

**Tabla 7-1. Tejido muscular**

Característica	Esquelético	Cardíaco	Liso
Localización	A menudo unido a huesos	Corazón	Paredes de los vasos sanguíneos, órganos viscerales
Aspecto	<p>Fibras cilíndricas largas</p> <p>Delgadas</p> <p>Estriadas</p> <p>Múltiples núcleos</p>	<p>Fibras cilíndricas ramificadas</p> <p>Estriadas</p> <p>Núcleo único</p>	<p>Células pequeñas; en ocasiones ramificadas</p> <p>No estriadas</p> <p>Núcleo único</p>
Control	Voluntario	Involuntario	Involuntario
Contracción	Contracción y relajación rápidas	Contracción y relajación moderadas	Contracción y relajación lentas; pueden mantenerla durante períodos prolongados
¿Fatiga?	Sí	No	No

aspecto uniforme sin estrías transversales. Como se comentará más adelante en este capítulo, la ausencia de estrías está estrechamente relacionada con su función.

El músculo liso es involuntario; no podemos ordenar a la pared del estómago que se relaje para que dé cabida a una gran cantidad de comida. En lugar de eso, el estómago responde automáticamente a la estimulación mecánica del bolo alimenticio, que sólo es uno de los muchos estímulos que gobiernan la función del músculo liso. Habitualmente, el músculo liso se contrae lentamente y puede mantener la contracción durante un largo período. Generalmente, las fibras del músculo liso no se fatigan.

### Apuntes sobre el caso

**7-2** ¿Qué tipo de músculo se ve afectado por la enfermedad de Hammid?

## Todo el tejido muscular es extensible

Una importante característica común a los tres tipos de tejido muscular es su *extensibilidad*, es decir, su capacidad de estirarse sin romperse. Considere lo que ocurre cuando abre la boca al máximo para morder una manzana. El músculo que suele unir las mandíbulas debe relajarse y alargarse para permitir que pueda hacerlo. Si este músculo no fuese extensible, sólo esta simple acción podría producir la rotura del músculo. Los órganos internos extensibles del organismo (el corazón, la vejiga, el intestino, el útero y así sucesivamente) están constituidos por músculo cardíaco o liso, que también tienen esta propiedad. Por el contrario, si el cirujano estirase de forma involuntaria el tejido del cerebro, el hígado, el bazo o el riñón, éste se rompería.



**7-1** ¿Cómo se denomina una célula muscular esquelética madura?

**7-2** Señala los dos tipos de músculo estriado.

**7-3** Señala dos tipos de músculo involuntario.

**7-4** ¿Qué tipo de tejido muscular presenta fatiga?

## Estructura del tejido muscular esquelético

Dado que las células musculares son únicas en su capacidad de contraerse y alargarse sin romperse, no es sorprendente que tengan una vía inusual de desarrollo y características estructurales únicas. Una vez más, la estructura del músculo cardíaco se comenta en el ➡ capítulo 11, y la del músculo liso, más adelante en este capítulo.

## Los mioblastos se fusionan para formar fibras musculares

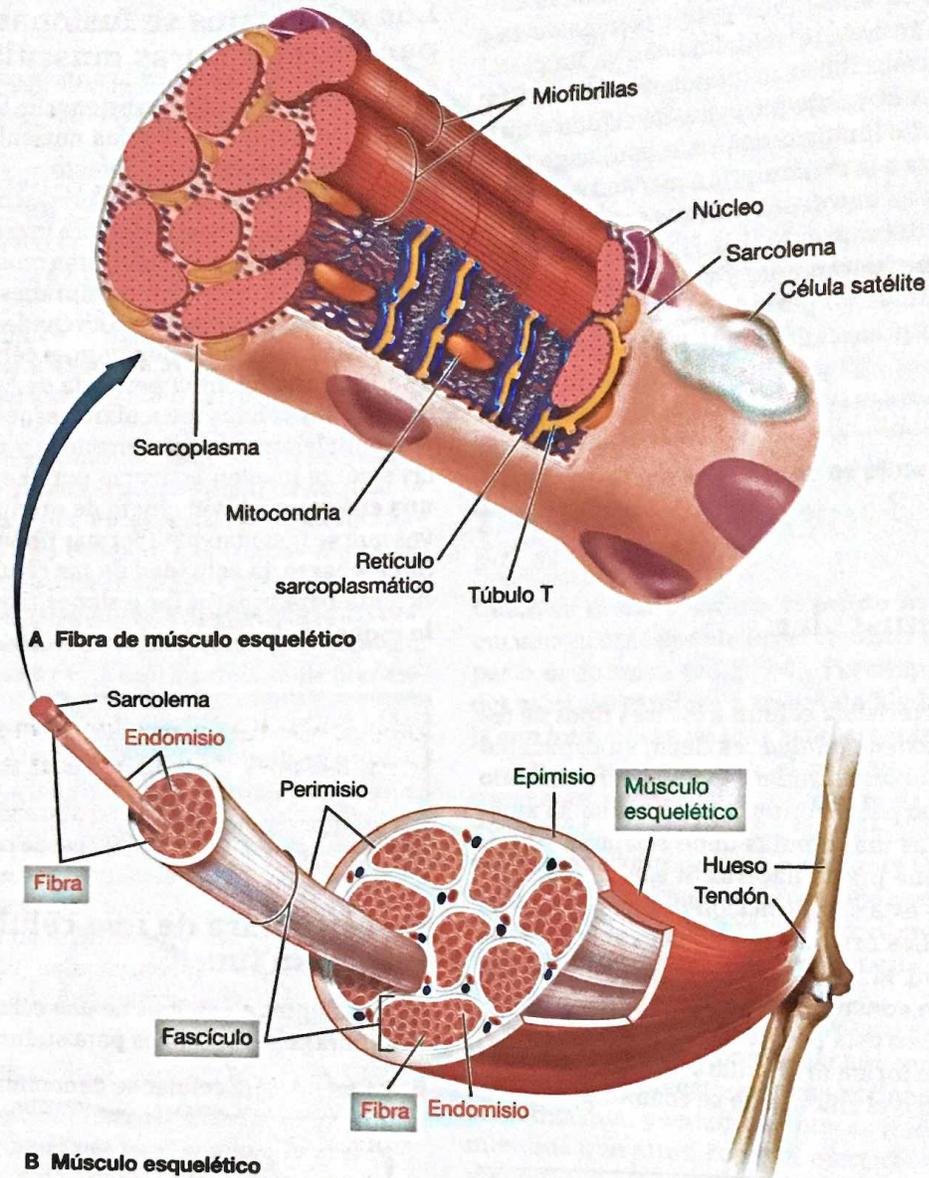
Durante el desarrollo embrionario, los citoblastos (células madre) producen células musculares inmaduras denominadas **mioblastos** (*blasto* = «precursor»). Varios mioblastos se fusionan para producir una fibra muscular esquelética, por lo que cada fibra muscular contiene múltiples núcleos. Algunos citoblastos musculares persisten en la edad adulta, entre las membranas de las células musculares y el tejido conectivo circundante. Estos citoblastos del músculo adulto se denominan **células satélite**, debido a su localización en la periferia de las fibras musculares. Aunque las células musculares esqueléticas maduras están completamente diferenciadas y no se pueden dividir, las satélite pueden activarse por el ejercicio, una lesión o una enfermedad, con objeto de producir fibroblastos nuevos que se fusionan para formar fibras musculares nuevas. Sin embargo, la actividad de las células satélite no es suficiente para reparar las lesiones importantes del músculo esquelético.

**¡Recuerde!** Los citoblastos del músculo adulto se denominan células satélite; producen mioblastos, que se fusionan para formar fibras musculares esqueléticas.

## La estructura de una célula muscular refleja su función

Los siguientes elementos de una célula muscular esquelética (fibra) son esenciales para su función (fig. 7-2 A):

- La membrana celular se denomina **sarcolema**. Al igual que la membrana de cualquier célula del organismo, abarca el contenido de la célula y lo protege del ambiente extracelular. Como veremos más adelante, esta función es especialmente importante en la contracción muscular.
- En las células musculares, el sarcolema no sólo rodea el citoplasma, sino que también forma túneles hacia el interior de la fibra muscular, formando una red de **túbulos T**. Los potenciales de acción viajan por esos **túbulos T**, lo que les permite alcanzar todas las partes de la fibra de forma casi simultánea para desencadenar una contracción muscular coordinada.
- Los múltiples núcleos en forma de cigarrillo se encuentran en la periferia de la célula, justo por debajo del sarcolema. Esta localización los mantiene fuera del trayecto de las contracciones de la fibra muscular.
- El citoplasma de la célula muscular, el **sarcoplasma**, está densamente poblado con las estructuras siguientes, que se describen con detalle más adelante:
  - **Miofibrillas**. Estos orgánulos delgados y filiformes realizan el trabajo de la contracción muscular. Cada miofibrilla consiste en una agrupación de diferentes proteínas que se extiende por toda la longitud de la



**Figura 7-2. Células musculares esqueléticas y músculos.** A) Las fibras musculares están llenas de miofibrillas. B) Muchas fibras musculares están empaquetadas juntas formando un fascículo, y muchos fascículos se unen para formar un músculo. Señale la capa de tejido conectivo que rodea un fascículo.

fibra muscular. Cada fibra muscular contiene cientos de miles de miofibrillas.

- **Retículo sarcoplasmático.** Órgano que consiste en una red entrelazada de túbulos llenos de líquido, similar al retículo endoplasmático liso de otras células del organismo. Almacena los iones de calcio necesarios para la contracción muscular. Los túbulos T están muy cercanos al retículo sarcoplasmático, sólo separados por una pequeña región de líquido intracelular.
- **Mitocondria.** Estos orgánulos generan el ATP que sirve de combustible para la contracción muscular.
- **Mioglobina** (no mostrada en la fig. 7-2). Compuesto que contiene hierro, que almacena oxígeno para generar energía en la contracción muscular.

### Apuntes sobre el caso

**7-3** El análisis bioquímico de sangre de Hammid mostró niveles elevados de creatina cinasa, que suele estar confinada en el interior de la célula muscular. La membrana celular de sus células musculares debe haberse roto, liberando el contenido de la célula hacia la sangre. ¿Cuáles son los términos específicos utilizados para describir la membrana y el citoplasma de la célula muscular?

**7-4** La orina de color rojo de Hammid refleja la presencia de un compuesto que almacena oxígeno en el interior de las células del músculo esquelético. ¿Cuál es este compuesto?

## El tejido conectivo envuelve fibras y fascículos musculares y músculos completos

Las fibras del músculo esquelético son delicadas, y cada una de ellas está envuelta por una vaina de tejido conectivo denominada **endomisio**, que la cubre, la aísla, le da soporte y la protege (fig. 7-2 B). Las células satélite residen entre el endomisio y el sarcolema.

Grupos de unas 100 fibras musculares forman agrupaciones estructurales y funcionales denominadas **fascículos**. Éstos están envueltos con una vaina gruesa y resistente de tejido conectivo denominada **perimisio**.

A su vez, los grupos de fascículos forman músculos, que están envueltos por una capa exterior resistente y consistente de tejido conectivo, el **epimisio**. Cerca de la inserción del músculo en el hueso, el epimisio se une para formar un tejido de colágeno fuerte y excepcionalmente resistente que une el músculo al hueso. Cuando dicho tejido forma un cordón grueso y resistente para la inserción en un único punto, éste se denomina **tendón** (v. fig. 7-2 B); aprendió sobre las inserciones de los tendones en el hueso en el capítulo 6. Cuando el tejido forma una lámina para una inserción lineal más amplia, el epimisio se denomina **aponeurosis**.

### Examen sorpresa

**7-5** Los tendones ¿son ejemplos de tejido epitelial o de tejido conectivo?

**7-6** ¿Cuál es la diferencia entre una fibra muscular, un fascículo muscular y una miofibrilla?

**7-7** ¿Cómo se denominan las extensiones de la membrana que penetran profundamente en el sarcoplasma?

**7-8** ¿Qué diferencia hay entre perimisio y endomisio?

## Contracción del músculo esquelético

Está leyendo este capítulo y es hora de pasar a la página siguiente. Conforme levanta la mano, no dirige de forma consciente sus músculos para que se contraigan y produzcan sus movimientos. Se producen sin más. Pero, ¿cómo?

### Una unidad motora es una motoneurona y las fibras musculares que ésta controla

La contracción del músculo esquelético precisa comunicación. Una **motoneurona somática** transporta una señal que estimula una contracción en el músculo esquelético (una **motoneurona visceral** transporta una señal similar al músculo liso o las glándulas). Los cuerpos celulares de las

motoneuronas están localizados en el cerebro o en la médula espinal y envían largas extensiones citoplasmáticas, denominadas axones, para comunicarse con las fibras musculares. Como se muestra en la figura 7-3, el axón de una motoneurona se ramifica en su extremo para contactar con varias fibras musculares. Estas ramificaciones se denominan **terminaciones axónicas**. Una **unidad motora** consta de una motoneurona somática y las fibras musculares esqueléticas que ésta controla.

Los músculos que precisan movimientos pequeños y extremadamente precisos (como los músculos que controlan los movimientos del ojo) pueden tener sólo tres fibras musculares por unidad motora. Los responsables de movimientos amplios y potentes (p. ej., en el muslo) pueden tener varios miles de fibras musculares por unidad motora.

### Apuntes sobre el caso

**7-5** ¿Qué tipo de neuronas transporta la señal a los músculos de Hammid?

## Las motoneuronas conectan las fibras musculares con la unión neuromuscular

Cerca de su extremo, cada terminación axónica se dilata y forma una prominencia en forma de botón denominada **botón terminal** o **sináptico**, que yace plano sobre la superficie de la fibra muscular. Un único botón sináptico contacta con una fibra muscular esquelética en una sinapsis química denominada **unión neuromuscular** (fig. 7-3 B). Los componentes de la unión neuromuscular son (fig. 7-3 C):

- El **botón sináptico** de la neurona.
- La **placa motora terminal** de la fibra muscular, que es la parte del sarcolema de la fibra enfrentada al botón sináptico.
- La **hendidura sináptica**, un espacio muy estrecho que separa el botón sináptico de la placa motora, por lo que el nervio y la fibra muscular no se tocan realmente.

Recuerde, del capítulo 4, que las sinapsis químicas utilizan neurotransmisores para transmitir la señal entre dos células adyacentes, en este caso la motoneurona y la fibra muscular. En todas las sinapsis, el proceso básico es el mismo: en respuesta a un potencial de acción en la célula presináptica, se libera el neurotransmisor en la hendidura sináptica; a continuación, se une a receptores específicos en la célula postsináptica, alterando su actividad eléctrica. La unión neuromuscular es más específica; un potencial de acción en la célula presináptica **siempre** produce un potencial de acción en la célula postsináptica. Además, todas las uniones neuromusculares esqueléticas utilizan el mismo neurotransmisor (**acetilcolina**) y el mismo receptor para el neurotransmisor, el **receptor colinérgico nicotínico** (fig. 7-4).

Este receptor es un canal iónico regulado por un ligando (cap. 4) que se abre para permitir que los iones sodio ( $\text{Na}^+$ ) entren en la célula cuando se le une la acetilcolina (ACh; el ligando).

Recuerde, del capítulo 4, que las señales pueden ser eléctricas o químicas. Le secuencia de la estimulación de la contracción muscular es la siguiente:

1. Una señal eléctrica en la motoneurona somática.
2. Una señal química (ACh) en la sinapsis.
3. Una señal eléctrica en el sarcolema.
4. Una señal química (calcio) en el sarcoplasma.

Pero, ¿cómo una señal química, el calcio, inicia la generación de fuerza en la fibra muscular? Para responder a esta pregunta, debemos profundizar en la estructura microscópica de la fibra muscular, con especial atención en los miofilamentos.

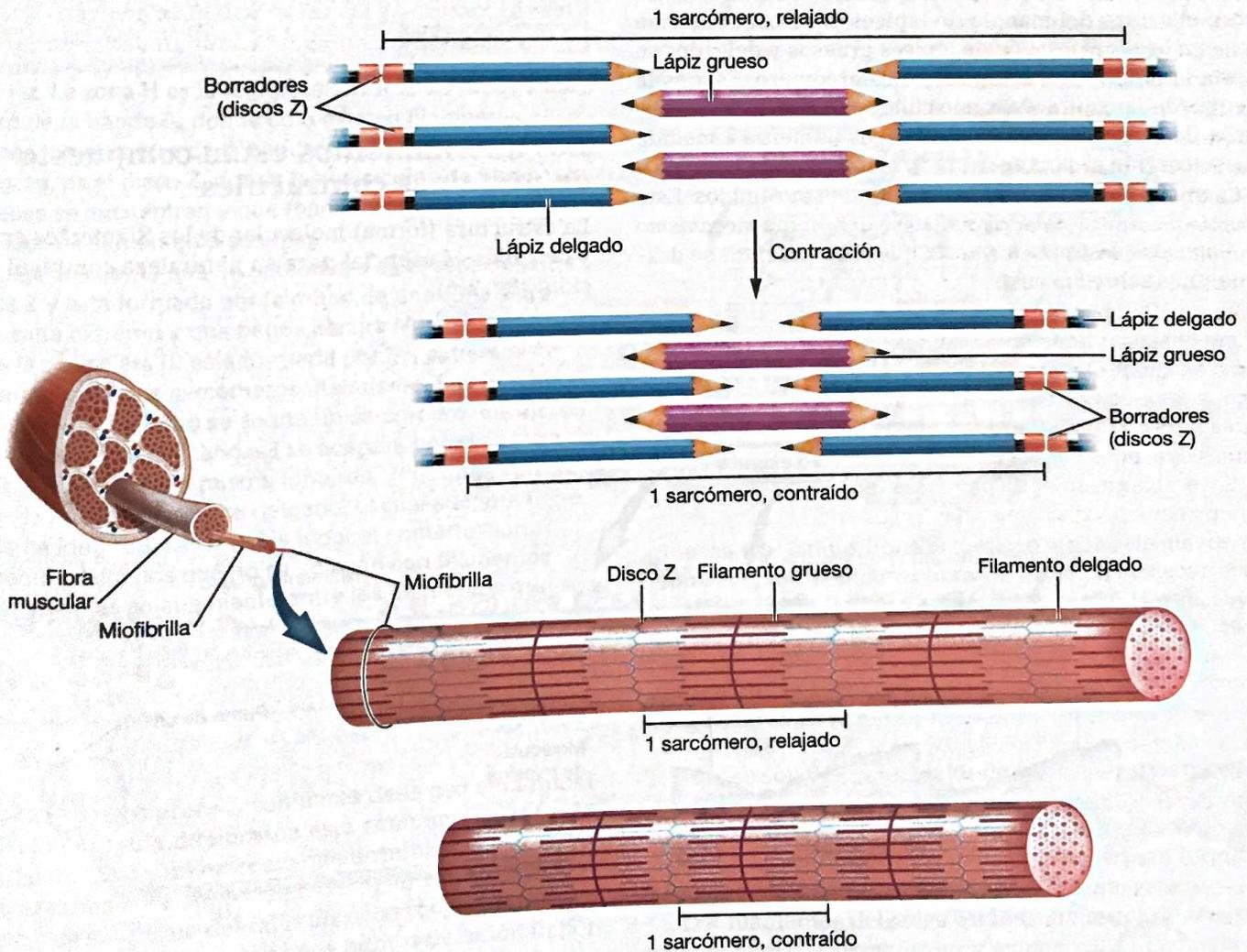
### Apuntes sobre el caso

**7-6** ¿Qué sustancia química liberan las motoneuronas somáticas de Hammid para transmitir las señales de los nervios a las células musculares?

## Los sarcómeros son las unidades funcionales de las miofibrillas

Recuerde que las miofibrillas son los orgánulos del interior de la fibra muscular encargadas de la contracción muscular. Para comprender cómo se contraen, debemos examinar su inusual estructura. Cada miofibrilla es, en esencia, un haz de dos tipos de **miofilamentos** largos: *filamentos gruesos* y *filamentos delgados*. Puede visualizar su disposición precisa, que es esencial para su función, imaginando los miofilamentos como lápices gruesos y delgados. He aquí cómo:

- Imagine que los filamentos gruesos (lápices gruesos) están afilados en los dos extremos y que los filamentos delgados (lápices delgados) están afilados en un extremo, con un borrador en el otro (fig. 7-5 A).
- A continuación, imagine que sostiene un manojo de lápices delgados en cada mano, con los borradores apuntando hacia fuera y las puntas afiladas apuntando el uno hacia el otro.



**Figura 7-5.** Las miofibrillas están formadas por miofilamentos. Pueden utilizarse lápices para construir un modelo de sarcómero. Cuando aumenta el solapamiento entre los lápices, el sarcómero se acorta. Una miofibrilla está formada por muchos sarcómeros alineados extremo a extremo en fila. Cuando se acortan sarcómeros individuales, la fibra muscular en conjunto se acorta (y, por lo tanto, el músculo). ¿Qué estructura tiene la misma longitud que el músculo, el sarcómero o la miofibrilla?

- Ahora imagine que coloca un manojo de lápices gruesos (con punta en los dos extremos) entre los dos manojos de lápices delgados. Tenga en cuenta que los extremos en punta de los lápices gruesos en este manojo medio están frente a los extremos puntiagudos de los lápices delgados en cada lado.
- Por último, imagine que empuja los manojos de lápices delgados sobre el manojo de lápices gruesos de tal forma que las puntas gruesas y delgadas se solapen ligeramente, como dedos entrecruzados.

Y aquí lo tiene: una réplica con lápices de un **sarcómero**, que es la unidad básica del músculo esquelético (fig. 7-5 B). Una fibra muscular contiene miles de sarcómeros de extremo a extremo, cada uno un conjunto de manojos interdigitados de «lápices» gruesos y delgados unidos por los borradores en cada extremo. Los extremos unidos de los borradores de los lápices son análogos a los **discos Z** de una miofibrilla, que se encuentran a cada lado del sarcómero.

Para imaginar la contracción muscular, piense que desliza los dos conjuntos de lápices delgados uno hacia el otro sobre el centro del manojo de lápices gruesos. Conforme *aumenta* la *superposición* de lápices gruesos y delgados se acorta la longitud del conjunto del sarcómero. Ésta es la esencia de la contracción muscular: el grado de *superposición* de los haces gruesos y delgados aumenta a medida que se contrae el sarcómero, pero la longitud de cada miofilamento grueso y delgado se mantiene sin cambios. Este modelo de contracción muscular se denomina *mecanismo de filamentos deslizantes*, puesto que los filamentos se deslizan unos sobre los otros.

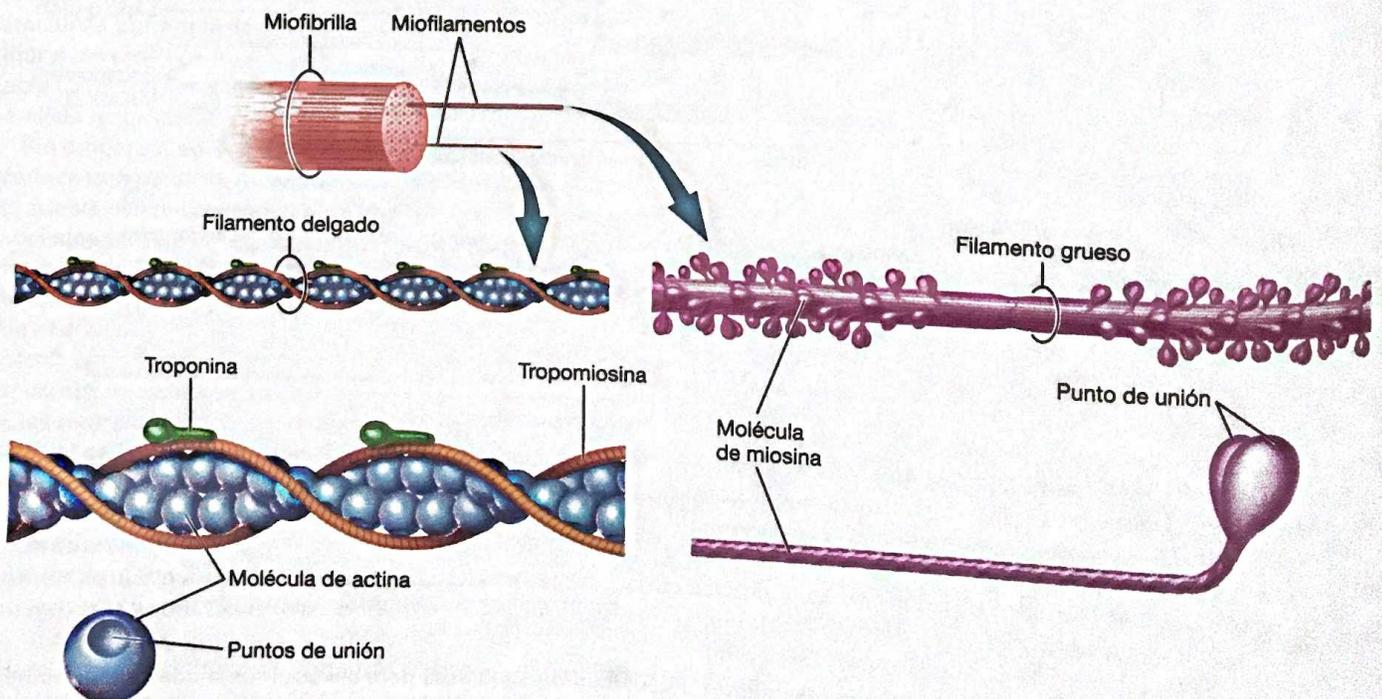
Un solo sarcómero es muy pequeño, mide solamente unas pocas micras de longitud, pero los sarcómeros se alinean extremo a extremo para producir una miofibrilla que se extiende por toda la longitud de la fibra muscular (fig. 7-5 B). Conforme cada sarcómero se acorta, lo hace la miofibrilla completa, la fibra muscular y, de este modo, el músculo. ¡Voilà! Contracción muscular. Más adelante veremos cómo se produce al mismo tiempo la contracción de cada sarcómero, miofibrilla y fibra muscular de una unidad motora, propiedad que garantiza una contracción uniforme.

El aspecto estriado del músculo esquelético examinado bajo el microscopio óptico se muestra como una serie ordenada de bandas claras y oscuras producidas por el solapamiento de los filamentos gruesos y delgados y las uniones extremo a extremo de los sarcómeros. Estos detalles se presentan en el cuadro Forma básica, función básica, titulado «Cómo consiguió el músculo sus bandas».

**¡Recuerde!** Durante la contracción muscular, los sarcómeros y las miofibrillas se acortan, pero los miofilamentos no cambian de longitud.

## Los miofilamentos están compuestos de proteínas contráctiles

La estructura (forma) molecular de los filamentos gruesos y delgados es esencial para su naturaleza contráctil (función) (fig. 7-6).



**Figura 7-6. Filamentos gruesos y delgados.** Los filamentos gruesos están formados por moléculas de miosina y los delgados de actina, troponina y tropomiosina. ¿Qué proteína cubre el punto de unión de las moléculas de actina?



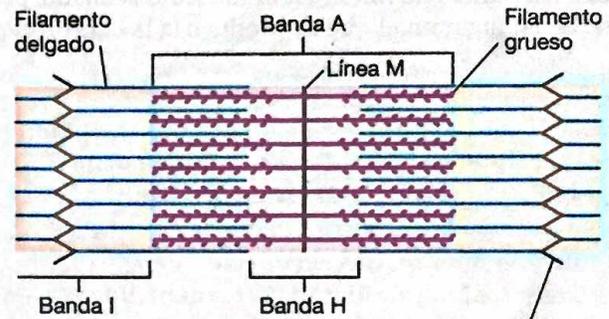
## FORMA BÁSICA, FUNCIÓN BÁSICA

### Cómo consiguió el músculo sus bandas

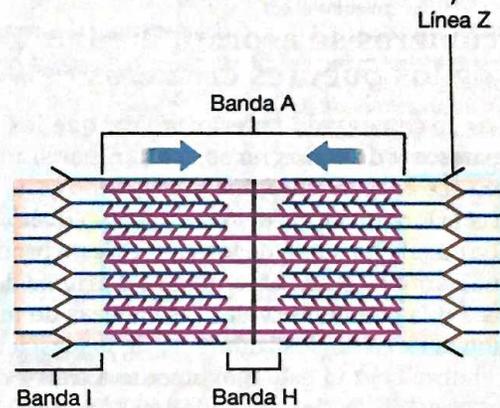
Recuerde que el músculo estriado puede identificarse por sus bandas; el microscopio óptico muestra la alternancia de bandas claras y oscuras (estrias) microscópicas. Las bandas también son útiles por otra razón: pueden ayudarnos a visualizar los diminutos movimientos de los filamentos gruesos y delgados durante la contracción muscular.

Las bandas oscuras, denominadas bandas A, son oscuras porque contienen los filamentos gruesos, más opacos. Las bandas claras, denominadas bandas I, son claras, ya que están compuestas exclusivamente por filamentos delgados. Recuerde, no obstante, que filamentos delgados y gruesos se solapan. Las bandas (A) se oscurecen aún más en cada extremo, donde se solapan con los filamentos delgados; este agrupamiento de filamentos gruesos y delgados bloquea la mayor parte de la luz. La zona H es la región relativamente más pálida dentro de la banda A, donde sólo existen filamentos gruesos. En el centro de la banda clara (I) existe una línea en zigzag; es el disco Z, donde los fascículos de fibras delgadas se encuentran y que marca el lugar donde las unidades de sarcómeros se unen.

Tenga en cuenta que un sarcómero es el espacio entre discos Z y está formado por la mitad de una zona clara (I) en cada extremo y una banda oscura (A) en el centro, y que la zona clara (I) está formada por los extremos enfrentados de dos sarcómeros. Asimismo, hay que tener en cuenta que, cuando se acorta un sarcómero, los discos Z se aproximan y las bandas I se acortan, pero la banda A siempre presenta la misma longitud. ¿Por qué? Porque la banda A es un filamento delgado, el cual siempre tiene la misma longitud. Las bandas I, por el contrario, son filamentos delgados que no se solapan con filamentos gruesos. A más solapamiento entre los filamentos gruesos y delgados, más parte de filamento delgado se desliza en la banda A, donde se oscurece a causa de los filamentos



A Sarcómero en reposo



B Contracción de la fibra y deslizamiento de los filamentos

### Zonas y líneas de las fibras musculares.

gruesos. Por último, ¿qué ocurre con la zona H, que representa los filamentos gruesos sin solapamiento con los delgados? Como ocurre con la banda I, ésta disminuye conforme el sarcómero se acorta.

Los filamentos gruesos son haces de la proteína **miosina**. Cada molécula de miosina está compuesta por un tallo largo (la cola) y un extremo que termina en dos cabezas globulares, algo así como un palo de golf con dos cabezas, una cabeza sobresale del tallo un poco respecto a la otra. Cada cabeza de miosina tiene dos puntos de unión importantes, una para el ATP y otra para los filamentos delgados. Cuando una cabeza de miosina se une a los filamentos delgados se forma un **punte cruzado**. La agrupación de muchas moléculas de miosina, con sus cabezas apuntando en direcciones diferentes, forma un filamento grueso. Las mo-

léculas se solapan como palos de golf para formar una cadena, con las cabezas protruyendo en casi toda la longitud de la estructura; en un extremo, las colas de las moléculas de miosina se unen extremo con extremo para formar el segmento central, sin cabezas, del filamento grueso.

Los filamentos delgados están compuestos de tres proteínas: **actina**, **tropomiosina** y **troponina**. El componente principal es la **actina**, una proteína globular pequeña. Cada filamento delgado contiene dos cadenas largas de moléculas de actina que se enrollan entre sí, como un collar formado por dos cadenas de perlas entrelazadas. Cada mo-

lécua de actina (es decir, cada «perla») posee una zona de unión para cada cabeza de miosina que sobresale del filamento grueso. En reposo, sin embargo, esta zona de unión está cubierta por la **tropomiosina**, que evita la unión de la miosina hasta que el nervio que inerva el músculo envía la señal para la contracción. La **troponina**, el tercer componente, controla las moléculas de tropomiosina: las mantiene sobre los puntos de unión en el músculo relajado, pero las aparta del lugar en el que se produciría la contracción.

**¡Recuerde!** Los niveles de organización del músculo esquelético, desde más grandes a más pequeños, son: fascículo muscular (conjunto de fibras musculares) → fibra muscular (célula muscular) → miofibrilla (agrupación de miofilamentos) → miofilamento (cadena de proteínas contráctiles) → proteína contráctil.

### Los sarcómeros se acortan mediante el ciclo de los puentes cruzados

Recuerde, de lo comentado anteriormente, que los miofilamentos gruesos y delgados no se acortan por sí mismos; sencillamente se deslizan los unos sobre los otros de forma que se acorta la longitud total del sarcómero (y, desde luego, la miofibrilla). En la analogía de los lápices, este proceso se consigue mediante el deslizamiento de los grupos de lápices gruesos. En la célula muscular, las cabezas de miosina llevan a cabo la tarea de deslizamiento de los fascículos el uno hacia el otro. Logran este movimiento a través de una serie de tres momentos, denominados en conjunto *ciclo de los puentes cruzados*:

- Formación de los puentes cruzados.
- Golpe de fuerza.
- Separación de los puentes cruzados.

El *golpe de fuerza* es la fase del ciclo en la que el filamento delgado se mueve realmente. De los muchos movimientos moleculares del organismo, éste es uno de los más extraños y efectivos. Así, antes de considerar el ciclo de los puentes cruzados en su conjunto echaremos un vistazo a cómo se produce el golpe de fuerza.

Los actores principales del golpe de fuerza son las cabezas de miosina. Cada una de ellas actúa como una pinza que agarra una «perla» de actina de un filamento delgado, se ancla a él y se desplaza bruscamente hacia atrás, estirando el filamento delgado a lo largo de la cola de miosina una corta distancia. Tras esta corta tracción, las cabezas de miosina se liberan, se enderezan y vuelven a adherirse a una nueva «perla» de actina del filamento delgado, listas de nuevo para impulsarse bruscamente hacia atrás. Los filamentos gruesos y delgados van enlazándose de esta manera, como si alguien (el filamento grueso) subiera por una cuerda (el filamento delgado) brazo sobre brazo.

Revisemos ahora la secuencia completa de acontecimientos que producen la contracción muscular (fig. 7-7).

En una fibra muscular en reposo, los puntos de unión de la miosina sobre las moléculas de actina están cubiertos por la tropomiosina. En respuesta a un potencial de acción en el sarcolema y los túbulos T, el retículo sarcoplasmático libera  $Ca^{2+}$ . Éste se une a la troponina y la activa. La troponina aparta a la tropomiosina, exponiendo el punto de unión de la miosina a cada molécula de actina (pasos 1 a 3 de la fig. 7-7). Una vez expuestos estos puntos de unión, se inicia el ciclo de los puentes cruzados (pasos 4 a 7).

La formación de los puentes cruzados se produce cuando las cabezas de miosina «energizadas» se unen a la actina (paso 4). ¿Por qué calificamos a las cabezas de miosina como energizadas? Recuerde del capítulo 2 que la energía se libera cuando el ATP se descompone en difosfato de adenosina (ADP) y fosfato. En una fibra muscular en reposo el ATP ya se ha descompuesto, y los productos ADP y fosfato se unen a las cabezas de miosina. La energía liberada por la descomposición del ATP se almacena en la posición «erguida» de las cabezas de miosina; es decir, la cabeza de miosina es energizada (paso 4).

Esta energía almacenada se utiliza en el paso 5, el golpe de fuerza, para pivotar las cabezas de miosina y mover el filamento delgado. Las moléculas de ADP y de fosfato se liberan inmediatamente tras el golpe de fuerza, pero los puentes cruzados permanecen en su sitio.

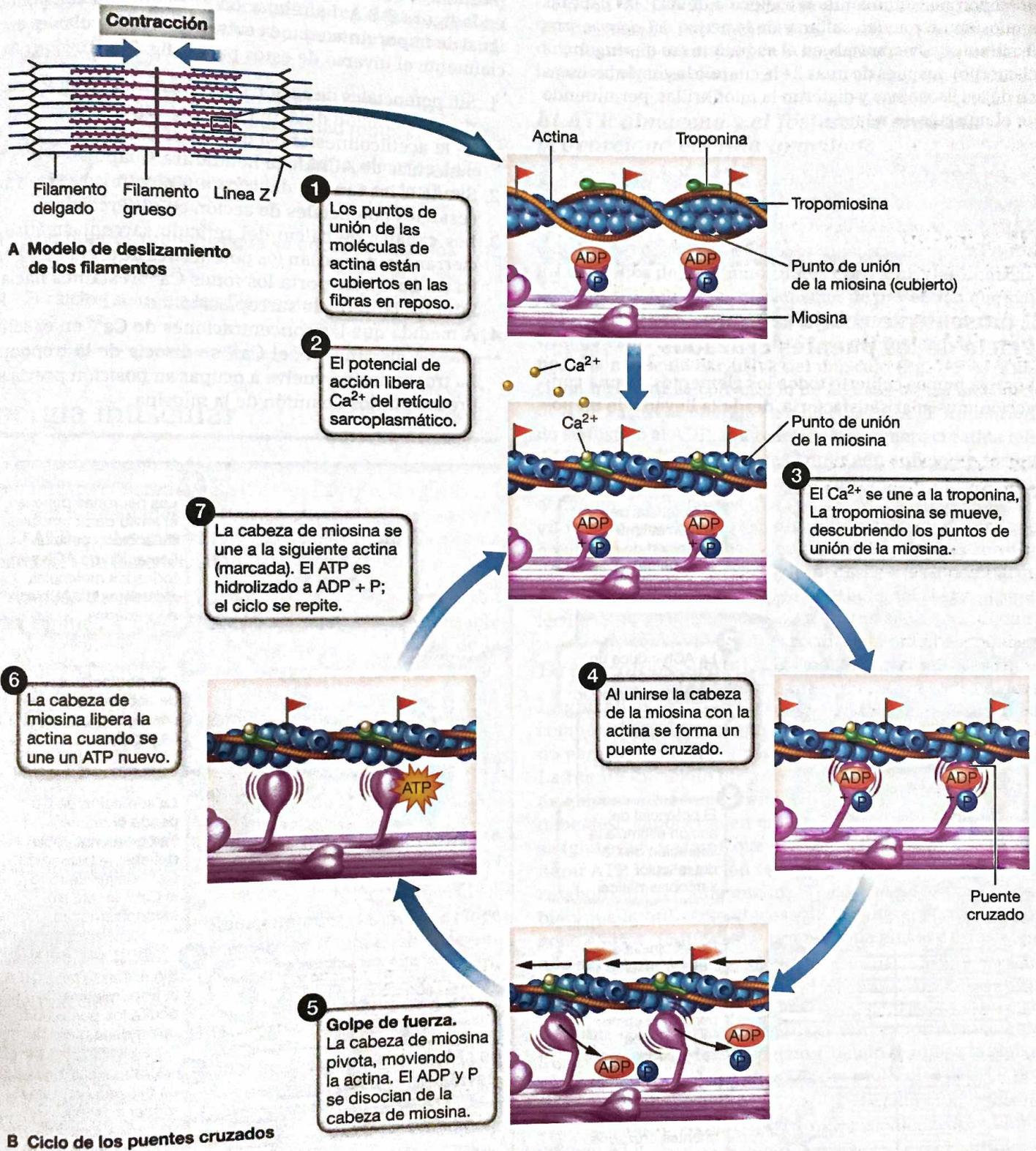
El paso final del ciclo de los puentes cruzados, la separación, puede producirse sólo con la ayuda de ATP adicional. Sólo cuando una nueva molécula de ATP se une a la cabeza de miosina (paso 6) ésta se libera de la actina y queda lista para comenzar otro ciclo de los puentes cruzados (paso 7).

El ciclo de los puentes cruzados se producen en ondas, de forma parecida a la marcha de un ciempiés, cuyo movimiento de deslizamiento es uniforme, no a sacudidas, como ocurriría si cada cabeza de miosina empujase simultáneamente como un equipo de remo. Estas ondas suaves de incrementos moleculares, repetidas con rapidez miles de veces, producen el acortamiento de las fibras musculares. Asimismo, en algún momento en la contracción, algunas de las cabezas de miosina están unidas a la actina, de modo que los filamentos delgados no pueden deslizarse de nuevo a sus posiciones originales.

### Apuntes sobre el caso

**7-7 Se dijo a los padres de Hammid que los músculos de su hijo no podrían conseguir suficiente energía (es decir, ATP) para esfuerzos prolongados. ¿Dónde se une el ATP en el miofilamento?**

Los acontecimientos que se dan en ciclo de los puentes cruzados pueden recordarse mejor si se comprende que la **rigidez cadavérica (rigor mortis)**, la rigidez muscular que comienza unas horas después de la muerte, se debe a la falta de ATP. En la muerte, el organismo ya no puede generar ATP. Por lo tanto, el ciclo de los puentes cruzados sólo puede avanzar hasta el paso 5, donde las cabezas de miosina se unen fuertemente a los puntos de unión de la actina.



**Figura 7-7. Contracción muscular.** A) Los filamentos gruesos tiran de los filamentos finos el uno hacia el otro durante la contracción muscular. B) Etapas de la contracción muscular. Obsérvese que la molécula de actina marcada se ha movido (desde la etapa 4 a la 6) en relación con la cabeza del filamento grueso. *El ATP ¿se une a la actina o a la miosina?* ADP, difosfato de adenosina; ATP, trifosfato de adenosina; P, fosfato.

Y aquí las cosas se detienen: no puede producirse la relajación porque, sin una nueva molécula de ATP, las cabezas de miosina no puedan soltarse de la actina. El *rigor mortis* pierde su «agarre mortal» en el esqueleto (se desengancha del cuerpo) después de unas 24 h, cuando las enzimas escapan de los lisosomas y digieren la miofibrillas, permitiendo que el músculo se relaje.

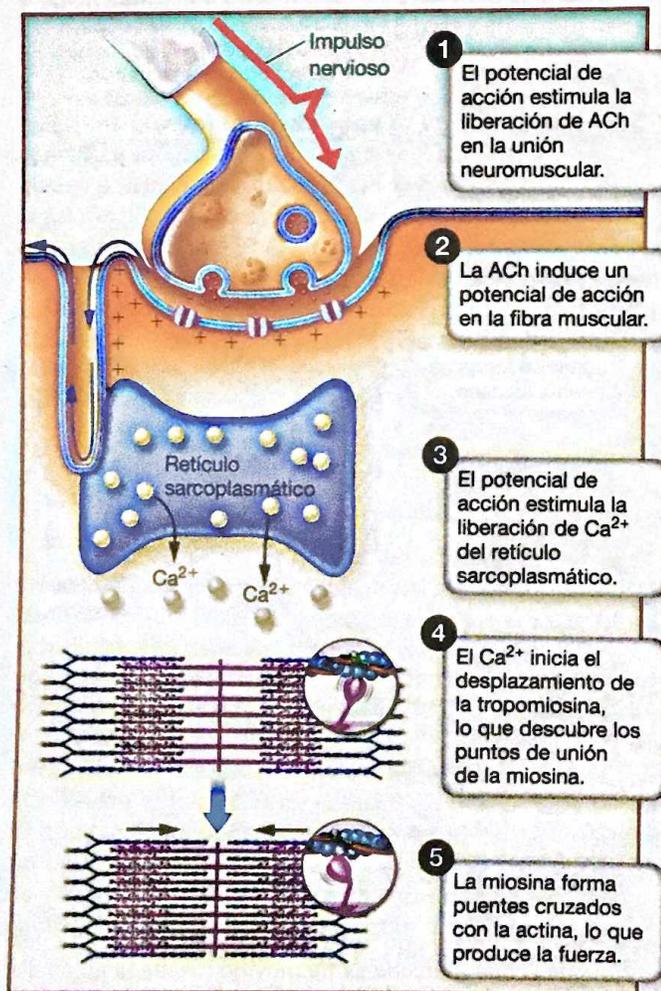
**¡Recuerde!** La unión del ATP produce la liberación de los puentes cruzados. Para el golpe de fuerza es necesaria la energía de la descomposición del ATP.

### El músculo se relaja cuando finaliza el ciclo de los puentes cruzados

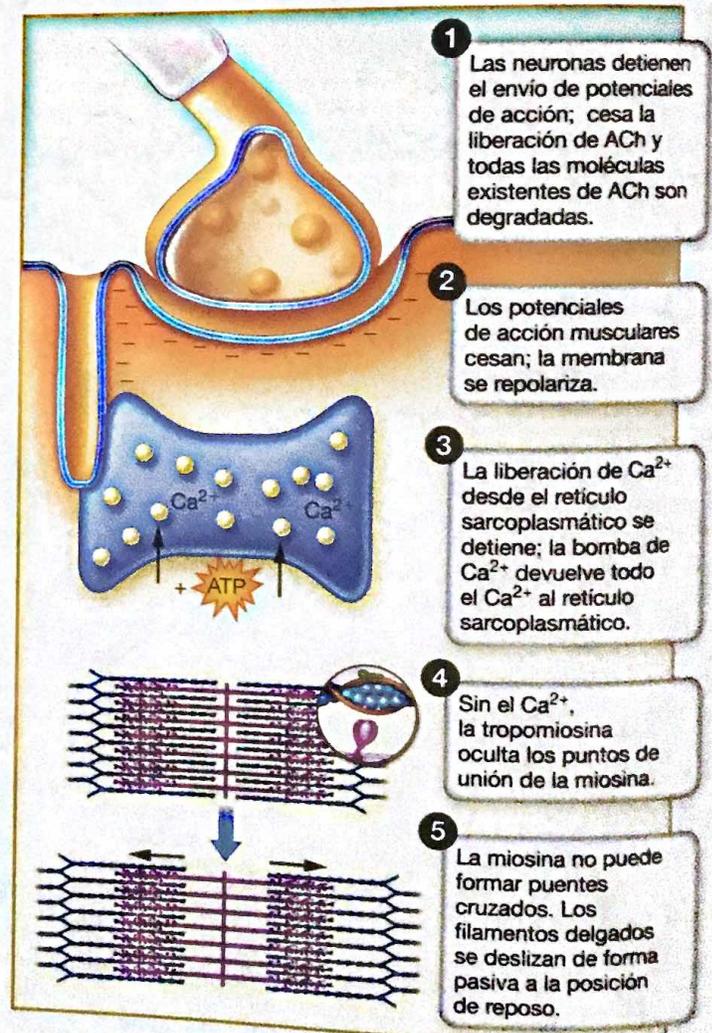
Ahora ya hemos cubierto todos los elementos de una contracción muscular satisfactoria, desde la llegada de un po-

tencial de acción en la unión neuromuscular al ciclo de los puentes cruzados. Puede revisar estos acontecimientos en la figura 7-8 A. La relajación muscular, un componente igual de importante en toda contracción muscular, es esencialmente el inverso de estos pasos (fig. 7-8 B):

1. Sin potenciales de acción continuados en la motoneurona, la liberación de ACh cesa. Los esfuerzos constantes de la acetilcolinesterasa degradan finalmente todas las moléculas de ACh de la hendidura sináptica.
2. Sin ACh, los canales del receptor nicotínico se cierran y cesan los potenciales de acción en el sarcolema.
3. Los canales de calcio del retículo sarcoplasmático se cierran cuando cesan los potenciales de acción. La bomba de  $\text{Ca}^{2+}$  transporta los iones  $\text{Ca}^{2+}$  restantes hacia el interior del retículo sarcoplasmático.
4. A medida que las concentraciones de  $\text{Ca}^{2+}$  en el sarcoplasma disminuyen, el  $\text{Ca}^{2+}$  se disocia de la troponina. La tropomiosina vuelve a ocupar su posición previa sobre los puntos de unión de la miosina.



A Contracción muscular



B Relajación muscular

**Figura 7-8. Contracción y relajación muscular.** A) Los músculos se contraen por acortamiento del sarcómero cuando el calcio está presente en el sarcoplasma. B) Los músculos se relajan cuando el calcio es bombeado fuera del sarcoplasma. ¿Qué orgánulos almacenan calcio en las células musculares? ACh, acetilcolina.

5. La miosina no puede unirse ya a la actina, los filamentos gruesos «pierden su agarre» sobre los filamentos delgados. Recuerde que el tejido muscular es elástico, de forma que el sarcómero vuelve rápidamente a su longitud en reposo.

---

**Examen sorpresa**

**7-9** ¿Qué es una unidad motora?

**7-10** ¿Cómo crea la señal eléctrica en la neurona una señal eléctrica en la fibra muscular?

**7-11** Nombre tres proteínas que se encuentran en los filamentos delgados.

**7-12** El calcio ¿se une a los filamentos gruesos o a los delgados?

---