este conjunto de fibras se encuentra rodeada y aislada de las otras fibras del músculo por una cápsula conjuntiva fusiforme. Los husos miden de 5 a 10 mm de longitud, significando que son mucho más cortos que las fibras musculares (**extrafusales**) que los rodean (Fig. tej. Musc. 44 y 46)

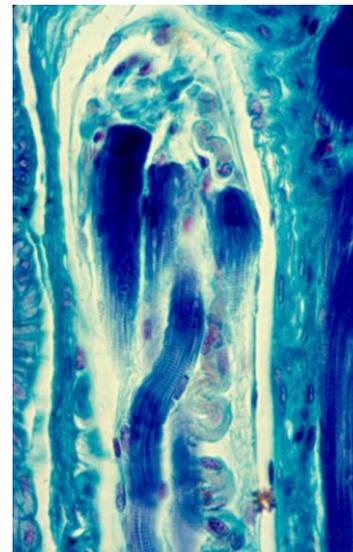


Figura tej. Musc. 46.- Fotomicrografía de un huso neuromuscular. Tinción tricrómico de Shorr. 400x. Se observan (comparar con el esquema de la figura tej. Musc. 44) cuatro fibras intrafusales y una extrafusal, las cápsulas conjuntivas externa e interna y entre ellas el espacio subcapsular. Entre las fibras intrafusales se distinguen terminaciones nerviosas de recorrido sinuoso.

Las fibras musculares especializadas que se localizan en el interior del huso (*intrafusales*) existen en número variable, pueden ser de 5 a 10 fibras y son mucho más delgadas que las *extrafusales*. Existen dos tipos de fibras intrafusales: *fibras de cadena nuclear*, en ligera proporción mayoritaria y de menor longitud y las *fibras de saco nuclear*, en menor cantidad y mayor longitud (fig. tej. Musc. 44). La porción central de ambas fibras carece de estriaciones claras y oscuras.

Entre el haz de fibras intrafusales y la cápsula conjuntiva existe una cavidad llena de un líquido semejante al humor vítreo del ojo. La cavidad recibe el nombre de espacio periaxial (Fig. tej. Musc. 46)

Las fibras de cadena nuclear son más delgadas que las de saco nuclear. Sus núcleos ovalados se disponen, en la región central, de una hilera de núcleos de posición axial (fig. tej. Musc. 47 A y B). Las fibras de saco nuclear muestran un ensanchamiento notorio en la región central de la fibra donde se agrupan entre 20 a 50 núcleos esféricos. En ambas fibras, desde el centro hasta el extremo de las fibras los núcleos se alinean axialmente y con ciertos intervalos entre sí; rodeados de miofibrillas

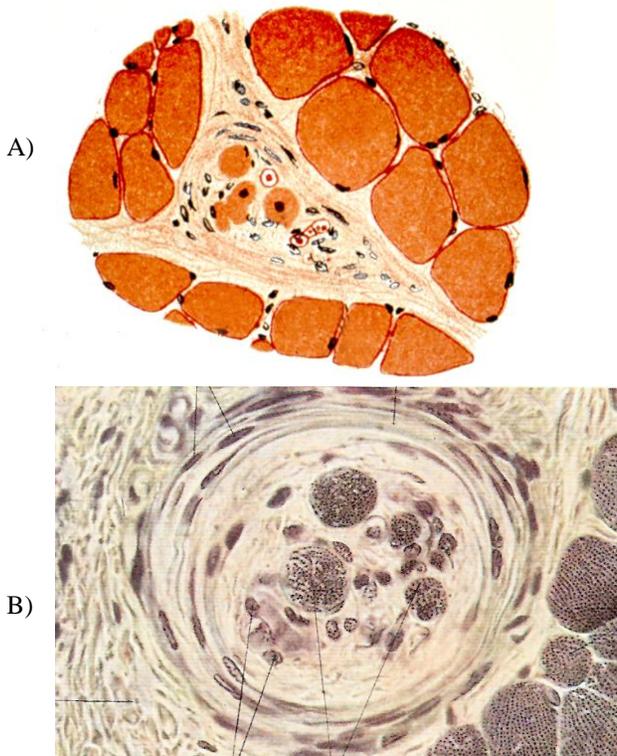


Figura tej. Musc. 47. A) Representación esquemática (de Sobotta y Welsch) y B) fotomicrografía de husos neuromusculares en secciones transversales. En esta fotografía la tinción utilizada fue la hematoxilina fosfotungstíca. 600x.

Obsérvese que en ambos casos el diámetro de las fibras intrafusales es mucho menor que el de las fibras extrafusales.

En ambas imágenes se reproducen los componentes tisulares de un huso neuromuscular, con excepción de la disposición especial de los núcleos en las fibras intrafusales.

La inervación de los husos neuromusculares es muy

compleja; proviene de dos tipos de neuronas localizadas en las astas anteriores o ventrales de la sustancia gris de la médula espinal: A) Neuronas motoras alfa, con somas de mayor tamaño, sus axones miden 10 a 20 micrómetros de diámetro, inervan las fibras musculares extrafusales de los músculos. B) neuronas motoras gamma son más pequeñas e inervan las fibras musculares intrafusales de los husos. Las fibras musculares intrafusales de saco nuclear son, a su vez, de dos tipos: dinámicas y estáticas; semejantes estructuralmente pero distintas en su función y a la inervación que poseen. Las fibras de saco nuclear dinámicas son inervadas por axones dinámicos gamma en tanto que las fibras de saco nuclear estáticas reciben axones gamma estáticos al igual que las fibras musculares intrafusales de cadena nuclear.

Las terminaciones nerviosas sensitivas o aferentes primarias son del tipo terminaciones anuloespirales que rodean la porción central de las fibras musculares intrafusales (fig. tej. Musc. 45) Estas ramificaciones sensoriales primarias provienen de los cuerpos neuronales situadas en los ganglios de las raíces posteriores o dorsales de la médula espinal. Las ramificaciones (axones) poseen, en promedio, un diámetro de 12 a 15 micrómetros y muestran una gran velocidad de conducción. Otro grupo de terminaciones nerviosas sensoriales son las secundarias, provienen también de neuronas ganglionares, sus prolongaciones son más delgadas e inervan las fibras musculares de cadena nuclear y de saco nuclear en las cercanías de las ramificaciones sensitivas primarias.

(Buscar información sobre la forma como intervienen estos husos neuromusculares en la prueba clínica del reflejo rotuliano)

Husos neurotendinosos u órganos tendinosos de Golgi. En el tejido conjuntivo colagenoso que constituye los tendones existen dos tipos de terminaciones nerviosas; unas son fibras sensoriales simples amielínicas entremescladas con las fibras colágenas. Transmiten sensaciones dolorosas cuando el tendón es sometido a un estiramiento exagerado.

Las otras, de estructura más compleja, son los husos neurotendinosos u órganos tendinosos de Golgi. Generalmente se localizan en la unión miotendinosa; estos husos son más pequeños que los husos neuromusculares; miden aproximadamente uno a dos milímetro de longitud.

Están constituidos por haces de fibras colágenas rodeados por una cápsula conjuntiva. La ramificación nerviosa sensitiva mielinizada atraviesa la cápsula y se ramifica en fibras nerviosas muy finas carentes de mielina y se infiltran entre haces de fibras colágenas como se observa en el esquema de la Figura tej. Muscular 48.

Los husos neurotendinosos no poseen fibras eferentes. Cuando el músculo está relajado se abren ligeramente los haces de fibras colágenas reduciendo ligeramente la presión que pueda ejercerse sobre las ramificaciones nerviosas aferentes. (Fig. Tej. Musc 49). Cuando el músculo se

contrae, el tendón se tensiona, los haces colagenosos se estiran y se juntan un poco más entre ellos, por lo tanto comprimen y estimulan a las ramificaciones aferentes. Esta compresión hace que se genere un potencial eléctrico que es conducido por las ramificaciones aferentes hacia las neuronas de la médula espinal para informar el grado de tensión del tendón. Si la contracción del músculo se efectúa de manera súbita, la estimulación intensa del huso neurotendinoso produce un efecto reflejo que inhibe la contracción del músculo evitando que la rotura o destrucción del músculo.

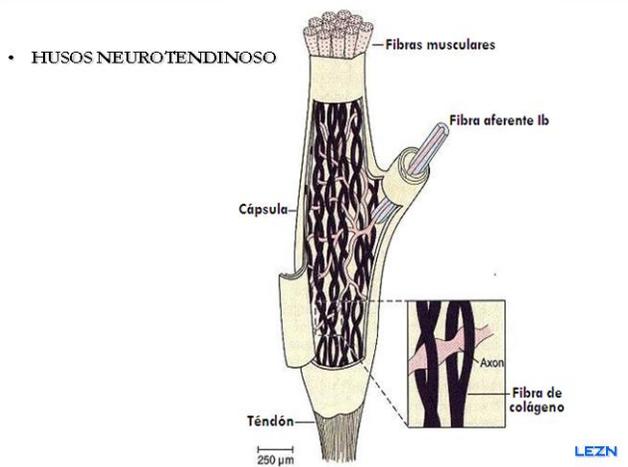


Figura tej. Musc. 48. Representación esquemática de un huso neurotendinoso. Se observa la unión de un músculo con el tendón. El huso está representado por fibras colagenosas y ramificaciones nerviosas aferentes que se entrecruzan. El huso está rodeado de una cápsula conjuntiva.

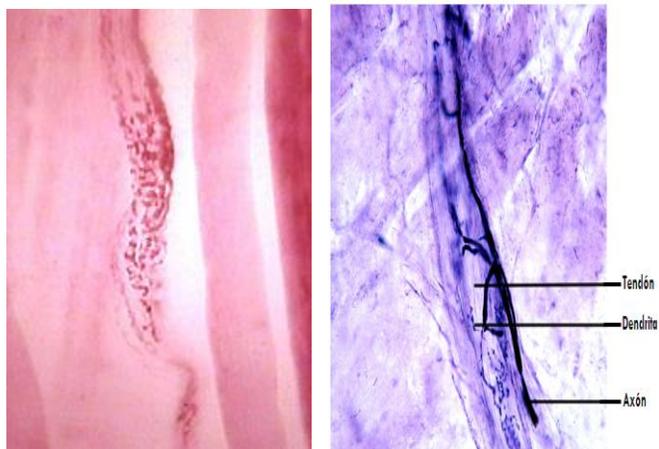


Figura tej. Musc. 49. Fotomicrografías de dos imágenes de husos neurotendinosos demostrando las ramificaciones nerviosas aferentes alrededor de un haz tendinoso. 400x y 500x

❖ Conductibilidad.

Las fibras musculares también tienen bien desarrollada esta función. Cuando una fibra muscular es estimulada o excitada, conduce rápidamente el estímulo a través de toda su longitud para producir, posteriormente, una respuesta inmediata, la contracción de la fibra. El estímulo prosigue su

recorrido hasta alcanzar los túbulos “T” para introducirse hasta la parte más profunda de la fibra. El estímulo generado en el soma de neuronas motoras de la médula espinal discurre por toda la longitud del axón y llegan al sarcolema de la fibra muscular. Antes de hacer contacto con la fibra el extremo distal de los axones se ramifica en el endomisio formando terminaciones nerviosas efectoras motrices (placas motoras).

❖ Contractibilidad

Es la función de respuesta, al estímulo, de la fibra muscular. El estímulo es conducido por la membrana celular mediante diferencias de potenciales de acción (pequeñas cargas de corriente eléctrica = milivoltios) hacia el interior de la célula a través de estructuras membranosas intracitoplasmáticas como los túbulos T y las *cisternas sarcoplámicas* donde, por el estímulo eléctrico que reciben, liberan *iones de calcio* que se unen a las moléculas de troponina con las que tienen una gran afinidad.

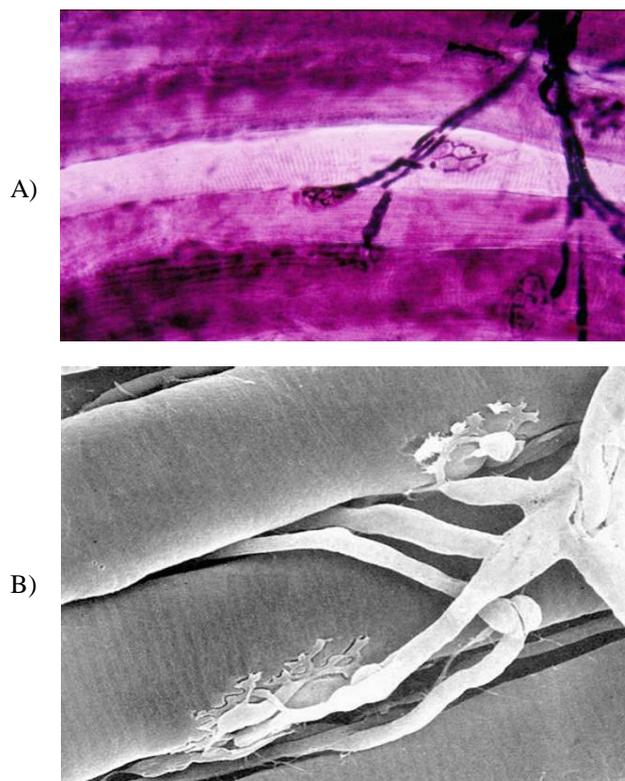
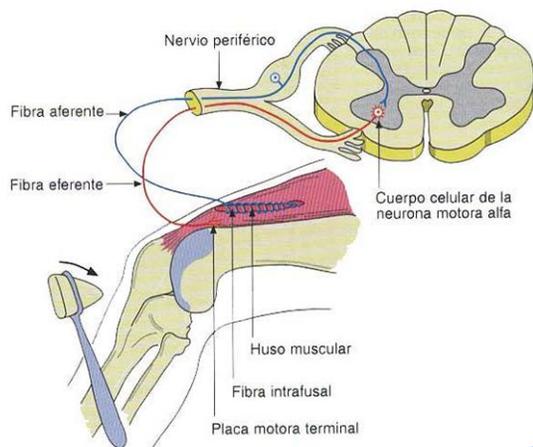


Figura tej. Musc. 50.- Fotomicrografías de placas neuromotoras. A) Impregnación argéntica mediante la cual se observan fibras musculares en secciones longitudinales; un axón impregnado, de color negro y sus ramificaciones que terminan en placas o botones neuromusculares. 400x B) Microscopía electrónica de barrido. Se observa varias fibras musculares y haces nerviosos cuyos axones forman placas motoras en la superficie de las fibras. 3500x

Inervación motora del músculo esquelético. La inervación motora o de contracción es producida por la inervación axónica de neuronas localizadas en los centros motores del encéfalo y la médula espinal (astas ventrales o motoras). Cada neurona motora con su axón y el conjunto de fibras musculares inervadas se le denomina *unidad motora*

La sinapsis que se produce entre el axón efector motor y la fibra nerviosa recibe el nombre de *placa motora* (fig. tej. Musc. 50 A y B)



LEZN

Figura tej. Musc. 51. Dibujo que representa una unidad motora. a) fibra nerviosa motora; b) ramificaciones axónicas; c) placas motoras y d) fibras musculares.

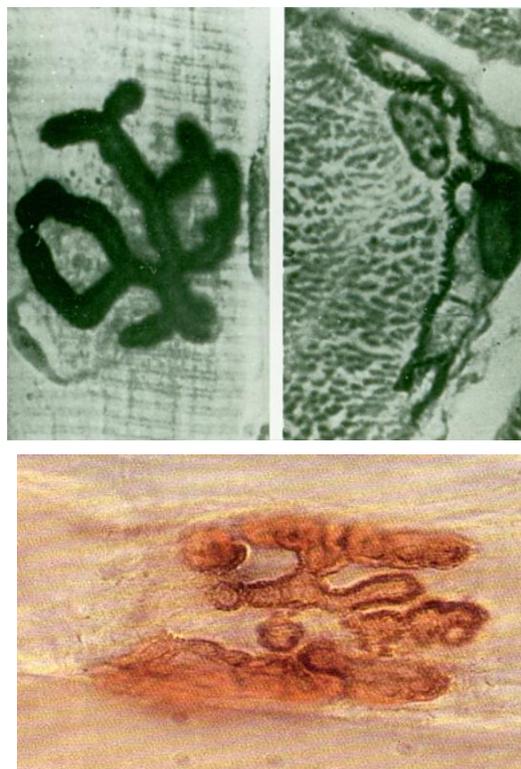


Figura tej. Musc. 52. Fotomicrografías fotónicas obtenidas de fibras musculares estriadas esqueléticas en secciones longitudinales y transversales en las cuales se visualizan placas o botones neuromusculares demostradas mediante la reacción histoquímica enzimática para acetilcolinesterasa. 1200x. Imágenes frontales (2) y de perfil (1). 1200x

En la zona de contacto con la fibra muscular, el axón se libera de su vaina de mielina y se ramifica en varias terminales axonales (fig. tej. Musc. 50), cada ramificación se localiza en una depresión o concavidad poco profunda del sarcolema. A esta estructura se le conoce como *hendidura sináptica primaria* (fig. tej. Musc. 53). La membrana celular situada debajo de las ramificaciones del axón posee

numerosos pliegues que forman las llamadas *hendiduras sinápticas secundarias*, encargadas de aumentar la superficie membranal y recibir mayor cantidad de las sustancias neurotransmisoras. En el sarcoplasma situado debajo de la placa motora existen una mayor cantidad de núcleos y mitocondrias.



Figura tej. Musc. 53. Fotomicrografía electrónica de barrido de una fibra muscular de la cual fue extraída la arborización neuronal motora. Se observan las concavidades de las hendiduras sinápticas primarias y también las hendiduras secundarias. 5000x

El citoplasma de cada ramificación nerviosa del axón, contiene algunas mitocondrias y una gran cantidad de vesículas membranales de 40 a 60 nanómetros de diámetro cuyo contenido está lleno del neurotransmisor acetilcolina (Fig. tej. Musc.54).

Durante la transmisión del impulso contráctil, la onda de despolarización que recorre el axón abre los canales que permiten la entrada de Ca^{++} al citoplasma de la terminación nerviosa propiciando que las vesículas sinápticas liberen acetilcolina en el espacio intersináptico. La acetilcolina se une a los receptores del sarcolema y se produce una modificación transitoria abriéndose canales iónicos. Estos permiten la entrada de miles de iones de sodio en cada milisegundo (fig. tej. Musc 54) Al entrar los iones de sodio producen una despolarización de la membrana celular postsináptica generándose un potencial de acción que se propaga por el sarcolema y penetra en los túbulos T, activándose la liberación de iones de calcio desde las cisternas del retículo sarcoplásmico para iniciar la contracción de la fibra muscular.

Las ramificaciones de una fibra nerviosa pueden inervar hasta 200 fibras musculares. Cuanto más delicado sea el movimiento ejecutado por un músculo, cada conjunto de fibras de este músculo requerirá un número mayor de fibras nerviosas distintas. Por ejemplo, los músculos de la locomoción o de la marcha (miembros inferiores) recibirán inervación más abundante proveniente de pocas fibras nerviosas, porque los movimientos de contracción de estos grupos musculares son similares y deben estar perfectamente coordinados entre sí.

En cambio, los movimientos finos y pequeños ejecutados

por los músculos de los dedos de las manos, por ejemplo, tienen muy pocas fibras musculares por unidad motora. Así tenemos que, los movimientos de las personas que manipulan objetos sumamente pequeños o realizan actividades manuales que dan como resultado efectos contráctiles finos, requieren estar inervados de manera individual por diferentes fibras nerviosas o si es por la misma fibra, ésta debe emitir pocas ramificaciones dirigidas a establecer contactos neuromusculares a fibras vecinas.

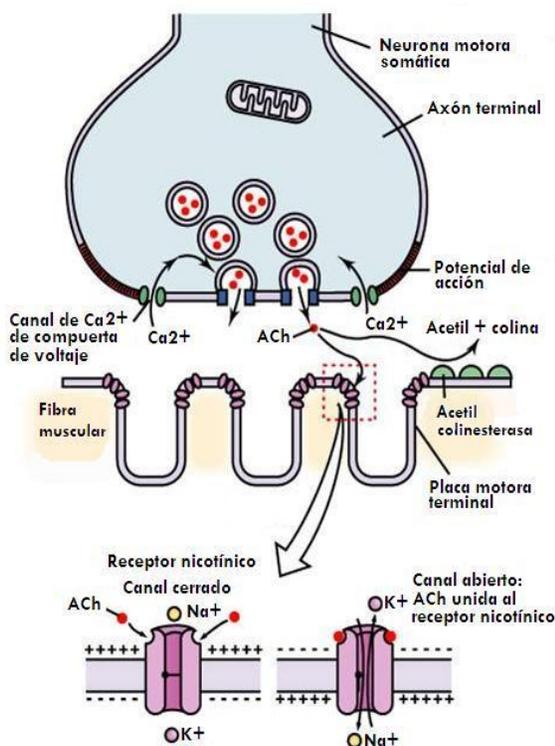


Figura tej. Musc. 54. Representación esquemática de los procesos bioquímicos ocurridos en la unión neuromuscular desde el momento de la liberación del neurotransmisor acetilcolina hasta la apertura de canales iónicos que permiten la entrada de iones de sodio con la finalidad de generar un potencial de acción.

BASES MOLECULARES DE LA CONTRACCIÓN MUSCULAR.

Una neurona motora recibe el estímulo proveniente de alguna de las terminaciones nerviosas sensoriales (nocirreceptivas, táctiles, de frío o de calor intensos y/o propioceptivas) El estímulo genera un potencial de acción (energía eléctrica) que recorre el axón y finaliza en una breve ramificación que se implanta en el sarcolema de una fibra muscular para constituir una **placa neuromotora**; en ese lugar se libera **acetilcolina**, un neurotransmisor que desencadena una despolarización localizada produciéndose en la membrana plasmática la apertura de **canales de sodio activados por voltaje** y la entrada iones de Na^+ situados en el espacio extracelular hacia el sarcoplasma. Este ingreso genera una despolarización generalizada que se propaga rápidamente por todo el sarcolema de la fibra muscular; cuando encuentra un orificio del túbulo "T" la despolarización penetra profundamente. La carga eléctrica activa **proteínas sensoras de voltaje** localizadas como proteínas integrales en la membrana del túbulo T. Estas

proteínas poseen las propiedades estructurales y funcionales de canales de Ca^{2+} que a su vez activan canales con compuerta para la liberación de iones de Ca^{++} de los sacos o cisternas del retículo sarcoplásmico adyacentes a los túbulos T (Fig. tej. Musc. 55).. El incremento de los iones de calcio inicia la contracción de las sarcómeras integrantes de las miofibrillas al unirse al complejo de troponina.

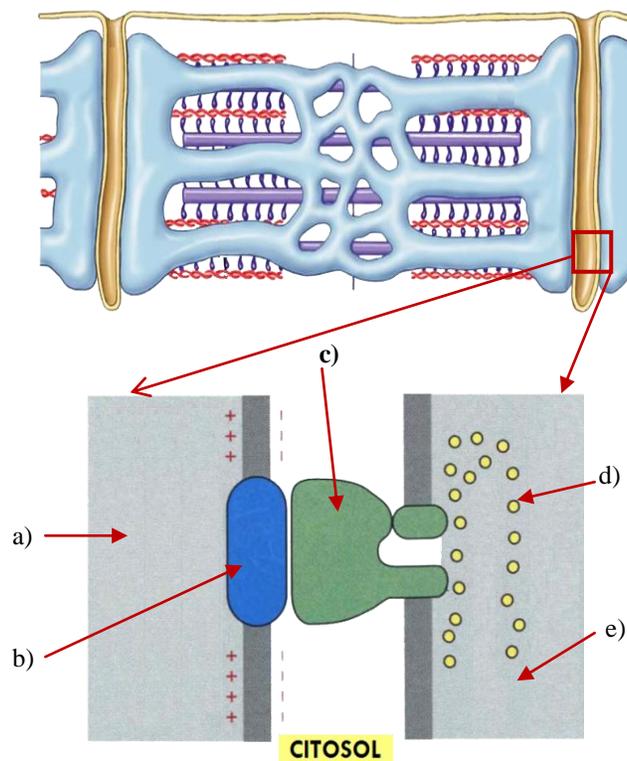


Figura tej. Musc. 55. Representaciones esquemáticas de la relación existente entre la triada membranar y los movimientos generados por la corriente eléctrica para transportar iones de calcio hacia el sarcoplasma de la fibra muscular: a) Lumen del túbulo T; b) Proteínas sensoras de voltaje, Canales con compuerta liberadoras de calcio, d) iones de calcio, e) Lumen de las cisternas del retículo sarcoplásmico.

El recuadro de color rojo del esquema de la figura tej. Musc 55 está representado en la parte inferior donde se indican los diversos componentes que intervienen en la liberación de iones de calcio hacia el sarcoplasma.

Se ha establecido que durante los periodos de relajación muscular el complejo proteínico **troponina-tropomiosina** bloquea los sitios de unión o inserción de las cabezas de miosina sobre los filamentos de actina porque los cubren físicamente.

Ciclo de contracción: Cuando un músculo estriado esquelético se contrae modifica su morfología; disminuye su longitud y se incrementa su grosor. Para que este proceso suceda deben realizarse una serie de procesos morfológicos, fisiológicos y bioquímicos que logran el deslizamiento de los filamentos finos de actina sobre los filamentos gruesos de miosina. Esta actividad genera un acortamiento en longitud de cada sarcómera, de las miofibrillas, de la fibra muscular y por consiguiente de todo el músculo. La disminución en longitud se logra mediante una serie de ciclos de contracción sumamente rápidos. Cada ciclo está

integrado por cinco etapas denominadas de Adhesión, de Separación, de Flexión, de Generación de fuerza y de Readhesión.

Etapa de adhesión. Se produce cuando el calcio penetra al sarcoplasma y se une a la porción C de la troponina descubriendo a la zona de la tropomiosina, ésta sufre un cambio de conformación, modifica su posición haciendo evidente la porción de la actina que tiene afinidad por las cabezas de miosina (Fig. tej. Musc. 56)

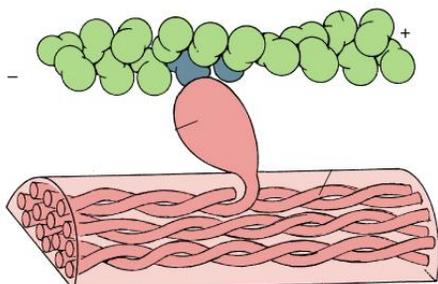


Figura tej. Musc. 56. Etapa de adhesión de las cabezas de Miosina

Etapa de Separación. La cabeza de miosina se separa del filamento fino porque en esta etapa se une ATP a la cabeza de miosina (tiene actividad de una ATPasa) provocando modificaciones en la conformación del sitio de unión al filamento de actina y el desacoplamiento del filamento de miosina del filamento de actina (Fig. tej. Musc.57).

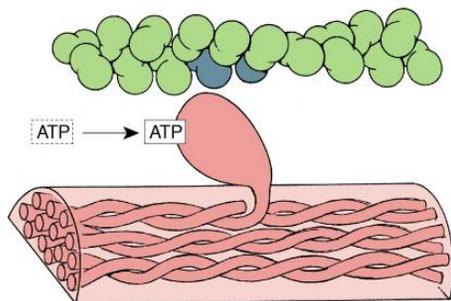


Figura tej. Musc. 57. Esquema que representa la etapa de separación.

Etapa de flexión. En esta etapa el ATP unido a la cabeza de miosina se hidroliza y se transforma en adenosinadifosfato (ADP), liberándose un fósforo inorgánico. Estos productos continúan unidos a la miosina. La cabeza se flexiona ligeramente y luego se endereza para acercarse al filamento de actina. Este movimiento genera un avance de la cabeza de miosina consistente en 5 nanómetros (Fig. tej. Musc. 58)

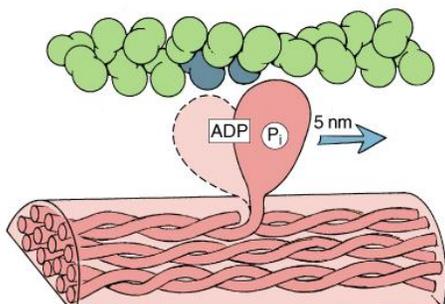


Figura tej. Musc. 58. Representación esquemática de la etapa de flexión.

Etapa de golpe o generación de fuerza. La cabeza de miosina se une en este nuevo sitio a la actina, al momento de unirse libera el Fósforo inorgánico se une aún más intensamente al filamento de actina y genera una fuerza con la finalidad de volver a su posición flexionada produciendo un deslizamiento del filamento delgado a lo largo del filamento grueso. A este movimiento se le denomina “golpe de fuerza”. En esta etapa el ADP se separa de la cabeza de miosina (Fig. tej. Musc. 59)

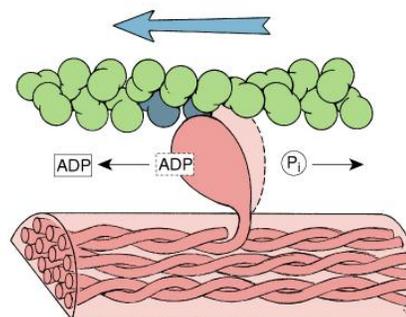


Figura tej. Musc. 59. Esquema que muestra la etapa de golpe o generación de fuerza.

Etapa de readhesión. Es la etapa final del ciclo. El ADP se une al fósforo inorgánico libre, se restituye el ATP y la cabeza de miosina vuelve a unirse firmemente a una nueva molécula de actina y así el ciclo puede repetirse. Esta quinta etapa es similar a la primera etapa es decir de descanso o etapa de rigidez. Algunos autores consideran que esta etapa se superpone al de la primera etapa. De esta manera consideran que el ciclo de contracción puede explicarse solamente en cuatro etapas (fig. tej. Musc. 60).

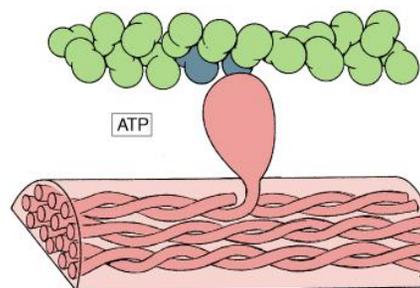


Figura tej. Musc. 60. Representación esquemática de la etapa de readhesión.

El deslizamiento de los filamentos de miosina sobre los de actina produce el acortamiento de las sarcómeras, de las miofibrillas y, por consiguiente, de la fibra muscular.

La contracción continuará como tal mientras exista una concentración elevada de iones de calcio en el sarcoplasma. Cuando cesa el estímulo, los iones de calcio son devueltos al interior de las cisternas sarcoplásmicas a través de una bomba activa de calcio que, aproximadamente en 20 milisegundos, disminuye la concentración de iones de calcio en el sarcoplasma. Así se elimina la unión de los iones de calcio a la troponina y el complejo troponina-tropomiosina bloquea nuevamente los puntos de inserción en la actina ocasionándose el estado de reposo o relajamiento muscular.

Mediante la función de contractibilidad la fibra acorta su

tamaño y aumenta en grosor, ocasionando con ello el movimiento (acercamiento o alejamiento de los extremos de los huesos o componentes cartilaginosos) de las estructuras entre las cuales se sitúan. Después de la contracción, viene un proceso de reposo en el que la fibra muscular se relaja, es decir se estira y recupera su tamaño anterior Fig. tej. Musc. 61) .

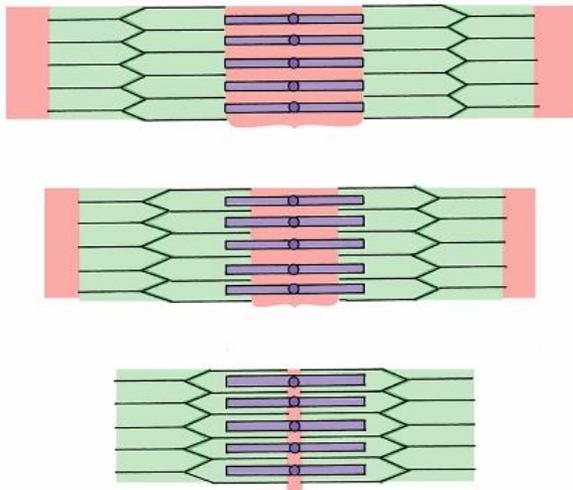


Figura tej. Musc. 61 Esquemas que representan tres etapas de una sarcómera durante las fases de relajación, semicontracción y contracción respectivamente. Se observa el comportamiento de las proteínas contráctiles y algunas proteínas accesorias.

TEJIDO MUSCULAR LISO.

Las fibras musculares lisas tienen forma ahusada y, como ya se mencionó anteriormente, poseen un solo núcleo. La longitud de ellas varía considerablemente, dependiendo de la estructura o del órgano donde se localicen. Por ejemplo en los pequeños vasos sanguíneos, arteriolas y vénulas de menor calibre, miden entre 30 a 50 micrómetros de longitud, en cambio en el útero grávido pueden alcanzar tamaños de 0.5 hasta 1.0 milímetro de largo. Generalmente tienen un diámetro de 8 a 10 micrómetros.

Poseen un núcleo alargado situado en la porción más ancha de la fibra (Fig. tej. Musc. 63A). Este suele cambiar de forma cuando la fibra se contrae, acortando su longitud y adoptando una forma espiralada (fig. tej. Musc. 71 y 72)

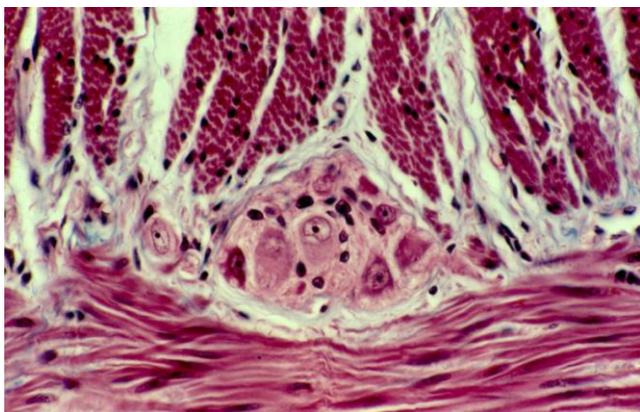


Figura tej. Musc. 62. Fotomicrografía de la capa muscular intestinal mostrando las dos túnicas de fibras musculares lisas en secciones transversales y longitudinales. Tinción H-E. 400x

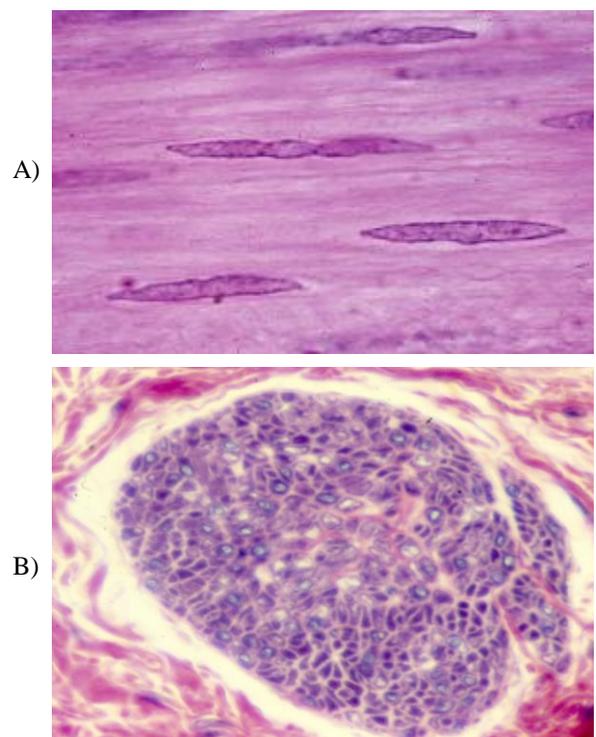


Figura tej. Musc. 63. Fotomicrografías de fibras musculares lisas. A) Secciones longitudinales. Tinción de H-E. 1000x. B) Secciones longitudinales. Hematoxilina fosfotungstica. 200x.

Cuando el tejido muscular liso se tiñe con Hematoxilina – Eosina los núcleos se colorean de violeta o azul y el citoplasma de un color rosa intenso. Las fibras colágenas se tiñen de un color rosa pálido. Muchas veces es necesario emplear coloraciones diferentes a H-E con la finalidad de distinguir el aspecto fibrilar de las células musculares lisas con las fibras colágenas. Los tricrómicos como el Mallory, Masson, Shorr y el de Van Gieson permiten observar las diferencias. Los tricrómicos de Mallory y Masson (Fig. tej. Musc 64A), tiñen a las fibras musculares lisas de color rojo y las fibras colágenas de azul, el tricrómico de Shorr tiñen las fibras musculares de un color rojizo violeta y las colágenas de color verde. El tricrómico de Van Gieson (Fig. Tej. Musc 64B) colorea a las fibras musculares de amarillo anaranjado y las fibras colágenas de color rojo.

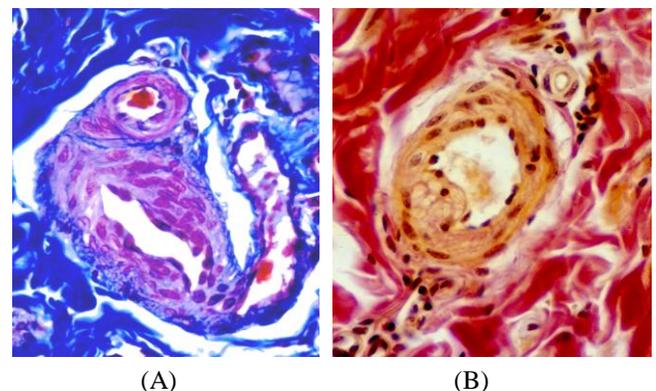


Figura tej. Musc. 64. A) Anastomosis arterio venosa. Fibras musculares rojas, fibras colágenas azules. B) Arteriola con almohadilla oclusora. Fibras musculares de color amarillo-anaranjado, fibras colágenas rojas.

Las fibras musculares lisas están rodeadas de una **lámina externa** constituida principalmente por glucosaminoglucanos y embebidas en ellos se sitúan fibras reticulares (colágena III). Ambos componentes permiten que las fibras se unan a otras fibras vecinas facilitando, de esta manera la formación de haces musculares lisos y refuerzan al conjunto de fibras en la contracción (Fig. tej. Musc 65).

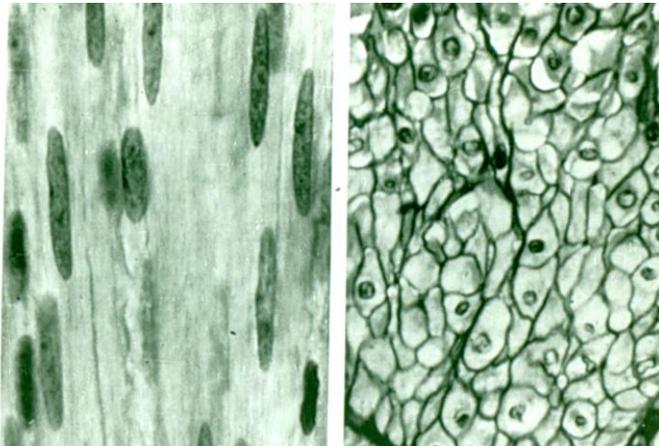


Figura tej. Musc. 65. Fotomicrografías de fibras musculares lisas. En secciones longitudinales y transversales. Disposición imbricada de las fibras musculares lisas en una membrana muscular. En la sección transversal el tejido está teñido con P.A.S. + HE. Para demostrar la lámina externa.

Las fibras musculares lisas se agrupan para formar membranas musculares de diverso grosor, aunque también suelen disponerse de manera aislada o formando pequeños haces como los que forman los músculos arreptores del pelo.

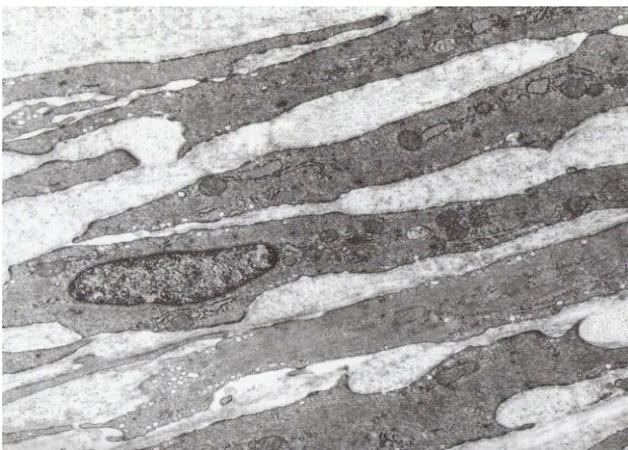
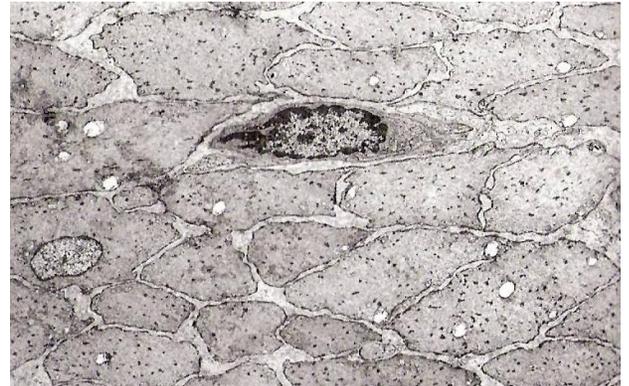


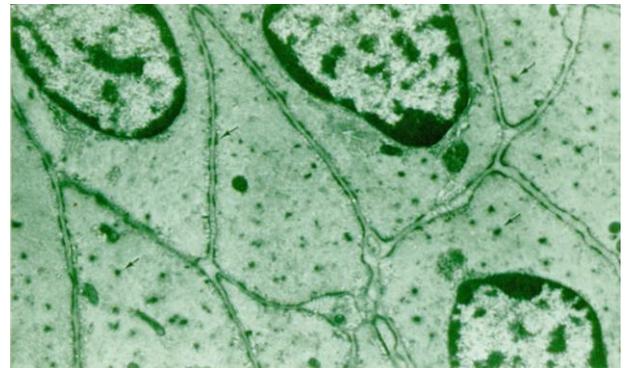
Figura tej. Musc. 66. Fotomicrografía electrónica de una membrana de fibras musculares lisas donde se observa la disposición imbricada que adoptan las células. 5000x.

Cuando se agrupan en membranas o láminas, las fibras se distribuyen integrando una especie de red continua en la que sus extremos ahusados se imbrican entre los espacios que quedan entre dos células vecinas (fig. tej. Musc. 66) En la sección transversal de esta forma de acomodación se observan contornos de las fibras de diverso diámetro, los más gruesos presentan núcleos y los de menor diámetro carecen de ellos. Esta imagen se explica porque las células son mononucleadas y la posición de los núcleos es central (Fig. tej. Musc. 67).

En los órganos tubulares, las membranas musculares lisas suelen disponerse en dos o tres capas circulares y longitudinales, siempre en orientación oblicua o perpendicular entre sí (Fig. tej. Musc 62). La contracción de estas capas produce movimientos peristálticos. En los órganos huecos como el estómago, vejiga urinaria o el útero, generalmente se distribuyen en tres capas de disposición plexiforme.



(A)



(B)

Figura tej. Musc.67. Secciones transversales de haces de fibras musculares lisas observada con el M.E. de transmisión. A) 4,000x y B) 10,000x. Esta imagen muestra diferentes secciones de las fibras musculares. Unas exhiben un mayor diámetro donde se visualizan los núcleos. Otras de diámetros menores muestran algunos cuerpos densos. 4000x.

En coloraciones con H-E y tricrómicos no se aprecian estriaciones transversales, en cambio cuando se les tiñe con hematoxilina férrica, como la de Heidenhain por ejemplo, es posible observar unos pequeños cuerpos densos, teñidos intensamente que se adhieren a la superficie interna de la membrana celular. También es posible distinguir una estriación longitudinal tenue.

Con el microscopio electrónico se observa la presencia de mitocondrias, cisternas del aparato de Golgi, pequeñas cantidades de retículo endoplásmico rugoso y glucógeno, localizados preferentemente en pequeños espacios situados en los polos del núcleo (Fig. tej. Mus.68). Distribuidos de manera más general se localizan polirribosomas en todo el citoplasma.

También se distinguen filamentos finos de aproximadamente 7 nanómetros de grosor (actina) y filamentos gruesos de 15 nanómetros de grosor (miosina). Los filamentos delgados de

actina están asociados con la proteína tropomiosina. Los filamentos delgados carecen de troponina, en cambio poseen una proteína denominada **caldesmona** que en el estado de reposo del músculo impide que los filamentos contráctiles (actina y miosina) se deslicen entre ellos.

En el citoplasma de muchas células existe una proteína llamada calmodulina encargada de fijar cuatro iones de calcio. El complejo calmodulina + calcio se une a muchas proteínas citosólicas y las activa para propiciar reacciones celulares como la liberación de hormonas o la degradación del glucógeno).

En las fibras musculares lisas la unión de la calmodulina a cuatro iones de calcio favorece el inicio de los procesos que culminan en la contracción de la fibra.

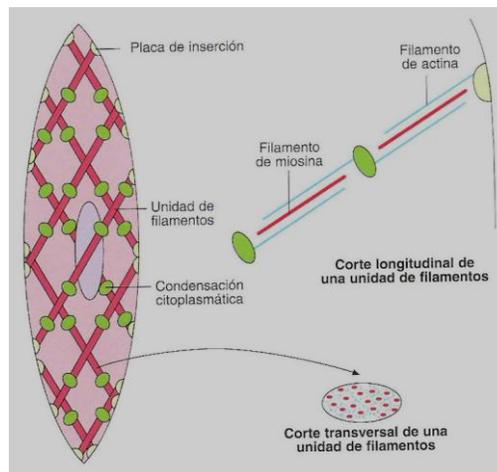


Figura tej. Musc. 69. Representación esquemática del citoesqueleto y de la unidad contráctil de una fibra muscular lisa.

La unidad filamentosa contráctil adopta una estructura ligeramente fusiforme cuyos extremos se unen a una densidad citoplasmática denominada **cuerpo denso** constituida por la proteína α -actinina, semejante a la banda Z de la sarcómera (Fig. tej. Musc 68 y 69) La unidad filamentosa adopta una posición longitudinal u oblicua dentro del citoplasma por lo tanto no integran miofibrillas.

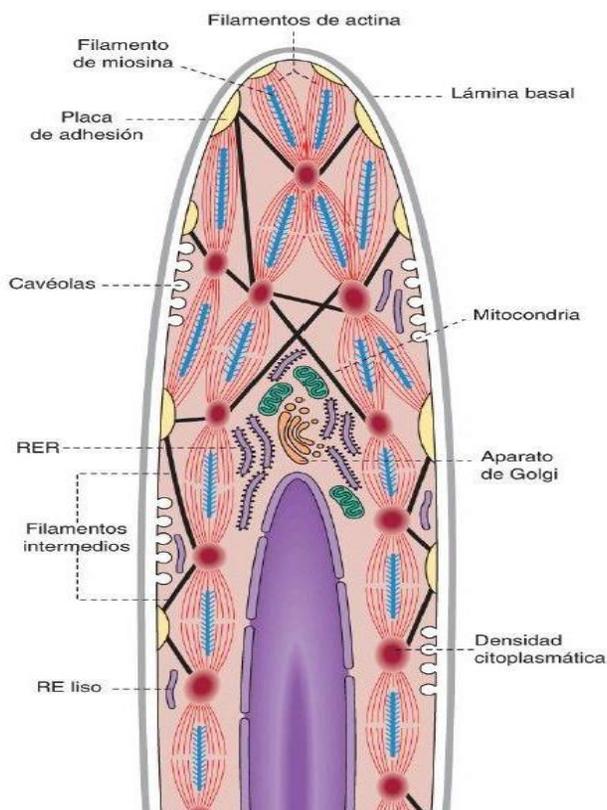


Figura tej. Musc. 68. Representación esquemática de una fibra muscular lisa. Se muestran diversas estructuras citoplasmáticas, especialmente aquellas relacionadas con el citoesqueleto y las unidades contráctiles.

Los filamentos de actina y miosina adoptan una disposición diferente a la observada en las fibras musculares estriadas. En el caso del músculo liso los filamentos gruesos se disponen longitudinalmente a todo lo largo de la fibra y se encuentran rodeados por varios filamentos de actina constituyendo lo que al microscopio fotónico se observa como estriación longitudinal; la cantidad de los filamentos de actina son aproximadamente de 13 a 14 alrededor de un filamento de miosina. De acuerdo a lo descrito las fibras musculares lisas poseen mayor cantidad de filamentos delgados de actina que las fibras musculares estriadas. Esta disposición especial constituye la denominada unidades filamentosas integradas por un filamento de miosina circundado por los filamentos de actina (Fig. tej. Musc. 70).

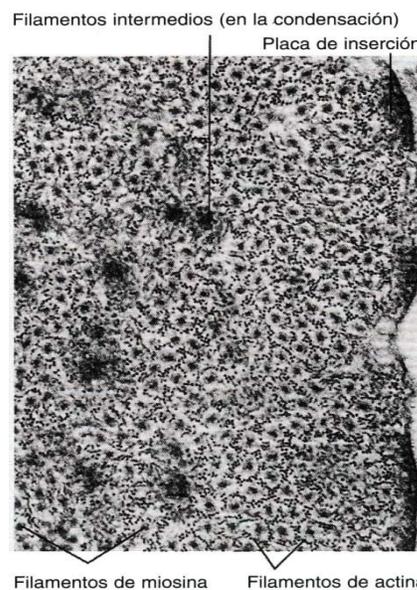


Figura tej. Musc. 70. Fotomicrografía electrónica en sección transversal de una fibra muscular lisa. Se observan las unidades contráctiles integradas por filamentos gruesos de miosina y alrededor de ellos 13 a 15 filamentos de actina. También se visualizan los cuerpos densos (alfa-actinina) y las placas de adhesión submembranales (proteínas talina y vinculina). 65,000x Finn Geneser 3ª edición Histología Editorial médica panamericana 2000

En la periferia de la fibra, los extremos de las unidades fusiformes contráctiles se adhieren o anclan en espesamientos submembranales o **placas de adhesión** representadas como semilunas de color amarillo en la figura tej. Musc 68. Integrados por las proteínas talina y vinculina relacionadas estrechamente a integrinas del plasmalema.

Esta relación de filamentos de actina con las proteínas talina y vinculina ancladas en el sarcolema mediante integrinas tiene una gran semejanza con las adhesiones o puntos focales de los epitelios.

En el citoplasma existen componentes del citoesqueleto como los filamentos intermedios de desmina que también se insertan en los cuerpos densos y en las placas de adhesión. En el músculo liso de los vasos sanguíneos y linfáticos los filamentos intermedios son de vimentina.

La arquitectura de todos estos componentes filamentosos proteínicos contráctiles y del citoesqueleto le confieren un aspecto reticulado tridimensional al citoplasma que facilita la contracción de las fibras musculares lisas en un grado superior al de las fibras musculares estriadas.

La disposición de los cuerpos densos y su conexión entre sí a través de los filamentos intermedios de desmina y los delgados de actina le confieren al citoesqueleto contráctil de la fibra muscular lisa un aspecto reticular romboidal (Fig. tej. Musc. 72 a) Cuando se produce la contracción de la fibra muscular lisa el citoesqueleto contráctil adopta la forma que muestra la figura tej. Musc. 72b.



Figura tej. Musc. 71. Fotomicrografía electrónica de células musculares lisas. Se observa un núcleo central con un nucleolo prominente. En el citoplasma las flechas señalan a los cuerpos densos en secciones oblicuas y casi longitudinales. Sobotta y Welsch 2009

Junto con estos filamentos contráctiles, existen abundantes filamentos intermedios de *desmina* que se conectan junto con los de actina, a cuerpos densos (constituidos por alfa *actinina*) Los cuerpos densos se distribuyen en todo el citoplasma y muchos de ellos establecen relación las placas de adhesión submembranales con se unen a la membrana plasmática mediante dos proteínas la *vinculina* y *la talina*.

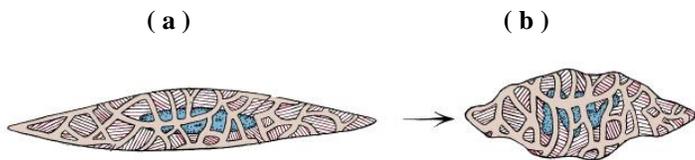


Fig. tej. Musc. 72. Representación esquemática del citoesqueleto contráctil de una fibra muscular lisa: a) fibra relajada y b) fibra contraída.

La relación del citoesqueleto con el núcleo es evidente en el proceso de contracción de la fibra muscular lisa. Las figuras

tej. Musc. 72, 74), muestran la forma que adoptan los núcleos cuando la fibra se contrae. La forma alargada del núcleo se acorta y se hace espiralado, como la de un pequeño tirabuzón.

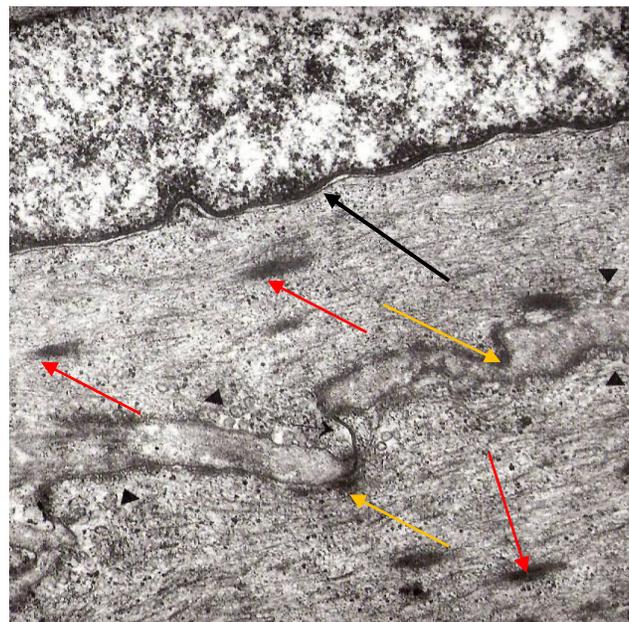


Figura tej. Musc. 73. Fotomicrografía electrónica de dos fibras musculares lisas en secciones transversales. Se observan: El núcleo (flecha negra), los cuerpos densos (flechas rojas) y las placas de adhesión (flechas amarillas)



Figura tej. Musc. 74. Fotomicrografías electrónicas cuyas imágenes muestran las formas que adoptan los núcleos de las fibras musculares lisas en diferentes etapas de la contracción. Ross y Paulina 2004

Debajo de la membrana celular, el microscopio electrónico nos permite observar una gran cantidad de *caveolas* (Fig.musc.75 y 76) que tienen la apariencia de vesículas membranales pinocíticas.

Se considera que son estructuras similares al retículo sarcoplásmico de las fibras musculares estriadas pues se ha demostrado que albergan iones de calcio.



Figura tej. Musc. 75. Fotomicrografía electrónica que muestra la presencia de dos células musculares lisas. En la célula superior las flechas rojas indican a las placas de adhesión submembranales. En la que ocupa el centro de la imagen las flechas negras señalan a las caveolas submembranales en un extremo de la célula y las flechas amarillas a los cuerpos densos. Sobotta y Welsch. 2009.

Los sarcolemas de células musculares lisas vecinas hacen contacto entre sí y se relacionan a través de uniones tipo nexo. Esto explica la forma como suele transmitirse, en los haces de fibras musculares lisas, el estímulo de contracción.

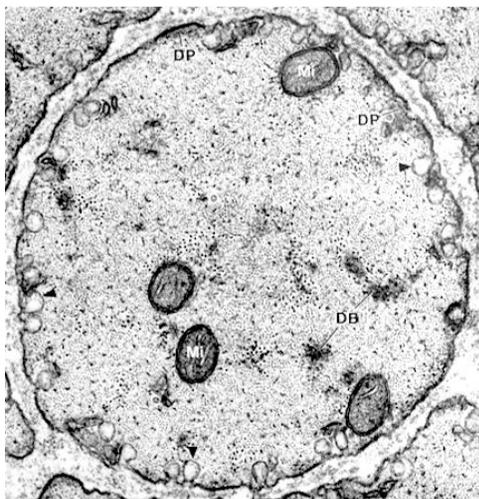


Figura tej. Musc. 76. Fotomicrografía electrónica de una fibra muscular lisa, en sección transversal. Se observa el sarcoplasma con algunas mitocondrias, puntos densos y caveolas submembranales. 10,000x

La innervación del tejido muscular liso se efectúa a través del sistema nervioso autónomo. La unión de los axones con la fibra muscular se hace mediante sinapsis cónicas del tipo de paso. Las vesículas sinápticas contienen acetilcolina en el caso de la innervación parasimpática y noradrenalina en el caso de la innervación simpática.

Existen dos tipos de innervación hacia las fibras musculares lisas que funcionalmente las clasifica en dos grupos de tejido muscular liso.

Innervación *multiunitaria* constituida por axones que se unen a cada fibra muscular lisa (fig.tej. Musc 77). Esto significa que cada fibra muscular es estimulada de manera individual.

(b) Músculo liso multiunitario

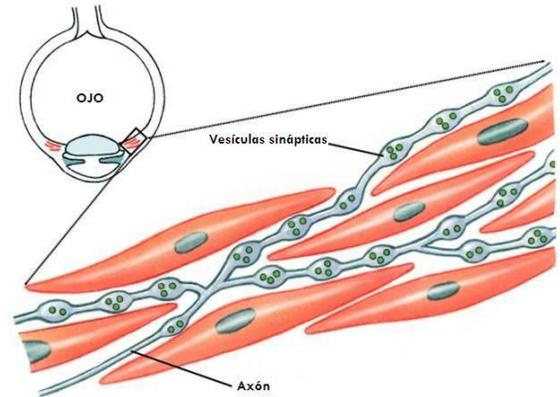


Figura tej. Musc. 77. Representación esquemática de la innervación multiunitaria del músculo liso del iris.

Como ejemplo de este tipo de unión neuromuscular están las fibras de los músculos del iris, de las láminas musculares del conducto deferente del aparato genital masculino y las arterias musculares mayores. La innervación multiunitaria provoca contracciones rápidas y simultáneas en las fibras musculares lisas.

b) Innervación *unitaria o visceral*, en este tipo de innervación un conjunto de fibras musculares lisas recibe a un axón. La transmisión del estímulo nervioso se efectúa de una fibra a otra vecina a través de uniones tipo nexo, por lo tanto la contracción es más o menos lenta.

La innervación unitaria es propia del músculo liso que forma parte de las membranas musculares de las vísceras huecas del tracto digestivo, respiratorio y urinario y de las arterias menores (Fig. tej. Musc 78).

(a) Músculo liso Unitario

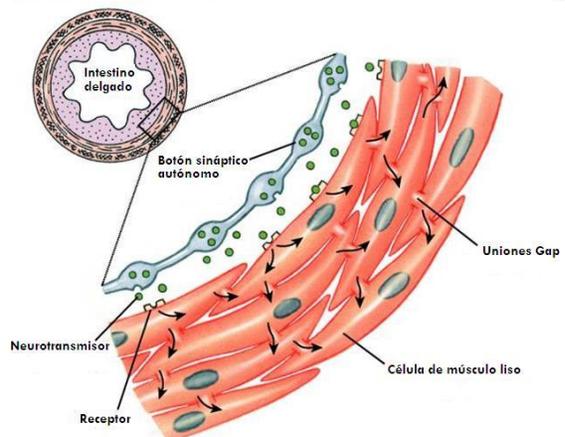


Figura tej. Musc. 78. Representación esquemática de la innervación unitaria del músculo liso.

En ciertos órganos existen láminas musculares lisas cuyas fibras suelen ser innervadas por ambos tipos de sinapsis, en un estado denominado intermedio.

Mecanismos moleculares contráctiles de la fibra muscular lisa.

Al igual que el mecanismo de contracción de los músculos estriados requiere esencialmente de la presencia de iones de calcio, las fibras musculares lisas también necesitan de calcio para iniciar los diversos procesos que generen la contracción de las mismas; pero este mecanismo es ligeramente diferente porque los miofilamentos delgados no poseen troponina y los filamentos de miosina adoptan una configuración distinta pues el sitio de unión de actina está oculto por la mitad de su meromiosina ligera que se pliega para acercarse a las cabezas de la miosina.

La actividad de las unidades contráctiles se hace evidente cuando ante un estímulo hormonal o nervioso los iones de calcio, almacenados en las cisternas del retículo sarcoplásmico y en las caveolas, se vierten al citosol para fijarse o unirse a la calmodulina.

Ante este hecho la calmodulina modifica su conformación, constituye el complejo calmodulina+calcio el cual se une a la caldesmona y permite la separación de la tropomiosina de la actina facilitando el deslizamiento.

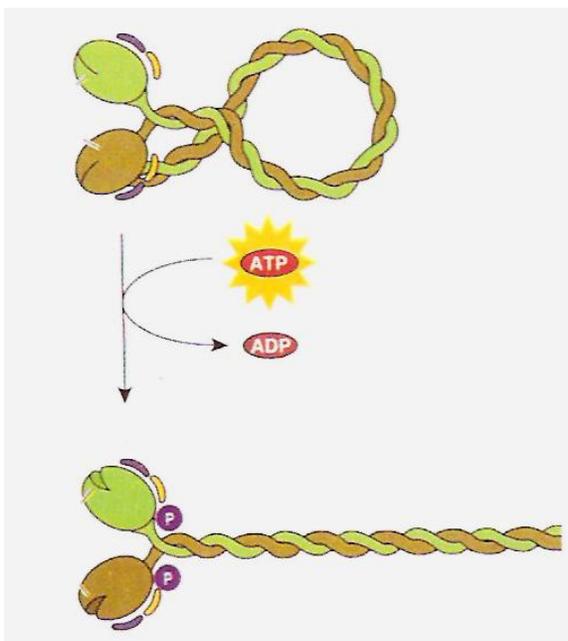


Figura tej. Musc. 79. Representación esquemática de la activación contráctil de una molécula de miosina.

Simultáneamente el complejo calmodulina + calcio activa a las cinasas de las cadenas ligeras de la miosina

La cinasa de las cadenas ligeras de la miosina fosforila a una de las cadenas ligeras de la miosina lo que facilita que se despliegue la mitad de la cadena ligera de meromiosina para adoptar la forma típica alargada de la molécula de miosina (bastón de golf).

La cadena ligera fosforilada descubre el sitio de fijación de actina en la cabeza de la miosina, permite la interacción entre la actina y la miosina, la caldesmona es desalojada para que se produzca el deslizamiento entre ambos filamentos dando como resultado la contracción.

La fosforilación mencionada se efectúa lentamente en comparación con el músculo estriado esquelético y cardiaco, en consecuencia la contracción del músculo liso es más lenta que de esos dos músculos pero también es más prolongada y requiere menos energía.

Después del inicio del ciclo de la contracción el calcio se extrae del sarcoplasma mediante bombas de calcio dependientes de ATP y vuelven al REL o a las caveolas para que desde ellas se viertan al medio extracelular. Esto da como resultado que la concentración de calcio del citoplasma disminuya y se disocie el complejo calmodulina – calcio acción que provoca la desfosforilación de las cadenas ligeras de miosina y la inactivación de las cinasas respectivas por lo tanto se ocultan los sitios de fijación de la actina en las cabezas de miosina produciéndose la relajación de la fibra muscular. La miosina de la fibra muscular lisa utiliza aproximadamente el 10% de ATP para realizar un ciclo contráctil completo lento del que hidroliza una fibra muscular estriada. Esta es la razón que explica el sostener contracciones durante periodos prolongados como por ejemplo el tono muscular de los vasos sanguíneos o de la musculatura uterina durante el parto.

TEJIDO MUSCULAR CARDIACO.

El tejido muscular estriado cardíaco constituye la pared del corazón denominado miocardio y el inicio de las paredes de los vasos sanguíneos que entran y salen del corazón.

Lo integran fibras musculares que estructuralmente son semejantes a las fibras del músculo estriado esquelético. Esto significa que las proteínas fibrilares contráctiles tienen una disposición idéntica cuando se organizan para formar las sarcómeras.

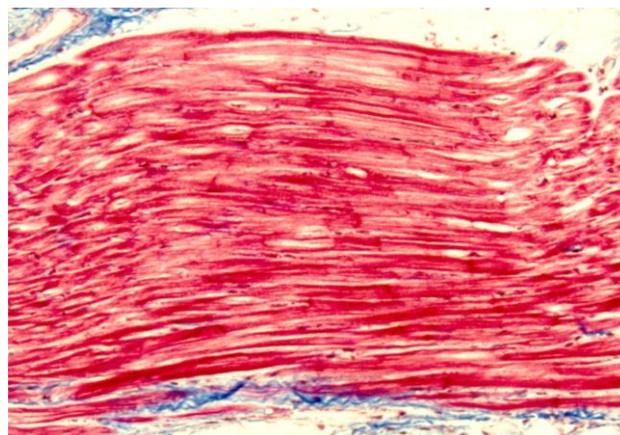


Figura tej. Musc. 80. Fotomicrografía de un haz de fibras musculares estriadas cardíacas. Se observa la disposición sincicial de las fibras. Tinción tricrómico de Masson. 100x

Existen varias diferencias importantes (fig. tej. Musc.) con relación a las fibras estriadas esqueléticas:

- ❖ Son fibras de longitud menor, y generalmente miden 15µ de grosor.
- ❖ Poseen un solo núcleo de posición central, aunque suelen existir fibras binucleadas.

- ❖ Son fibras que se bifurcan para relacionarse con otras fibras vecinas. Adoptan una forma “apantalonada”. Esta manera peculiar de relacionarse entre las fibras ofrece, al microscopio fotónico, el aspecto de una red o sincicio muscular. Las fibras se unen en sus extremos mediante complejos de unión que, en conjunto, constituyen las denominadas “*bandas o discos intercalares*”. Las fibras se conectan entre sí mediante uniones tipo nexo, conexión que permite el acoplamiento eléctrico de las fibras adyacentes.
- ❖ La contracción y relajación de estas fibras difiere de las fibras musculares esqueléticas, es un proceso contráctil constante, rítmico, automático e involuntario y se efectúa mediante excitación miógena generado por un sistema de conducción de impulsos constituido por fibras musculares cardíacas especiales.

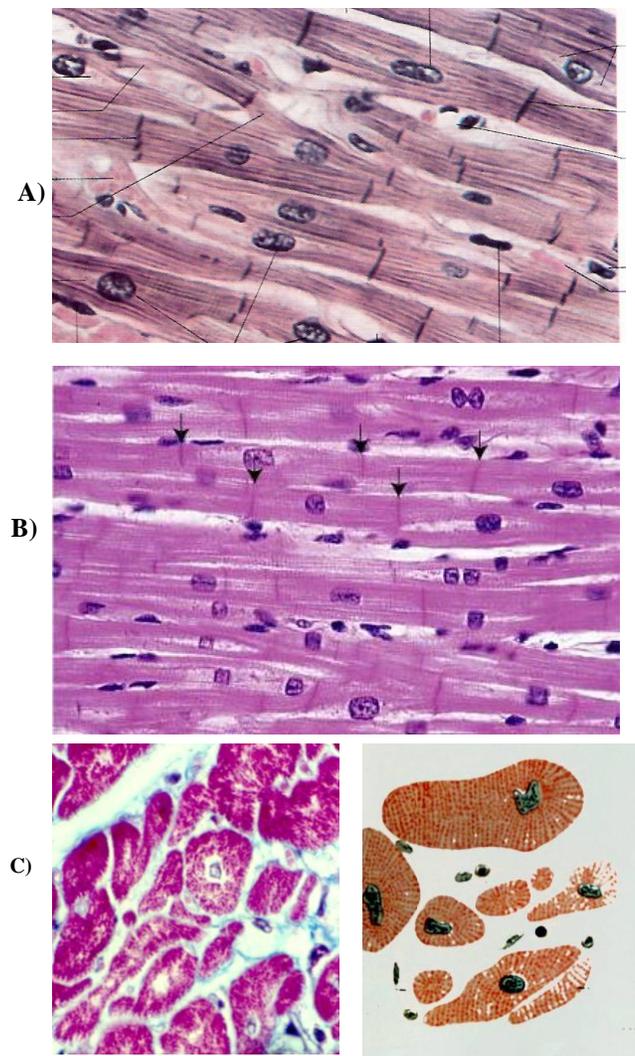


Figura tej. Musc.81. Aspecto sincicial del tejido muscular cardíaco y la disposición y bifurcación de las fibras musculares cardíacas para unirse con fibras musculares vecinas proximales o distales mediante o discos o bandas intercalares. A) Tinción con hematoxilina férrica de Heidenhain. 400x B) Tinción con H-E. 400x; C) Secciones transversales de fibras musculares cardíacas. Obsérvese la posición central de los núcleos. El tejido de la fotomicrografía se coloreó con el tricrómico de Masson 1000x. El esquema proviene de la primera edición del Sobotta (1906) dibujado de una imagen a 1000x.

Origen del tejido muscular cardíaco. El tejido muscular estriado cardíaco se origina de una capa tisular primitiva de los esbozos embrionarios del corazón (placa cardiogénica - tubos cardiogénicos - corazón en línea y S cardiaca) denominada *epimiocardio*.

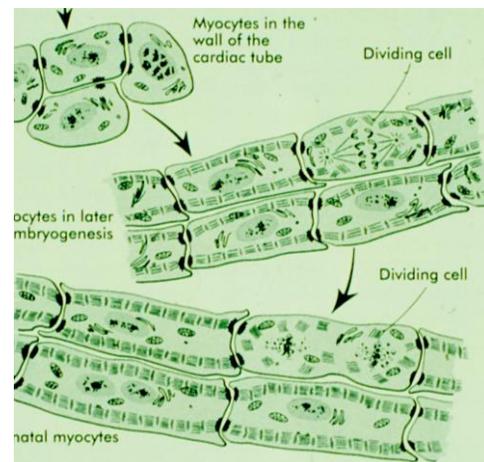


Figura tej. Musc. 82. Representación esquemática del origen y desarrollo inicial de las fibras musculares cardíacas.

Los mioblastos existentes en el epimiocardio de los esbozos primitivos del corazón proliferan activamente e inician un proceso de unión entre ellos; desarrollan de manera muy temprana una serie de uniones membranales entre las células vecinas: zónulas y máculas adherentes; fascias adherentes y uniones tipo nexo. Simultáneamente sintetizan filamentos finos de actina y gruesos de miosina que integran las sarcómeras; los núcleos ocupan una posición central. Las fibras iniciales o miocitos (miocardiocitos) antes de unirse definitivamente en sus extremos con otras células tienden a bifurcarse y establecer contacto con células vecinas localizadas a su alrededor. Mediante estos procesos y transformaciones de los miocitos cardiogénicos se va estructurando, poco a poco el sincicio de la musculatura cardíaca. Un grupo de miocardiocitos (futuras fibras cardíacas modificadas del sistema de conducción autónoma del corazón) se especializan en acumular abundantes partículas de glucógeno, sintetizar los filamentos contráctiles y las proteínas accesorias que integrarán a las sarcómeras y a las miofibrillas; éstas se generarán en menor cantidad que los miocardiocitos contráctiles y se situarán, por la presencia de glucógeno, en una posición periférica.

Estructura de las células (fibras) musculares.

Las células musculares cardíacas poseen un sarcolema semejante al de las fibras musculares estriadas esqueléticas pero el sarcoplasma es más abundante. Las miofibrillas se disponen de forma paralela y de disposición muy regular por lo cual, al microscopio fotónico, se distingue una estriación longitudinal bastante notable. Entre las miofibrillas se observan numerosas mitocondrias y abundante depósito de partículas de glucógeno, en mayor cantidad que la fibra muscular esquelética. La disposición de los miofilamentos integran sarcómeras semejantes al del músculo esquelético le confieren a la fibra una estriación transversal.

El microscopio electrónico muestra que las mitocondrias, generalmente alargadas u ovaladas, poseen numerosas crestas; ellas también se localizan en el sarcoplasma situado en los polos del núcleo, junto a cisternas del aparato de Golgi. En el sarcoplasma intermitocondrial existen gotitas de lípidos y partículas de glucógeno (en ambos casos son sustancias almacenadoras de energía).

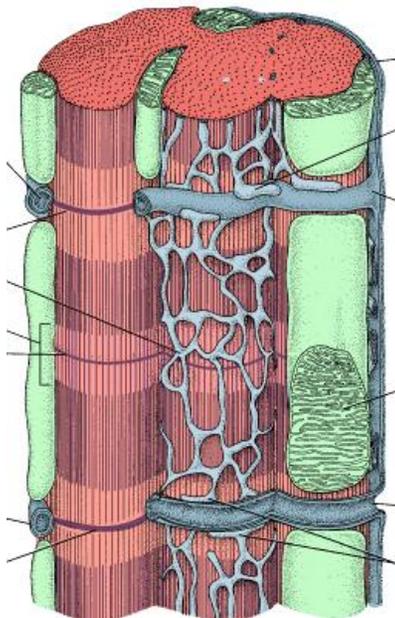


Figura tej. Musc. 83. Representación esquemática de miofibrillas y sarcómeros del músculo cardíaco mostrando los diversos componentes observados al microscopio electrónico. (Nombre los componentes indicados)

Los túbulos “T” poseen un mayor diámetro que en las fibras musculares esqueléticas y siempre se sitúan con relación a las líneas Z, esto significa, por lo tanto, que la cantidad de los túbulos T es menor que la musculatura esquelética. También se encargan de la propagación del potencial de acción desde el sarcolema hacia el interior de la fibra.

El retículo sarcoplásmico muestra una estructura más simple, está integrado por un reticulado tubular irregular cuyos extremos no forman cisternas terminales. Al aproximarse a los túbulos T los extremos constituyen pequeñas expansiones ligeramente aplanadas (diadas), sin formar las triadas del músculo esquelético. Debajo del sarcolema, el retículo sarcoplásmico (llamado R.S. corbular) que adopta forma de canastilla, establece contactos con el sarcolema.

Las sarcómeros son semejantes a las sarcómeros de las fibras musculares estriadas esqueléticas; existen algunas diferencias que permiten distinguirlas, especialmente cuando se observan al microscopio electrónico de transmisión.

El retículo sarcoplásmico es de una configuración más sencilla que el del músculo estriado esquelético. Consta de una red tubular irregular que rodea a las miofibrillas sin formar cisternas terminales unidas. Se ponen en contacto con los túbulos T mediante pequeños ensanchamientos en sus extremos (Fig.tej. Musc.83) sin constituir el anillo tubular que rodea a cada miofibrilla como se observa en la fibra

muscular estriada esquelética.

El sarcoplasma de las fibras cardíacas es más abundante. Como ya se ha mencionado; en las cercanías de los polos nucleares. En esta región el sarcoplasma carece de estriaciones y contiene abundantes mitocondrias, un aparato de Golgi pequeño (fig. tej. Musc. 84) y, en individuos de edad avanzada, pigmentos de lipofucsina (fig. tej. Musc 85 A y B).



Figura tej. Musc. 84 Fotomicrografía electrónica de la porción localizada en uno de los polos del núcleo de la fibra muscular cardíaca atrial, exhibiendo mitocondrias, cisternas del aparato de Golgi partículas de glucógeno y los gránulos que contienen el polipéptido natriurético.

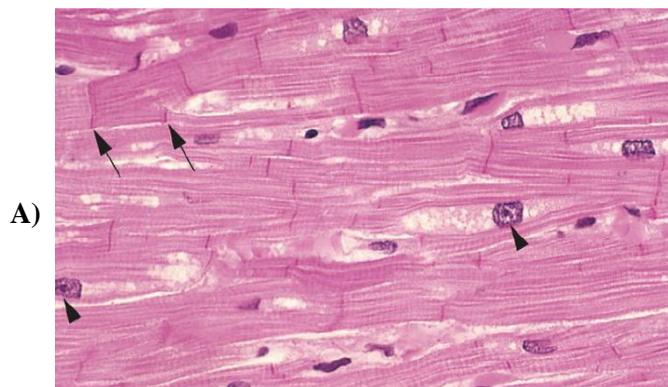


Figura tej. Musc. 85. A) Fotomicrografía fotónica y B) electrónica de fibras musculares estriadas cardíacas. En (A) Se observan los gránulos de lipofucsina de color rosa pálido en el sarcolema cercano a uno de los polos nucleares. En (B) los gránulos de lipofucsina (cuerpos residuales) se muestran como vesículas llenas de material electrondenso. 20,000x

En las fibras musculares cardiacas integrantes de las paredes de la aurícula o atrio derecho, existen una serie de vesículas membranosas situadas en los polos del núcleo que contienen una sustancia hormonal denominada *factor polipeptídico natriourético*, son gránulos que miden aproximadamente de 0.3 a 04 micrómetros de diámetro. Esta hormona produce vasodilatación disminución de la presión arterial y reducción del volumen sanguíneo. Induce la constricción de la arteriola eferente del glomérulo renal produciendo diuresis e incremento en la eliminación de sodio. Este proceso se explica porque cuando existe un incremento en la presión sanguínea por exceso de sodio en la sangre y por consiguiente retención de agua; el factor se vierte al torrente circulatorio y estimula a los túbulos renales a reabsorber menos agua y permitiendo que, junto con el sodio en exceso, se excrete a través de la orina equilibrando de esta manera la presión sanguínea.

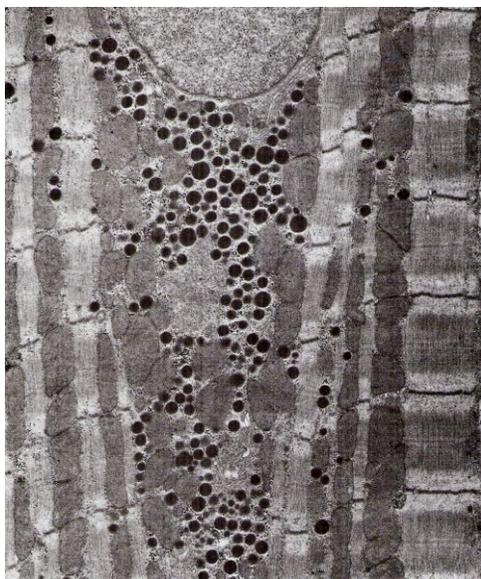


Figura tej. Musc. 86. Fotomicrografía electrónica del sarcoplasma de uno de los polos del núcleo de fibras musculares cardiacas. Se observan abundantes gránulos atriales. A los lados miofibrillas y mitocondrias.

Se ha demostrado, mediante una serie de experimentos, que tanto las células de las vellosidades aracnoideas como el endotelio de los capilares que forman la barrera hematoencefálica tienen receptores para los componentes de los péptidos atriales, por lo tanto es probable que el factor natriourético intervengan en el mantenimiento del equilibrio del líquido cefalorraquídeo en el interior de la cavidad craneal.

Bandas o discos intercalares. Las fibras musculares cardiacas se unen entre sí, por sus extremos, mediante las bandas o discos intercalares que al microscopio fotónico tienen el aspecto de líneas gruesas. Estas estructuras se demuestran muy bien cuando el tejido se colorea con hematoxilina férrica (fig. tej. Musc. 81A) o con la hematoxilina fosfotúngstica (fig. tej. Musc 88)

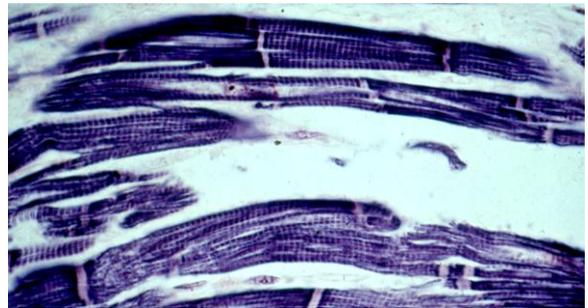
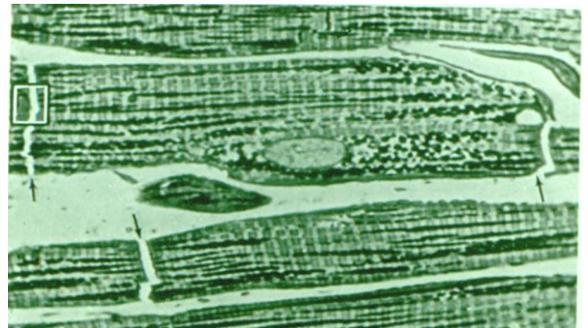
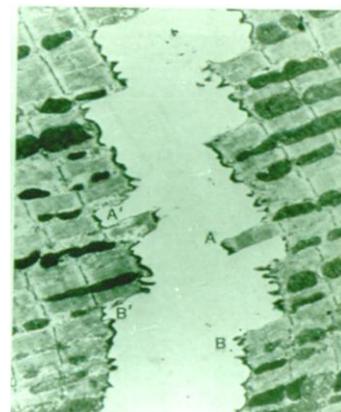


Figura tej. Musc. 87. Fotomicrografía de fibras musculares cardiacas teñidas con hematoxilina fosfotúngstica. Las bandas o discos intercalares se observan como bandas claras. 400x



A)



B)

Figura tej. Musc. 88. Fotomicrografías electrónicas de fibras musculares cardiacas a 1500x y 8,000x mostrando las bandas intercalares (figura A) y la relación existente en los extremos de fibras adyacentes y la imbricación que existe entre las miofibrillas y la correspondencia entre ellas, seccionadas en las bandas "Z" (figura B)



Figura tej. Musc. 89. Representación esquemática de fibras musculares cardiacas donde se observa la bifurcación de las fibras, las uniones término-terminal mediante bandas o discos intercalares, la posición central de los núcleos y la disposición de las fibras integrando el sincicio tisular.

Mediante el microscopio electrónico, las bandas o discos

intercalares se observan como estructuras electrón densas con un aspecto de zig-zag coincidentes con una banda "Z" de las sarcómeras (fig. tej. Musc. 90). Las bandas intercalares están constituidas por complejos de unión en los que se distinguen interdigitaciones membranales, uniones celulares tipo desmosomas, nexos y fascias adherens (fig. tej. Musc. 91).

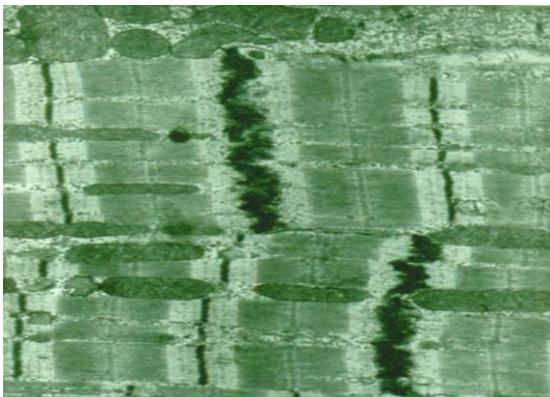
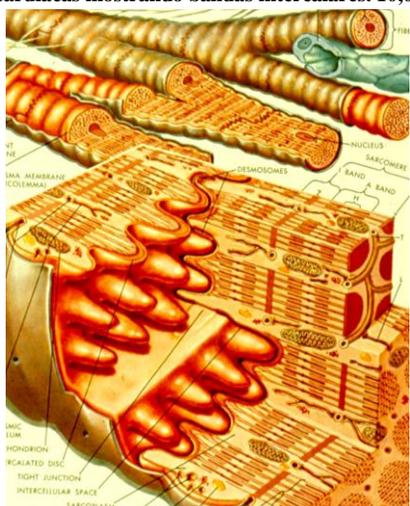


Figura tej. Musc. 90. Fotomicrografía electrónica de dos fibras musculares cardíacas mostrando bandas intercalares. 10,000x.



A)



B)

Figura tej. Musc. 91. Representación esquemática (A) y fotomicrografía electrónica (B) de fibras musculares estriadas cardíacas mostrando la zona donde se localizan los componentes ultraestructurales de las bandas o discos intercalares, se observan las interdigitaciones entre una fibra y la adyacente; el número 1 indica a desmosomas, la flecha uniones tipo nexos o la fascia adherente.

Fibras musculares cardíacas modificadas, integrantes del sistema de conducción autónomo de la contracción cardíaca.

Junto con las fibras musculares estriadas cardíacas en las paredes del corazón existen unas fibras musculares cardíacas modificadas y especializadas que forman parte del denominado sistema autónomo de conducción del latido cardíaco.

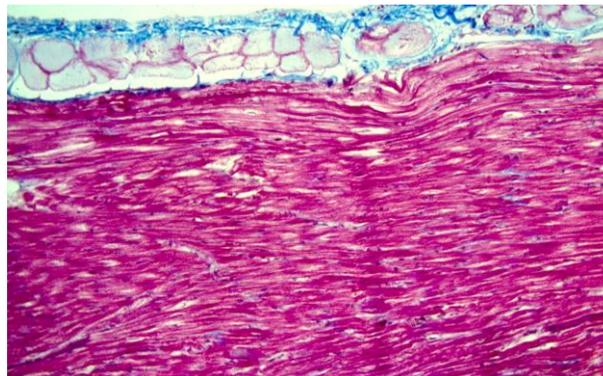


Figura tej. Musc. 92. Fotomicrografía del tabique interventricular mostrando el endocardio y el miocardio. Tinción tricrómico de Masson 200x. Se observan, en el endocardio la presencia de fibras colágenas subendoteliales y haces de fibras musculares modificadas de Purkinje.

Elas se encargan de regular los impulsos nerviosos provenientes del sistema nervioso autónomo y coordinar, a su vez, la contracción de las aurículas y los ventrículos.

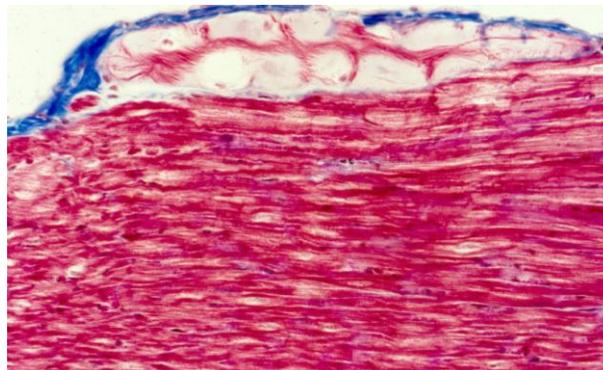


Figura tej. Musc. 93. Fotomicrografía semejante a la anterior. Los miocardiocitos modificados muestran miofibrillas en la periferia de las células y un citoplasma casi transparente (ocupado por glucógeno). Tricrómico de Masson 400x.

Estas fibras se caracterizan porque son de menor longitud que las fibras cardíacas normales; poseen un núcleo esférico, de posición central. Las miofibrillas, presentes en menor cantidad, se sitúan en la periferia de las células. Esta localización especial de ellas ofrece un aspecto menos estriado a las fibras y hace que el núcleo se observe rodeado de un sarcoplasma libre de miofibrillas pero rico en gránulos de glucógeno. (fig. tej. Musc. 92 y 93).

Sus extremos se unen también mediante discos intercalares. Un ejemplo de estas fibras cardíacas especializadas son las denominadas fibras de Purkinje.

Los haces de fibras cardíacas modificadas subendoteliales se ramifican y haces musculares de menor grosor se introducen al interior del miocardio, tal como se observan en las figuras tej. Musc 92, 93 y 94.

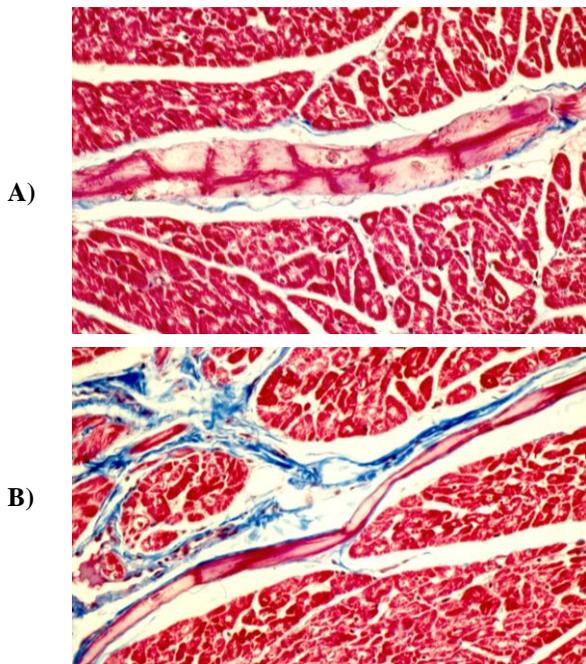


Figura tej. Musc. 94 A y B. Fibras musculares modificadas (fibras de Purkinje) en el interior del miocardio ventricular; se disponen entre los haces de miocardiocitos contráctiles. Tricrómico de Masson. 400x.

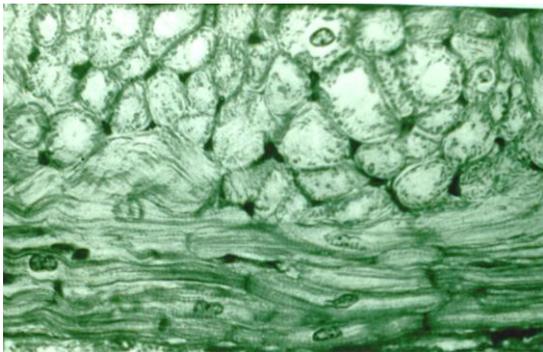


Figura tej. Musc 95. Fotomicrografía mostrando en la mitad superior secciones transversales de fibras cardiacas modificadas (fibras de Purkinje) y en la mitad inferior secciones longitudinales de miocardiocitos contráctiles. 400x

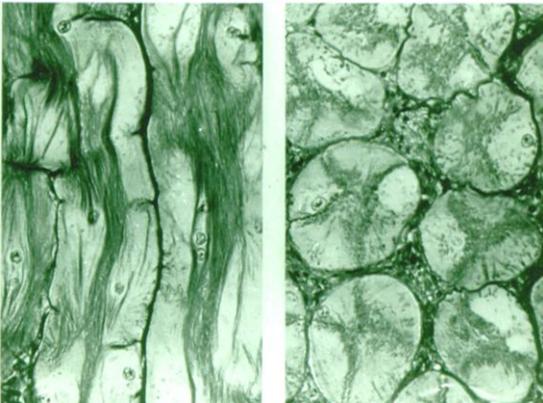


Figura tej. Musc 96. Fotomicrografías de haces de fibras de Purkinje en secciones longitudinales y transversales respectivamente. Se observa, con nitidez, la disposición periférica de las miofibrillas. 800x



Figura tej. Musc. 97. Fotomicrografía electrónica de secciones transversales de fibras de Purkinje y de miocardiocitos contráctiles. Se distingue con relativa facilidad las diferencias existentes en la cantidad y presencia de miofibrillas y mitocondrias y en el sarcoplasma electrónico lucido de la fibra de Purkinje el espacio ocupado por glucógeno. 5,000x Sobotta y Welsch. Histología 2ª edición 2009. (Sobotta I. 1904. Histología).

OTRAS CARACTERÍSTICAS FUNCIONALES DEL TEJIDO MUSCULAR

❖ Tono muscular

Es la propiedad del músculo por medio de la cual se mantiene parcialmente contraído, en grado variable y de manera permanente, aunque una persona, de manera voluntaria, intente relajarlo en su totalidad. Esta propiedad le imparte cierta firmeza al músculo y proporciona una resistencia involuntaria al estiramiento pasivo. Los estímulos nerviosos que permiten esta semicontracción permanente que proceden de centros nerviosos localizados en la corteza cerebral, cerebelo y médula espinal.

A través de las contracciones tónicas de los músculos esqueléticos, se mantiene la postura sin sentir signos de fatiga por largos periodos debido a que las diferentes unidades motoras dispersas en el músculo se contraen por separado, proporcionando periodos alternos de descanso y actividad a un grupo determinado de fibras musculares, así, mientras unas descansan otro grupo se contrae.

Un ejemplo que nos permite entender la tonicidad de los músculos es aquel que mantiene la posición erecta de la cabeza sobre el tronco, realizado por los músculos antigravitacionales localizados en el cuello y la espalda. Esta tonicidad se pierde cuando estando una persona sentada empieza a quedarse dormida; en esa condición los músculos que sostienen la cabeza se relajan en mayor proporción y la persona empieza a “cabecear”, es decir la cabeza se inclina sobre el tórax o a los lados.

Un grado mayor de la falta de tonicidad se produce cuando una persona se desmaya, los músculos antigravitacionales se relajan aún más y la persona se desploma. Durante el sueño también la actividad tónica de los músculos disminuye notablemente.

Cambios bioquímicos de la fibra muscular para producir contracción.- Los músculos actúan como máquinas que transforman la energía química en energía mecánica (movimiento) y con cierta liberación de energía calórica. Este efecto es fácil de comprobar cuando se realizan ejercicios intensos. Después de un tiempo de realizarlos nuestro organismo empieza a sentir calor y lo elimina mediante la sudoración. Se ha estudiado que la eficiencia de los músculos para transformar la energía química en trabajo (movimiento) es aproximadamente de un 25 por ciento.

La principal fuente de energía para la contracción muscular es la *glucosa*, almacenada en el interior de la fibra muscular en la forma de *glucógeno*, conocido también como “*almidón animal*”.

Cuando se requiere energía el glucógeno se desdobla en moléculas de glucosa y ésta es utilizada para que se transforme en energía química (ciclo de Krebs). Para que se lleve a cabo esta transformación es necesario que intervengan dos sustancias que se encuentran presentes en el sarcoplasma (citoplasma) de la fibra muscular, la creatinina y la adenosina trifosfato (ATP). Esta última sustancia es capaz de almacenar grandes cantidades de energía que determinan la salida de los iones de calcio almacenados en el retículo sarcoplásmico y éstos interactúen con los miofilamentos de actina y miosina para causar la contracción de las sarcómeras.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Jones, D. The fast whites and the slow red. *Biological Sciences Review*, 2, 2-5. 1990.
- Gartner LP y Hiat JL. *Histología. Texto y atlas*. 3ª edición. McGraw-Hill Interamericana. México. 2008
- Geneser F. *Histología*. 3ª edición. Editorial Médica Panamericana, México. 2000
- Karp G. *Biología Celular y Molecular*. 5ª edición McGraw-Hill Interamericana. México. 2009.
- Roitt I., Brostoff J. y Male D. *Immunology*. 3a edition Mosby. England. 1993.
- Ham, D.H. y Cormack D. *Tratado de Histología*. 8ª edición Editorial Interamericana 1983.
- Krstic, R. V. *Los Tejidos del Hombre y de los Mamíferos*. Editorial Interamericana y McGraw-Hill. 1989
- Junqueira, L.C. and Carneiro, J. *Basic Histology. Texto y Atlas*. 11a Edition. McGraw-Hill. 2005
- Becker, W.M., Kleinsmith, J.H. and Hardin, Jeff. *El mundo de la célula*. Editorial Pearson y Addison Welley.2007.
- Sobotta, J. y Welsch, U. *Histología*. 2ª edición. Editorial medica panamericana. 2009.
- Von Herrath, E. *Atlas de histología y anatomía microscópica humanas*. Editorial Científico-Médica. 1965.
- Boya-Vegue, J. *Atlas de Histología y Organografía microscópica*. Editorial Médica Panamericana. 1996.
- Ross, M. H., Pawlina, W. *Histología. Texto y Atlas color con Biología Celular y Molecular*. 5ª edición. Editorial Médica panamericana.2007.
- Kierszenbaun, Abraham. *Histología y Biología Celular*. 2ª edición Editorial Elsevier España, S.L. 2008.
- Leesson, Thomas, Leeson, C Roland; Paparo, Anthony. *Texto Atlas de Histología*. Editorial Interamericana y McGraw.Hill. 1990.