

### Apuntes sobre el caso

**7-12** ¿Cuál es el problema de Hammid en términos moleculares?

### El músculo esquelético sufre fatiga

Cuando un músculo se ejercita con fuerza durante mucho tiempo, éste pierde la capacidad de responder a la estimulación nerviosa, una situación conocida como **fatiga muscular**. La contracción de las fibras se debilita cada vez más y finalmente se detiene por completo. Estamos acostumbrados a pensar que la fatiga muscular refleja el agotamiento del ATP o la acumulación de ácido láctico, pero ahora sabemos que ninguna de estas hipótesis puede explicar la mayor parte de los casos de fatiga. Entonces, ¿por qué se produce la fatiga? Las causas son muchas y variadas, lo que refleja la naturaleza del ejercicio y el estado de entrenamiento del individuo.

El límite más importante en la resistencia submáxima al ejercicio es la capacidad de generar ATP. Los músculos no entrenados se fatigan debido a que tienen un problema de suministro por parte de la sangre (no tienen suficientes capilares que perfundan sus fibras oxidativas). Uno de los beneficios del entrenamiento de resistencia es el crecimiento de más vasos sanguíneos para el suministro de las fibras oxidativas. En estas personas entrenadas, las reservas de glucógeno se convierten entonces en el factor limitante.

Se cree que la fatiga en el ejercicio anaeróbico máximo refleja la acumulación de fosfato. Recordemos que la energía es liberada del ATP por la liberación de un fosfato. El ejercicio máximo utiliza una gran cantidad de ATP en un corto tiempo, lo que resulta en la acumulación de muchos fosfatos. El fosfato interfiere con la contracción directamente mediante el bloqueo de la formación de los puentes cruzados, e indirectamente, al reaccionar con el calcio en el retículo sarcoplasmático y reducir su liberación en el sarcoplasma.

Sin embargo, rara vez se ve la fatiga muscular real de los tipos descritos anteriormente, que también se conocen como *fatiga periférica*. Como dicen los grandes atletas, «la mente se agota antes que el músculo». En esencia, para los atletas no entrenados las sensaciones creadas por el ejercicio son desagradables; por lo tanto, disminuyen el esfuerzo con el fin de aliviar esta situación. Asimismo, muchas condiciones (tales como el aumento de la temperatura corporal) provocan que el cerebro envíe menos señales a los músculos. Por lo tanto, la causa más común de la fatiga se origina en el sistema nervioso central y se denomina *fatiga central*.

### Apuntes sobre el caso

**7-13** ¿Por qué cree que los músculos de Hammid se fatigan tan fácilmente?

**7-14** Muchos de los atletas se «cargan de hidratos de carbono» con el fin de aumentar sus reservas de glucógeno y aumentar su resistencia a la fatiga. ¿El consumo de carbohidratos sería útil para Hammid?

### Examen sorpresa

**7-13** Señale las dos fuentes de ATP que alimentan los primeros segundos de una contracción.

**7-14** Algunos de los ATP utilizados por las células musculares se utilizan para transportar activamente un ión específico al interior del retículo sarcoplasmático. ¿Cuál es este ión?

**7-15** Verdadero o falso: cuando la creatina es transformada en fosfato de creatina se genera una sola molécula de ATP.

**7-16** Verdadero o falso: la célula muscular consume la totalidad de su ATP almacenado antes de que comience a generar más.

**7-17** ¿Qué nutrientes pueden generar ATP sin entrar en las mitocondrias, la glucosa o los ácidos grasos?

**7-18** ¿Cuál es el producto final de la glucólisis?

**7-19** Verdadero o falso: el ácido láctico es una fuente de ATP, ya que puede ser utilizado por las fibras musculares para generar piruvato, que puede ser usado para generar ATP.

**7-20** ¿Qué nutriente genera más ATP por molécula, la glucosa o los ácidos grasos?

**7-21** ¿Qué procesos de generación de ATP se consideran anaerobios, es decir, no requieren de oxígeno?

**7-22** Señale cuál de los siguientes requisitos no es necesario para el metabolismo aerobio: oxígeno abundante, grandes depósitos de glucógeno o mitocondrias abundantes.

**7-23** ¿Qué fibras reciben un mayor suministro sanguíneo, el tipo I o el tipo II?

**7-24** Mencione tres causas de fatiga muscular en el ejercicio de resistencia.

## Mecánica de la contracción muscular

La fuerza de la contracción muscular es controlada con sumo cuidado; podemos utilizar los mismos músculos para sujetar un delicado vidrio ornamental que para exprimir el agua de una toalla para lavarnos la cara. La fuerza que ejerce un músculo individual depende de:

- La fuerza ejercida por cada fibra en contracción.
- El número de unidades motoras que se contraen.

### Las fibras individuales proporcionan la fuerza

Recuerde que la contracción muscular se realiza a través de la formación de puentes cruzados entre las cabezas de

miosina de los filamentos gruesos y los puntos de unión de la actina de los filamentos finos.

La fuerza de contracción depende, por lo tanto, del número de puentes cruzados que se formen, que a su vez depende de la cantidad de cabezas de miosina que puedan alcanzar los filamentos delgados y de la disponibilidad de puntos de unión en dichos filamentos.

### La fuerza de contracción depende de la longitud de la fibra muscular

La longitud del sarcómero, y por lo tanto la longitud del músculo, es un factor determinante de la fuerza desarrollada por una fibra muscular individual. En la longitud óptima del sarcómero todas las cabezas de la miosina están en condiciones de contactar con moléculas de actina y formar puentes cruzados, y la contracción generará la tensión máxima posible (fig. 7-12 A, medio). Esta propiedad de los músculos se denomina *relación de longitud-tensión*. En longitudes muy cortas del sarcómero, los filamentos delgados reciben una tracción a una distancia tan corta que se encuentran en el medio y se superponen, lo que

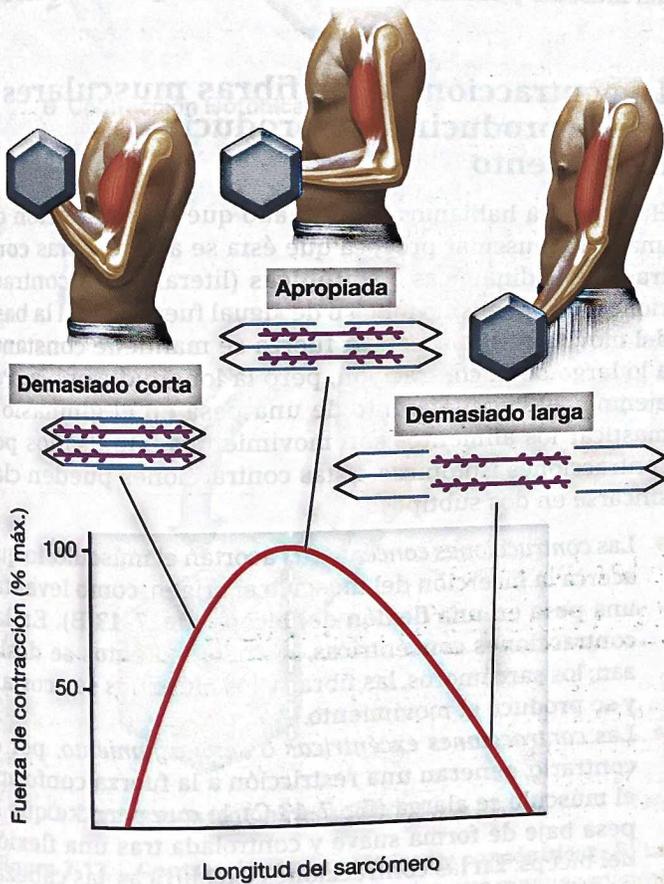
cubre sus puntos de unión e interfiere con la capacidad de formar puentes cruzados con los filamentos gruesos (fig. 7-12 A, lado izquierdo).

En longitudes de sarcómero muy largas se produce todo lo contrario: los filamentos delgados están tan separados que pierden la mayor parte de su contacto con los filamentos gruesos (fig. 7-12 A, lado derecho). Por lo tanto, se contraen mal.

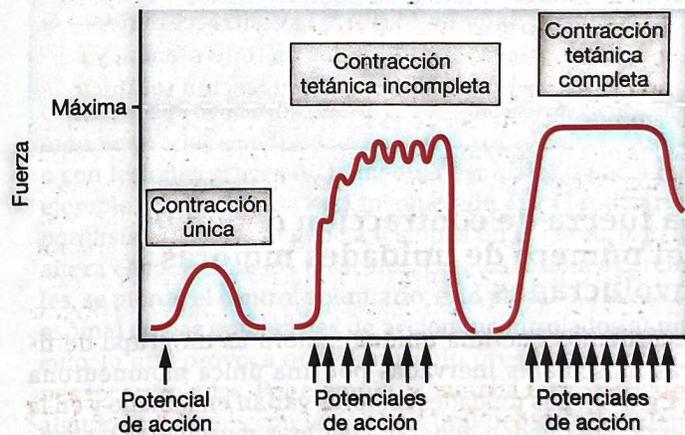
Si tenemos en cuenta que los sarcómeros están alineados extremo a extremo en el músculo, es posible extrapolar esta relación longitud-tensión con el comportamiento de un músculo entero. Trate de realizar una flexión de bíceps. Con un peso en la mano, comience con el brazo recto (codo extendido). En esta posición, el bíceps está relajado y se alarga. Levante el peso, con la palma hacia arriba, flexionando el codo. A medida que lo hace, el músculo se acorta. Tenga en cuenta que la acción es más difícil al principio y al final de la flexión porque los sarcómeros son demasiado largos al inicio y demasiado cortos al final. Por el contrario, la parte media de la flexión es relativamente fácil, porque los sarcómeros se encuentran en su longitud óptima y pueden generar la fuerza máxima.

### Las contracciones fisiológicas son contracciones tetánicas no fusionadas

Un potencial de acción único en una fibra muscular produce como resultado una contracción débil y transitoria denominada *fasciculación* (fig. 7-12 B, lado izquierdo). Si llega un segundo potencial de acción antes de que termine dicha contracción, se produce un estado de contracción algo más intenso, es decir, se *suma* la fuerza de ambas contracciones. Los potenciales de acción siguientes producen como resultado una fuerza progresivamente mayor, hasta que se alcan-



A Relación longitud-tensión del músculo esquelético



B Contracciones únicas y tetánicas

Figura 7-12. Determinantes de la fuerza. A) La fuerza generada por fibras individuales varía de acuerdo con la longitud muscular, lo que determina la longitud del sarcómero. En su longitud óptima, todas las cabezas de miosina son capaces de formar puentes cruzados con las moléculas de actina. B) La fuerza generada por las fibras individuales depende de la frecuencia de estimulación. Las contracciones musculares productivas normales suelen implicar contracciones tetánicas incompletas. ¿Qué tipo de contracción se produce por un potencial de acción único?

za un tercer estado llamado *contracción tetánica incompleta*, en la que la fibra muscular sólo se relaja ligeramente entre las contracciones siguientes (fig. 7-12 B, lado derecho). Sólo en contracciones máximas, como el levantamiento del máximo peso posible con una sola repetición, vemos el cuarto estado de la contracción, la *contracción tetánica completa*, en la que los potenciales de acción llegan con tanta frecuencia que la fibra no se relaja totalmente entre las contracciones (fig. 7-12 B, lado derecho).

Estas respuestas a las diferentes frecuencias del potencial de acción subrayan la importancia del calcio en la generación de fuerza. Recuerde que el calcio permite la formación de puentes cruzados, y la reabsorción de calcio en el retículo sarcoplasmático da como resultado la relajación. Un potencial de acción único no libera suficiente calcio para unirse a todas las moléculas de troponina, por lo que no se pueden formar suficientes puentes cruzados para generar la fuerza máxima. Sin embargo, con la estimulación repetida, la velocidad de liberación de  $\text{Ca}^{2+}$  es mayor que la tasa de recaptación de  $\text{Ca}^{2+}$ , por lo que los niveles de  $\text{Ca}^{2+}$  aumentan de forma progresiva con cada potencial de acción sucesivo. La tasa de la liberación de  $\text{Ca}^{2+}$  es tan alta en la contracción tetánica incompleta que todos los puntos de unión están constantemente ocupados, lo que genera una fuerza máxima continua.

En las contracciones corrientes, cada fibra muscular esquelética recibe potenciales de acción a una frecuencia lo suficientemente elevada como para inducir contracción tetánica incompleta. En otras palabras, la contracción en una fibra muscular individual es un todo o nada: *las fibras musculares individuales se contraen al máximo o no se contraen*. No percibimos relajaciones parciales entre contracciones posteriores, ya que las fibras musculares de diferentes unidades motoras alternan contracción y relajación.

**¡Recuerde!** En una contracción corriente en una longitud dada de la fibra, la contracción de fibras musculares individuales es todo o nada, ya que las fibras se contraen en contracción tetánica incompleta.

## La fuerza de contracción depende del número de unidades motoras involucradas

Recordemos que una unidad motora es un grupo de fibras musculares inervadas por una única motoneurona (v. fig. 7-3). Las unidades motoras varían en tamaño y en la fuerza que pueden generar: las fibras musculares de contracción lenta suelen agruparse en unidades motoras pequeñas, mientras que las unidades motoras que contienen fibras musculares de contracción rápida suelen ser mayores. Las unidades motoras, al igual que las fibras musculares individuales, se contraen al máximo o no se contraen. Por lo tanto, la cantidad de fuerza de contracción generada por un músculo entero depende del número y tipo de

unidades motoras implicadas. El proceso de agregar unidades motoras para producir un aumento gradual de la fuerza se denomina *reclutamiento*.

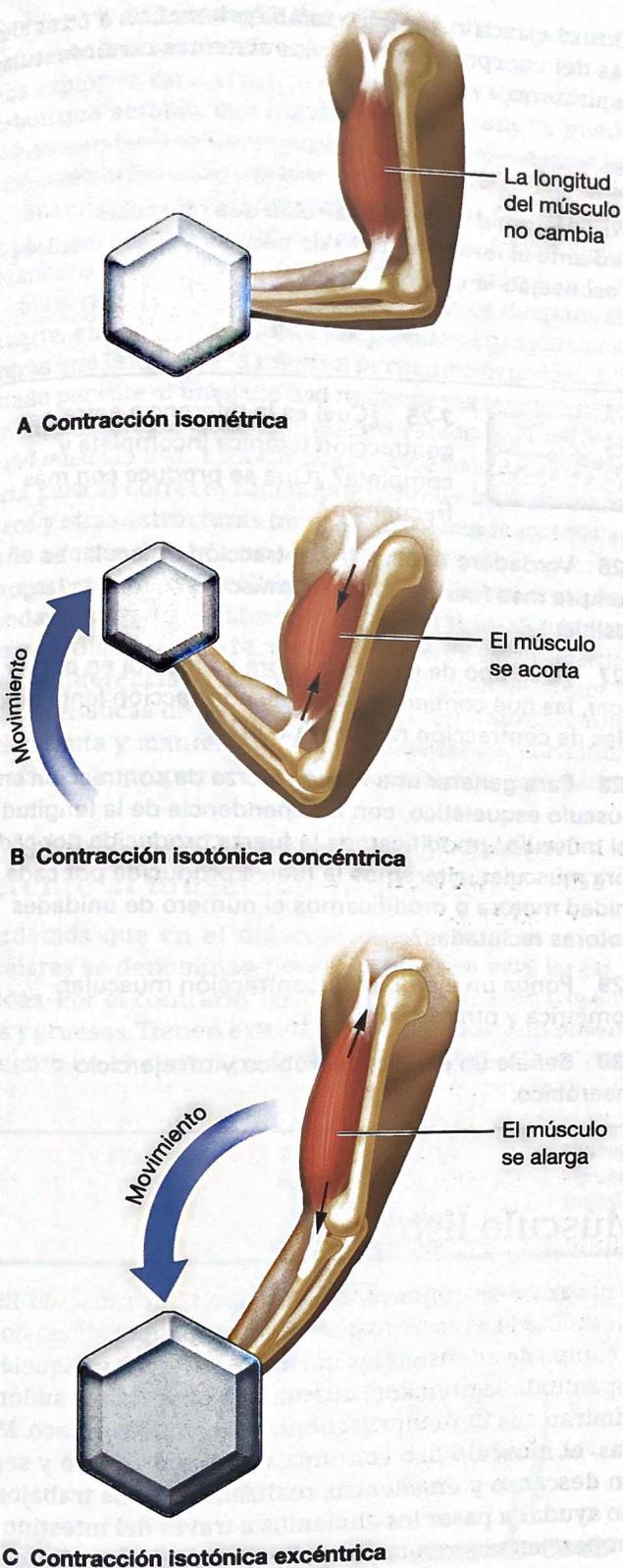
Cuando se contrae el músculo esquelético, en primer lugar sólo se estimulan unas pocas unidades motoras, y luego son reclutadas en un orden específico. Las primeras en reclutarse son las fibras musculares de contracción lenta, y las fibras de contracción rápida se reclutan si se requiere más fuerza. Incluso en el pico de fuerza muscular no se encuentran activas todas las unidades motoras al mismo tiempo: van rotándose en un estado de «dentro y fuera de servicio»; algunas se relajan tras utilizar sus recursos, mientras que otras copan la necesidad de fuerza contráctil hasta que también necesitan un descanso.

Las fibras musculares de diferentes unidades motoras se mezclan, de modo que dos fibras de la misma unidad motora no son adyacentes; algunas se localizarán a un lado del músculo, o en profundidad del mismo, y otras en el otro lado, o superficiales. Esto significa que incluso una contracción débil (que recluta sólo unas pocas unidades motoras) va a reclutar fibras musculares repartidas por todo el músculo para asegurar una contracción simétrica. De lo contrario, una contracción débil activaría sólo una región del músculo y realizaría una tracción desigual del hueso.

## La contracción de las fibras musculares puede producir o no producir movimiento

Hasta ahora habíamos sospechado que la contracción de una fibra muscular provoca que ésta se acorte. Estas **contracciones dinámicas o isotónicas** (literalmente, contracciones con «el mismo tono» o de «igual fuerza») son la base del movimiento normal. La fuerza se mantiene constante a lo largo de la contracción, pero la longitud cambia. Por ejemplo, el levantamiento de una pesa en el gimnasio o masticar los alimentos son movimientos impulsados por contracciones isotónicas. Estas contracciones pueden clasificarse en dos subtipos:

- Las **contracciones concéntricas** acortan el músculo, lo que acerca la inserción del músculo al origen, como levantar una pesa en una flexión del bíceps (fig. 7-13 B). En las contracciones concéntricas, los miofilamentos se deslizan; los sarcómeros, las fibras y los músculos se acortan, y se produce el movimiento.
- Las **contracciones excéntricas** o *de alargamiento*, por el contrario, generan una restricción a la fuerza conforme el músculo se alarga (fig. 7-13 C), lo que permite que la pesa baje de forma suave y controlada tras una flexión del bíceps. En las contracciones excéntricas, las cabezas de miosina se agarran a los filamentos de actina y disminuyen la velocidad de movimiento, como si se aplicase un freno. Contrariamente a lo que se podría pensar, las contracciones excéntricas son en realidad más poderosas que las concéntricas, es decir, se utiliza una mayor fuerza al bajar un objeto pesado que en el levantamiento del mismo.



**Figura 7-13. Contracciones isométricas y concéntricas.** A) Las contracciones isométricas, tales como las que mantienen inmóvil una carga pesada, generan fuerza pero sin cambio en la longitud muscular. B) En la contracción concéntrica, el músculo se acorta conforme genera fuerza para (en este ejemplo) levantar una pesa. C) En una contracción excéntrica, el músculo aumenta de longitud conforme genera fuerza para (en este ejemplo) bajar una pesa. ¿Durante qué tipos de contracciones se produce el ciclo de los puentes cruzados?

No obstante, lo común a todas las contracciones musculares es la *fuerza*, no el movimiento. Por ejemplo, si intenta levantar un peso mucho más allá de su fuerza, sus músculos se contraerán pero el peso no se moverá: las fibras están generando fuerza, pero no el acortamiento debido a que están intentando mover un objeto que es, al menos para usted, inamovible. Las contracciones que no alteran la longitud del músculo se denominan **contracciones isométricas**, literalmente, contracciones con «la misma longitud» (fig. 7-13 A). La fuerza se genera y el músculo se tensa, pero las miofibrillas no se deslizan y los músculos no cambian de longitud. Realizamos contracciones isométricas todo el tiempo con el fin de oponernos a la fuerza de la gravedad, que nos empuja hacia abajo. Por ejemplo, el levantador de pesas de la figura 7-13 C está ejerciendo suficiente fuerza hacia arriba como para contrarrestar la fuerza de la gravedad que tira del peso hacia abajo. Del mismo modo, las contracciones isométricas mantienen nuestra *posición corporal* vertical. Pense en esto: usted no tiene que concentrarse en contraer los músculos del cuello con el fin de mantener la cabeza erguida durante el día, ni hay que pensar en cómo mantener la columna erguida mientras está sentado o de pie. Contracciones isométricas imperceptibles subconscientes hacen el trabajo para que usted pueda centrarse en otros asuntos.

El **tono muscular** es un estado de contracción isométrica subconsciente que se produce incluso en los músculos relajados voluntariamente. Mantiene los músculos en un estado saludable, de forma similar a cómo el estrés físico normal mantiene los huesos sanos. Si se interrumpe la inervación de un músculo, quizás debido a un accidente, el músculo pierde su tono y se vuelve flácido (blando). Si no se restablece la conexión del nervio, las fibras musculares comienzan a encogerse (*atrofia*). La ausencia completa de tono muscular se llama *parálisis flácida*, y se produce cuando los nervios motores somáticos son incapaces de entregar potenciales de acción al músculo. Como ejemplo, se produce una parálisis flácida con la administración de Botox®, que bloquea la liberación de ACh de las motoneuronas somáticas en la sinapsis neuromuscular. La pérdida de las arrugas faciales se debe a la parálisis flácida inducida de los músculos faciales que provocan las arrugas. La parálisis flácida también se produce cuando se secciona un nervio periférico, o con lesiones graves de la médula espinal. En todos estos ejemplos el cerebro no está involucrado. Por el contrario, la *parálisis espástica* se debe a lesiones en el cerebro, lo que altera el control de los músculos. Con las lesiones cerebrales, se pierde el control voluntario; esto permite a la médula espinal enviar potenciales de acción incontrolados al músculo, lo que provoca que el músculo presente contracciones incontroladas. Por ejemplo, la marcha torpe y rígida de algunos pacientes con lesión cerebral debido a accidentes cerebrovasculares, parálisis cerebral o lesiones craneoencefálicas es una manifestación de la parálisis espástica.

### Apuntes sobre el caso

**7-15** ¿Tendrá Hammid problemas con las contracciones isométricas energéticas?

**¡Recuerde!** Lo común a todas las contracciones musculares es la fuerza, no el movimiento.

## El ejercicio tiene un efecto positivo sobre los músculos

El dicho «si no lo usas, lo pierdes» se aplica a los músculos de la misma manera que lo hace a la práctica de una habilidad. Un músculo trabajado es un músculo sano, y éste mejora su salud de acuerdo con el tipo de trabajo que realiza. El ejercicio mejora la potencia y la resistencia del músculo esquelético. Sin embargo, el mayor beneficio de ejercicio es otro: todos los sistemas del cuerpo mejoran con el ejercicio físico ➔ (cap. 18). Entre los no fumadores, el ejercicio regular es sin duda la actividad más importante para mejorar la salud en general. Los fumadores también se benefician del ejercicio, pero el beneficio es pequeño en comparación con el efecto positivo de dejar de fumar.

La *potencia* muscular mejora con pautas de entrenamiento de fuerza (también llamado *entrenamiento de resistencia*), como el levantamiento de pesas, que aumentan el tamaño muscular. Estos ejercicios requieren ráfagas cortas y repetidas de acción muscular poderosa que sobrecarga y somete el músculo a estrés. Estábamos acostumbrados a pensar que los músculos de los adultos crecían sólo mediante el aumento de las fibras musculares existentes con nuevas miofibrillas. Aunque este proceso se produce, hoy parece cierto que el crecimiento importante del músculo refleja la participación de los citoblastos del músculo, las células satélite. Recordemos que los citoblastos del músculo adulto se encuentran en la periferia de la fibra muscular. El ejercicio estimula la proliferación de los mismos, que producen nuevos mioblastos que se fusionan con las fibras musculares existentes para hacerlas más grandes. Los mioblastos pueden fusionarse también entre sí para producir fibras musculares completamente nuevas.

La potencia muscular es fundamental en los esfuerzos atléticos que requieren una gran generación de fuerza, incluyendo carreras de 100 m, salto con pértiga, salto de altura y levantamiento de pesas. Tenga en cuenta que estas actividades son a menudo llamadas *anaeróbicas* porque se basan en el metabolismo anaerobio. Los ejercicios anaeróbicos también mejoran la capacidad de las células musculares más grandes, más fuertes para producir ATP, utilizando fosfato de creatina y la glucólisis.

La *resistencia muscular* (resistencia a la fatiga) mejora con ejercicio *aeróbico*, que se basa en la generación de ATP mitocondrial. Estos ejercicios requieren un nivel bajo de acción muscular sostenida para mejorar el suministro sanguíneo muscular y aumentar el número de mitocondrias. El ejercicio de resistencia activa también las células satélite, pero los músculos no aumentan de tamaño de forma significativa. El rendimiento de los atletas que se basan en el acondicionamiento aerobio incluye carreras de larga distancia, esquí de fondo, ciclismo y natación de largas distancias. Como ya se ha comentado en los últimos capí-

tulos, el ejercicio aeróbico también beneficia a otros sistemas del cuerpo, sobre todo los sistemas cardiovascular y respiratorio.

## Apuntes sobre el caso

**7-16** Hammid quiere desarrollar sus músculos mediante el levantamiento de pesas, pero sus médicos le aconsejan lo contrario. ¿Por qué?

### Examen sorpresa

**7-25** ¿Cuál es la diferencia entre contracción tetánica incompleta y completa? ¿Qué se produce con más frecuencia?

**7-26** Verdadero o falso: la contracción muscular es siempre más fuerte cuando el músculo es lo más largo posible.

**7-27** ¿Qué tipo de unidad motora se recluta en primer lugar, las que contienen fibras de contracción lenta (tipo I) o las de contracción rápida (tipo II)?

**7-28** Para generar una mayor fuerza de contracción en el músculo esquelético, con independencia de la longitud del músculo, ¿modificamos la fuerza producida por cada fibra muscular, alteramos la fuerza producida por cada unidad motora o modificamos el número de unidades motoras reclutadas?

**7-29** Ponga un ejemplo de contracción muscular isométrica y otro de isotónica.

**7-30** Señale un ejercicio aeróbico y un ejercicio anaeróbico.

## 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-