

Tejido muscular

Está constituido por:

- Células musculares (fibras musculares), capaces de generar movimientos al contraerse bajo estímulos adecuados y luego relajarse.
- Tejido conjuntivo estrechamente asociado a las células musculares. Actúa como sistema de amarre y acopla la tracción de las células musculares para que puedan actuar en conjunto. Además, conduce los vasos sanguíneos y la inervación propia de las fibras musculares.

Tipos de tejido muscular:

En los vertebrados, se distinguen 3 tipos de músculo:

- [esquelético](#), estriado o voluntario (Fig 1)
- [cardíaco](#), estriado involuntario (Fig 2)
- [liso](#), involuntario (Fig 3)

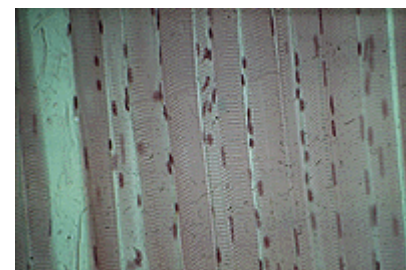
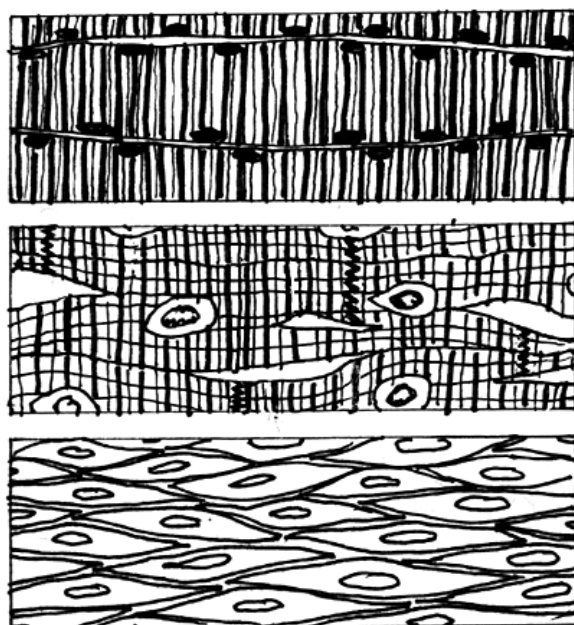


Figura 1

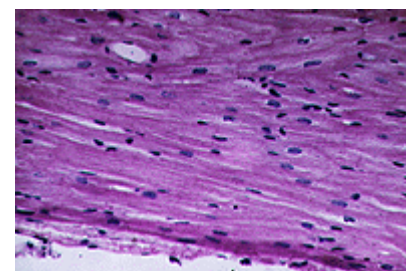


Figura 2

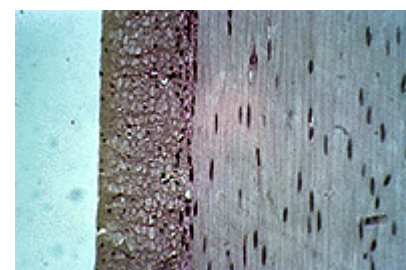


Figura 3

Cada tipo de músculo tiene células de estructura distinta, adaptadas a su función específica, pero en todos ellos la maquinaria intracelular contráctil está formada por filamentos que se orientan paralelos a la dirección del movimiento. Todas las variedades de células musculares aprovechan la energía química almacenada en el ATP y la transforman en energía mecánica.

Tejido muscular esquelético

Este tejido está formado por manojos de células cilíndricas (10-100 micras de anchura), muy largas (hasta 30 cm), multinucleadas y estriadas transversalmente, llamadas también fibras musculares esqueléticas (Figuras 1).

El tejido conjuntivo que rodea a las fibras musculares contiene numerosos vasos sanguíneos (Figura 4) y nervios (Figura 5).

Cada fibra muscular recibe una terminación del axón de una neurona motora, formándose en la zona de unión una estructura denominada placa motora (Figura 5).

El músculo esquelético se une a los huesos a través de los tendones. La envoltura conjuntiva que rodea externamente al músculo se llama **epimisio**. El tejido conjuntivo penetra al interior del músculo formando el **perimisio**, que corresponde a delgados septos de tejido conjuntivo que envuelven a manojos o fascículos de fibras musculares. A partir del perimisio, se origina el **endomisio** formado por delgadas vainas de fibras reticulares que rodean cada una de las fibras musculares. Los vasos sanguíneos penetran al músculo a través de estos septos conjuntivos.

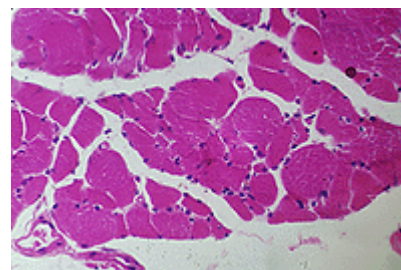


Figura 4

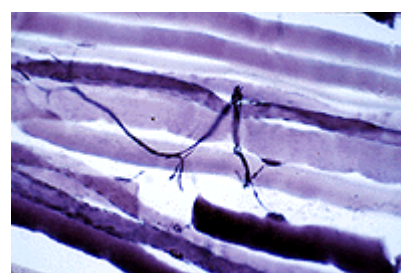


Figura 5

Fibras musculares esqueléticas

Las fibras musculares esqueléticas se caracterizan por la presencia de estriaciones transversales periódicas. (Figura 1).

Esta estriación resulta de la existencia en su citoplasma de unas miofibrillas que son las responsables de la contracción muscular.

Las **miofibrillas** son estructuras cilíndricas largas que corren paralelas al eje longitudinal de la célula, y están formadas por **miofilamentos** finos y miofilamentos gruesos, dispuestos en tal forma que inducen la apariencia de bandas claras y oscuras, determinando la organización de los sarcómeros. (Fig. 6) La banda oscura se conoce como banda A y la clara como banda I. Cada banda I aparece bisectada por una línea transversal oscura denominada línea Z. Al centro de la banda A hay una zona más clara que corresponde a la banda H en cuyo centro está la línea M.

En el citoplasma que rodea a las miofibrillas se disponen tanto las mitocondrias como las cisternas del **retículo sarcoplásmico** a las cuales se asocian los túbulos T, en una organización precisa con respecto a los sarcómeros y repetidas a todo lo largo de las células musculares esqueléticas.

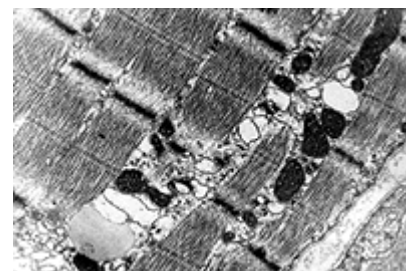
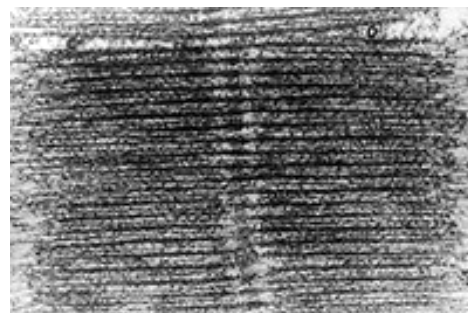
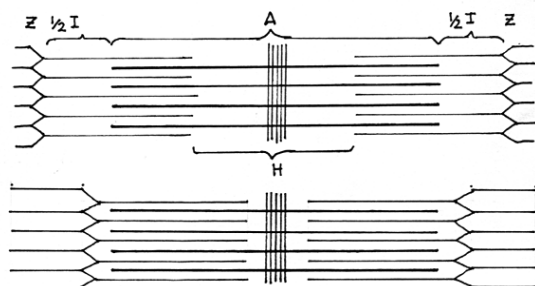
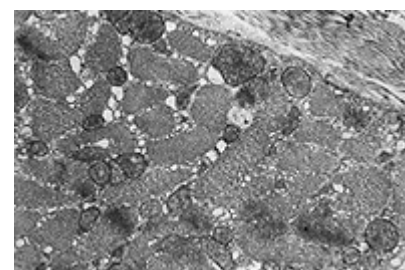
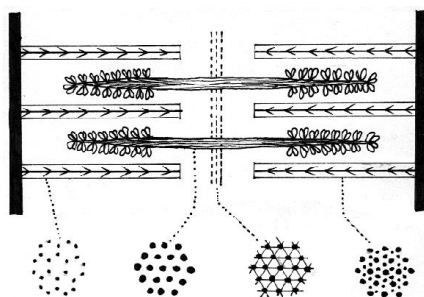


Figura 6



Estructura de las miofibrillas

El análisis de la estructura y composición molecular del sarcómero, permite entender el mecanismo de contracción de las fibras musculares estriadas, basado en el deslizamiento de los miofilamentos gruesos sobre los miofilamentos finos.



Corte transversal de las miofibrillas.

Los filamentos gruesos están formados principalmente por miosina y se localizan a lo largo de la banda A.

Los filamentos finos corresponden a microfilamentos de actina. Estos se anclan en la línea Z, luego cursan a lo largo de la banda I y penetran la banda A, donde corren paralelos a los filamentos gruesos, terminando a nivel de la banda H que contiene sólo filamentos gruesos. En la banda A se observan puentes que se extienden desde los filamentos gruesos hacia los filamentos finos y que corresponden a las cabezas de las moléculas de miosina. A nivel de la línea M cada filamento grueso se asocia a 6 filamentos finos adyacentes, a través de puentes proteicos dispuestos radialmente.

Durante el proceso de contracción, los filamentos finos de los sarcómeros adyacentes son empujados hacia el centro de la banda A, lo que produce el acortamiento del sarcómero. Como consecuencia de este proceso, se oblitera la banda H y disminuye la longitud de la banda I, sin que se modifique la longitud de la banda A. El grado de traslapamiento entre filamentos gruesos y finos explica este fenómeno.

Retículo Sarcoplásmico y túbulos T (túbulos transversos)

En el músculo esquelético, cada miofibrilla está rodeada de un elaborado sistema de membranas lisas que corresponden al retículo sarcoplásmico. Estas membranas están alineadas en forma precisa con respecto al patrón de bandeado de las miofibrillas (Fig 7). En la zona de unión de la banda A con la banda I el retículo sarcoplásmico se expande para formar las cisternas terminales. Las 2 cisternas terminales paralelas se asocian estrechamente a un tubo transverso (T), formando un complejo denominado tríada.

El sistema de tubos T, está formado por numerosos túbulos continuos con la membrana plasmática (sarcolema) de la célula muscular. Cada uno de estos túbulos corre transversalmente entre 2 cisternas terminales. Aunque las cisternas terminales y el túbulo T están físicamente separados, el espacio entre ellos aparece ocupado regularmente por estructuras que se asocian estrechamente a la membrana de ambos sistemas. La contracción de una fibra muscular requiere de la contracción simultánea de todas sus miofibrillas. La forma y distribución del sistema T permite que la onda de depolarización, responsable de la contracción muscular, se distribuya rápidamente desde la superficie celular hacia el interior del citoplasma alcanzando a cada miofibrilla. (Figura 8)

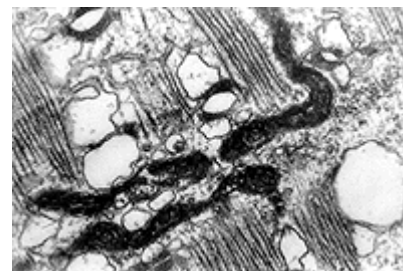


Figura 7

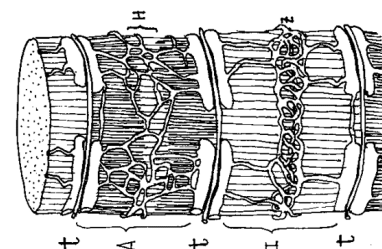


Figura 8

Tipos de fibras musculares esqueléticas

Se distinguen 3 tipos de fibras musculares esqueléticas: rojas, blancas e intermedias.

Las fibras rojas, que abundan en los músculos rojos, son de diámetro pequeño y contienen gran cantidad de mioglobina y numerosas mitocondrias, que se disponen en filas entre las miofibrillas y en acúmulos por debajo del sarcolema (Fig 9). Los músculos rojos se contraen más lentamente, por lo que se ha asumido que la fibra roja es una fibra lenta.

Las fibras blancas, presentes en los músculos blancos, son de diámetro mayor, poseen menor cantidad de mioglobina y un número menor de mitocondrias que se disponen, de preferencia, entre las miofibrillas, a nivel de la banda I. En este tipo de fibras la línea Z es más delgada que en las fibras rojas (Fig 10).

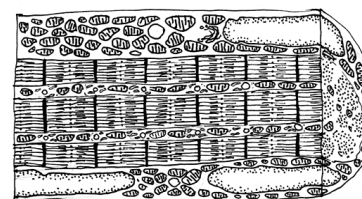


Figura 9

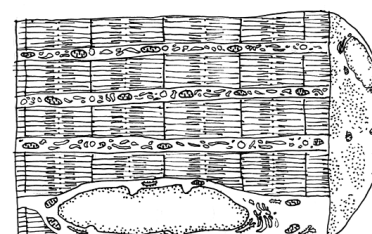


Figura 10

Las fibras intermedias presentan características intermedias entre las otras 2 variedades de fibras, pero superficialmente se asemejan más a las fibras rojas y son más abundantes en los músculos rojos. Poseen un número de mitocondrias equivalente al de las fibras rojas, pero su línea Z es delgada como en las fibras blancas.

Placa motora (unión neuromuscular)

La membrana plasmática de la célula muscular está eléctricamente polarizada. Un estímulo apropiado depolariza la membrana y produce la contracción. Normalmente, la depolarización es producida por un estímulo nervioso. El músculo está inervado por terminales nerviosas de neuronas motoras de la médula espinal.

En el punto de inervación, el nervio pierde su vaina de mielina, y se asocia a una región especializada de la superficie de la fibra muscular, para formar la placa motora (Fig 11). En una fibra muscular esquelética, cada terminal axónico motor forma sólo una placa motora (Fig 5).

En la zona de contacto, la terminal axónica forma una dilatación que se aloja en una depresión poco profunda de la superficie de la fibra llamada hendidura sináptica primaria (Fig 12).

Unidad Motora

Se entiende por unidad motora al conjunto de fibras musculares esqueléticas inervadas por ramificaciones del axón de una misma neurona motora y que, en consecuencia, son estimuladas simultáneamente a contraerse. Ramas de una misma motoneurona pueden llegar a inervar hasta 500 fibras musculares.

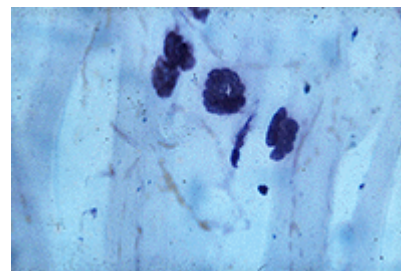


Figura 11

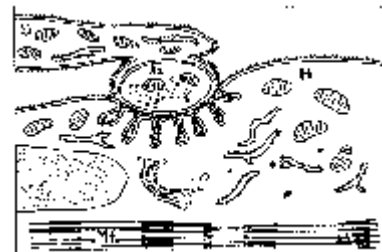


Figura 12

Sin embargo, mientras más fino el movimiento que debe efectuar el músculo, menor es el tamaño de la unidad motora, existiendo situaciones en que cada fibra nerviosa inerva sólo una fibra muscular. (Fig 13)

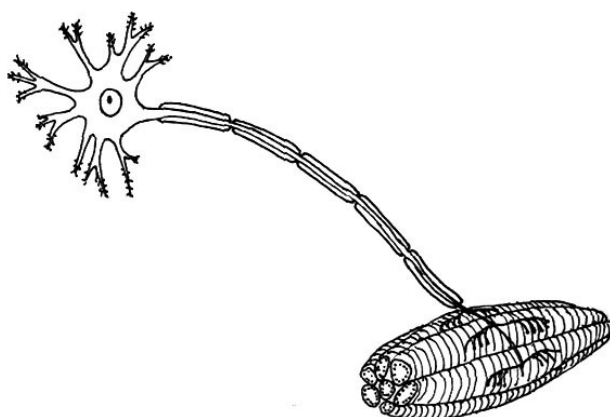


Figura 13

Huso Neuromuscular

El músculo esquelético posee receptores sensibles a la distensión, que forman parte de un sistema de retroacción para mantener el tono muscular normal. Las fibras sensitivas de la tensión en el músculo esquelético tienen 2 orígenes:

- Terminaciones nerviosas encapsuladas que responden a la distensión en el tendón del músculo.

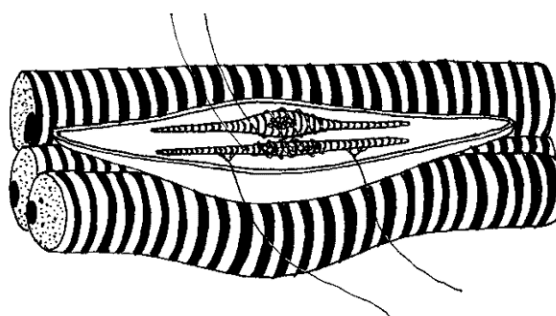


Figura 14

- Terminaciones nerviosas espirales, sensibles a la distensión y tensión en fibras musculares especializadas contenidas en un órgano sensorial especial del músculo que se denomina huso muscular. El huso está formado por una cápsula fusiforme de tejido conjuntivo fibroso que rodea a un grupo de 8 a 15 fibras musculares delgadas denominadas fibras intrafusales (Fig.14).

Las fibras intrafusales están inervadas por fibras nerviosas motoras especializadas que ajustan la longitud de estas fibras en función del estado de distensión del músculo. El estado de distensión es detectado por las terminaciones nerviosas espirales, que forman una envoltura alrededor de las fibras intrafusales y dan origen a las fibras aferentes sensitivas especiales que viajan hacia la médula espinal.

Músculo cardíaco

El músculo cardíaco (Fig 15) está formado por células musculares ramificadas, que poseen 1 o 2 núcleos y que se unen entre sí a través de un tipo de unión propia del músculo cardíaco llamada **disco intercalar**. A diferencia del músculo esquelético, las fibras musculares cardíacas corresponden a un conjunto de células cardíacas unidas entre sí en disposición lineal.

Las células musculares cardíacas tienen el núcleo ubicado al centro del citoplasma y presentan estriaciones transversales similares a las del músculo esquelético (Fig 15). Las mitocondrias, que son extremadamente numerosas, están distribuidas regularmente dividiendo a las células cardíacas en miofibrillas aparentes. En el sarcoplasma hay numerosas gotas de lípido y partículas de glucógeno. Estructuralmente, las miofibrillas del músculo cardíaco, son esencialmente iguales a la del miofibrillas del músculo esquelético..

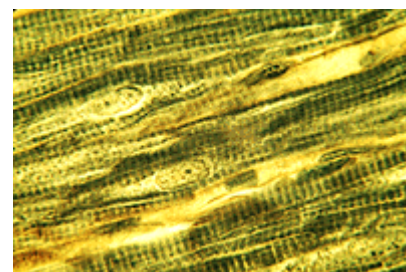
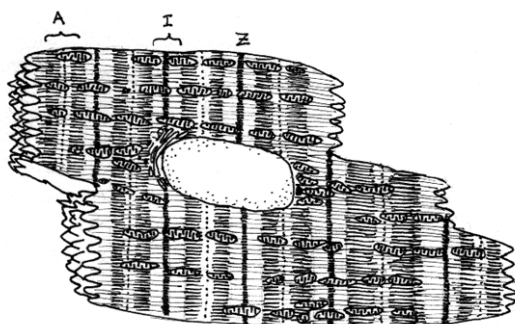


Figura 15



Músculo Liso

El músculo liso está formado por fibras musculares lisas que corresponden a células uninucleadas, delgadas y aguzadas en los extremos, cuya longitud varía entre 20 y 500 micras (Figs 17).

Este tipo de músculo forma la porción contráctil de la pared de diversos órganos tales como tubo digestivo (Fig 18) y vasos sanguíneos (Fig 19), que requieren de una contracción lenta y sostenida. Las células se organizan en grupos, formando haces, rodeados de tejido conjuntivo fibroso que contiene vasos sanguíneos.

El núcleo de las fibras musculares lisas se ubica en el centro de la fibra y los organulos citoplasmáticos tales como mitocondrias, aparato de Golgi,

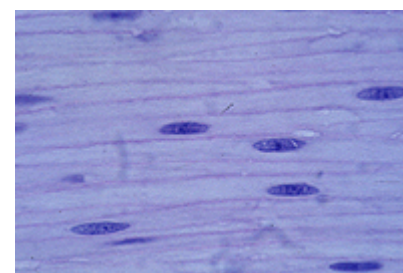


Figura 17

retículo endoplásmico rugoso y ribosomas libres se localizan, mayoritariamente, en la vecindad de los polos nucleares. El resto del citoplasma está ocupado por abundantes miofilamentos finos de actina, una proporción menor de miofilamentos gruesos de miosina, y un citoesqueleto de filamentos intermedios.

Las fibras musculares lisas se disponen desplazadas una respecto de la otra, de manera que el extremo delgado de una fibra se ubica vecino a la parte ancha de la fibra vecina. Las fibras musculares lisas están rodeadas por una lámina basal (lámina externa) comparable a la lámina basal de los epitelios. Por fuera de la lámina externa, se dispone una trama de fibras reticulares.

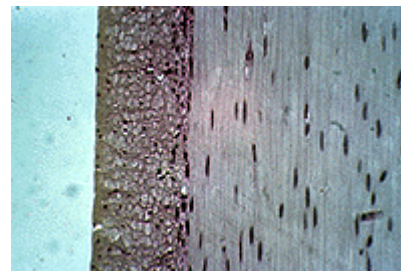


Figura 18

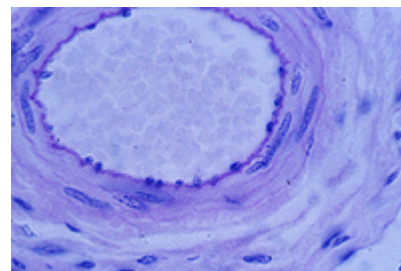
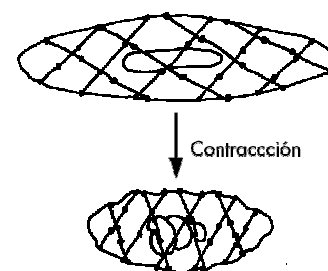


Figura 19

La contracción del músculo liso

El aparato contráctil del músculo liso se contrae más lentamente que el del músculo estriado, pero permite un acortamiento mayor de las fibras musculares lisas. El mecanismo de contracción, en esta variedad de músculo, también se basa en el deslizamiento de los filamentos finos sobre los filamentos gruesos. Además de su actividad contráctil, las células musculares lisas tienen la capacidad de sintetizar colágeno, elastina y proteoglicanos. La contracción es regulada también por alza en las concentraciones citosólicas de Ca^{++} .



El modelo aceptado de contracción de las fibras musculares lisas establece que manojos de filamentos finos de actina, asociados a filamentos gruesos de miosina, se anclan por un extremo a cuerpos densos adheridos a la membrana plasmática y por el otro a filamentos intermedios no contráctiles a través de cuerpos densos citoplasmáticos. Los manojos contráctiles se orientarían oblicuos respecto del eje mayor de la célula, lo que explicaría el acortamiento que experimentan las fibras musculares lisas durante su contracción.

Inervación del Músculo Liso

El músculo liso está inervado por nervios de los sistemas simpático y parasimpático. Con frecuencia, los axones de los nervios terminan en una serie de dilataciones en el conjuntivo que rodea a las células musculares. Algunas de estas dilataciones axónicas están muy próximas a la superficie de la célula muscular dando origen a uniones neuromusculares. De acuerdo a la proporción de células inervadas en un determinado músculo, se distinguen:

- el tejido muscular liso unitario o visceral, que posee grandes unidades motoras en las que sólo algunas células musculares poseen una unión neuromuscular propia. La excitación se transmite a un número variable de células musculares que no reciben inervación directa, a través de uniones de comunicación (nexos). Esto permite que todas las células musculares de la unidad motora se contraigan o relajen en conjunto.
- el tejido muscular multiunitario presente en órganos que requieren una modulación precisa del grado de contracción de sus células, como el iris del ojo o las arteriolas. En este tipo de músculo liso, las unidades motoras son pequeñas, predominando aquellas en que existe asociación de sólo una célula muscular con cada terminación nerviosa.

Regeneración del Tejido Muscular

La capacidad de regeneración es diferente en las 3 variedades de músculo.

El músculo esquelético tiene la capacidad de regenerar parcialmente a partir de las llamadas células satélite. Estas corresponden a células uninucleadas, fusiformes que yacen dentro de la lámina basal que rodea a cada fibra. Se considera que corresponden a mioblastos que persisten luego de la diferenciación del músculo. Frente a daño muscular u otros estímulos estas células, relativamente escasas, se activan, proliferan y se fusionan para formar nuevas fibras. Un proceso similar es responsable, en parte, de la hipertrofia muscular (aumento de tamaño) que se produce por fusión de estas células con la fibra parenteral, aumentando la masa muscular.

El músculo cardíaco no tiene, prácticamente, capacidad de regenerar. Los daños del músculo cardíaco se reparan por proliferación del tejido conjuntivo, produciéndose una cicatriz.

El músculo liso tiene también una capacidad de regeneración moderada. Luego de daño muscular, algunas células musculares lisas entran en mitosis y reemplazan el tejido dañado. Si la capacidad de proliferación no es suficiente para reparar el daño, se produce una cicatriz de tejido conjuntivo. Un caso particular de proliferación de células musculares lisas se produce en el útero de animales preñados donde se observa aumento del número de células y del tamaño de ellas. Durante esta etapa, el miometrio presenta numerosas mitosis. De ahí que se acepte que las células musculares lisas mantienen su capacidad mitótica.