



*Atlas de Histología Vegetal y Animal*

Tipos celulares  
**MUSCULAR  
ESQUELÉTICO**

**Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal**

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.  
Fcaultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Septiembre 2023)

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  $\text{\LaTeX}$   
(<http://www.latex-project.org/>), usando Texstudio  
([www.texstudio.org/](http://www.texstudio.org/)) como editor.

## Contenidos

1	Muscular esquelético	1
2	Muscular esquelético (resumen)	10

## 1 Muscular esquelético

Las células musculares esqueléticas estriadas forman los músculos de contracción voluntaria, los cuales normalmente están anclados a los huesos mediante los tendones, aunque también hay músculos voluntarios no asociados a huesos. Las células musculares esqueléticas son en realidad sincitios, es decir, un citoplasma rodeado por membrana que incluye a numerosos núcleos. Son células muy alargadas y se caracterizan por poseer un citoesqueleto muy desarrollado que permite el acortamiento de la longitud celular, lo que provoca la contracción muscular, y por ello el movimiento.

### 1. Morfología

Son células muy largas, de ahí el nombre de fibra muscular con el que también se les conoce, pudiendo ir desde varios milímetros hasta más de un metro de longitud. En un corte transversal pueden tener entre 10 y 100  $\mu\text{m}$  de diámetro. Estas dimensiones se alcanzan gracias a la fusión de varios cientos de células musculares indiferenciadas denominadas mioblastos y a su posterior elongación. Las células musculares esqueléticas poseen muchos núcleos que se sitúan periféricamente en el citoplasma, justo debajo de la membrana plasmática, denominada sarcolema (Figuras 1 y 2). Los núcleos, inmediatamente tras la fusión de los mioblastos, se alinean en el interior de la nueva célula, se desplazan a la superficie y quedan ahí gracias a sus interacciones con el citoesqueleto. También otros orgánulos se mueven hacia la periferia celular. Esto deja la mayor parte del espacio intracelular para la maquinaria de contracción. La membrana plasmática de las células musculares esqueléticas presenta numerosas invaginaciones para formar los túbulos T. Los túbulos T se originan a nivel de las líneas Z (ver más abajo) y están implicados con la contracción muscular.

El contenido interno de las células musculares esqueléticas está dominado por el citoesqueleto, principalmente formado por filamentos de actina y de miosina II, esta última es una proteína motora. Ambas se asocian en haces denominados miofibrillas que se pueden observar como puntos cuando las células musculares se cortan transversalmente (Figura

2; ver también más abajo). Cada miofibrilla está rodeada por membranas del retículo endoplasmático liso, denominado específicamente como retículo sarcoplásmico (Figura 3). El retículo endoplásmico forma una red de túbulos rodeando a las miofibrillas que está íntimamente asociado a los túbulos T. Entre las miofibrillas también hay mitocondrias y cúmulos de glucógeno. Hay tres tipos de mitocondrias: intermiofibrilares, que está atrapadas por su unión a los filamentos intermedios de las líneas Z, perinucleares y subsarcolémicas que están unidas la membrana plasmática y a las miofibrillas de manera ligera. Los orgánulos que nos están entre las miofibrillas se concentran en el espacio que queda entre las miofibrillas y la membrana plasmática.

El nombre de célula muscular esquelética estriada se debe a que cuando se observa longitudinalmente con el microscopio óptico aparece un patrón de bandas claras y oscuras, a modo de estrías, dispuestas perpendicularmente al eje mayor de la célula (Figuras 1,2 y 4). Este bandeo es consecuencia de la superposición de los filamentos del citoesqueleto que forman las miofibrillas. Las bandas oscuras se denominan bandas A (por anisotropía, la cual se produce en la desviación de la luz cuando se observan con el microscopio de luz polarizada) y las claras bandas I (por isotropía en la desviación de la luz). En el interior de ambas bandas se pueden observar unas líneas divisorias denominadas discos Z y discos H, respectivamente. Los discos Z tienen forma típica de ziz-zag cuando se observan con el microscopio electrónico. Incluso el disco H tiene otra línea interna más oscura denominada línea M. La porción de miofibrilla comprendida entre dos discos Z se denomina sarcómero.

### 2. Organización molecular del citoesqueleto

Los sarcómeros de las células musculares esqueléticas estriadas son el resultado de la organización de una gran cantidad de proteínas con diferentes funciones (Figuras 4 y 5). Vamos a ver las más destacadas y algunas de sus funciones.

#### *Filamentos delgados*

*Actina.* Las moléculas de actina son el principal componente del filamento delgado del sarcómero. Cada filamento de actina está formado por dos hélices

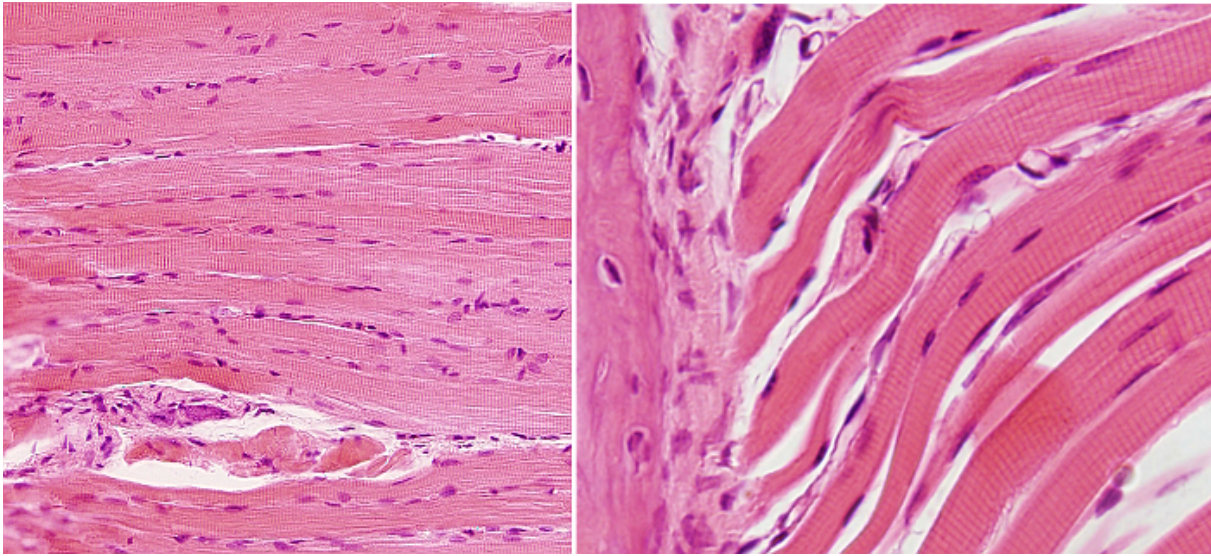


Figura 1: Células musculares estriadas esqueléticas de la lengua de rata. En la imagen de la derecha se muestra el punto de unión al hueso hioides, no se forma tendón en este caso.

alfa enrolladas que están asociadas con las proteínas tropomiosinas y troponinas (Figura 6). Los filamentos maduros de actina miden aproximadamente  $1\ \mu\text{m}$  en longitud, la cual es extraordinariamente constante en las células musculares estriadas y se consigue por la participación de numerosas moléculas asociadas (ver más adelante). Existen diferentes isoformas de actina que, aunque muy parecidas estructuralmente, se expresan en tipos celulares y momentos del desarrollo diferentes. Dos de ellas se expresan específicamente en el músculo estriado, tanto cardíaco como esquelético, y otras dos también presentes en el músculo estriado se expresan además en otros tejidos.

*Tropomiosina.* Está formada por dos cadenas alfa helicoidales ensambladas como hileras y asociadas a los filamentos de actina. Hay muchas isoformas de tropomiosina derivadas por maduración selectiva de 4 genes. Las hileras de tropomiosina se extienden a lo largo de todo el filamento de actina y se localizan en los dos surcos que dejan dichos filamentos. Su principal papel, junto con la troponina, es regular la interacción entre los filamentos de actina y las cabezas de miosina. Su acción en el contracción muscular se debe a un cambio conformacional que permite o impide el contacto de las cabezas de miosina con los filamentos de actina. En el estado de relajación, la tropomiosina bloquea el contacto actina-miosina, pero el aumento

de la concentración de calcio lo hace posible, y por tanto se produce la contracción muscular. Es interesante que la posición de la tropomiosina varía ligeramente dependiendo de las isoformas de actina y tropomiosina que se expresen en el músculo.

*Troponina.* Hay tres tipos de troponinas asociadas a los filamentos de actina, C, I y T, que forman un complejo que coopera con la tropomiosina para permitir o no la interacción entre filamentos de actina y miosina. Hay una expresión diferencial de isoformas de troponina, de manera que cada una modula la contracción muscular de forma distinta en diferentes tejidos. El papel de estas moléculas en el músculo estriado esquelético es menos conocido pero el 25 % de las cardiomiopatías hipertróficas se atribuyen a mutaciones en las troponinas.

*CapZ y tropomodulina.* Son moléculas que se unen a los extremos de los filamentos de actina controlando su elongación y acortamiento. CapZ se une al extremo más e influye en la nucleación y estabilización de los filamentos de actina. Es un heterodímero formado por unidades alfa y beta, que en el músculo estriado están embebidas en las líneas Z, donde se unen a la actina. La tropomodulina se une al extremo menos del filamento de actina, el extremo libre. Su capacidad de unirse y estabilizar el extremo menos de los



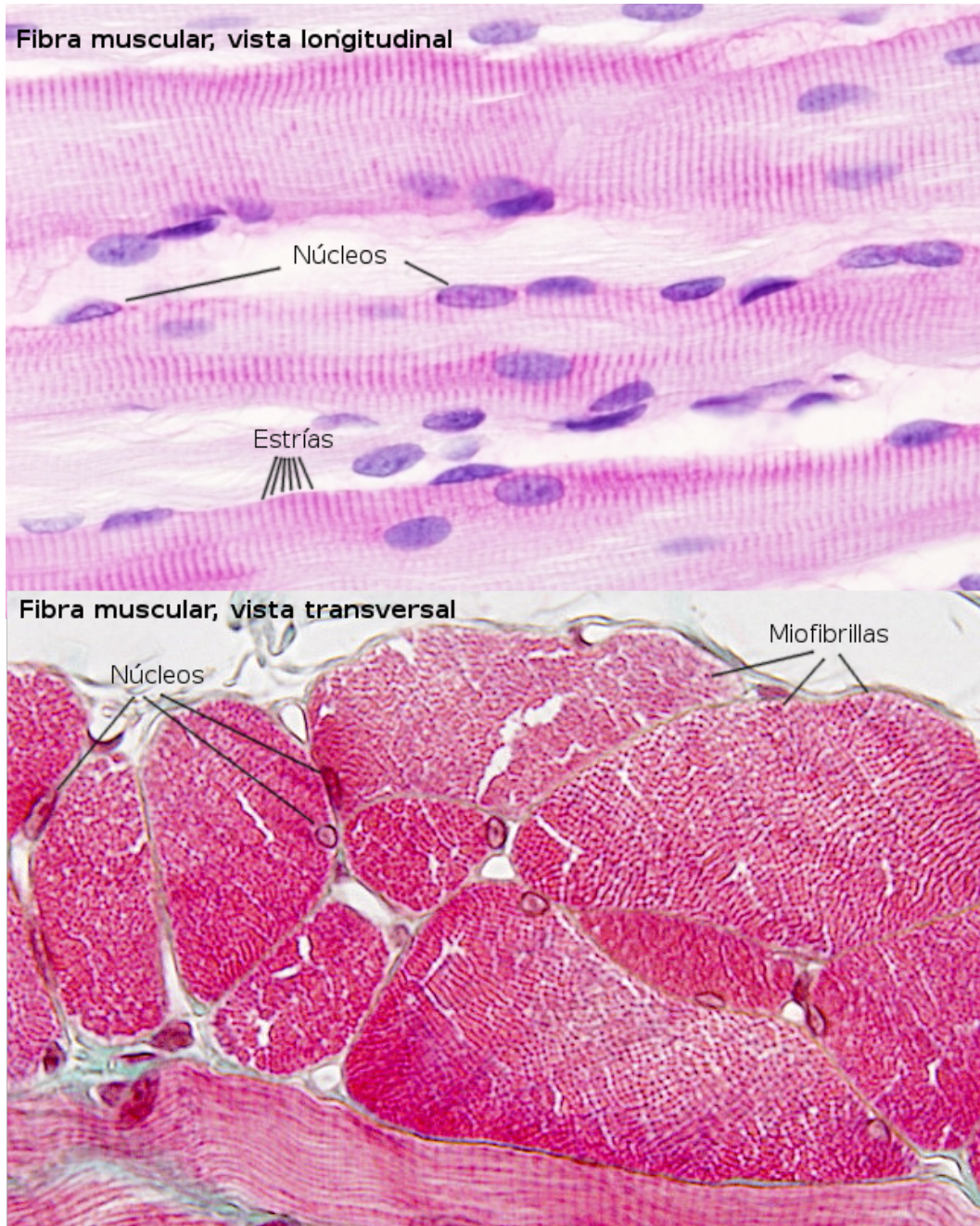


Figura 2: Células musculares esqueléticas estriadas vistas longitudinal (arriba) y transversalmente (abajo).

filamentos de actina depende de su unión simultánea a la tropomiosina. El papel de la tropomodulina es fundamental para establecer la longitud y estabilidad de los filamentos de actina, lo cual determina las propiedades contráctiles de la célula muscular. Por ejemplo, las alteraciones de la tropomodulina provocan filamentos de actina más largos que llevan a rit-

mos de contracción mucho más lentos.

### ***Filamentos gruesos***

***Miosina.*** El filamento grueso del sarcómero está formado por miosina y otras proteínas asociadas (Figura 7). Hay cientos de moléculas de miosina de la clase II en un filamento grueso. La molécula

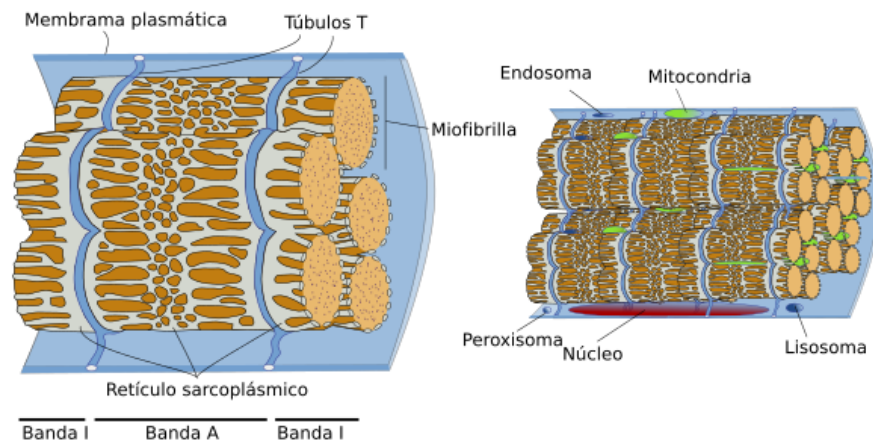


Figura 3: Relación entre los túbulos T y el retículo endoplasmático (sarcoplásmico). Ambos envuelven a las miofibrillas.

miosina posee una parte globular donde se encuentra la cabeza que genera el movimiento y una parte lineal que es la encargada de anclarse a otras miosinas y formar junto a ellas el filamento grueso. Existen varias isoformas de miosina que tienen ligeras diferencias en la zona globular y filamentosa que resultan en diferentes propiedades de contracción, y que se expresan de diferente forma según el tipo de músculo. Los extremos del filamento grueso se interdigitan y solapan con los filamentos de actina. Las cabezas globulares de la miosina forman los puentes con los filamentos de actina que permitirán el movimiento. Aparte de la miosina hay otras proteínas asociadas al filamento grueso entre las que se encuentran la titina, las proteínas C y H localizadas en la zona C, y la AMP-desaminasa.

La línea M es la zona de anclaje de los filamentos gruesos. En ella se encuentran proteínas como la miomesina, la cual une miosina y titina, y que por ello podría ser un elemento estructural importante. También en la línea M está la proteína M, pero sólo en las células de contracción rápida y en las cardíacas. MURF-1 es otra proteína de la línea M que se une a la titina.

### Otras proteínas

La titina se puede considerar como el tercer filamento de los sarcómeros. Tras la actina y la miosina, es la tercera proteína más abundante en el músculo y es la proteína más larga identificada hasta la fecha (38138 aminoácidos). Ancla su extremo N-terminal

en la línea Z y el extremo C-terminal en la línea M. Tanto uno como otro extremos se solapan con los de otras titinas de sarcómeros adyacentes formando así un sistema continuo. Parte de la proteína, localizada en la banda I, tiene propiedades elásticas y parece contribuir a la resistencia al estiramiento de los sarcómeros, además de establecer una longitud máxima para el sarcómero.

La nebulina es otra proteína gigante, que va desde la línea Z hasta el extremo libre de los filamentos de actina. Es una molécula que no puede ser estirada y por ello se cree que controla la longitud exacta de los filamentos de actina, aunque también parece actuar en la regulación de la interacción entre filamentos de actina y de miosina. Curiosamente la nebulina no se ha detectado en el músculo cardíaco, aunque parece haber otras proteínas parecidas que hacen su función.

En torno a la línea Z hay muchos filamentos intermedios que probablemente colaboren en la conexión lateral de las miofibrillas. Aquí se encuentra la desmina, un filamento intermedio que también aparece asociado a los costámeros (ver más abajo), cuya misión es trabar los discos Z y establecer conexiones de estos discos con la membrana plasmática, núcleos, mitocondrias, y probablemente con los microtúbulos. También hay numerosas proteínas que actúan como transductores de señales que pueden alternar su posición entre la línea Z y otras partes de la célula. Hay otras proteínas como la alfa-actinina, que establece enlaces entre los filamentos de actina,

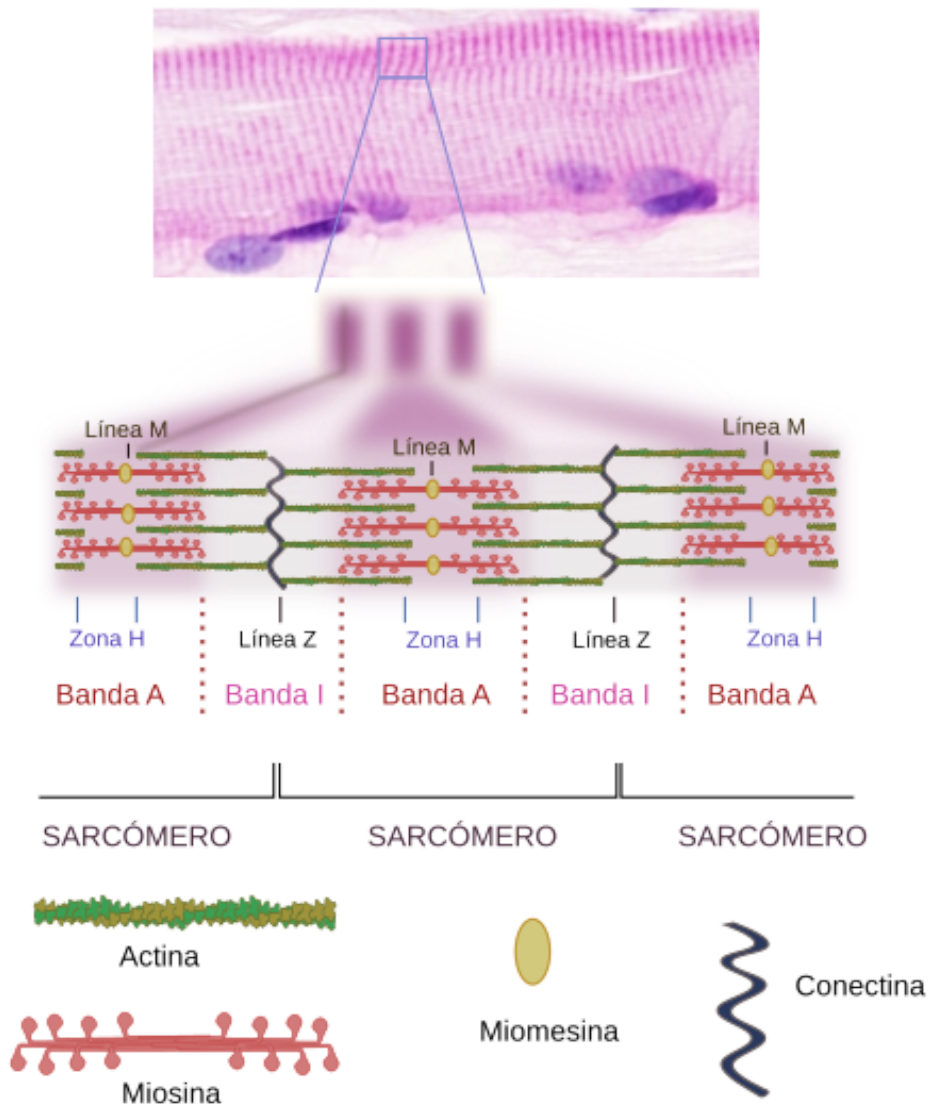


Figura 4: Esquema de un sarcómero.

y la MLP, que ayuda a la integridad del sarcómero y comunicación con los núcleos de la célula. Otras son las proteínas FATZ, las miopaladinas, filamina, telotonina, etcétera.

### Costámeros

Las miofibrillas de las células musculares deben anclarse a proteínas de la membrana plasmática. Los costámeros son agregados proteicos localizados en la

membrana plasmática que sirven de punto de anclaje a las líneas Z y M. La célula muscular está rodeada por una matriz extracelular especial denominada lámina basal que aporta integridad estructural a la célula. Los costámeros son los intermediarios que anclan las miofibrillas a la lámina basal. Entre las proteínas que median la adhesión con la matriz extracelular están las integrinas, que además de adhesión actúan como sensores mecánicos. Una proteína central de los



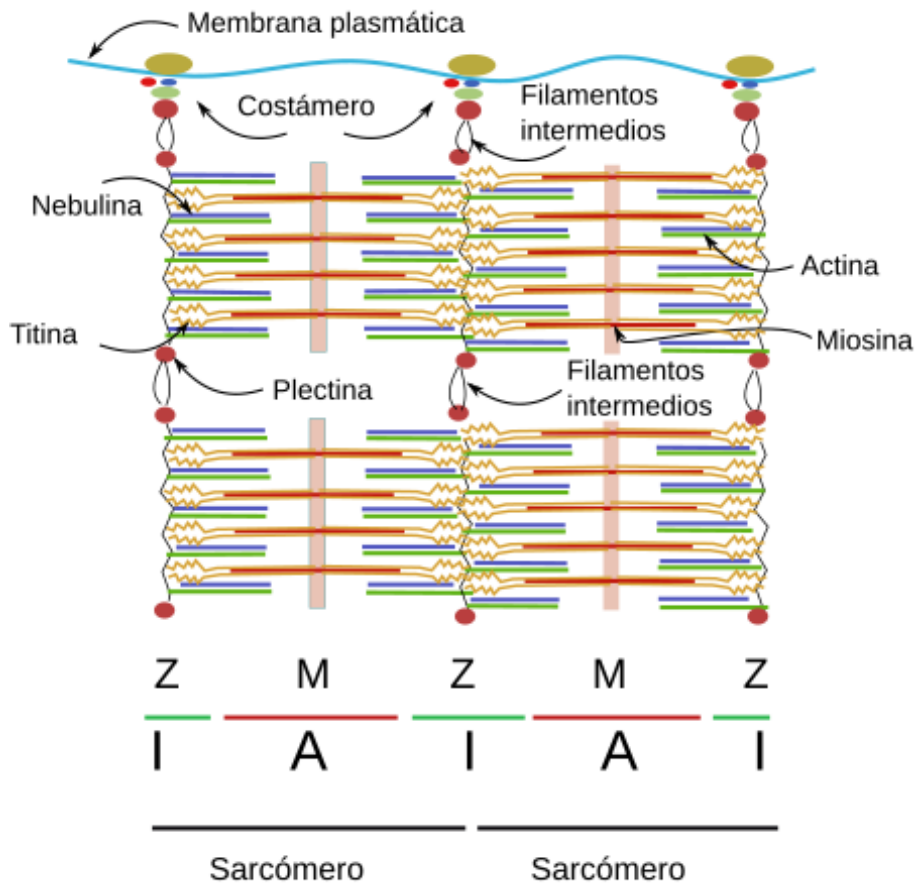


Figura 5: Enlace entre sarcómeros y de éstos con la membrana plasmática (modificado de Clark et al., 2002).

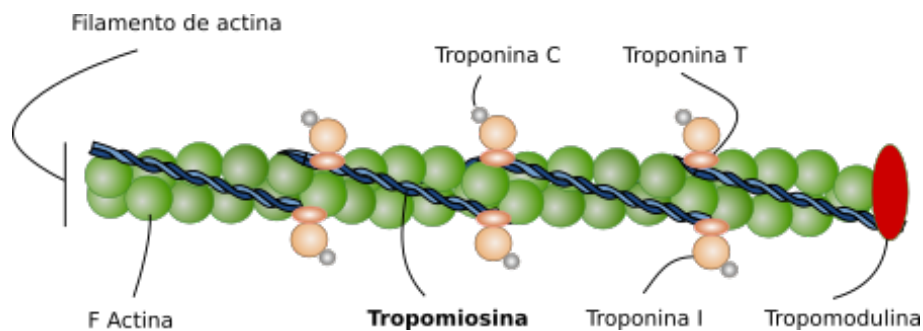


Figura 6: Esquema de la organización de la tropomiosina y troponinas en un filamento de actina.

costámeros es la distrofina que se une a las lamininas de la lámina basal. Mutaciones en la distrofina producen distrofia muscular. La spectrina es otra proteína presente en los costámeros que ayuda en la conexión con el citoesqueleto.

Los filamentos intermedios son elementos del

citoesqueleto que también ayudan a mantener la integridad de la células muscular y colaboran en la unión de las miofibrillas con la membrana plasmática. La plectina, por otra parte, es una molécula importante intermediaria entre las miofibrillas y los filamentos intermedios. Las anquirinas favorecen la asociación de los costámeros y la membrana plasmática, pero

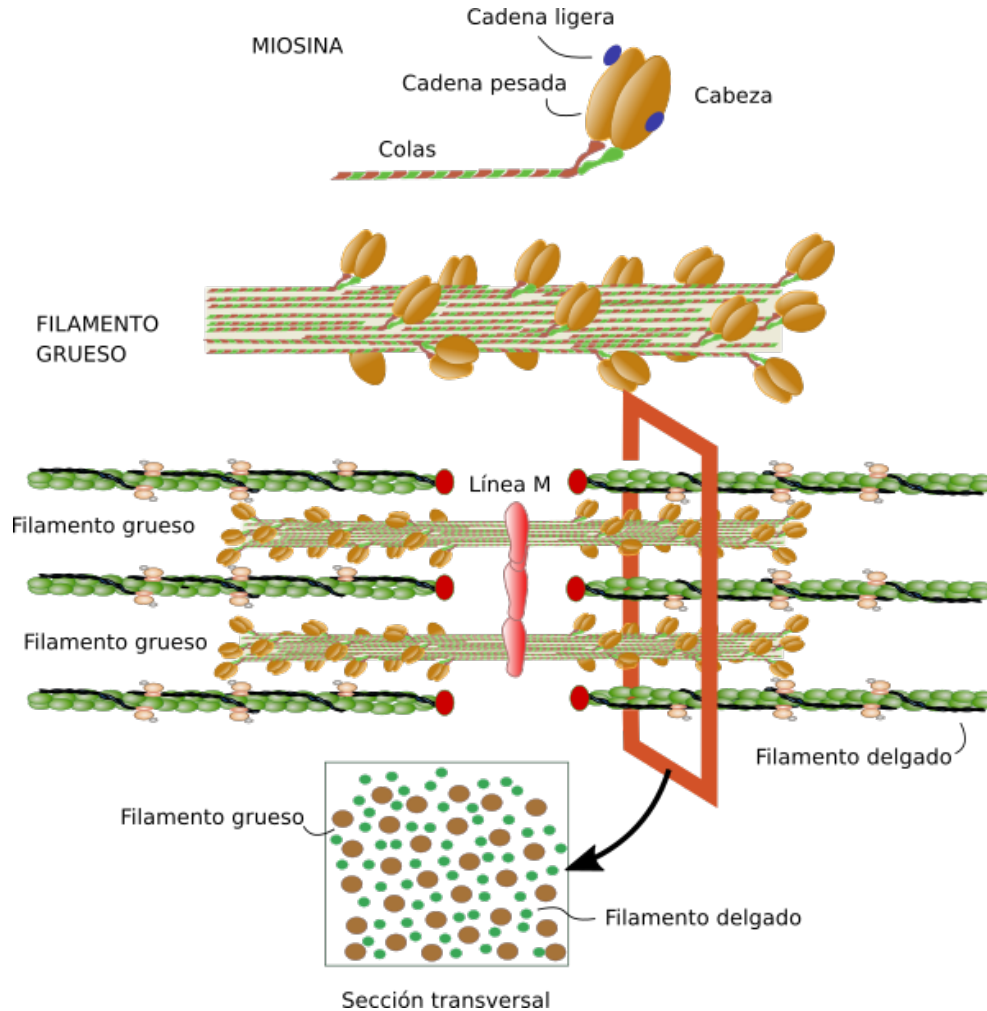


Figura 7: Esquema de la organización del filamento grueso, compuesto por moléculas de miosina enlazadas por sus cabezas.

también ayudan a organizar las proteínas en la membrana como canales y bombas en dominios específicos de la superficie celular.

Hay proteínas asociadas a los sarcómeros que también se han encontrado en el interior del núcleo. Estas proteínas pueden cruzar la envuelta nuclear en los dos sentidos y se cree que son mensajeras que llevan a los núcleos información del estado de los sarcómeros.

### 3. Contracción

La función de los miocitos es la contracción y como resultado se produce el movimiento en los animales. Las células musculares se contraen por la acción de su citoesqueleto. La unidad de contracción se de-

nomina sarcómero, que es la parte de la miofibrilla comprendida entre dos discos Z consecutivos. Esto es aproximadamente unos 4  $\mu\text{m}$  en un músculo relajado. Durante la contracción los discos Z se pueden acercar hasta 1  $\mu\text{m}$  de distancia. Esto ocurre por un acortamiento de la banda I, mientras que la A es de anchura fija. Ocurre porque los filamentos de actina son arrastrados sobre los de miosina II.

El acortamiento de la banda I se explica de la siguiente manera. Los filamentos gruesos están formados de manera que las cabezas de la miosina II, las cuales ejercen una fuerza tractora, se encuentran orientadas de forma antiparalela (Figura 7), de manera que en los dos extremos la fuerza tractora es hacia la zona media del filamento grueso. Lo que arrastran estas

cabezas de miosina II son los filamentos de actina de las bandas I.

El proceso de la contracción muscular empieza con una despolarización de la membrana plasmática y termina con un desplazamiento de los filamentos de miosina sobre los de actina. Es lo que se conoce como el acoplamiento entre excitación y contracción. El mecanismo de contracción y relajación muscular depende del aumento y disminución, respectivamente, de la concentración de calcio libre en el citosol. Fue uno de los primeros descubrimientos cuando se estudió la contracción muscular, el calcio era el activador de la contracción muscular. También se descubrió que el calcio citosólico libre proviene del retículo endoplasmático, y que la bajada de calcio citosólico es porque vuelve a ser secuestrado en este orgánulo y por las mitocondrias. De manera que hay una comunicación rápida entre la excitación de la membrana plasmática y la liberación de calcio desde el retículo.

Los pasos serían los siguientes. 1) Despolarización de la membrana plasmática. 2) Propagación radial de tal despolarización a lo largo de los túbulos T. 3) Detección de la despolarización por los canales dependientes de voltaje tipo L Cav1.1. 4) Interacción alostérica entre los canales de calcio Cav1.1 y los receptores de rianodina RyR1 de la membrana del retículo. Aquí es donde se produce el acoplamiento entre despolarización y la contracción. 5) Los canales RyR1 permiten la liberación de calcio desde el retículo endoplasmático y aumenta su concentración en el citosol. 6) Activación de los elementos del sarcómero y contracción celular. 7) Sistemas de amortiguación de la concentración de calcio y desaparición del calcio citoplasmático mediado por su incorporación en las mitocondrias, transporte por el intercambiador  $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$  y su recaptación final por el retículo mediado por SERCA (*smooth endoplasmic reticulum calcium adenosin*).

Curiosamente, en las células musculares esqueléticas, al contrario que en las cardíacas, no se necesita una entrada masiva de calcio desde el exterior celular para activar la contracción de la célula.

#### 4, Inervación

Los miocitos están inervados por neuronas denominadas neuronas motoras, o motoneuronas, localizadas en la médula espinal y en el tronco encefálico. Cada neurona es capaz de inervar a varios miocitos (una neurona más los miocitos inervados por ella constituyen lo que se llama unidad motora), pero cada miocito está inervado por una sola motoneurona. Los axones de las motoneuronas terminan sobre los miocitos formando una estructura denominada placa motora o unión neuromuscular. Es una sinapsis especial establecida por el terminal axónico y la membrana del miocito, todo ello cubierto por expansiones gliales de las células de Schwann. El neurotransmisor implicado en las placas motoras es la acetilcolina. También hay una inervación sensitiva que se compone de los receptores encapsulados y de los receptores tendinosos, los cuales llevan información sobre el estado de contracción y posición de las células musculares.

#### 5. Tipos

Mediante técnicas histoquímicas se pueden detectar tres tipos de células musculares: rojas, claras e intermedias. Los tres tipos están presentes en todos los músculos pero su proporción varía según la función particular de dicho músculo. La diferencia entre ellos es la presencia de más o menos mioglobina, que es una proteína presente en el interior de la célula y con capacidad para transportar oxígeno. Así, las fibras rojas son células de pequeño tamaño con una gran concentración de mioglobina en su interior y con muchas mitocondrias, y esto les permite una contracción lenta y sostenida, por ejemplo en aquellas que permiten mantener la postura. Las fibras blancas poseen menos mioglobina y menos mitocondrias, y tienen un tamaño celular mayor. Son células con capacidad para una contracción rápida, pero se fatigan fácilmente. Estos músculos participan en los movimientos precisos y rápidos. Las fibras intermedias tienen propiedades mixtas.

#### Bibliografía

Calderón JC, Bolaños P, Caputo C. 2014. The excitation-contraction coupling mechanism in skeletal muscle. *Biophysical reviews*. 6: 133-160. DOI 10.1007/s12551-013-0135-x.

Clark KA, McElhinny AS, Beckerle MC, Gregorio CC. 2002. Striated muscle cytoarchitecture: an intricate web of form and function. *Annual review of cell and development biology*. 18: 637-706.



## 2 Muscular esquelético (resumen)

Las células musculares esqueléticas estriadas forman los músculos de contracción voluntaria, los cuales normalmente están anclados a los huesos mediante los tendones, aunque también los hay no asociados a huesos. Estas células pueden acortarse en longitud provocando la contracción del músculo, y por ello el movimiento.

### 1. Morfología

Son células muy largas, también llamadas fibras musculares, pudiendo ir desde varios milímetros hasta más de un metro de longitud, y de unos 10 a 100 micrómetros de diámetro. Sus numerosos núcleos se sitúan justo debajo de la membrana plasmática, denominada sarcolema, lo que deja la mayor parte del espacio celular para la maquinaria de contracción (Figuras 8 y 9).

El citoesqueleto es el principal componente de estas células, formado sobre todo por filamentos de actina y de miosina II. Ambos se asocian en haces denominados miofibrillas. Cada miofibrilla está rodeada por membranas del retículo endoplasmático liso, denominado sarcoplásmico. Entre las miofibrillas también hay mitocondrias y glucógeno.

El nombre de célula muscular esquelética estriada se debe al patrón de bandas claras y oscuras, a modo de estrías, perpendiculares al eje mayor celular, consecuencia de la superposición de los filamentos del citoesqueleto. Las bandas oscuras se denominan bandas A y las claras bandas I. En el interior de ambas bandas se pueden observar unas líneas divisorias denominadas discos Z y discos H, respectivamente. La porción de miofibrillas comprendida entre dos discos Z se denomina sarcómero (Figura 10). Los sarcómeros son el resultado de la organización de una gran cantidad de proteínas con diferentes funciones.

### 2. Organización molecular del citoesqueleto

La organización interna de la célula muscular está condicionada por la disposición de los filamentos gruesos, delgados y de una serie enorme de proteínas asociados a ellos (Figura 11).

### *Filamentos delgados*

**Actina.** Es el principal componente del denominado filamento delgado del sarcómero. Cada filamento de actina está asociado con las proteínas tropomiosina y troponina (Figura 12). Los filamentos maduros de actina miden aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  en longitud.

**Tropomiosina.** Las hileras de tropomiosina se extienden a lo largo de todo el filamento de actina. Su principal papel, junto con la troponina, es regular la interacción entre los filamentos de actina y las cabezas de miosina.

**Troponina.** Permite o evita la interacción entre filamentos de actina y miosina. El papel de esta molécula es menos conocido pero el 25 % de las cardiomiopatías hipertróficas se atribuyen a mutaciones en las troponinas.

**CapZ y tropomodulina.** Son moléculas que se unen a los extremos de los filamentos de actina controlando su elongación y acortamiento. CapZ se une al extremo + y la tropomodulina se une al extremo menos, el extremo libre. CapZ estabiliza el filamento de actina y la tropomodulina es importante para establecer la longitud y estabilidad de los filamentos de actina.

### *Filamentos gruesos*

**Miosina.** El filamento grueso está formado por cientos de moléculas de miosina de la clase II y otras proteínas asociadas. Las miosinas poseen una parte globular que genera el movimiento y una parte filamentososa encargada de anclarse y formar, junto con el resto de moléculas de miosina, el filamento grueso (Figura 13). Las cabezas globulares de la miosina forman los puentes con los filamentos de actina que permitirán el movimiento. La línea M es la zona de anclaje de los filamentos gruesos.

### *Otras proteínas*

**Titina.** Se puede considerar como el tercer filamento de los sarcómeros. Tras la actina y la miosina, es la tercera proteína más abundante en el músculo y la más larga identificada hasta la fecha (38138 aminoácidos). Tiene propiedades elásticas y parece contribuir a la resistencia al estiramiento de los sarcómeros, además de establecer la longitud máxima

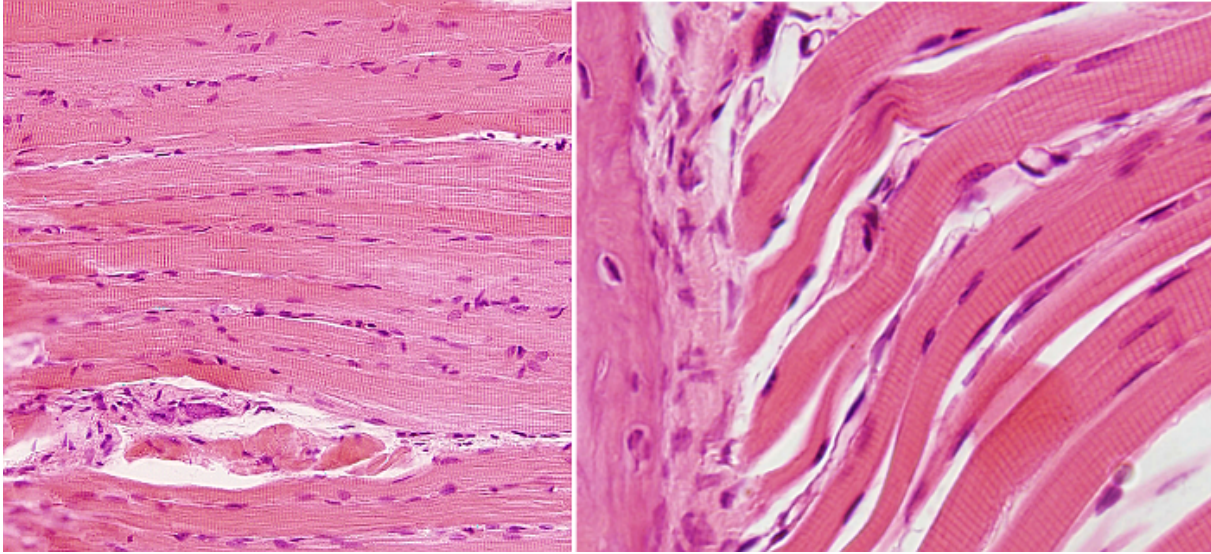


Figura 8: Células musculares estriadas esqueléticas de la lengua de rata. En la imagen de la derecha se muestra el punto de unión al hueso hioides, no se forma tendón en este caso.

de éstos.

**Nebulina.** Es otra proteína gigante pero que no puede ser estirada y por ello se cree que controla la longitud exacta de los filamentos de actina.

En torno a la línea *Z* hay muchos filamentos intermedios que probablemente colaboran en la conexión lateral de las miofibrillas y en el establecimiento de conexiones de los discos *Z* con la membrana plasmática, núcleos, mitocondrias, y posiblemente con los microtúbulos. Costámeros

Los costámeros son agregados proteicos localizados en la membrana plasmática que sirven de punto de anclaje a las miofibrillas en las líneas *Z* y *M*. Son los intermediarios, junto con las proteínas integrinas, que permiten el anclaje de las miofibrillas a la lámina basal, que es la matriz extracelular que rodea a la célula.

### **Funcionamiento**

Las células musculares se contraen por la acción de su citoesqueleto. La unidad de contracción es el sarcómero, que mide aproximadamente unas 4  $\mu\text{m}$  en un músculo relajado. Durante la contracción los discos *Z* se pueden acercar hasta 1  $\mu\text{m}$  de distancia porque los filamentos de actina son arrastrados sobre los de miosina II. Los filamentos de miosina II están

organizados para ejercer una fuerza tractora que arrastra a los filamentos de actina anclados a las bandas *I*.

### **3. Inervación**

Los miocitos están inervados por las motoneuronas, localizadas en la médula espinal y en el tronco encefálico. Cada motoneurona es capaz de inervar a varios miocitos, pero cada miocito está inervado por una sólo motoneurona. Los axones terminan sobre los miocitos formando las denominadas placas motoras o uniones neuromusculares. También hay una inervación sensitiva que informa sobre el estado de contracción y posición de las células musculares.

### **4. Función**

La función de los miocitos es la contracción y como resultado la producción de movimiento. Hay tres tipos de células musculares esqueléticas: rojas, claras e intermedias. Los tres tipos están presentes en todos los músculos pero su proporción varía según la función particular de dicho músculo. Las fibras rojas son células de pequeño tamaño, con una contracción lenta y sostenida, por ejemplo para mantener la postura. Las fibras blancas tienen capacidad para una contracción rápida, pero se fatigan fácilmente. Estos músculos participan en los movimientos precisos



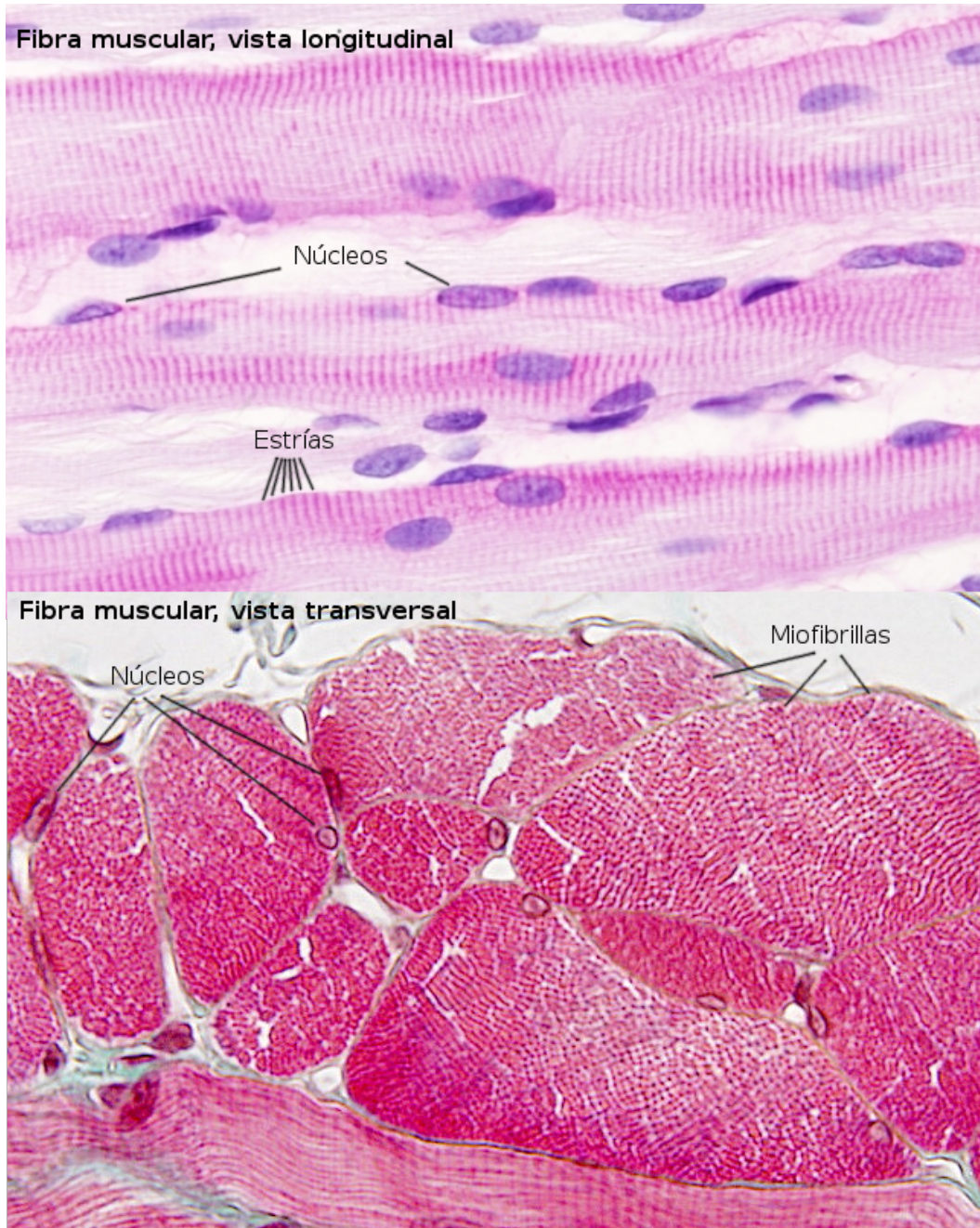


Figura 9: Células musculares esqueléticas estriadas vistas longitudinal (arriba) y transversalmente (abajo).

y rápidos. Las fibras intermedias tienen propiedades mixtas.

#### Bibliografía

Calderón JC, Bolaños P, Caputo C. 2014. The excitation-contraction coupling mechanism in skeletal muscle. *Biophysical reviews*. 6: 133-160. DOI

10.1007/s12551-013-0135-x.

Clark KA, McElhinny AS, Beckerle MC, Gregorio CC. 2002. Striated muscle cytoarchitecture: an intricate web of form and function. *Annual review of cell and development biology*. 18: 637-706.

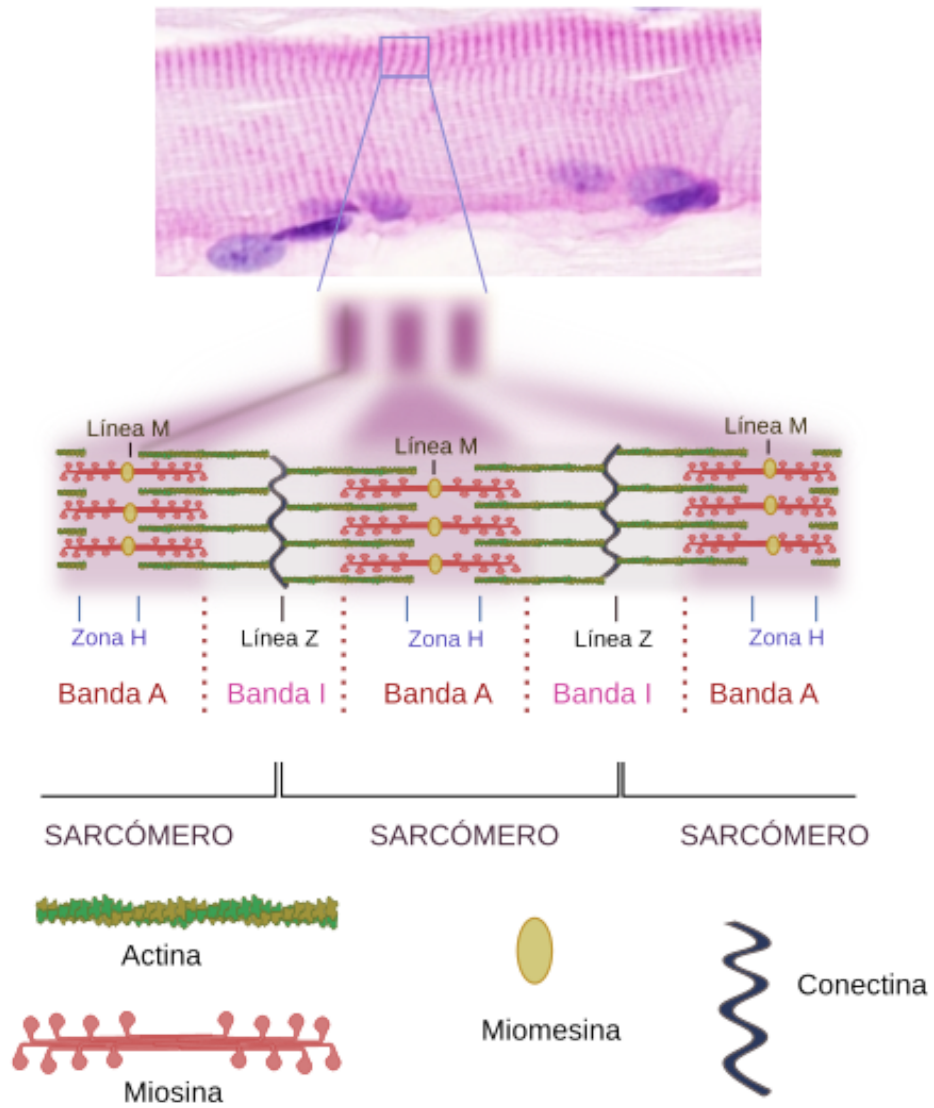


Figura 10: Esquema de un sarcómero.



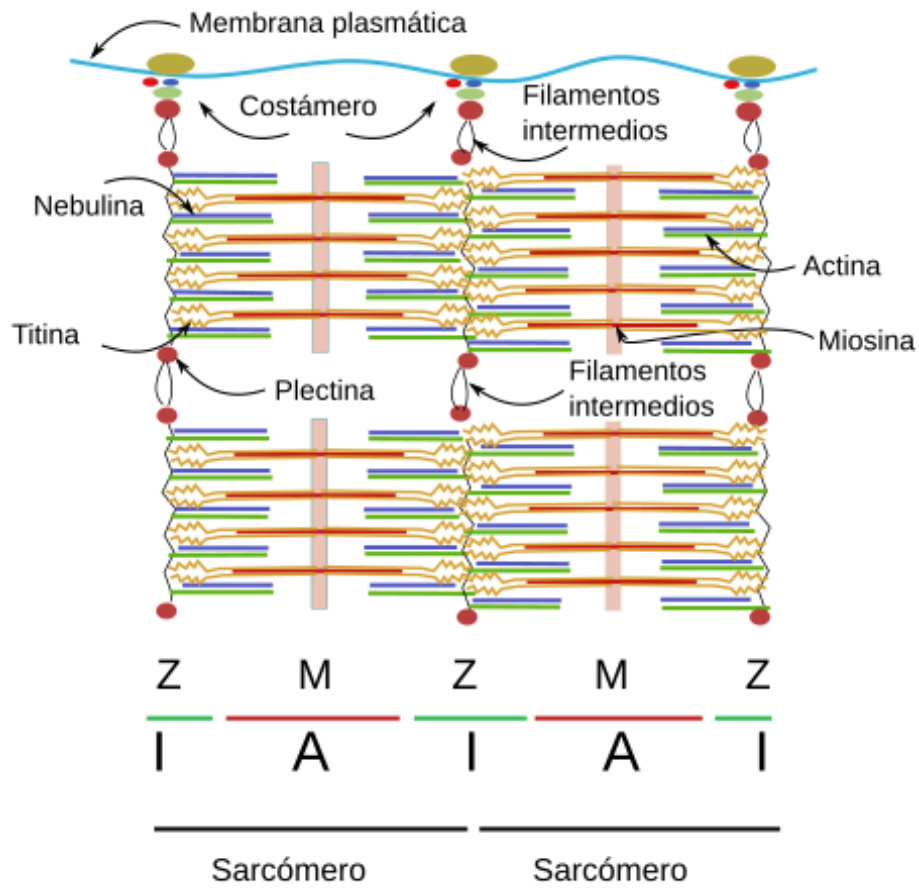


Figura 11: Enlace entre sarcómeros y de éstos con la membrana plasmática (modificado de Clark et al., 2002).

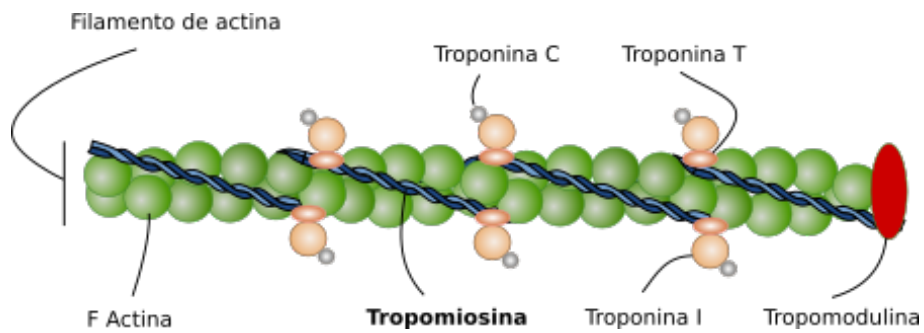


Figura 12: Esquema de la organización de la tropomiosina y troponinas en un filamento de actina.

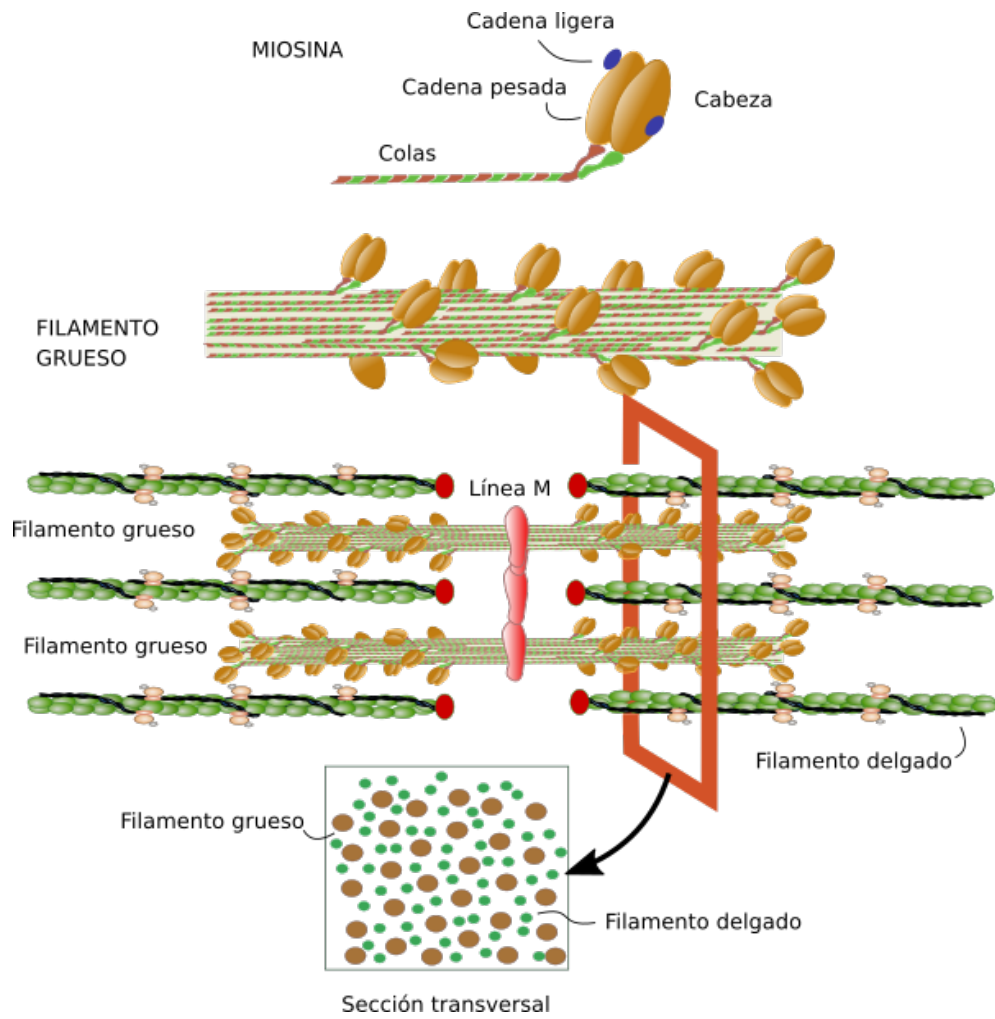


Figura 13: Esquema de la organización del filamento grueso, compuesto por moléculas de miosina enlazadas por sus cabezas.