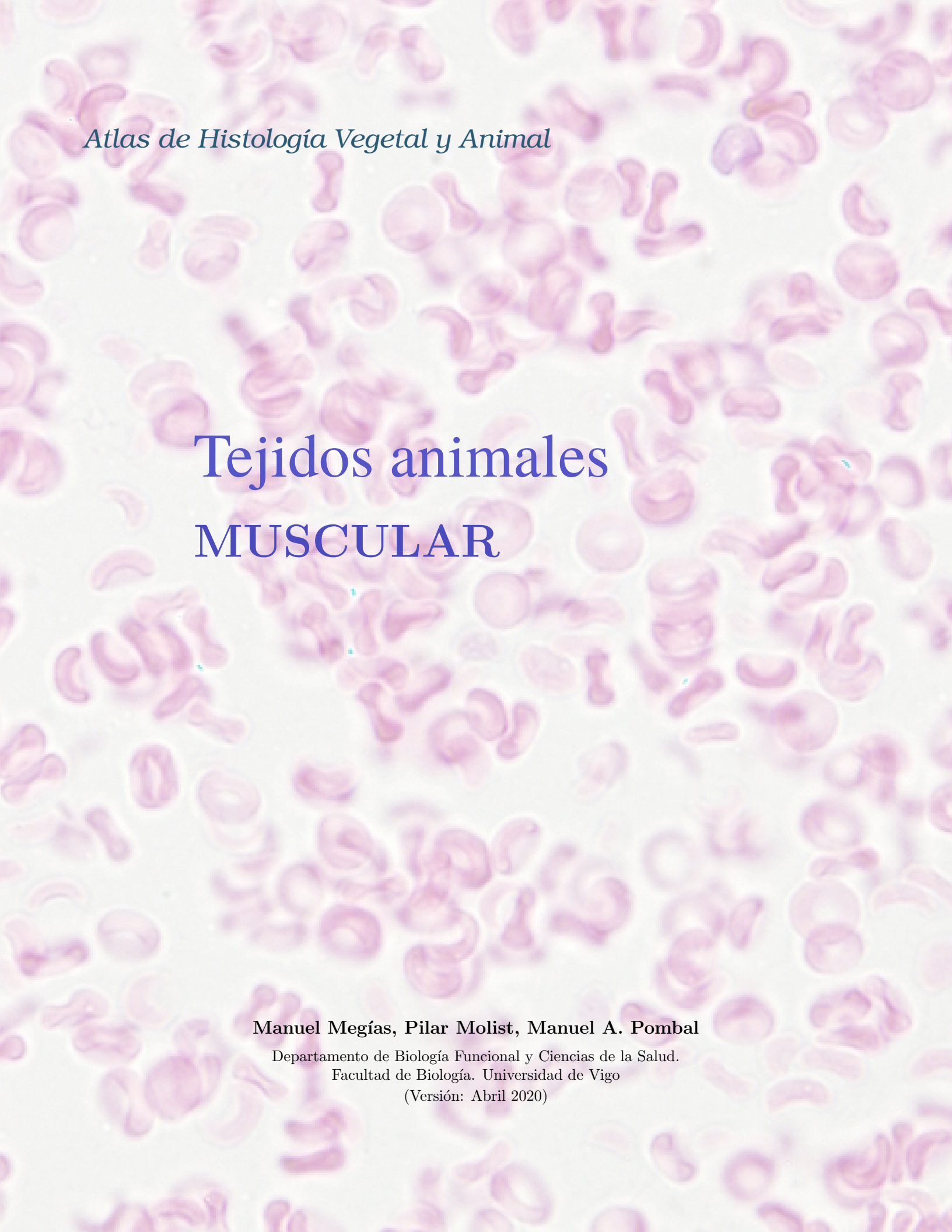


The background of the entire page is a microscopic image of muscle tissue, showing numerous muscle fibers with visible striations and nuclei.

Atlas de Histología Vegetal y Animal

Tejidos animales

MUSCULAR

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Abril 2020)

Este documento es una edición en pdf del sitio
<http://mmegias.webs.uvigo.es/inicio.html>.

Todo el contenido de este documento se distribuye bajo
la licencia Creative Commons del tipo BY-NC-SA
(Esta licencia permite modificar, ampliar, distribuir y usar
sin restricción siempre que no se use para fines comerciales,
que el resultado tenga la misma licencia y que se nombre
a los autores)

La edición de este documento se ha realizado con el software L^AT_EX
(<http://www.latex-project.org/>), usando T_Exstudio
(www.texstudio.org/) como editor.

2 Muscular

El tejido muscular es responsable del movimiento de los organismos y de sus órganos. Está formado por unas células denominadas miocitos o fibras musculares que tienen la capacidad de contraerse. Los miocitos se suelen disponer en paralelo formando haces o láminas. La capacidad contráctil de estas células depende de la asociación entre filamentos de actina y filamentos formados por las proteínas motoras miosina II presentes en su citoesqueleto.

El tejido muscular se divide en tres tipos: esquelético, liso y cardíaco. Se diferencian por el aspecto y organización de sus células. Así, las células del músculo esquelético son muy largas y estriadas con unas bandas perpendiculares al eje longitudinal celular cuando se observan al microscopio, de ahí que también se les llame músculo esquelético estriado. Las células del músculo cardíaco, o cardiomicocitos, son mucho más cortas, son ramificadas y poseen también estrías. Las células musculares lisas son fusiformes y sin bandas transversales, de ahí el nombre de músculo liso.

1. Músculo esquelético estriado

El músculo estriado esquelético se denomina también voluntario puesto que es capaz de producir movimientos voluntarios, es decir, está inervado por fibras nerviosas que parten del sistema nervioso central. Los músculos esqueléticos están generalmente conectados a los huesos directamente o más comúnmente a través de los tendones, a excepción de algunos como los del ojo, los de la parte superior del esófago o la lengua.

Las células que componen el músculo estriado esquelético son las células musculares estriadas esqueléticas, también llamadas fibras musculares o miocitos, junto con tejido conectivo y vasos sanguíneos. Las células musculares se asocian entre sí para formar los fascículos musculares, y éstos a su vez se unen para formar el músculo esquelético (Figuras 1 y 2), principal responsable de la movilidad de los animales. Las células musculares están rodeadas por una lámina basal, que es matriz extracelular. Además, las células musculares están rodeadas por

fibras reticulares y colágenas que forman el endomisio. Cada fascículo muscular está rodeado por otra envuelta de conectivo denso denominada perimisio y todo el músculo por el epimisio, también tejido conectivo (Figura 1). Por estas envueltas de tejido conectivo penetran y se dispersan los vasos sanguíneos y ramificaciones nerviosas que controlan la contracción muscular.

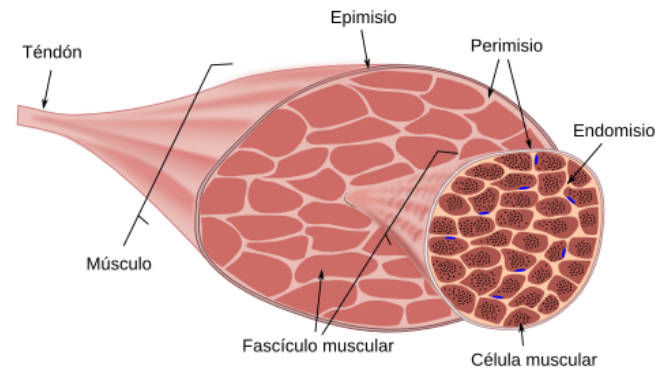


Figura 1: Organización del músculo esquelético.

Como se mencionó anteriormente, los músculos que no están conectados a los huesos, o al menos no conectados mediante tendones, tienen una organización diferente en la zona de anclaje. Así, se adhieren directamente, de una manera más o menos difusa, al tejido conectivo de las estructuras que tienen que mover. Entre estos destacan los que mueven los ojos, la lengua, o el esófago.

Las células musculares estriadas esqueléticas son células muy alargadas dispuestas en paralelo formando haces o láminas. Son células no ramificadas y presentan una longitud que puede ir desde unos pocos mm a los 30 cm, con un diámetro de entre 10 a 100 μm . Son multinucleadas (sincitios: dos o más núcleos compartiendo el mismo citoplasma) y sus núcleos se disponen en la periferia celular. El aspecto estriado de las fibras musculares se debe a la disposición especial de los filamentos de actina y miosina de su citoplasma, conjuntamente denominadas miofibrillas, los cuales se organizan en haces paralelos al eje principal de la célula. Las bandas oscuras corresponden a la superposición entre filamentos actina y de miosina, y las claras sólo a filamentos de actina.

Las células musculares, aunque pueden incremen-

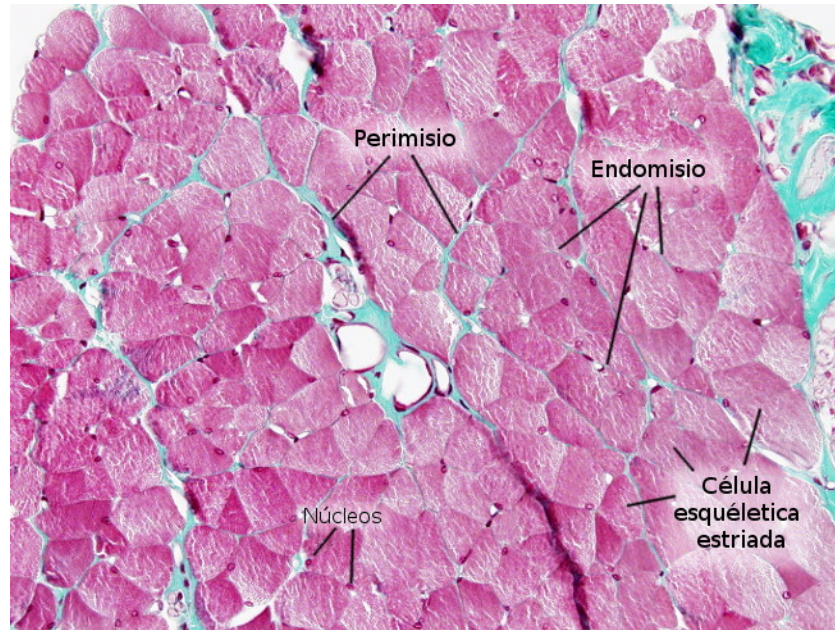


Figura 2: Tejido muscular esquelético estriado teñido con tricrómico de Masson.

tar y disminuir su tamaño (hipertrofia), no se suelen dividir en condiciones normales. En la vida postnatal el aumento del número de células del tejido muscular (hiperplasia), se debe a otras células denominadas células satélite. Éstas son células mononucleadas asociadas a las células musculares estriadas, y se localizan entre su membrana celular y la lámina basal. Actúan como células madre adultas que tienen la capacidad de producir nuevas células estriadas maduras con capacidad contráctil.

Las células musculares están gobernadas por motoneuronas localizadas en el encéfalo o en la médula espinal, y son de contracción voluntaria. Cada motoneurona es capaz de innervar a varias células musculares. Se denomina unidad motora al conjunto de células musculares innervadas por un mismo axón, más el propio axón. Las unidades motoras pueden ser grandes (más de 100 células innervadas por un mismo axón) o pequeñas (con varias decenas de células musculares innervadas por un mismo axón), dependiendo de la precisión que se necesite para ese músculo. Más precisión significa unidades motoras más pequeñas. Pero además, no todas las células musculares son iguales sino que existen unas denominadas de contracción lenta y otras de contracción rápida. Las primeras son más pequeñas, más oscuras debido a

la mayor concentración en mioglobina y poseen más mitocondrias, mientras que las segundas se caracterizan por ser de mayor tamaño, más claras y poseen menos mitocondrias. La actividad de cada tipo depende de las distintas necesidades motoras. Las de contracción lenta actúan en movimientos prolongados y en el mantenimiento de la postura, mientras que las de contracción rápida actúan en movimientos breves e intensos. Ambos tipos de fibras se encuentran en todos los músculos aunque con diferente proporción.

2. Músculo cardíaco

Como su nombre indica, el músculo cardíaco, o miocardio, forma las paredes del corazón. Su misión es el bombeo de sangre por parte del corazón mediante la contracción de las paredes de éste.

El músculo cardíaco está formado por cardiomiocitos. Estas células musculares son mononucleadas, con el núcleo en posición central. Son más cortas (unas 80 μm) y más anchas (unas 15 μm aproximadamente) que las células musculares esqueléticas, y son ramificadas. Presentan estrías transversales cuyo patrón es similar al de las células musculares esqueléticas, con bandas oscuras que se corresponden con la superposición de los filamentos de actina y miosina de su citoesqueleto, y con bandas claras que corre-

sponden sólo a los filamentos de actina. A la membrana plasmática de las células musculares estriadas se le llama sarcolema, la cual, en mamíferos, se invagina para formar los túbulos transversales, con un diámetro de unos 5 a 20 nm.

Los cardiomiocitos están unidos entre sí por los llamados discos intercalares, que aparecen como bandas oscuras en las preparaciones histológicas, y que son un conjunto de complejos de unión donde se pueden encontrar desmosomas y uniones adherentes. La misión de los complejos de unión es la de mantener cohesionadas las células, siendo los principales sitios de anclaje del citoesqueleto de células contiguas. También hay uniones en hendidura que permiten la sincronización contráctil ya que comunican citoplasmas de células vecinas de manera directa. El músculo cardíaco no se ancla a tendones.

La contracción del corazón está controlado por el sistema nervioso autónomo, el cual ajusta la frecuencia y fuerza de las contracciones, pero el ritmo de las contracciones está generado por unos cardiomiocitos especiales que funcionan como marcapasos. Por ello al músculo cardíaco también se le llama músculo estriado de contracción involuntaria. Las uniones en hendidura favorecen la sincronización de las contracciones mediante la conexión de citoplasmas de células contiguas. Por ello no todas las células cardíacas están inervadas por las fibras nerviosas sino sólo los cardiomiocitos marcapasos. La frecuencia cardíaca está también controlada hormonalmente.

Las células musculares cardíacas tienen muy poco glucógeno y por ello no pueden obtener mucha energía de la glicolisis. Ello implica que la mayor parte de su energía procede de la fosforilación oxidativa, con un gran consumo de oxígeno. Así, cuando se produce un corte en el suministro de oxígeno se producen daños celulares rápidamente.

3. Músculo liso

Al músculo liso también se le denomina involuntario o plano. Se encuentra en todas aquellas estructuras corporales que no requieran movimientos voluntarios como el aparato digestivo, vías respiratorias, algunas glándulas, vesícula biliar, vejiga urinaria, vasos sanguíneos y linfáticos, útero, etcétera.

Las células musculares lisas tienen una longitud que varía entre 20 y 500 μm y su diámetro está entre 8 y 10 μm . Aunque en el miometrio uterino pueden llegar a medir 800 μm de longitud. Son células largas y fusiformes, presentando en ocasiones sus extremos ramificados. Poseen un núcleo que, en estado relajado, es elongado y localizado en posición central. En los polos del núcleo hay zonas de citoplasma donde se disponen la mayoría de los orgánulos, y que contienen pocos filamentos del citoesqueleto. El resto del citoplasma muestra un aspecto homogéneo y es donde se localiza el aparato contráctil que, al contrario que en el músculo esquelético o el cardíaco, no se organiza en estructuras regulares o estrías visibles con el microscopio óptico. El nombre de músculo liso se debe a que carece de dichas estriaciones en su citoplasma. Todas las células musculares lisas están rodeadas por una capa de matriz extracelular denominada lámina basal, que deja algunos espacios que permiten a las células musculares contiguas formar uniones en hendidura.

En el citoplasma de las células musculares lisas se observan aglomerados de proteínas en el citoplasma denominados cuerpos densos que son ricos en α -actina y a los que se unen filamentos de actina (Figura 3). Estos cuerpos densos actuarían de forma similar a los discos Z del músculo esquelético. En las membranas plasmáticas también se observan estructuras oscuras denominadas cuerpos o placas densas donde se anclan también elementos del citoesqueleto. Los puntos oscuros más pequeños corresponden a los filamentos de miosina cortados transversalmente. En torno a estos se disponen de forma dispersa los filamentos de actina, que junto con los de miosina permiten la contracción celular. Hay unos 15 filamentos de actina por cada uno de miosina (en el músculo estriado es de 6 a 1). El músculo liso es rico en filamentos intermedios como la desmina y vimentina. En general, el músculo liso contiene más o menos la mitad de concentración de proteínas que las del músculo esquelético, sobre todo es menor la concentración de miosina. Por otra parte, la cantidad de actina y tropomiosina es similar en ambos tipos de músculos. Sin embargo, la miosina del músculo liso ha de ser fosforilada para que se produzca la activación de la actina. El músculo liso no contiene troponina.

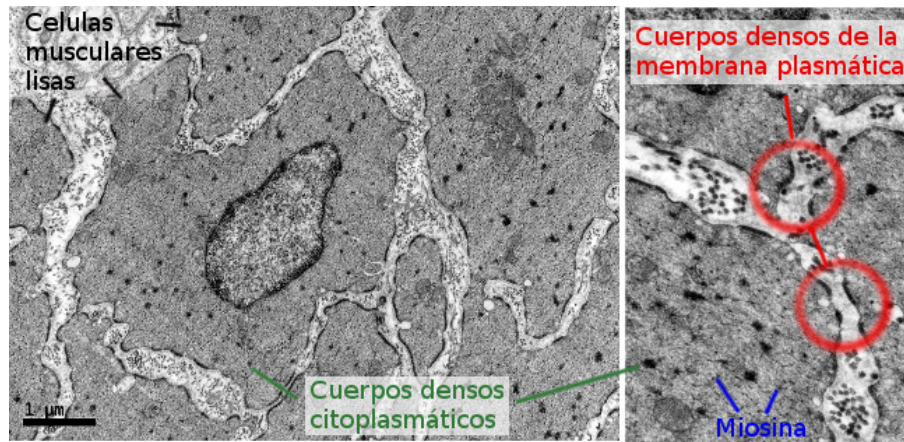


Figura 3: Imagen tomada con el microscopio electrónico de transmisión donde se muestran células musculares lisas del tubo digestivo cortadas transversalmente.

El músculo liso se encuentra en multitud de lugares del organismo donde la organización de sus células musculares es diversa y se adapta a la función que desempeñan. Así, por ejemplo, pueden aparecer aisladas en el tejido conectivo, formando haces muy pequeños en la dermis, unidos a los bulbos pilosos, o formando capas concéntricas en el aparato digestivo. El papel de la musculatura lisa en los órganos huecos es doble: mantener las dimensiones frente a expansiones potencialmente dañinas mediante su contracción tónica y realizar la función contracción del propio órgano como el digestivo con los movimientos peristálticos o la regulación del flujo sanguíneo en el sistema cardiovascular.

La contracción de las células musculares lisas se dispara por la acción del sistema nervioso autónomo. Funcionalmente hay dos maneras de organización de los grupos de células de músculo liso: como una unidad o como multiunidades (Figura 4). En el primer caso las células musculares lisas se suelen disponer en láminas de manera que el extremo de una célula queda entre las zonas medias de las otras células. Entre las células existen uniones en hendidura que permiten que la inervación de unas pocas células provoque la contracción en sincronía de todo el grupo. En la organización como multiunidades cada célula es independiente, cada una tienen su propia inervación y suelen estar aisladas unas de otras por tejido conectivo.

En algunas estructuras, como la musculatura lisa

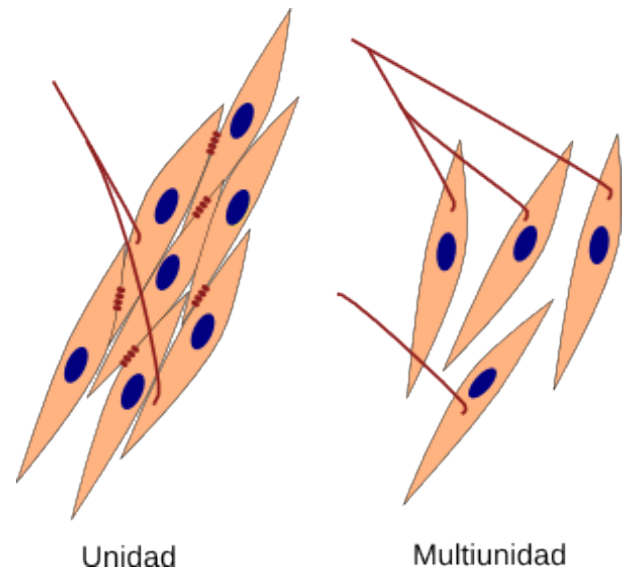


Figura 4: Organización de las células musculares lisas en unidades o multiunidades. Las estructuras marrones entre células de la izquierda representan a uniones en hendidura.

del digestivo o de la tráquea, existen plexos de neuronas intrínsecas que son capaces de activar de manera independiente a la musculatura lisa, cosa que ocurre incluso cuando hay daños de la médula espinal. Esto es lo que se denomina inervación intrínseca. Pero la mayoría de estos músculos también reciben la inervación extrínseca desde el sistema autónomo, tanto simpático como parasimpático. Es interesante destacar que independientemente del tipo de inervación, no se forman estructuras especializadas (como

ocurría con las placas motoras en el músculo estriado) entre los axones y las células del músculo liso.

Además de la contracción por inervación nerviosa el músculo liso está controlado por señales químicas autocrinas y paracrinas, y por receptores asociados a canales iónicos que detectan el estiramiento de la propia célula. El músculo liso, aunque pueda desarrollar una fuerza muscular similar a la del esquelético, tiene una velocidad de contracción mucho más lenta.

Existe un tipo celular denominado célula mioepitelial, el cual se encuentra entre los epitelios y la lámina basal, que posee capacidad contráctil y facilita la expulsión de los productos de secreción de las porciones secretoras de las glándulas, como las salivales, mamarias, lacrimales o sudoríparas. Por su similitud con el músculo liso se nombra aquí. Sin embargo, estas células son derivadas del ectodermo, al contrario que el resto de músculo liso que proviene mayoritariamente del mesodermo.

Bibliografía

<http://www.uic.edu/classes/phyb/phyb516/smoothmuscleu>

<http://advan.physiology.org/content/27/4/201>

Berridge MJ. 2012. Cell Signalling Biology.
doi:10.1042/csb0001007

3 Imagen; Músculo estriado esquelético

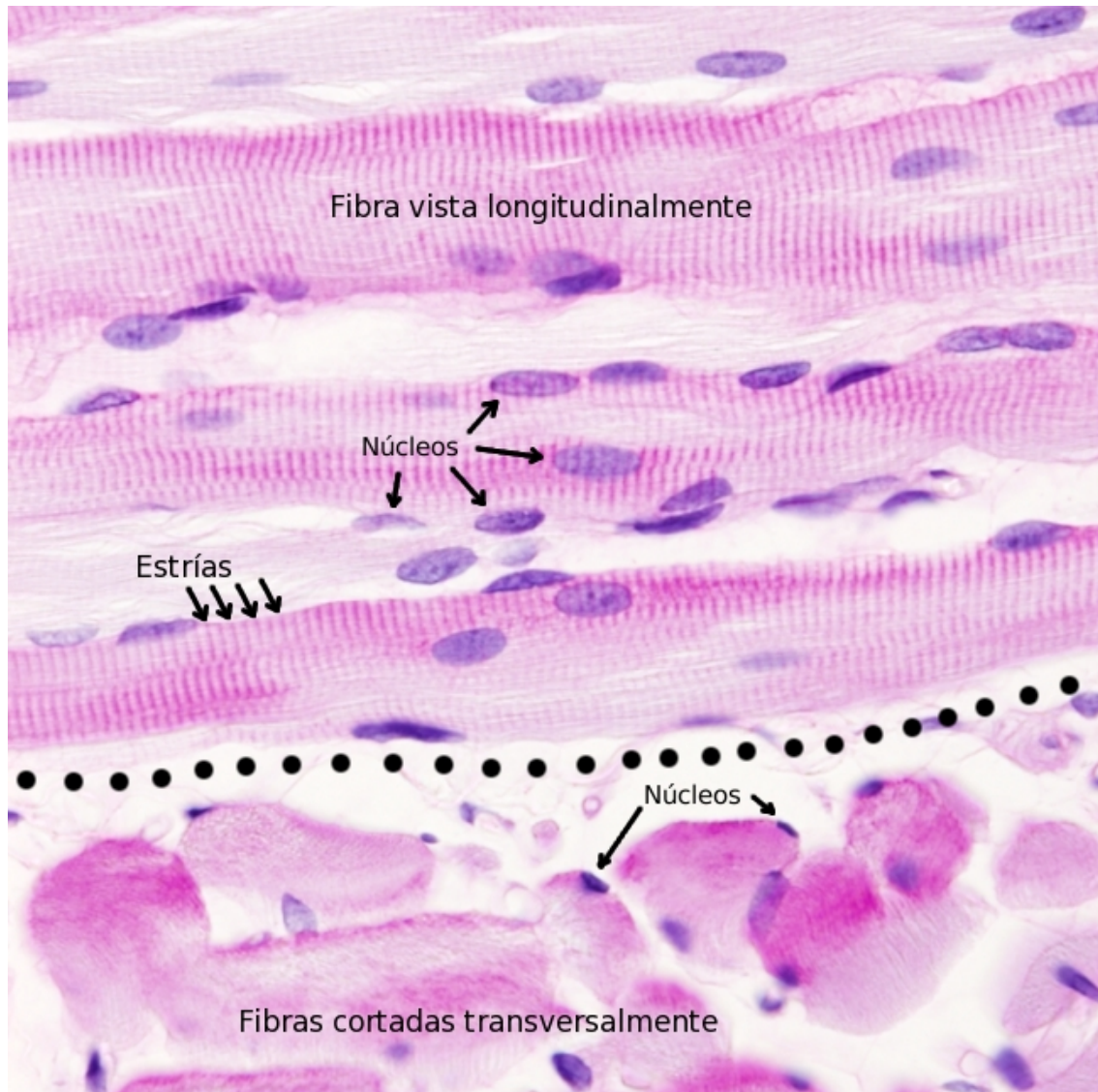


Figura 5: Órgano: esófago, músculo estriado. Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos). Técnica: hematoxilina-eosina en cortes de 8 micras de parafina.

En esta imagen se pueden observar células musculares estriadas esqueléticas en una orientación longitudinal, parte media y superior de la imagen, y en orientación transversal, parte de abajo de la imagen. Es una sección de la parte superior de esófago de un ratón. Este tipo de músculo se sustituye por músculo liso conforme nos desplazamos a niveles del esófago

más próximos al estómago. En la vista longitudinal se observa que las células musculares son muy largas, por eso también se denominan fibras musculares, y contienen numerosos núcleos que se disponen en la parte más superficial de la célula. Perpendiculares al eje principal de la célula se observan estrías oscuras, de ahí el nombre de estriado, que son el resultado del solapamiento de los filamentos del citoesqueleto a intervalos regulares. En las células cortadas transversalmente se observan los núcleos periféricos. Entre las células musculares se dispone un escaso tejido

conectivo. Los espacios en blanco intercelulares son debidos a retracciones producidas durante el procesamiento histológico

Más imágenes

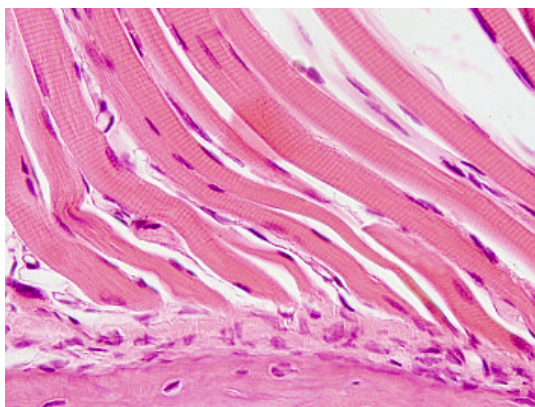


Figura 6: Células musculares estriadas ancladas al perimio de un hueso.

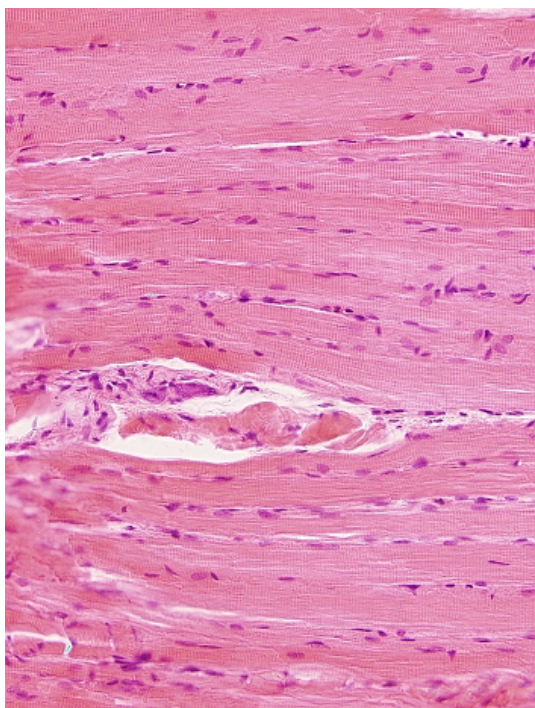


Figura 7: Células musculares estriadas de la lengua.

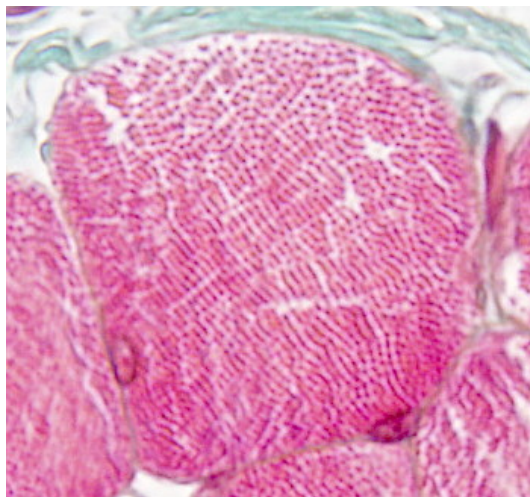


Figura 8: Células muscular estriada cortada transversalmente. Los puntos son las miofibrillas cortadas.

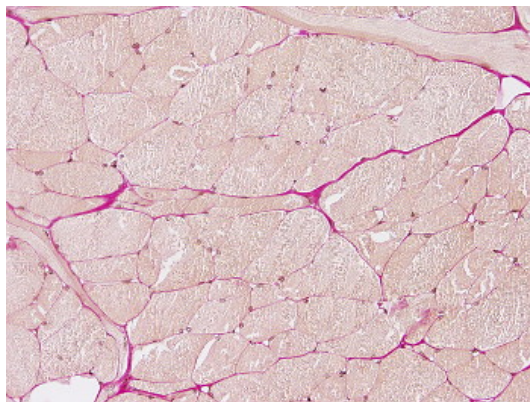


Figura 9: Músculo estriado cortado transversalmente. Las células musculares aparecen rodeadas por tejido conectivo (teñido de rojo).

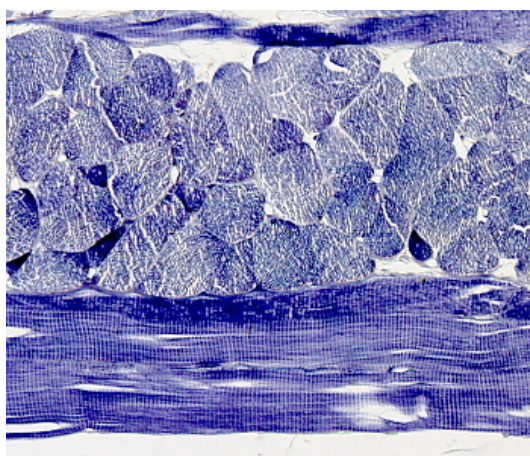


Figura 10: Células musculares estriadas cortadas longitudinal (parte inferior) y transversalmente (parte superior).

4 Imagen; Músculo cardiaco

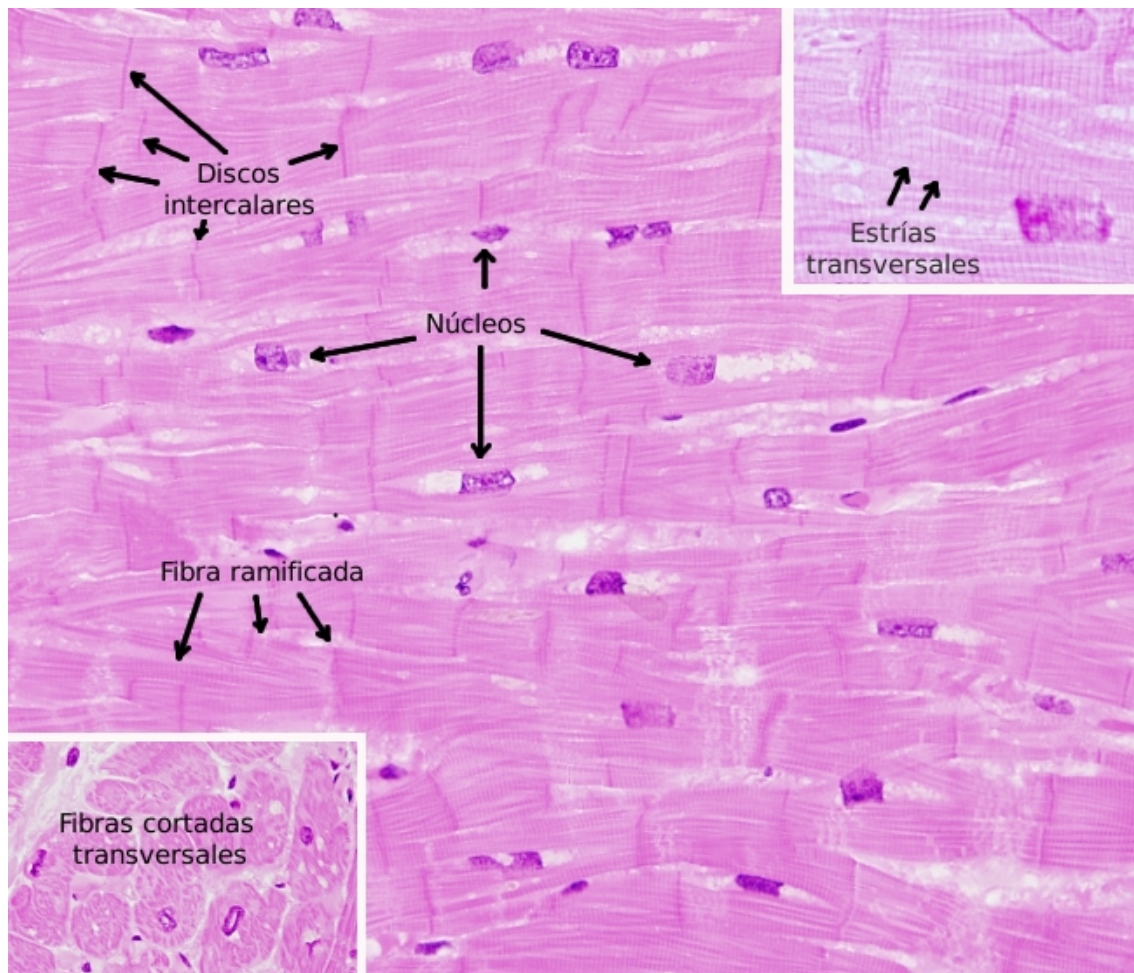


Figura 11: Órgano: corazón, miocardio: músculo cardiaco. Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos). Técnica: hematoxilina-eosina en cortes de 8 micras de parafina.

En esta imagen de la pared del corazón de un ratón se observan las células musculares cardíacas en vista longitudinal, mientras que en el recuadro de abajo aparecen cortadas transversalmente. El recuadro de la esquina superior es una ampliación de la vista longitudinal.

Las células musculares cardíacas, o cardiomiocitos, son mucho más cortas que las musculares esqueléticas. La longitud de las células se puede apreciar por la distancia que hay entre las bandas oscuras denominadas

discos intercalares. Estas bandas son realmente áreas, o discos, a modo de láminas que unen dos células contiguas. Son densos porque aquí se acumulan numerosas proteínas: conjunto de complejos de unión donde se pueden encontrar desmosomas, uniones adherentes y uniones estrechas. Los cardiomiocitos poseen un núcleo, aunque a veces se observan binucleadas, localizado en posición central. En el aumento de la vista longitudinal se observan estrías transversales que corresponden a la superposición de elementos del citoesqueleto y por ello es músculo estriado. Son células ramificadas, al contrario que los otros tipos de células musculares.

Más imágenes

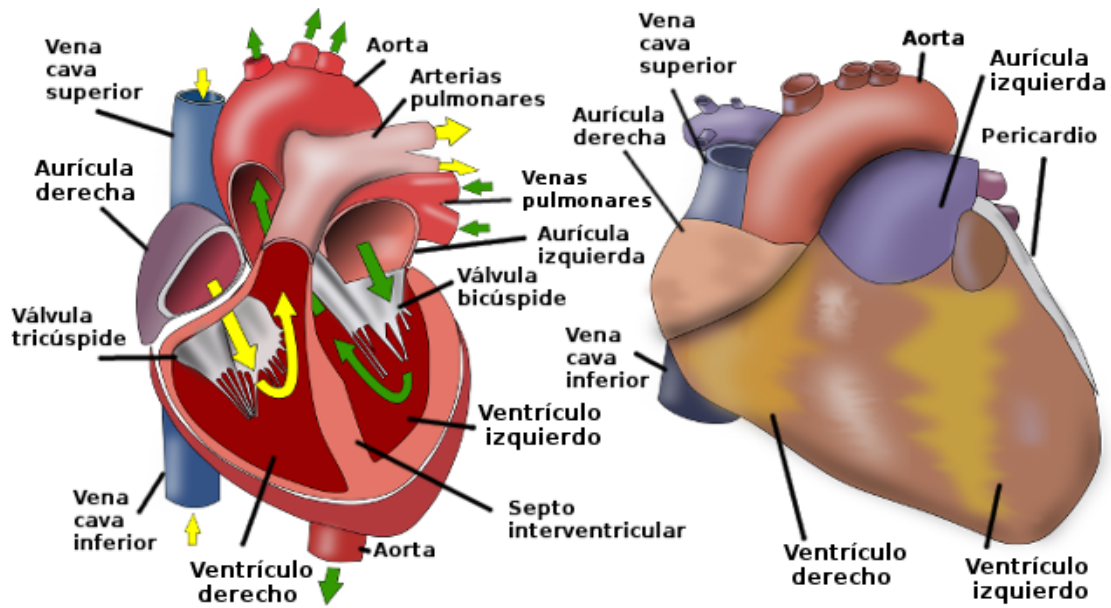


Figura 12: Partes principales de un corazón de mamíferos.
Los cardiomiocitos forman las paredes de los ventrículos.

5 Imagen; Músculo liso

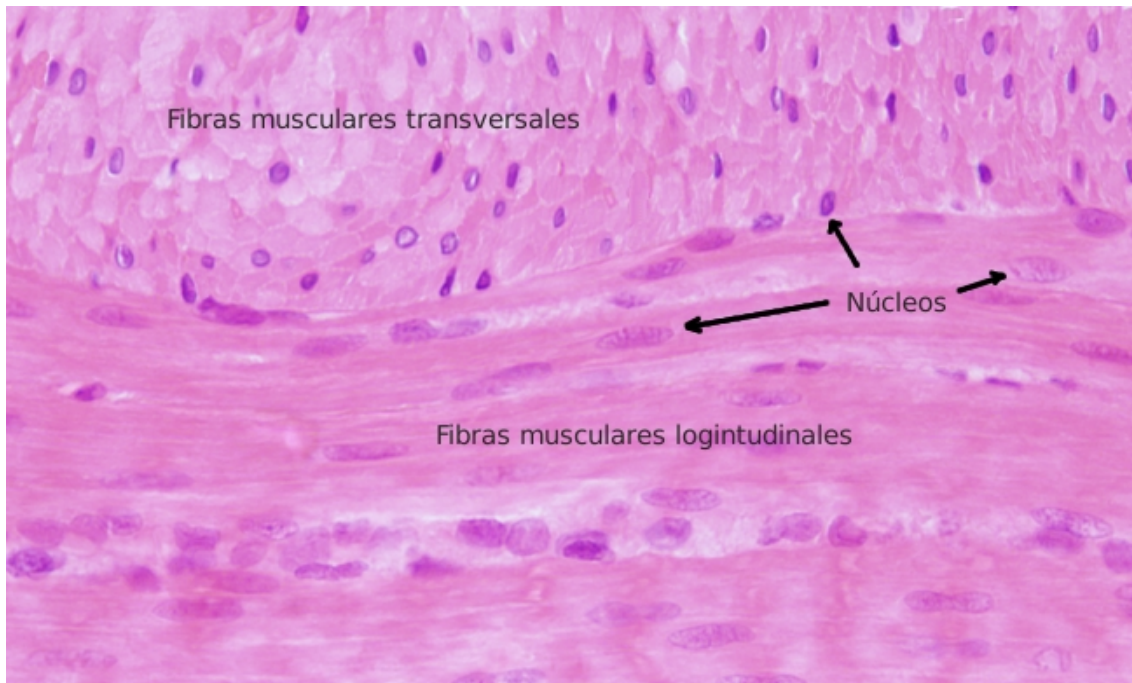


Figura 13: Órgano: intestino delgado, músculo liso. Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos). Técnica: hematoxilina-eosina en cortes de 8 micras de parafina.

Esta imagen procede de la capa muscular del intestino delgado de un ratón. En la parte de arriba se observan células musculares lisas cortadas transversalmente, mientras que en la parte de abajo se disponen longitudinalmente. Son células fusiformes de pequeño diámetro con un núcleo central y con forma

alargada que se adapta a la forma celular. No son células ramificadas. En este tipo de músculo no se aprecian estrías en el citoplasma, como ocurre con el músculo esquelético y con el cardíaco, y esto no es porque no tengan un sistema proteico de contracción en el citoesqueleto sino porque no adopta una organización regular y se dispone de una manera dispersa por el citoplasma. Es por ello que el citoplasma tiene un aspecto homogéneo y con un color rosado.

Más imágenes

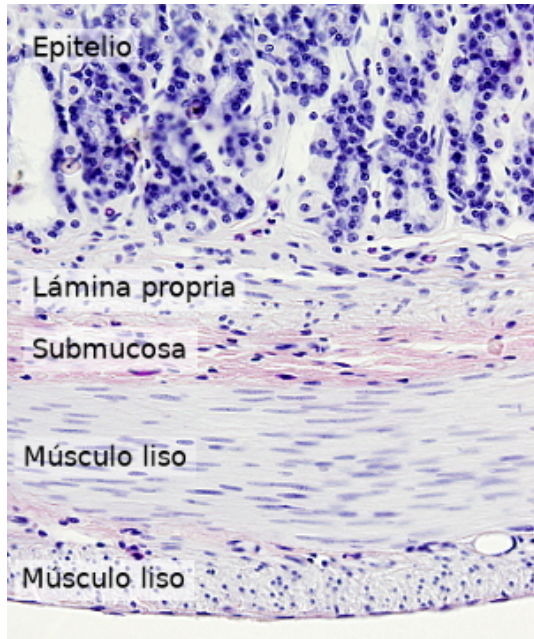


Figura 14: Músculo liso de la capa muscular del estómago



Figura 16: Músculo liso de la mucosa del intestino. También aparece formando la capa muscular.



Figura 15: Músculo liso de la capa muscular del intestino. Obsérvese que también hay músculo liso en la mucosa.

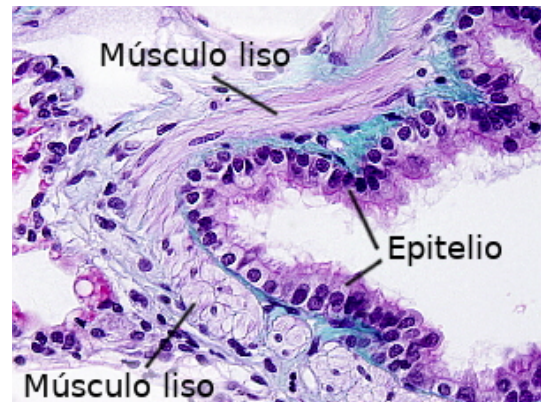


Figura 17: Músculo liso de la capa muscular de un bronquiolo. El plano de corte permite ver las células cortadas en orientación longitudinal (parte de arriba) y en orientación transversal (parte de abajo).

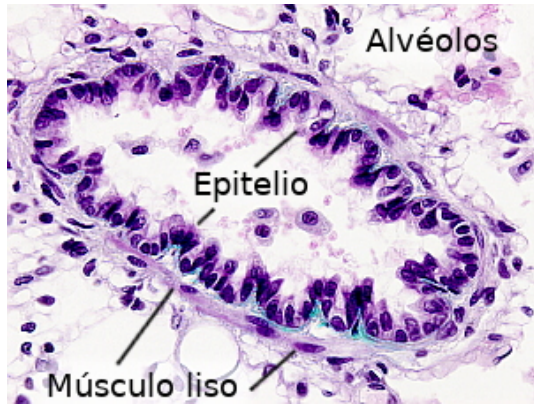


Figura 18: Músculo liso de la capa muscular de un bronquiolo de pequeño calibre, donde la capa muscular es casi una sola capa de células musculares lisas.