Músculo liso

A pesar de su importancia funcional, al músculo liso le cuesta lograr el respeto que se merece. En el gimnasio o en el campo de atletismo, los músculos cardíaco y esqueléticos copan toda la atención, cuando los deportistas sudorosos admiran sus músculos y cuentan su ritmo cardíaco. Mientras, el músculo liso continúa trabajando, lento y seguro, sin descanso y en silencio, realizando varios trabajos, como ayudar a pasar los alimentos a través del intestino y así proporcionar energía para el espectáculo, regular el flujo sanguíneo ajustando el diámetro de los vasos sanguíneos, y tensar los músculos de los esfínteres para retener la orina y las heces, y expulsarlos en otro momento.

En las paredes de todos los vasos sanguíneos, excepto los más pequeños, y en las paredes de los órganos huecos, existen capas de músculo liso: intestino, vías aéreas bronquiales, tractos urinario y reproductor, y otros.

En relación con el músculo esquelético, el músculo liso tarda unas 25 veces más tiempo para contraerse y consu-

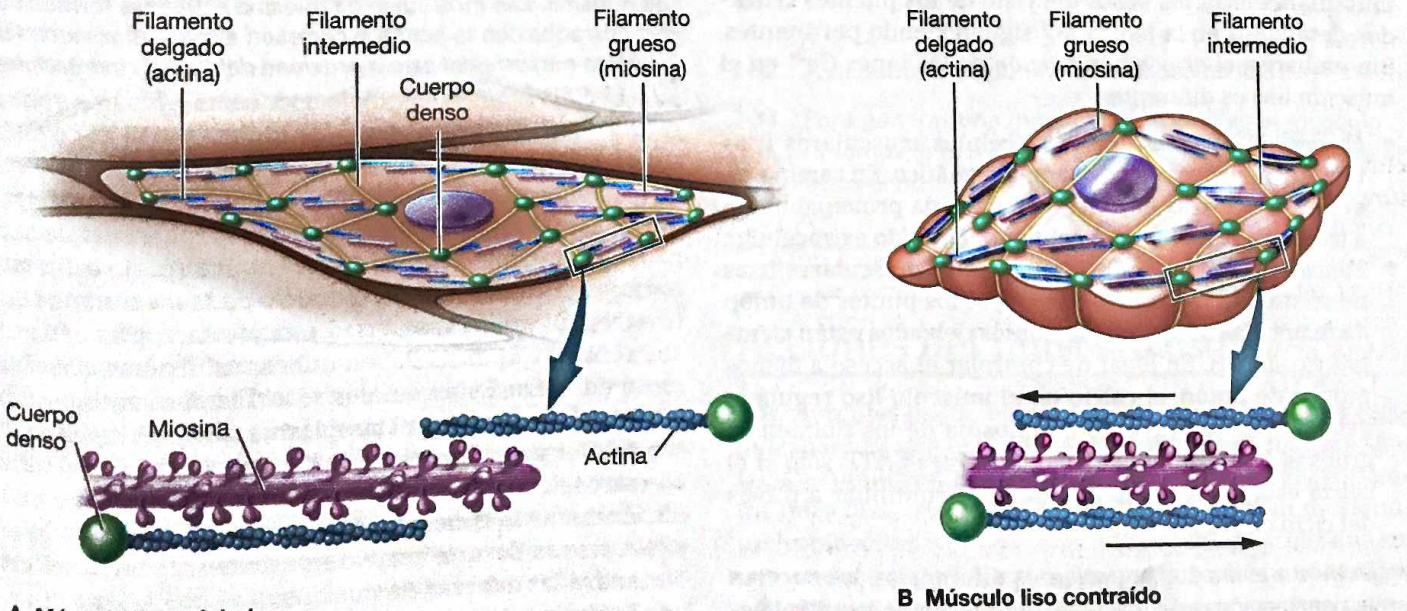
me sólo el 1 % de la energía. Puesto que las contracciones del músculo liso son relativamente lentas y no generan la fuerza explosiva característica del músculo esquelético, el metabolismo aerobio, con nutrientes de la sangre, puede satisfacer con facilidad y sin problemas las bajas necesidades de energía del músculo liso, sin necesidad de metabolismo anaerobio o de glucógeno almacenado. Los puentes cruzados actina-miosina pueden unirse de forma semipermanente en un **estado contráctil**, diferente a la rigidez cadavérica *(rigor mortis)* que se produce después de la muerte, en la que el ciclo de los puentes cruzados cesa mientras que la actina y la miosina permanecen unidas. Este estado permite al músculo liso mantener la tensión muscular sin ningún gasto de energía, un estado que se llama *tono del músculo liso*. Esta contracción de bajo nivel es necesaria para el correcto funcionamiento de los vasos sanguíneos y otras estructuras huecas que deben mantener su tamaño o forma frente a una presión constante.

La estructura de las células y el tejido del músculo liso es fundamentalmente diferente de la del músculo esquelético y cardíaco (fig. 7-14, tabla 7-1). No es sorprendente que estas diferencias estructurales justifiquen las diferentes características de la contracción del músculo liso: contracción lenta y mantenida, ausencia de fatiga, elastancia y capacidad de propagar ondas de contracción automática.

El músculo liso es estructuralmente diferente al músculo esquelético

Recordemos que en el músculo esquelético las células musculares se denominan *fibras*, ya que son muy largas y delgadas. Por el contrario, las células del músculo liso son cortas y gruesas. Tienen extremos puntiagudos y un ensanchamiento en el centro para dar cabida a un solo núcleo, que se encuentra justo en el centro de la célula, no a un lado, como en las fibras del músculo cardíaco y esquelético. Son pequeñas por dos razones: sus contracciones son relativamente débiles, requieren menos miofibrillas y se basan principalmente en el metabolismo aerobio, lo que significa no necesitan grandes depósitos de glucógeno.

Las células musculares lisas forman una estructura entrelazada tridimensional de **filamentos intermedios** no contráctiles ⬅ (cap. 3) que están interconectados como si se tratara del juego de barras de mono del patio de un colegio (los filamentos intermedios también fortalecen las fibras musculares esqueléticas, pero se organizan de manera diferente). Los filamentos están interconectados por *cuerpos densos*, pequeñas y densas proteínas esparcidas por el sarcolema (membrana de las células musculares). Los cuerpos densos son el equivalente funcional de los discos Z en el músculo esquelético, es decir, son puntos de anclaje para los filamentos. La contracción del músculo liso, al igual que la de los músculos esqueléticos, es posible gracias a los miofilamentos, los filamentos gruesos de miosina y filamentos delgados de actina. Estos miofilamentos no están dispuestos en hileras perfectamente ordenadas, por lo que, a diferencia del músculo esquelético, no se crea el patrón de estrías (bandas) oscuras y claras. Debido a la disposición de los miofilamentos y su asociación con los cuerpos densos, las células del músculo liso se vuelven más voluminosas conforme se acortan (fig. 7-14 B). A pesar de que las células del músculo liso son mucho más cortas que las del músculo esquelético, los miofilamentos en el interior de las células del músculo liso son más largos. Además, los filamentos gruesos (miosina) en el músculo liso tienen cabezas que sobresalen en toda su longitud, por lo que no hay zonas sin cabeza, como el «mango del palo de golf» en la miosina esquelética. Como resultado, la relación longitud-tensión



A Músculo liso relajado

B Músculo liso contraído

Figura 7-14. Músculo liso. A) Una célula muscular lisa relajada. Las moléculas de miosina se interponen entre las moléculas de actina. **B)** Una célula contraída. Las cabezas de miosina tiran de los filamentos delgados, lo que aumenta el solapamiento entre los dos tipos de filamentos y acorta la célula. *¿Cómo se anclan las moléculas de actina, por las líneas Z o por los cuerpos densos?*

que se ilustra en la figura 7-12 no se aplica al músculo liso. Incluso cuando las células del músculo liso se estiran mucho, al menos algunas de las cabezas de miosina aún pueden entrar en contacto con la actina, por lo que los filamentos pueden continuar agarrando con fuerza contráctil con independencia de la longitud de la célula.

La disposición de las células del músculo liso en los tejidos también contribuye a la elasticidad del músculo. La mayoría de las células musculares lisas se superponen unas sobre otras para formar capas de células similares a las múltiples capas de tejas de un tejado. Esta disposición permite que el músculo liso se estire en muchas direcciones sin romperse conforme las células se deslizan unas sobre otras para dar cabida al estiramiento.

¡Recuerde! **Los filamentos intermedios forman el andamiaje de las células musculares lisas, y los miofilamentos contraen la célula.**

En el músculo liso, el calcio actúa sobre la miosina, no sobre la actina

Para entender la contracción del músculo liso y en qué se diferencia de la del músculo esquelético, recordaremos algunos de los detalles de esta última. El ciclo de los puentes cruzados requiere que las cabezas de miosina de los filamentos gruesos se unan a la actina en los filamentos delgados con el fin de producir una contracción, pero el acceso a los puntos de unión de los filamentos delgados está controlado por la troponina. Un aumento de iones Ca^{2+} estimula la troponina para exponer el sitio de unión. La cabeza de la miosina se engancha al sitio de unión de la actina para producir el golpe de fuerza de la contracción. En las células musculares lisas, los pasos del ciclo de los puentes cruzados detallados en la figura 7-7 siguen siendo pertinentes. Sin embargo, el *origen* y la *función* de los iones Ca^{2+} en el músculo liso es diferente:

- *Origen de los iones Ca^{2+}.* Las células musculares lisas tienen muy poco retículo sarcoplasmático. En cambio, en el músculo liso, la entrada de Ca^{2+} se da principalmente a través de la membrana celular del líquido extracelular.
- *Función de los iones Ca^{2+}.* Las células musculares lisas no contienen troponina, por lo que los puntos de unión de la miosina sobre los filamentos delgados están siempre expuestos. En lugar de controlar el acceso a dichos puntos de unión, el calcio en el músculo liso regula la actividad de las cabezas de miosina de los filamentos gruesos. Es decir, la miosina hidroliza el ATP sólo si el calcio está presente, lo que permite continuar a través del ciclo de los puentes cruzados.

Debido a estas dos importantes diferencias, los sucesos en la contracción del músculo liso difieren de los del músculo esquelético (fig. 7-15). Existe una variación considerable en el mecanismo de la contracción del músculo liso, pero una secuencia típica es la siguiente:

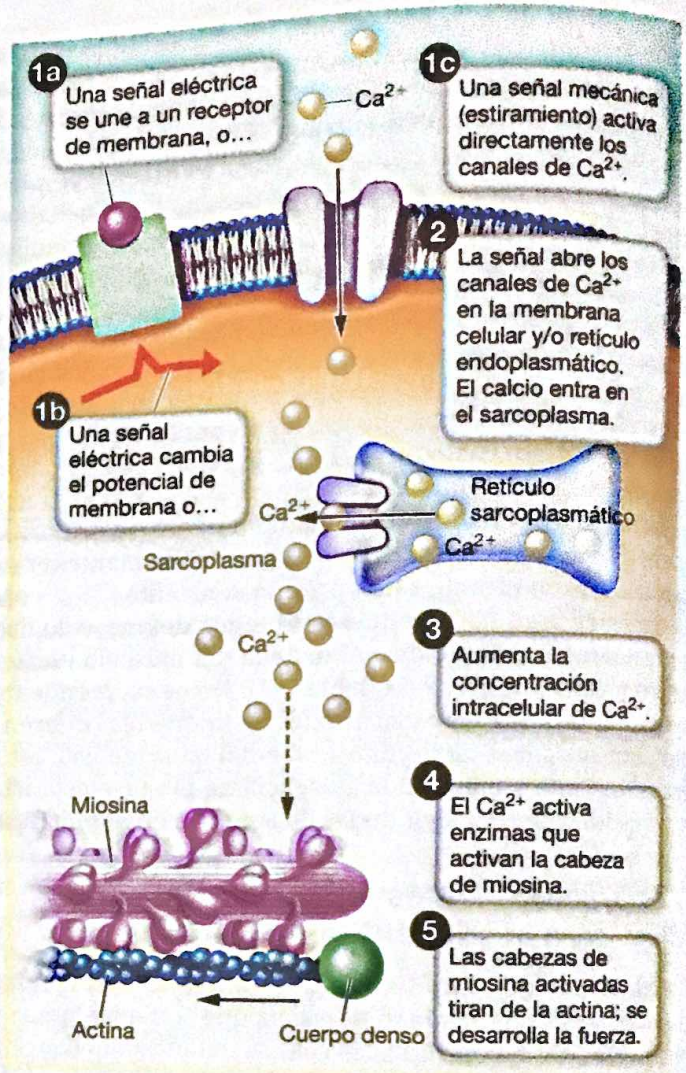


Figura 7-15. Regulación del músculo liso. En respuesta a una señal química, mecánica o eléctrica, el calcio entra en el citoplasma y estimula de forma indirecta la actividad de la cabeza de miosina. Las moléculas de miosina activadas forman puentes cruzados con la actina y contraen el músculo. *Verdadero o falso: la mayoría del calcio proviene del líquido extracelular.*

1. Un suceso, como una señal química (p. ej., neurotransmisores), una señal eléctrica (p. ej., potencial de acción o graduado), o una señal mecánica (p. ej., estiramiento), activa los canales de calcio de la membrana celular y, en algunos casos, en el retículo sarcoplasmático. Las señales químicas deben utilizar un sistema de segundo mensajero. Estas señales se analizan a continuación.
2. El calcio entra en el citoplasma desde el líquido extracelular y, posiblemente, la limitada cantidad del retículo sarcoplasmático.
3. Aumenta la concentración intracelular de Ca^{2+}.
4. A través de una serie de pasos enzimáticos, el calcio activa las cabezas de miosina.
5. Las cabezas de miosina activadas forman puentes cruzados con moléculas de actina y los filamentos se deslizan el uno sobre el otro, lo que causa una contracción muscular.

¡Recuerde! **Las cabezas de miosina están reguladas en el músculo liso; los puntos de unión de las moléculas de actina están regulados en el músculo esquelético.**

Al igual que en el músculo esquelético, la relajación del músculo liso se inicia cuando el calcio es eliminado de forma activa del citoplasma. En el caso del músculo liso, se lleva a cabo principalmente por proteínas transportadoras de membrana. Sin embargo, recuerde que las cabezas de miosina se activan enzimáticamente para iniciar la contracción muscular. Por lo tanto, deben ser desactivadas de forma enzimática para detener el ciclo de los puentes cruzados e inducir la relajación del músculo liso. La enzima *miosina fosfatasa* hace el trabajo.

Apuntes sobre el caso

7-17 Según la información proporcionada aquí, ¿tiene Hammid problemas con la función del músculo liso? ¿Por qué o por qué no?

La contracción del músculo liso es involuntaria

El movimiento del músculo liso es involuntario, es decir, no está sujeto a un control consciente, como el músculo esquelético. Algunos músculos lisos están inervados por el sistema nervioso neurovegetativo, una división importante del sistema nervioso que no está sujeta a control voluntario ➡ (cap. 8).

Sin embargo, no todos los músculos lisos están inervados por nervios del sistema nervioso neurovegetativo. Ciertas hormonas o sustancias químicas locales, tales como prostaglandinas, iones de hidrógeno y gases (dióxido de carbono, oxígeno y óxido nítrico), estimulan la contracción de algunos. Consideremos, por ejemplo, el músculo liso que recubre los vasos sanguíneos ➡ (cap. 11). Las células musculares lisas de las paredes de los vasos sanguíneos se contraen o relajan en respuesta a la producción local de factores paracrinos secretados por las células vecinas que señalan su necesidad de más o menos flujo sanguíneo. La contracción de estas células musculares constriñe los vasos sanguíneos, lo que reduce el torrente circulatorio, mientras que la relajación dilata el vaso, aumentándolo.

El músculo liso también es estimulado por señales mecánicas. Este mecanismo homeostático impide la sobredistensión de los vasos sanguíneos y otros tejidos y evita, por lo tanto, su lesión. Consideremos, por ejemplo, un estómago sobredistendido por una comida muy copiosa. El músculo del estómago comienza a contraerse conforme el estómago se va llenando, con lo que previene la rotura del músculo del órgano (y, dicho sea de paso, provoca el malestar que evita seguir consumiendo más alimentos).

Por último, las células de algunos músculos lisos tienen potenciales de membrana inestables, que generan los potenciales de acción autoestimulados denominados *actividad marcapasos*. En el tracto gastrointestinal, por ejemplo, la actividad marcapasos genera ondas de contracción del músculo liso *(peristaltismo)* que impulsan los alimentos desde un extremo del tubo digestivo al otro ➡ (cap. 14). Como veremos en el ➡ capítulo 11, el músculo cardíaco también posee autoestimulación.

El músculo liso se contrae como una sola unidad

Grupos de células musculares lisas se contraen al unísono porque las células están conectadas entre sí por uniones comunicantes *(gap junctions)* ⬅ (cap. 4), diminutos túneles con líquido que van de una célula a la siguiente y que permiten la rápida propagación de la señal a través de todas las células. Cuando una señal eléctrica o química estimula una célula, el cambio se extiende a través de toda la red de células musculares que se contraen como una sola unidad. Por lo tanto, la fuerza de contracción del músculo liso no pueden variarse cambiando el número de células que se contraen, como en el músculo esquelético, que contiene fibras musculares que están aisladas eléctricamente unas de otras. En cambio, la cantidad de tensión generada por las células musculares lisas individuales varía en función de la cantidad de calcio que puede entrar en la célula desde el líquido extracelular, que a su vez activa un mayor o menor número de cabezas de miosina.

Examen sorpresa

7-31 Verdadero o falso: por lo general, el calcio que causa la contracción del músculo liso proviene del líquido extracelular, pero el calcio que produce la contracción del músculo esquelético por lo general proviene del retículo sarcoplasmático.

7-32 ¿Encontraría troponina en el músculo liso?

7-33 Para generar una mayor contracción en el músculo liso, ¿variamos la fuerza producida por cada fibra muscular o variamos el número de células musculares que se contraen?

Acciones del músculo esquelético

Los músculos esqueléticos mueven los huesos o los estabilizan en ciertas posiciones, y (en el caso de los músculos faciales) mueven la piel y fascia asociada. La mayoría de los músculos cruzan una articulación y actúan moviendo un hueso en relación con otro. El final del músculo, que sirve como un ancla para el movimiento, se denomina *origen*, y el extremo, que mueve una parte del cuerpo, *inserción*.

La contracción de un músculo produce una tracción (¡nunca empuja!) de la inserción hacia el origen. Consideremos, por ejemplo, el músculo masetero, con origen en