

ȚESUTURILE MUSCULARE

Contractia este proprietatea protoplasmei unor celule prin care se realizează modificarea formei, diviziunea și chiar deplasarea celulelor. Ea este determinată de prezența, într-o cantitate mai mare sau mai mică, a unor proteine specifice capabile de a efectua un lucru mecanic, numite **proteine contractile**. La animalele pluricelulare, proteinele contractile au o dezvoltare maximă în celulele musculare.

Celulele musculare în cursul evoluției ontogenetice au căpătat o înaltă diferențiere, proteinele contractile fiind organizate în miofilamente, vizibile la microscopul electronic și în miofibrile, evidente la microscopul optic. Numite și **fibre musculare**, datorită formei lor alungite, aceste celule sunt capabile de a răspunde prin contracție la stimuli adecvați din mediul extern sau intern, prin transformarea energiei chimice a constituenților celulari în energie mecanică.

După structura microscopică, originea embriologică și localizarea anatomică, există trei varietăți de țesuturi musculare:

I. țesutul muscular striat scheletic, format din **celule multinucleate** cu o striație transversală caracteristică; este prezent în musculatura scheletică, musculatura limbii, a faringelui și laringelui, intră în structura sfincterelor anal și vezical extern, etc. Prezintă contracții voluntare fiind inervat de sistemul nervos somatic;

II. țesutul muscular striat cardiac, format din **celule uninucleate** jonctionate între ele prin **discuri intercalare**. Prezintă o striație transversală similară cu a fibrelor musculare striate scheletale și contracții involuntare, fiind inervat de sistemul nervos vegetativ. În structura sa se disting două varietăți de fibre musculare:

- **țesutul muscular striat miocardic** care asigură lucrul mecanic al cordului;

- **țesutul muscular excito-conductor** format din celule musculare cardiace cu caracter embrionar care generează și conduc unda de depolarizare.

III țesutul muscular neted sau visceral, format din celule fuziforme, uninucleate, fără striație transversală, cu contracție involuntară, fiind inervat de sistemul nervos vegetativ.

Toate aceste varietăți au caractere comune, și anume:

- elementele componente au o formă alungită, de unde și denumirea de **fibre musculare**;
- conțin în citoplasmă **miofilamente**;
- din punct de vedere biochimic, miofilamentele sunt formate din **proteine contractile** și **proteine reglatoare**;
- din punct de vedere funcțional toate sunt capabile de a efectua un **lucru mecanic**.

Histogeneză

Țesuturile musculare se dezvoltă din **mezoderm**, cu excepția mușchilor irisului, corpului ciliar, mușchiului erector al firului de păr și celulelor mioepiteliale care se dezvoltă din ectoderm.

Din țesutul mezenchimatos, unele celule se alungesc și se diferențiază în **mioblaste**. Acestea prezintă inițial în citoplasmă formațiuni granulare care, prin fuzionare, vor forma miofibrilele. Miofibrilele la început sunt izolate în citoplasmă dar foarte repede se organizează în fascicule.

Primele mioblaste apar în săptămâna a V-a de viață intrauterină în primordiul esofagului.

Fibrele musculare striate scheletale apar puțin mai târziu, la începutul lunii a III-a, după ce fibra nervoasă eferentă ia contact cu mioblastele. Din acest moment în citoplasma mioblastelor apar miofibrile izolate sau dispuse în fascicule cu o structură striată transversal, formată din benzi clare și întunecate dispuse alternant de-a lungul miofibrilelor. Inițial, miofibrilele sunt dispuse la periferia mioblastului, iar nucleul se află central; din luna a V-a, prin înmulțirea miofibrilelor, nucleul este împins spre periferie.

Din luna a VI-a mioblastele nu se mai divid, fibrele musculare crescând în dimensiuni.

Fusurile neuromusculare se diferențiază în luna a III-a, iar plăcile motorii se diferențiază din luna a IV-a de viață intrauterină.

Mușchiul cardiac derivă din mezenchimul care înconjoară tubul cardiac primitiv, printr-un proces similar cu histogeneza fibrelor scheletale. Apariția discurilor intercalare este evidentă în ultima parte a vieții fatale.

1. Țesutul muscular striat scheletic

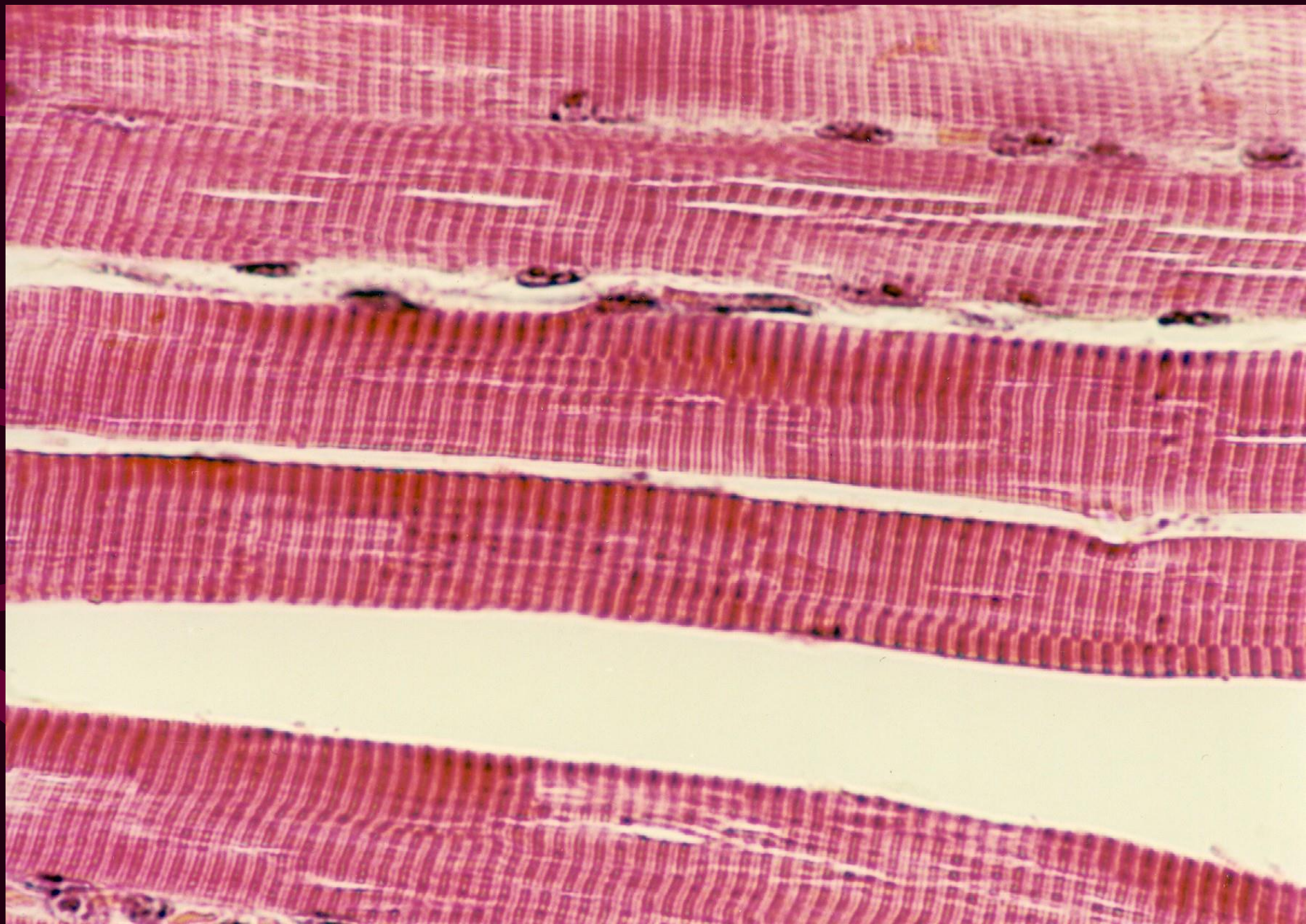
Este cea mai dezvoltată varietate de țesut muscular. Intră în alcătuirea tuturor mușchilor scheletici, formează musculatura cavității bucale, a faringelui, a laringelui și a jumătății superioare a esofagului, a sfincterelor anal și uretral extern, precum și mușchii extrinseci ai globilor oculari.

Mușchiul scheletic este format din două componente:

- **fibrele musculare**, componenta dominantă cantitativ și
- **țesutul conjunctiv**.

Fibra musculară este unitatea structurală și funcțională a țesutului muscular striat. În decursul evoluției filogenetice, ca o adaptare morfofiziologică la efectuarea unui lucru mecanic intens (poate efectua un lucru mecanic de peste 1000 de ori greutatea sa), fibrele musculare scheletale și-au pierdut caracterul celular și s-au transformat în formațiuni citoplasmatiche multinucleate de tip *sincițial* (rezultate din fuziunea mioblastelor) și nu de tip plasmodial.

Privite la microscopul optic, în secțiune longitudinală, aceste fibre prezintă o striație transversală regulată, caracteristică, alcătuită din benzi clare și benzi întunecate.



Fibra musculară striată scheletală are o formă cilindrică, cu capetele rotunjite sau ușor ramificate, având lungimea variabilă de la câțiva milimetri (în mușchii urechii medii) până la 30-35 centimetri (fibrelor musculare din mușchiul Sartorius). Lungimea fibrelor musculare poate fi identică cu cea a mușchiului din care face parte dar, de regulă, fibrelor musculare au o lungime mai mică decât a mușchiului, ele inserându-se cu un capăt pe septurile conjunctive din interiorul mușchiului.

Surprinse în secțiune transversală ele au un aspect rotund sau poligonal, cu un diametru de 10-100 μm .

Dimensiunile fibrelor musculare variază de la un mușchi la altul și de la un organism la altul în funcție de starea de nutriție (sunt slab dezvoltate la copiii distrofici), vârstă (sunt mai voluminoase la adulții tineri), sex (hormonii androgeni determină o dezvoltare accentuată a musculaturii scheletice) și de efortul fizic depus (efortul intens duce la hipertrofie musculară caracterizată prin sporirea numerică a miofibrilelor, pe când imobilizarea prelungită duce la atrofie).

1.1. Structura fibrei musculare striate scheletice

Studiate cu ajutorul microscopului optic pe preparatele histologice colorate uzual, fibrele musculare striate scheletice prezintă:

- citoplasma sau *sarcoplasma* (gr. *sarx* = *carne*) abundentă, cu numeroase miofibrile dispuse în lungul fibrei, alcătuite din discuri clare și întunecate;
- *nucleii* dispuși sub sarcolemă;
- învelișul celular sau *sarcolema* la periferie.

1.1.1. Sarcoplasma

Sarcoplasma fibrei musculare scheletice este similară altor celule, fiind componenta cea mai abundentă. Este formată din hialoplasmă, organite comune, organite specifice și incluzii celulare.

Trebuie arătat că organitele comune sunt reprezentate de cantități mici de reticul endoplasmic rugos și ribozomi dispuși perinuclear, ceea ce demonstrează lipsa sintezei proteinelor de export, un aparat reticular Golgi redus și lizozomi puțini, dispuși juxtenuclear.

Mitocondriile sunt numeroase, dispuse în șiraguri printre miofibrile sau subplasmalemal. Prezența lor în cantitate mare se datorează consumului energetic al fibrei musculare striate, mitocondriile fiind principalii furnizori de ATP (adenozintrifosfat).

Reticulul endoplasmic neted (sarcoplasmic) prezintă un aspect particular ceea ce a făcut pe unii autori să-l considere ca organit specific. La microscopul electronic acesta apare format din numeroși tubi cu diametrul de 30-60 nm, cu orientare în lungul miofibrilelor, anastomozăți între ei prin tuburi transversale, alcătuind "**sistemul L**". La nivelul joncțiunii dintre discul clar și discul întunecat reticulul sarcoplasmic prezintă niște dilatații de 40-100 nm numite **cisterne terminale**. Ele au rolul de a stoca ionii de calciu care urmează să fie eliberați în sarcoplasmă pentru declanșarea contracției.

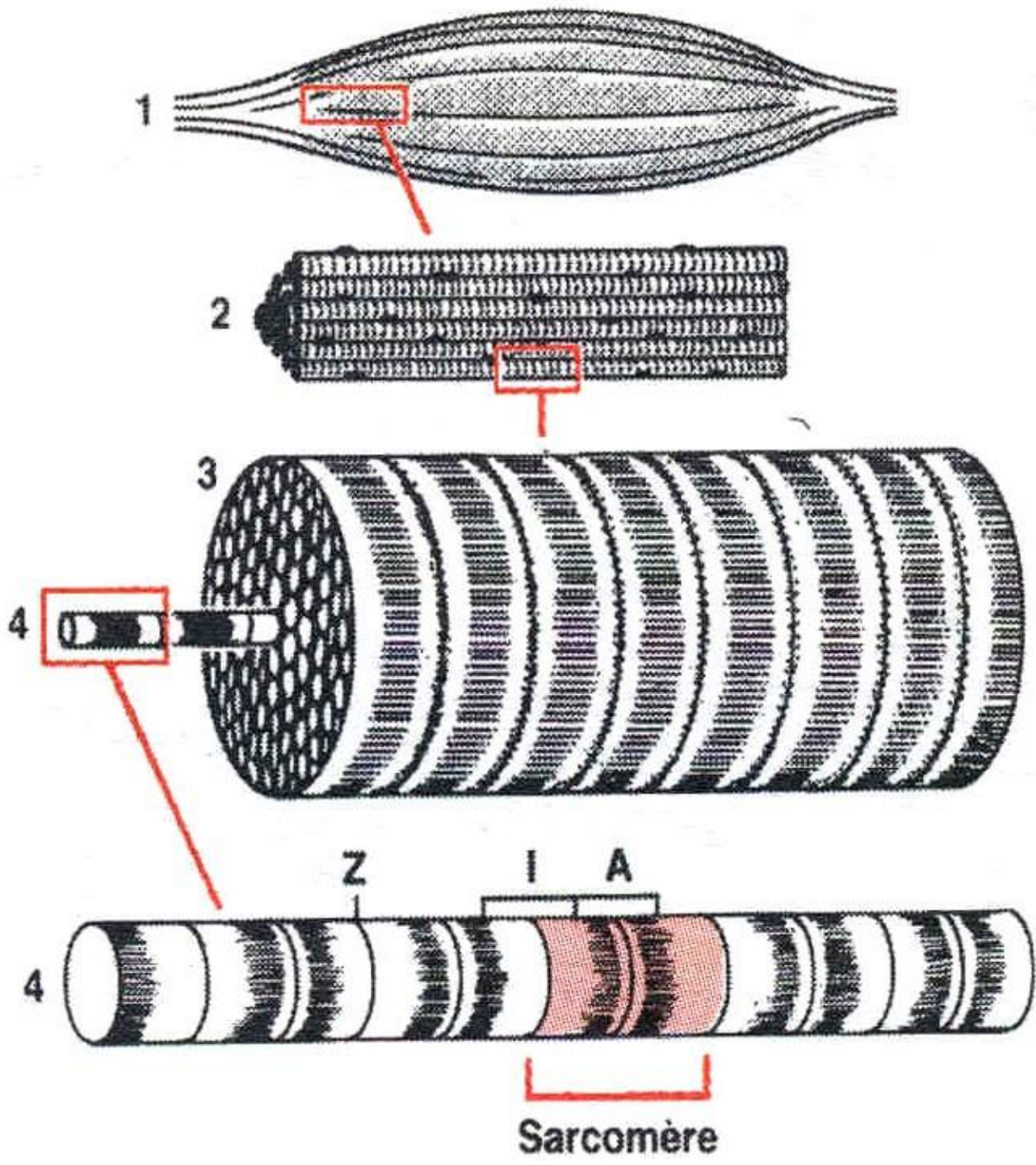
Acumularea ionilor de calciu în interiorul reticulului sarcoplasmic și în special în cisternele terminale se face împotriva unui gradient de concentrație de aproximativ 10 000-100 000, printr-un mecanism activ, cu consum de energie, prin intermediul unei pompe Ca^{2+} -ATP-ază.

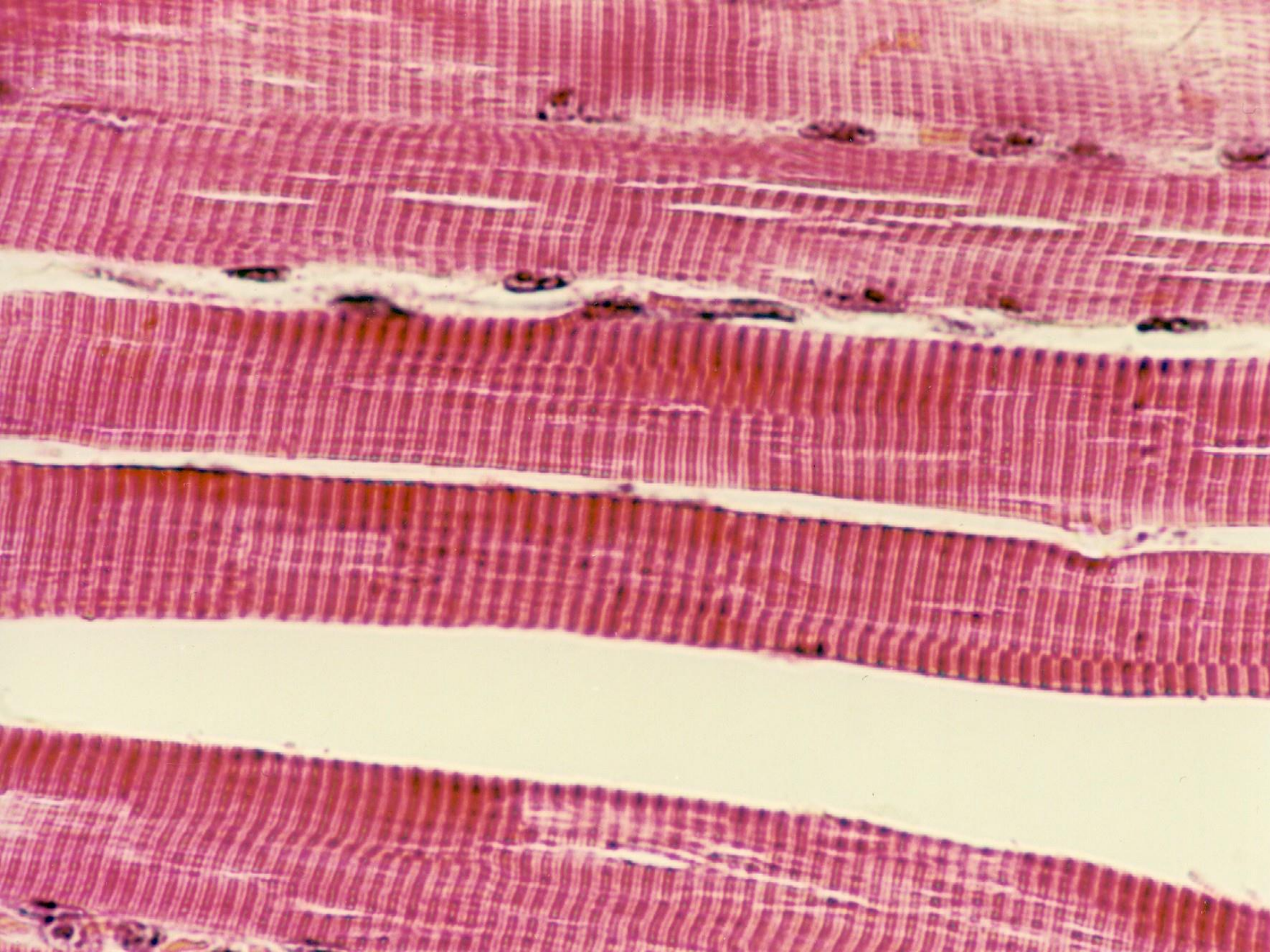
Cisternele terminale vin în contact cu niște invaginații ale plasmalemei denumite **tubi T**. De regulă, cisternele terminale se dispun câte una de-o parte și de alta a tubilor T constituind o **triadă**. Triadele au un rol esențial în cuplarea excitației cu contracția.

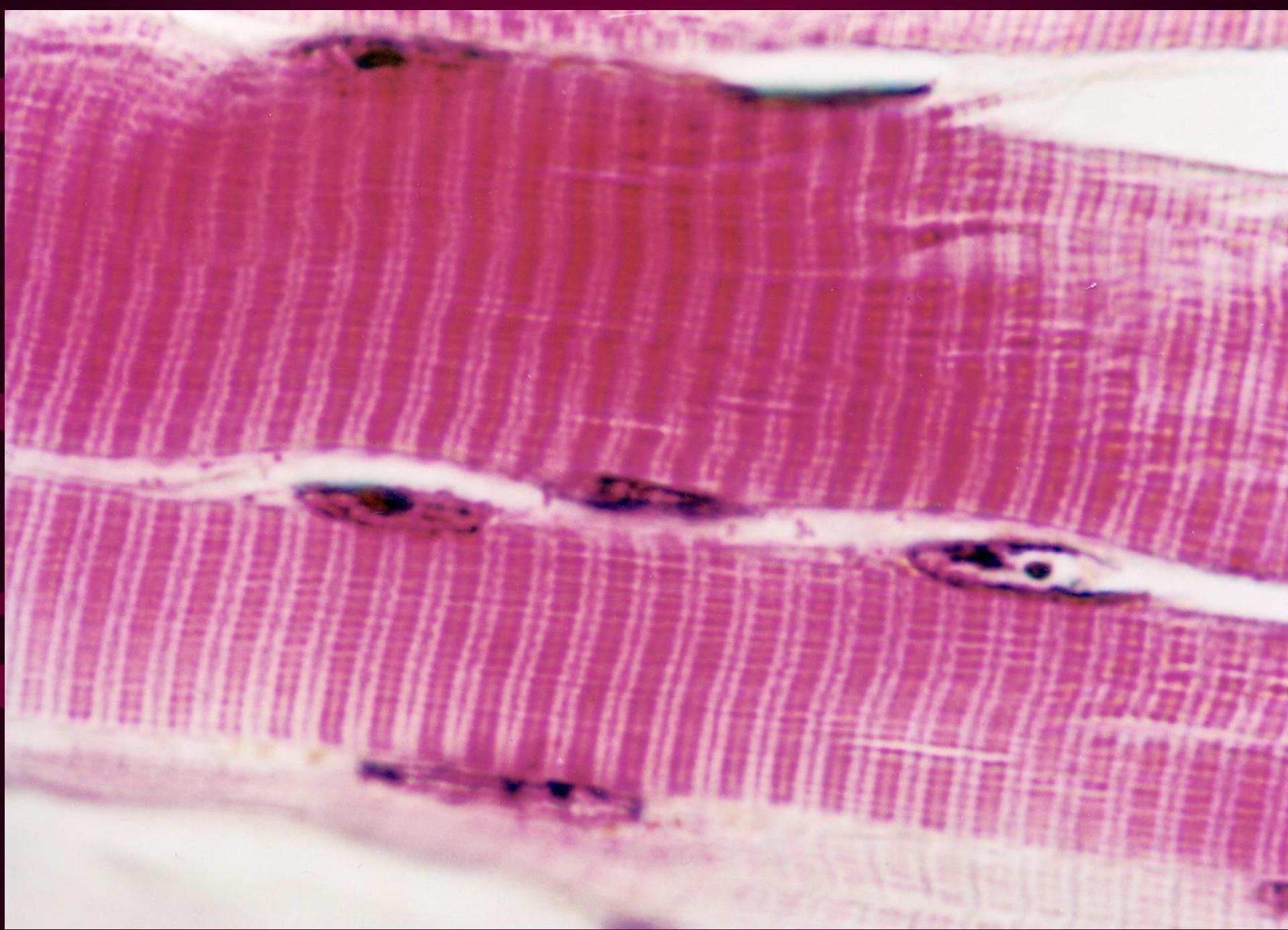
Miofibrilele sunt organitele specifice fibrelor musculare, ele reprezentând substratul contractil. În fibrele musculare scheletice numărul acestora este variabil în funcție de grosimea fibrei, apreciindu-se că o fibră musculară conține de la câteva sute la câteva mii de miofibrile. Miofibrilele ocupă cea mai mare parte din volumul sarcoplasmic (aproximativ 80%) și se dispun paralel cu axul lung al fibrei. Au o grosime de 0,2-2 microni și o lungime egală cu a fibrei musculare din care fac parte.

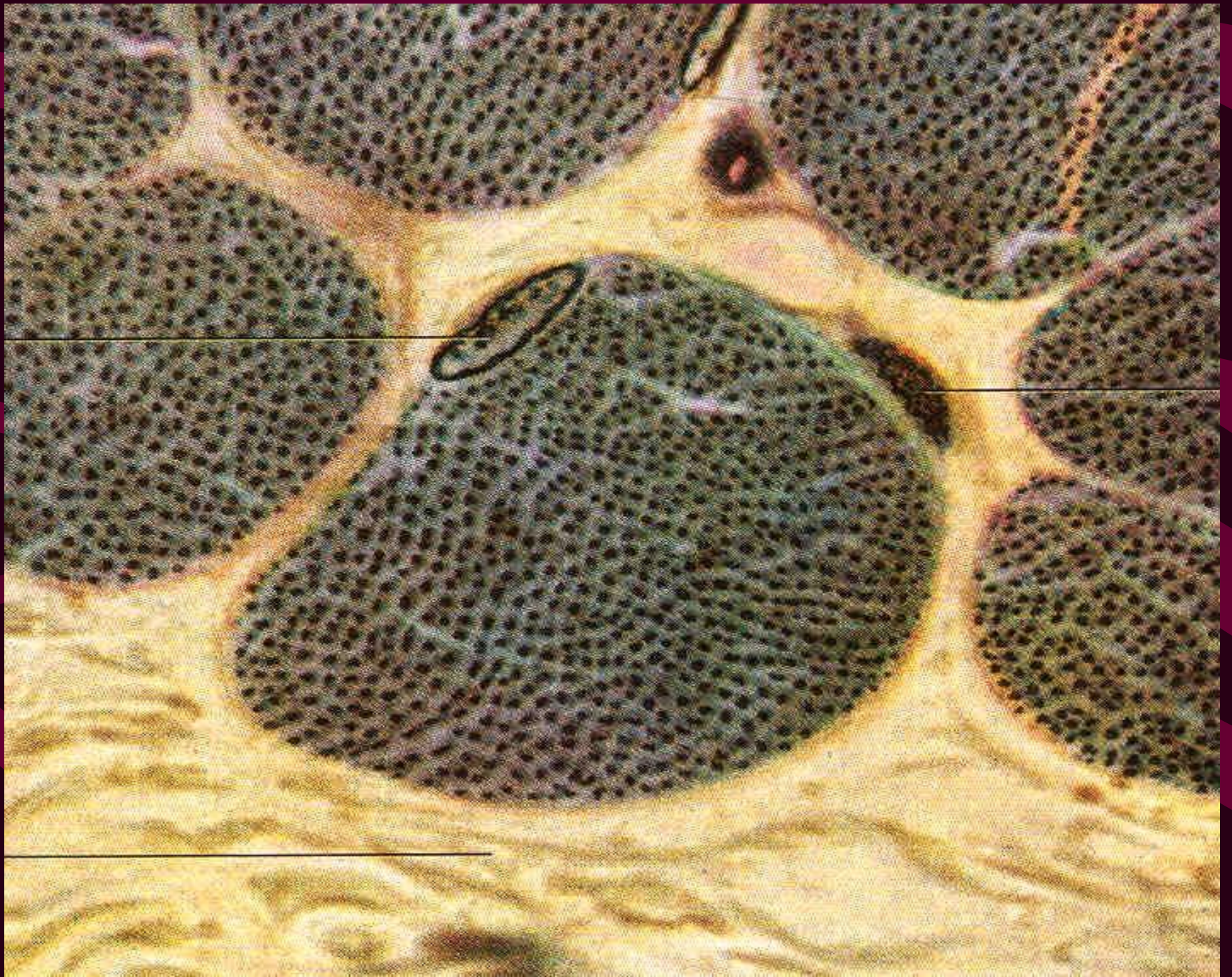
În fibrele musculare mai groase repartitia acestora în sarcoplasmă este neuniformă, apărând la microscopul optic sub formă de fascicule cu orientare longitudinală, cunoscute din histologia clasică sub numele de **colonetele Leydig**. Pe secțiune transversală miofibrilele apar în sarcoplasmă sub formă de puncte fine, grupate, separate de hialoplasmă, formând **câmpurile lui Cohnheim**.

Studiile de microscopie optică și electronică au evidențiat faptul că miofibrilele sunt alcătuite dintr-o succesiune alternantă de discuri clare și discuri întunecate, dispuse la același nivel la toate miofibrilele componente ale fibrei musculare, atât în repaus cât și în timpul contracției, ceea ce conferă fibrei musculare un aspect particular, striat transversal.





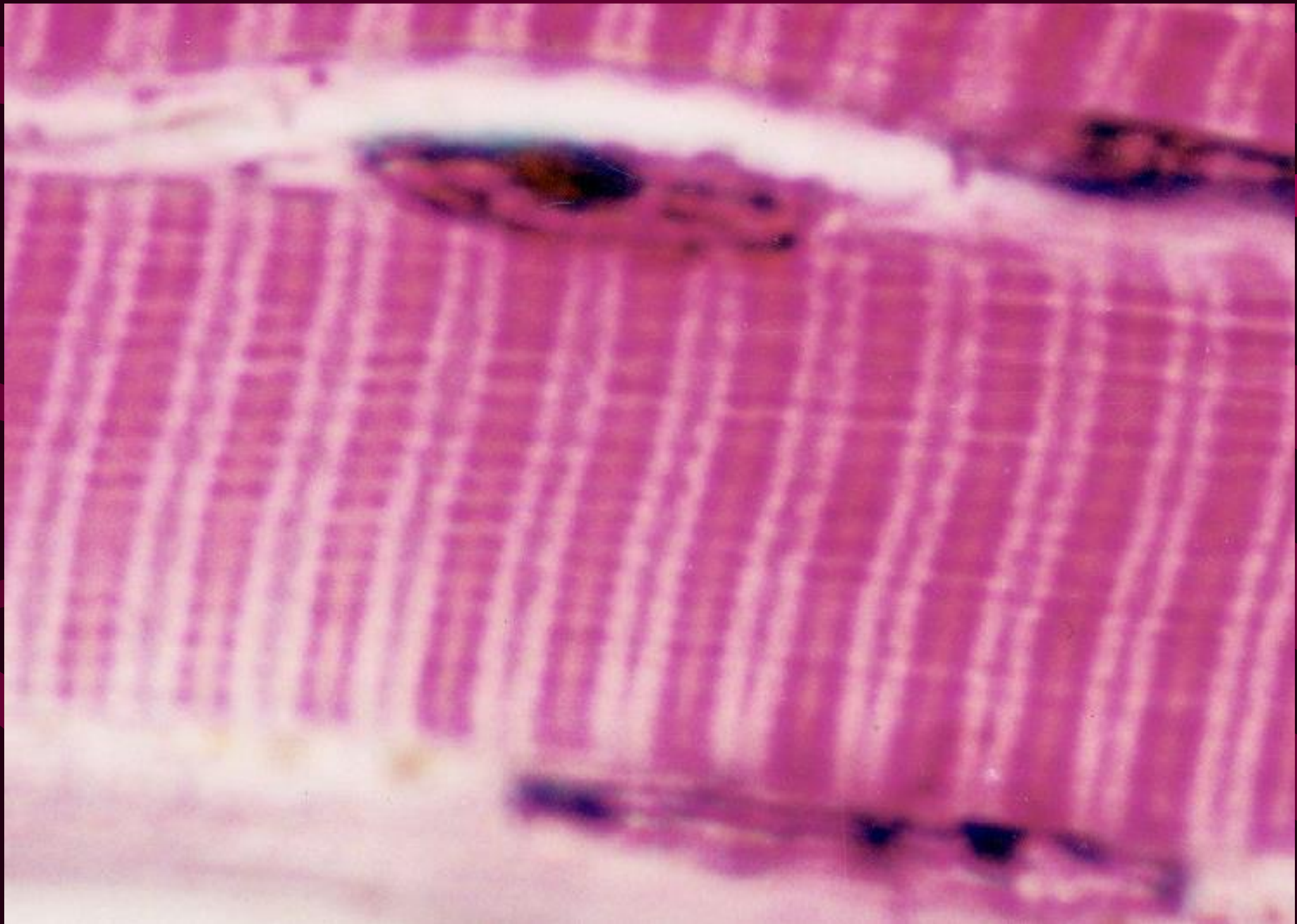




Discurile întunecate apar mai intens colorate cu eozină, au o lungime de aproximativ 1,5 μm la mușchiul în repaus, sunt anizotrope în lumină polarizată, motiv pentru care sunt numite și discuri sau *benzi A*. Se colorează în negru cu hematoxilină ferică. Discul A este bisectat de o bandă mai clară numită *banda H* (Hensen) la mijlocul căreia există o linie întunecată numită stria sau *linia M* (germ. Mittellinie = linie de mijloc).

Discurile clare se colorează mai slab cu eozina, au o lungime de aproximativ 0,8-1 μm , sunt izotrope în lumină polarizată, motiv pentru care se mai numesc și discuri sau *benzi I*. Rămân necolorate cu hematoxilina ferică. Fiecare disc clar este bisectat de o membrană întunecată numită membrana sau *stria Z* (stria lui Amici), care trece de la o miofibrilă la alta realizând o telofragmă ce se prinde pe frontul citoplasmatic al plasmalemei.

Porțiunea de miofibrilă cuprinsă între două strii Z succesive formează un *sarcomer*. O miofibrilă este formată dintr-un șir mai mare sau mai mic de sarcomere așezate cap la cap.



Sarcomerul, cunoscut și sub denumirea de **căsuța contractilă a lui Krause**, este unitatea structurală și funcțională a **miofibrilei**. Are o lungime de aproximativ 2,5 micrometri și este format dintr-o jumătate de disc clar, un disc întunecat și încă o jumătate de disc clar.

Studiile de microscopie electronică, coroborate cu metode de difracție a razelor X, au evidențiat faptul că miofibrilele sunt alcătuite la rândul lor din subunități numite **miofilamente**, așezate ordonat și paralel cu axul lung al miofibrilei. Au fost astfel observate două tipuri de miofilamente, care diferă ca lungime, grosime, compoziție biochimică și dispunere în sarcomer:

- **miofilamentele groase**, formate din **miozină**, au diametrul de 15 nm și lungimea de 1,5 μm ; sunt dispuse în mijlocul sarcomerului, formând discul întunecat (banda A);

- **miofilamentele subțiri**, formate din **actină**, au diametrul de 8 nm și lungimea de 1 μm ; sunt prezente atât în discul clar cât și în discul întunecat, cu excepția benzii H. Cu alte cuvinte miofilamentele subțiri se întind de-o parte și de alta a striei Z, ocupă toată lungimea discului clar (banda I) și pătrund printre filamentele de miozină în discul întunecat (banda A) până la banda H.

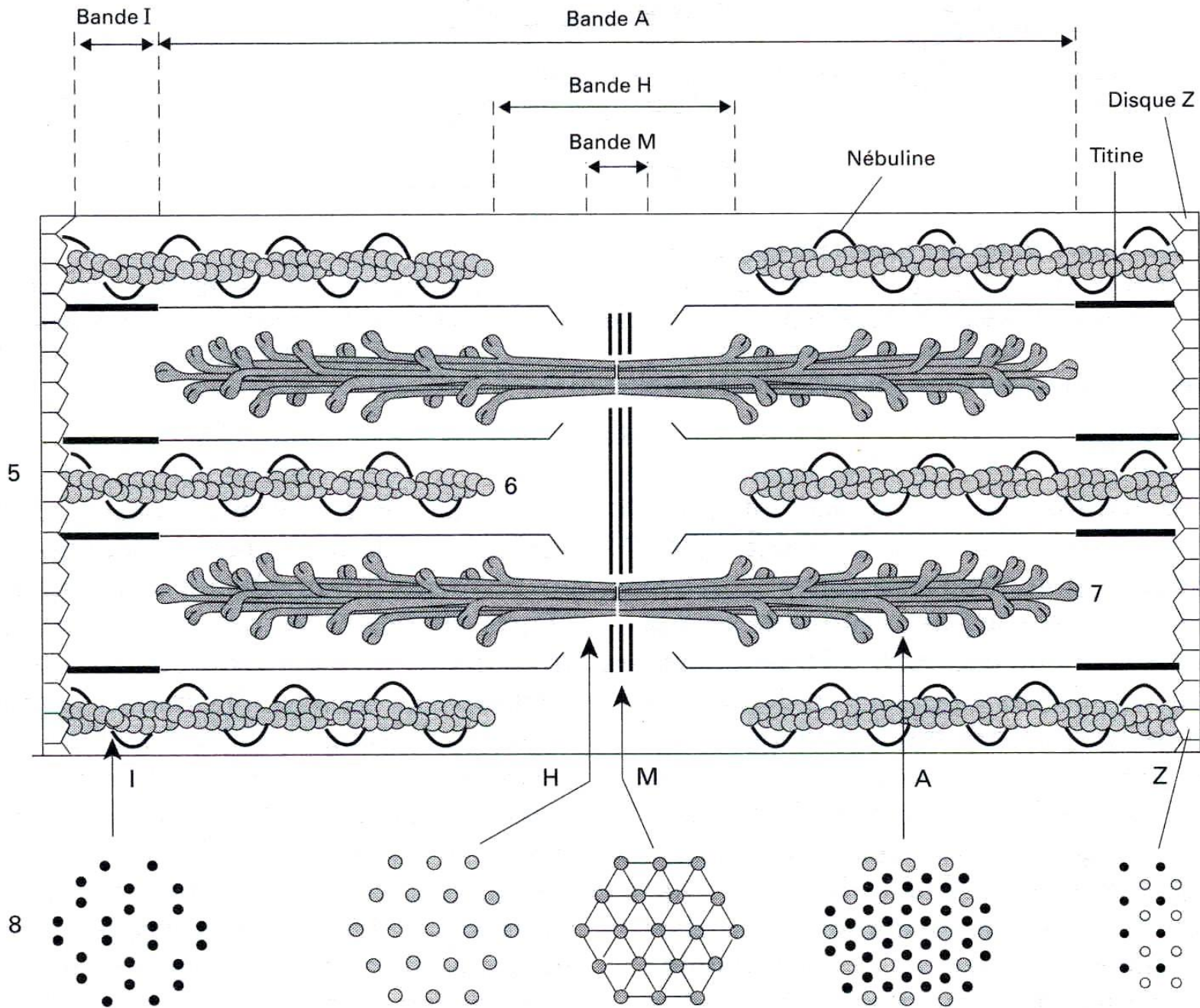
Aspectul striat transversal al miofibrilelor observat la microscopul optic, microscopul cu lumină polarizată sau la cel cu contrast de fază, rezultă tocmai din această dispunere caracteristică a celor două tipuri de filamente în sens longitudinal.

Pe secțiunile transversale, la microscopul electronic, s-a remarcat un înalt grad de ordonare în dispoziția tridimensională a miofilamentelor. **La nivelul benzii A**, unde există ambele tipuri de miofilamente, fiecare filament gros de miozină este înconjurat de 6 filamente subțiri de actină, cu dispunere hexagonală, iar fiecare filament subțire de actină are în jurul său 3 filamente groase de miozină cu dispunere triunghiulară.

La suprafața filamentelor groase de miozină apar pe imaginile electronomicroscopice, niște proeminențe laterale, perpendiculare pe axul filamentelor, ce se îndreaptă către filamentele subțiri de actină, numite *punți transversale*. Ele au diametrul de 5 nm și lungimea de 6-13 nm. Fiecare filament gros de miozină conține aproximativ 200-220 punți transversale dispuse helicoidal în jurul filamentului, la un interval de 14,3 nm, decalate unele față de altele la un unghi de 120° . Aceste punți transversale sunt esențiale în procesul contracției.

Componentele ultrastructurale ale sarcomerelor sunt alcătuite, din punct de vedere biochimic, din agregate supramoleculare proteice care pot fi clasificate în:

- proteine contractile, reprezentate de miozină și actină;
- proteine reglatoare, reprezentate de troponină și tropomiozină;
- alte proteine miofibrilare (alfa- și beta-actina, conectina, proteina C, etc.).

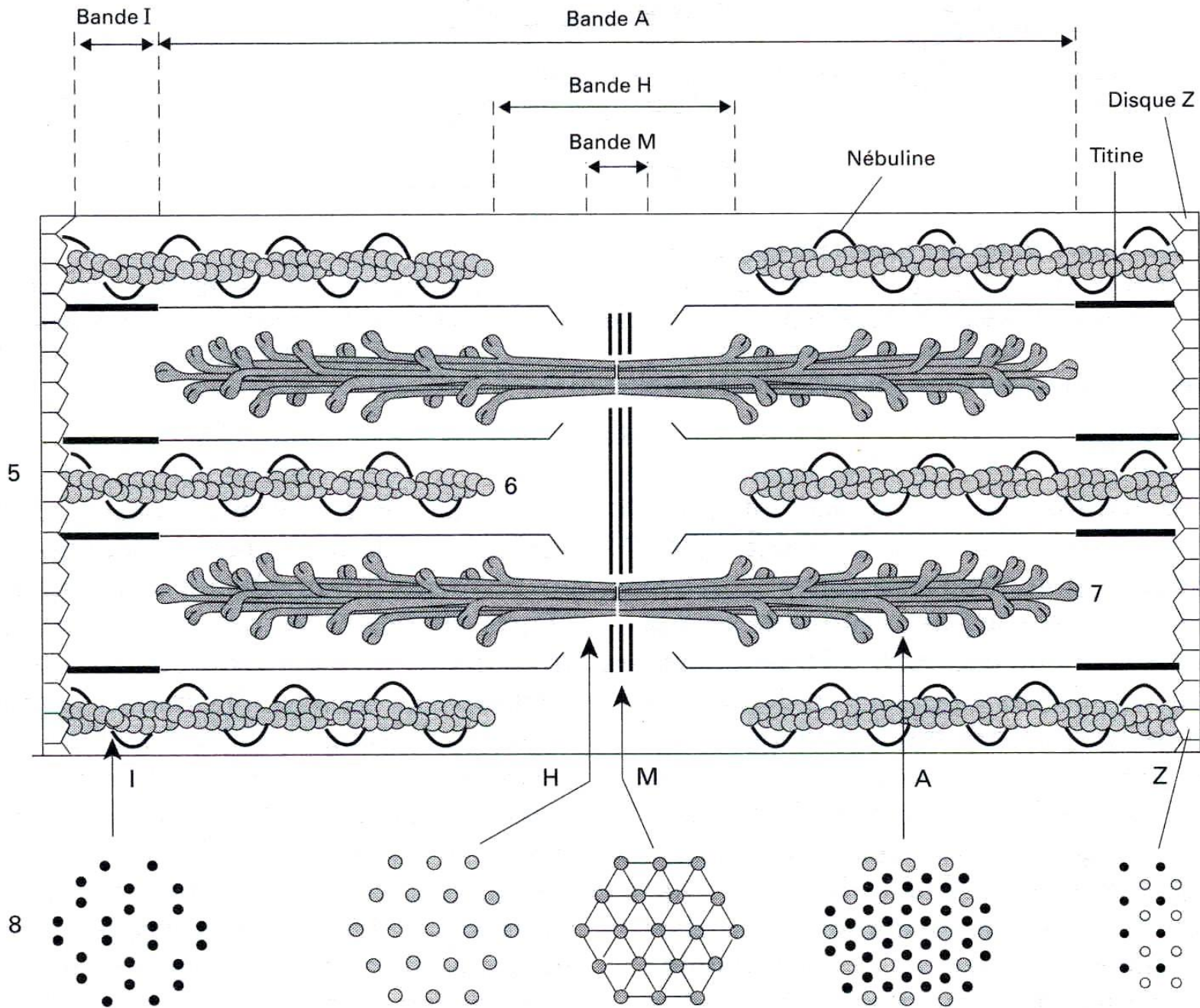


Miozina este scleroproteina cea mai abundentă, reprezentând 54% din totalul proteinelor musculare. Molecula de miozină are aspectul unui bastonaș sau al unei crose de hochei, fiind constituită din două lanțuri polipeptidice răsucite helicoidal. Lungimea acesteia este de 150 nm, iar grosimea de 2 nm. La unul din capetele sale prezintă o regiune globuloasă (cap) de 15-20/4-5 nm. La nivelul capului, la cele două lanțuri se adaugă încă 2-4 lanțuri polipeptidice de mici dimensiuni. Această ultimă porțiune (capul) are puternice proprietăți ATP-azice, fiind în același timp și zona de cuplare cu actina în timpul contracției musculare.

Greutatea moleculară a miozinei este de 500 000 daltoni. Porțiunea lungă a moleculei formează *meromiozina ușoară* (LMM), pe când porțiunea globuloasă formează *meromiozina grea* (HMM).

În structura unui filament gros intră câteva sute de molecule de miozină. Acestea se aranjează în așa fel încât porțiunile liniare, respectiv L-meromiozinele, să formeze axul filamentului gros, iar porțiunile globulare, respectiv H-meromiozinele, să formeze *punțile transversale*, proiectându-se în afara filamentului gros.

Moleculele de miozină din cele două jumătăți ale discului A (de-o parte și de alta a membranei M) sunt dispuse în două seturi antiparalele.

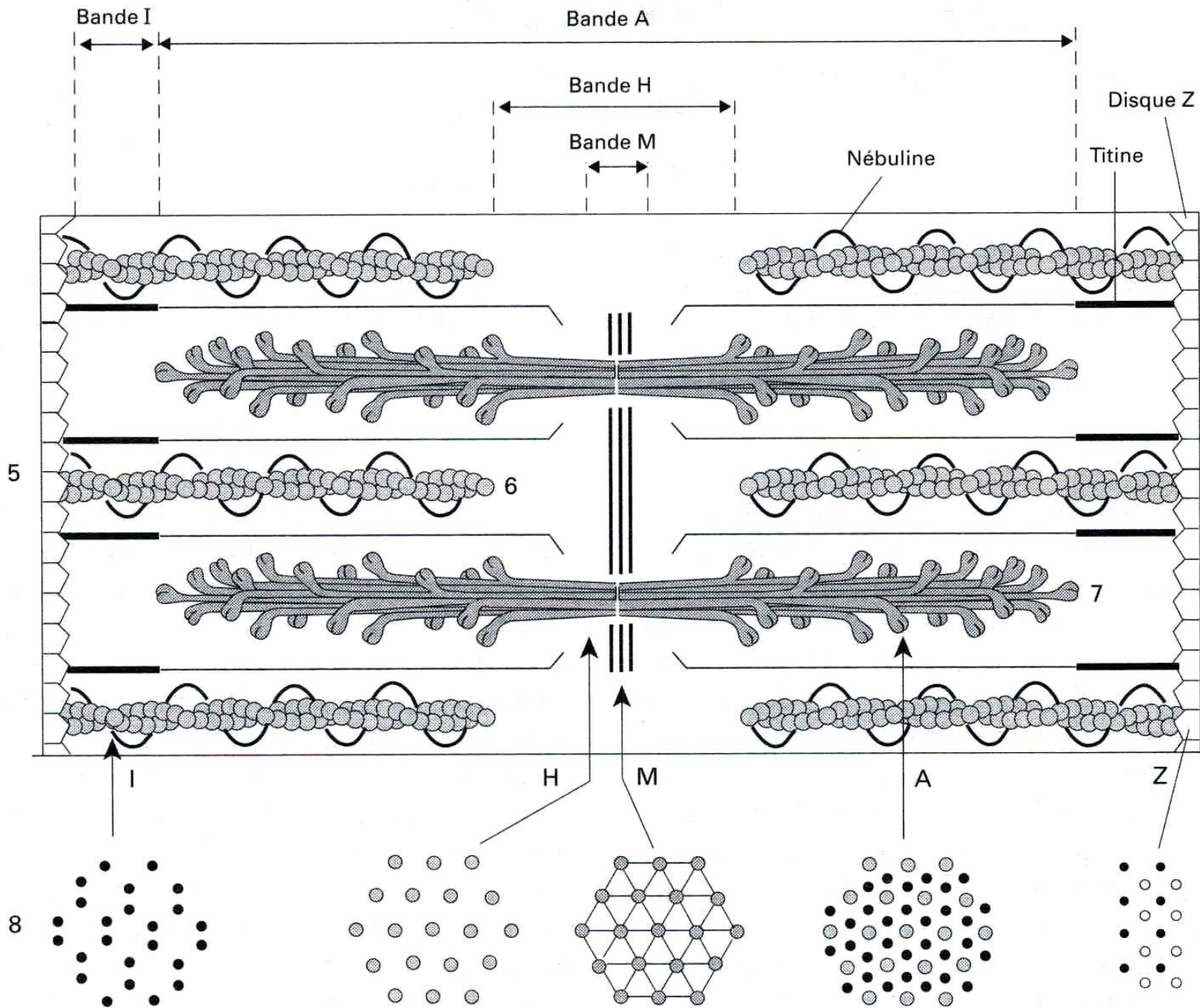


Actina reprezintă aproximativ 25% din totalul proteinelor musculare. Greutatea moleculară a actinei este de 43 000 daltoni. Până la ora actuală au fost izolate și caracterizate biochimic **6 tipuri de actină**, mai răspândite fiind tipurile alfa, beta și gamma. Actina alfa se găsește în miofilamentele subțiri, motiv pentru care se mai numește și actină sarcomerică. Actinele beta și gamma se găsesc în citoplasmă, printre miofibrile.

Actina sarcomerică există sub două forme:

- **actina globulară (*actina G*)** care este o moleculă sferică cu diametrul de aproximativ 5,5 nm, rezultată din înfășurarea sub formă de ghem a unui lanț polipeptidic de 374 de aminoacizi. Fiecare monomer de actină G prezintă un loc de cuplare cu miozina.

- **actina fibrilară (*actina F*)** formată din două lanțuri neramificate de subunități de actină G, răsucite unul în jurul celuilalt. Aceste lanțuri conțin 340 - 380 de monomeri de actină G. Un capăt al acestor lanțuri se ancorează în stria Z, în timp ce celălalt capăt este liber printre filamentele groase de miozină în banda A. Pentru formarea filamentelor subțiri, actina se cuplează cu alte proteine fibrilare.



Tropomiozina are forma unui bastonaș lung de 40 nm, fiind formată din două lanțuri polipeptidice a câte 284 de aminoacizi.

Troponina este un complex proteic globular cu greutatea moleculară de 80 000 de daltoni, atașat tropomiozinei.

Cele două proteine reglatoare prezente în miofibrile formează complexul **tropomiozină-troponină**, cu rol esențial în controlul interacțiunii dintre actină și miozină. Astfel, în stare de repaus, la o concentrație foarte scăzută a ionilor de calciu intracelular, tropomiozina blochează locurile de legare ale actinei cu miozina. La apariția undei de depolarizare, creșterea concentrației ionilor de calciu intracelular determină legarea acestora de troponina, urmată de o modificare conformațională a complexului tropomiozină-troponină ce are ca rezultat o deplasare cu 1 nm a moleculei de tropomiozină. Această deplasare este suficientă pentru eliberarea locurilor de legare ale actinei F cu punțile transversale ale miozinei și producerii contracției.

Linia M, greu vizibilă la microscopul optic, reprezintă centrul sarcomerului. Ea se găsește la mijlocul discului întunecat (banda A), acolo unde există numai filamente groase de miozină și unde acestea nu prezintă punți transversale din cauza dispoziției antiparalele a moleculelor de miozină. Studii de microscopie electronică au evidențiat la acest nivel prezența unor punți groase de 4 nm care ancorează filamentele de miozină între ele în sens transversal. Linia M are rol stabilizator al filamentelor de miozină.

Stria Z este situată la mijlocul discului clar (banda I). Ea este alcătuită dintr-o rețea de filamente de legătură care solidarizează filamentele subțiri de actină din două sarcomere adiacente, deoarece filamentele de actină nu trec de la un sarcomer la altul. Rolul striei Z este în primul rând mecanic, de a menține filamentele subțiri în poziția lor corectă, atât în timpul contracției cât și în repaus.

În afara organelor celulare, în sarcoplasma fibrei musculare striate se mai găsesc și **incluzii citoplasmatică**. Acestea sunt reprezentate de:

- **granulele de glicogen**, constituind rezerva energetică glucidică, localizate mai frecvent intermiofibrilar, dar și perinuclear. Se apreciază că glicogenul muscular ar reprezenta 0,5-1% din greutatea fibrei musculare.

- **vacuole de lipide** cu diametrul de 0,25 microni, răspândite difuz printre miofibrile.

- **mioglobina** - un rezervor temporar intracelular de oxigen. Mioglobina este o proteină sarcoplasmică globulară cu greutatea moleculară de 16 800 daltoni. Posedă un grup prostetic (hemul) identic cu cel din hemoglobină, fiind capabilă de oxigenare și dezoxigenare reversibilă. Ea are o afinitate pentru oxigen mult mai mare decât hemoglobina, putând să se combine cu acesta la presiuni parțiale mult mai mici decât cele din capilarul pulmonar, ceea ce îi permite să capteze relativ ușor oxigenul din sânge. Tot ea este cea care dă culoarea roșie a mușchiului.

1.1.2. Nucleii

Fibra musculară striată scheletală are aproximativ 30-40 de nuclei/cm de lungime, situați la periferia fibrei sub sarcolemă, cu dispoziție alternantă. Nucleii au formă ovalară, sunt dispuși cu axul mare în lungimea fibrei, au o lungime de circa 8-10 μm și prezintă 1-2 nucleoli. Heterocromatina este condensată sub membrana nucleară, ceea ce-i face bine vizibili în microscopia optică.

La periferia fibrelor musculare s-au identificat, mai ales la organismele tinere, numeroase *celule satelite*. Acestea sunt celule mici, turtite, cu citoplasmă puțină și nucleul mare, adăpostite în niște depresiuni ale sarcolemei, având rol în regenerarea fibrelor musculare lezate.

1.1.3. Sarcolema

Sarcolema sau învelișul celular are o structură complexă. Studii de microscopie optică, folosind diverse colorații, coroborate cu cele de microscopie electronică, au descris la nivelul sarcolemei prezența a două structuri suprapuse și anume:

- plasmalema sau sarcolema propriu-zisă și
- matricea pericelulară, cu funcție de membrană bazală.

Sarcolema propriu-zisă reprezintă membrana celulară. Ea este o structură membranară trilaminată, lipoproteică, cu grosimea de circa 9 nm. În structura ei se găsesc proteine integrale cu rol de canale ionice sau de pompe ionice și un bogat echipament enzimatic, în special ATP-aze.

Sarcolema trimite în interiorul fibrei musculare, printre miofibrile, numeroase invaginații tubulare numite ***tubi T*** (deoarece acești tubi sunt în porțiunea inițială perpendiculari pe axul fibrei). Ei se formează din sarcolemă exact la joncțiunea dintre discul clar și discul întunecat al miofibrilelor. În profunzimea fibrei tubii T se anastomozează formând un sistem tubular, ***sistemul T***, care reprezintă o prelungire a plasmalemei în interiorul sarcoplasmei. Lumenul tubilor comunică liber cu mediul extracelular.

Rolul sistemului T este esențial în declanșarea contracției prin conducerea potențialului de acțiune de la suprafața celulei în interiorul ei, în apropierea cisternelor terminale ale reticulului endoplasmic. Apariția undei de depolarizare la acest nivel va determina eliberarea ionilor de Ca^{2+} din reticulul endoplasmic, necesari cuplării excitației cu contracția.

Matricea extracelulară este reprezentată de fibre de reticulină, elastice și de colagen, care se dispun plexiform și înconjoară fiecare fibră musculară scheletală. Printre acestea se găsesc din abundență glicozaminoglicani care conferă acesteia reacția PAS pozitivă. Matricea extracelulară, cu rol de membrană bazală pentru fibra musculară, se continuă fără nici o delimitare cu endomisium.

1.2. Histofiziologia contracției musculare

În decursul timpului au existat numeroase ipoteze privind mecanismele prin care fibrele musculare se contractă și produc un lucru mecanic. Dintre acestea trebuie reținute două teorii:

- **teoria scurtării filamentelor**, bazată pe observațiile de microscopie optică, care au evidențiat scurtarea sarcomerului la mușchiul contractat;
- **teoria glisării sau alunecării filamentelor** în timpul contracției, bazată pe observații de microscopie electronică.

Studii privind morfofiziologia contracției musculare, realizate prin metoda **difracției cu raze X**, au adus dovezi clare care arată că în timpul contracției musculare lungimea filamentelor de actină și miozină nu se modifică, **contracția musculară realizându-se prin glisarea filamentelor subțiri de actină printre filamentele groase de miozină**. În timpul contracției discul clar (banda I) și banda H se scurtează până la dispariție, membranele Z se apropie, în timp ce discul întunecat (banda A) rămâne la aceleași dimensiuni.

Influxul nervos transmis de-a lungul axonilor neuronilor *motori alfa* din coarnele anterioare ale măduvei spinării sau ai nervilor cranieni, determină depolarizarea plasmalemei fibrei musculare striate și apariția unui potențial de acțiune membranar care se propagă rapid pe suprafața plasmalemei în toate sensurile și pătrunde în profunzimea fibrei musculare prin intermediul *tubilor T*. Sistemul T conduce potențialul de acțiune de la nivelul sarcolemei până în vecinătatea reticulului sarcoplasmic care înconjoară miofibrilele, determinând eliberarea ionilor de calciu din cisternele terminale ale acestuia. Rezultă o creștere locală de aproximativ 100 de ori a concentrației Ca^{2+} care se leagă de troponină. În urma acestei interacțiuni se produce o modificare conformațională a complexului troponină-tropomiozină, având ca urmare o deplasare a tropomiozinei cu aproximativ 1 nm și eliberarea zonelor de interacțiune dintre actină și miozină. Între filamentele de actină și miozină apar *punți transversale* care determină o mișcare de alunecare a filamentelor subțiri de actină spre centrul sarcomerului cu aproximativ 5-10 nm.

După realizarea contracției, ionii Ca^{2+} din sarcoplasmă sunt reintroduși în reticulul sarcoplasmic prin intervenția unei pompe de Ca^{2+} prezentă în membrana reticulului sarcoplasmic, realizându-se astfel relaxarea musculară.

Energia necesară proceselor de contracție și relaxare rezultă din scindarea enzimatică a ATP-ului. ATP-ul se sintetizează continuu prin procese enzimatice complexe ce se desfășoară la nivelul mitocondriilor.

1.3. Clasificarea fibrelor musculare scheletice

În decursul timpului au fost elaborate mai multe clasificări ale fibrelor musculare scheletale, autorii folosind criterii diverse: aspectul macroscopic, cantitatea și distribuția mitocondriilor, grosimea benzii Z, cantitatea de ATP-aze, prezența enzimelor oxidative etc.

La ora actuală cei mai mulți autori clasifică fibrele musculare după aspectul lor în:

- fibre musculare roșii;
- fibre musculare albe;
- fibre musculare intermediare.

Fibrele musculare roșii se găsesc preponderent în mușchii posturali, care prezintă contracții lente și prelungite. În sarcoplasmă au numeroase mitocondrii și cantități crescute de mioglobină, dar au mai puține miofibrile. Sistemul T și reticulul sarcoplasmic sunt mai puțin dezvoltate. Ele sunt bogat vascularizate și au un raport suprafață/volum relativ mare, ceea ce le permite un schimb metabolic mai intens cu matricea extracelulară. Principala sursă de energie o reprezintă oxidarea mitocondrială a acizilor grași, care este mult mai eficientă decât glicoliza anaerobă. Culoarea roșie se datorează, în principal, mioglobinei.

Mioglobina reprezintă un rezervor temporar intracelular de oxigen. În timpul contracției musculare, din motive mecanice, debitul sanguin scade, ceea ce duce la o ischemie locală. În aceste condiții, metabolismul celular se desfășoară pe seama oxigenului stocat în mioglobină.

Fibrele musculare albe se găsesc în mușchii cu contracții rapide și de scurtă durată. În sarcoplasmă au numeroase miofibrile cu o striație transversală mai evidentă, un sistem T și un reticul sarcoplasmic bine dezvoltat, cu un număr dublu de cisterne terminale față de fibrele roșii, dar au mai puține mitocondrii și mai puțină mioglobină. Sunt mai slab vascularizate și principala sursă de energie o reprezintă glicoliza. Din cauza glicolizei anaerobe, în fibre se acumulează acid lactic pentru a cărui metabolizare este nevoie de oxigen. De aceea, fibrele musculare albe obosec repede și pot efectua un lucru mecanic numai pe o durată scurtă. Acest tip de fibre se găsește în mușchii membrelor.

Fibrele musculare intermediare, numite și fibre "roz", prezintă caractere mixte și, la om, formează majoritatea fibrelor musculare. De fapt, mușchii scheletici sunt alcătuiți dintr-un amestec în proporții variate de fibre roșii, albe și intermediare, la om neexistând mușchi pur roșii sau pur albi.

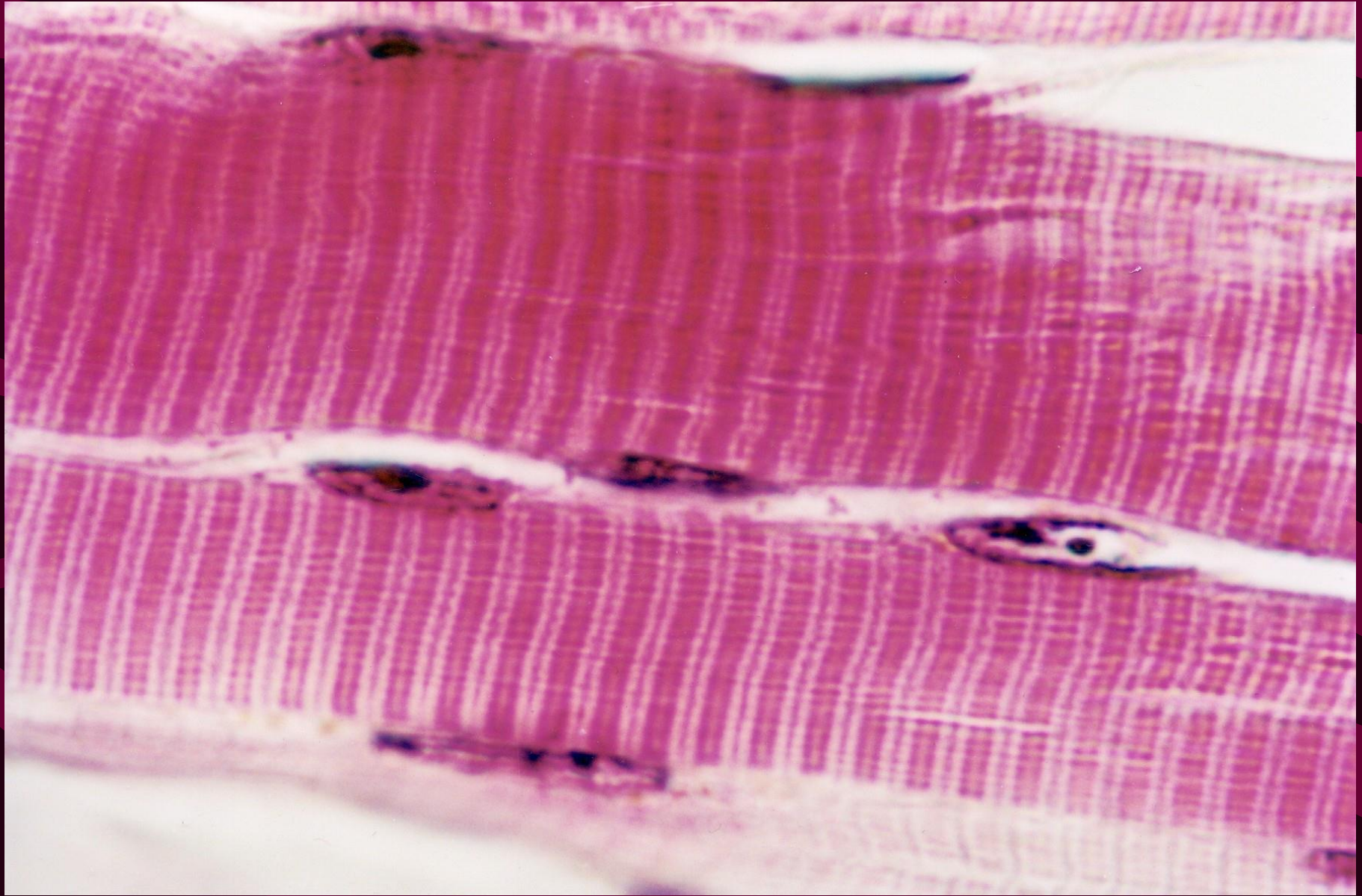
1.4. Regerarea fibrelor musculare scheletice

Țesutul muscular striat are o capacitate de regenerare limitată deoarece fibra musculară este o formațiune citoplasmatică multinucleată diferențiată care nu se mai divide. După traumatisme care interesează mușchiul, fibrele musculare se pot reface în mică proporție, pe seama *celulelor satelite*, prezente la periferia fibrelor. Aceste celule sunt **progenitori reziduali** ai fibrelor musculare scheletice, sunt promioblaști embrionari. În caz de distrugerii masive, țesutul muscular scheletic este înlocuit cu țesut conjunctiv fibros.

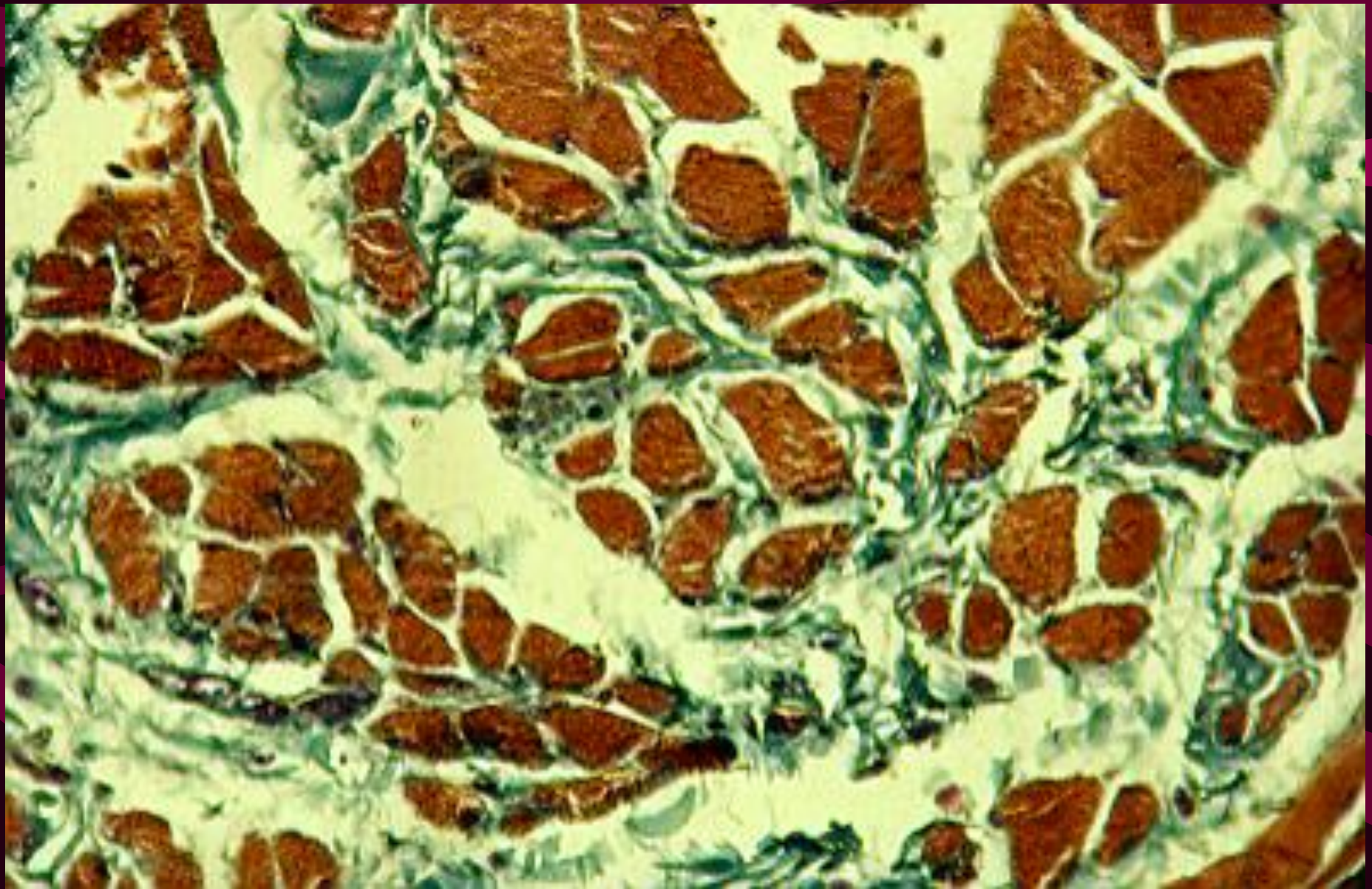
1.5. Organizarea țesutului muscular striat scheletic

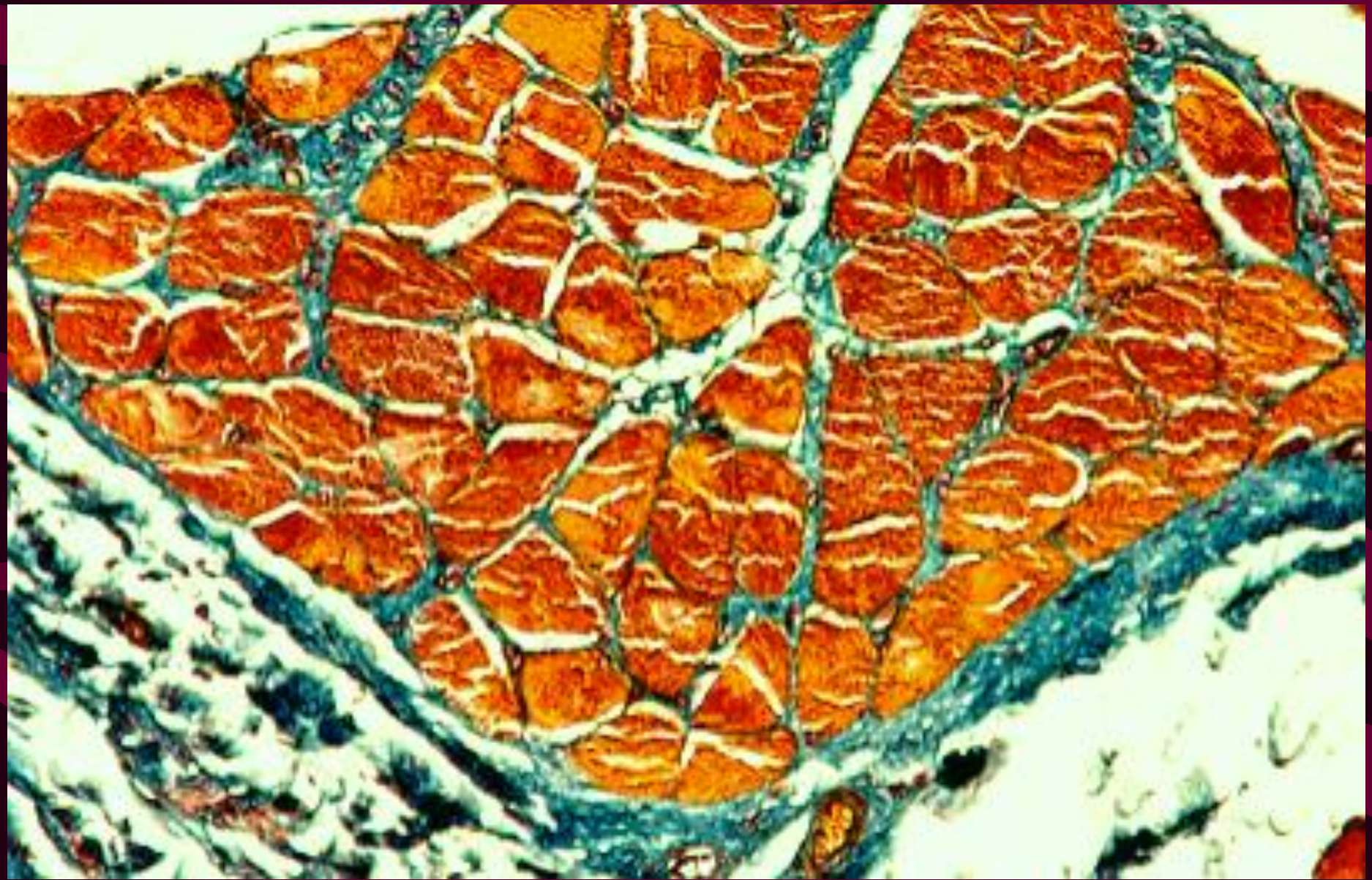
Fibrele musculare striate din structura mușchiului sunt aranjate paralel între ele, orientate pe direcția mișcării. Ele sunt solidarizate printr-o lamă de țesut conjunctiv lax de grosimi variabile, bogat în fibre de colagen, de reticulină și elastice, care constituie *endomysium*.

Fibrele musculare se grupează în **fascicule** primare, secundare sau terțiare, delimitate de un țesut conjunctiv mai bogat, bine vascularizat și inervat, constituind *perimisium intern*. Toate fasciculele musculare sunt învelite la periferie de *perimisium extern sau epimisium*, format din țesut conjunctiv bogat în fibre colagene, fapt ce-i conferă un aspect de țesut conjunctiv dens fibros.



Țesutul conjunctiv din structura mușchilor variază de la un mușchi la altul, fiind mai dezvoltat la adulți și bătrâni. Pe lângă funcția mecanică de a solidariza fibrele musculare, acest țesut permite mișcarea individuală a fasciculelor și chiar a fibrelor musculare între ele. Prin fibrele elastice pe care le conține permite relaxarea fibrelor musculare fără consum de energie. De asemenea este calea prin care vasele sanguine, limfatice și filetele nervoase abordează fibrele musculare. La capătul mușchiului, acest țesut se continuă cu elemente conjunctive din structura tendoanelor, aponevrozelor sau fasciilor, realizând în acest mod ancorarea fibrelor musculare la piesele osoase ale aparatului locomotor.





1.6. Legătura mușchiului cu tendonul

Forța dezvoltată de țesutul muscular este transmisă oaselor prin intermediul tendonului. La contactul dintre mușchi și tendon se realizează relații de **contiguitate** și **continuitate** între componentele mușchiului și tendonului. Astfel, extremitatea fibrei musculare se subțiază progresiv spre tendon, iar sarcolema prezintă un număr mare de invaginații care cresc suprafața de contact dintre mușchi și tendon. Miofibrilele se ancorează pe frontul citoplasmatic al sarcolemei transmitându-i acesteia lucrul mecanic efectuat. Fibrele colagene ale tendonului se ancorează pe suprafața externă a sarcolemei, iar endomisium și perimisium intern se continuă cu peritenoniu intern. Sarcoplasma și miofibrilele nu au decât relații de contiguitate cu structurile tendinoase, pe când sarcolema, endomisium și perimisium intern au relații de continuitate cu structurile tendinoase.

1.7. Vascularizația țesutului muscular striat

Țesutul muscular striat scheletal este în general bine vascularizat, artere numeroase abordând mușchiul în diverse puncte de pe suprafața sa, furnizându-i diverși metaboliți și oxigen. Ele se ramifică în mușchi în țesutul conjunctiv interfascicular. În endomisium, în jurul fibrelor musculare roșii, există un număr mult mai mare de capilare decât în jurul fibrelor musculare albe. Aceste capilare cu dispunere în lungul fibrei musculare provin din ramificațiile arteriolare ale vaselor prezente în perimisium intern. În perimisium intern și extern se găsesc venule și, respectiv, vene care au un traiect similar arteriolelor, ele colectând sângele încărcat cu CO₂ și produși de catabolism. Tot aici se găsesc și numeroase vase limfatice.

1.8. Inervația fibrelor musculare scheletale

Mușchii scheletici prezintă o bogată inervație somatică, senzitivă și motorie. La nivelul muschiului s-au evidențiat și fibre nervoase vegetative destinate în primul rând vaselor de sânge.

1.8.1. Inervația motorie este asigurată de axoni ai neuronilor *motori alfa* situați în coarnele anterioare ale măduvei spinării sau în nucleii motori ai nervilor cranieni. Un neuron poate inerva una sau mai multe fibre musculare scheletale. De exemplu, un neuron din nervii oculomotori se distribuie, prin butonii săi terminali, la una sau la cel mult 4-5 fibre musculare, permițând ochilor să realizeze mișcări foarte fine, pe când un neuron din coarnele anterioare ale măduvei se poate distribui la câteva sute sau chiar mii de fibre musculare striate de la nivelul trunchiului sau membrelor și realizează mișcări mai grosolane.

Neuronul motor împreună cu fibrele musculare pe care le inervează constituie o *unitate motorie*. Există deci, după numărul de fibre musculare inervate de un neuron, unități motorii mici și unități motorii mari.

Interdependența dintre sistemul nervos și mușchi se stabilește din cursul evoluției ontogenetice și este esențială pentru mușchi, secționarea axonului ducând la atrofia fibrelor musculare inervate de el.

Axonul neuronului motor, pe măsură ce se apropie de fibrele musculare, trimite spre acestea ramificații care pierd teaca de mielină, rămânând acoperite doar de teaca Schwann. Ramificațiile axonale vor sfârși prin formarea de butoni terminali care sunt așezați într-o depresiune a plasmalemei fibrei musculare scheletice. La acest nivel se formează o sinapsă de tip special numită *placă motorie*.

O placă motorie are în structura sa următoarele componente:

- componenta presinaptică;
- fanta sinaptică;
- componenta postsinaptică.

Componenta presinaptică sau componenta nervoasă este reprezentată de butonul terminal. Acesta conține neuroplasmă, numeroase mitocondri, fragmente de reticul endoplasmic, neurofilamente și câteva sute de mii de **vezicule sinaptice**. Acestea din urmă au diametrul de 40-60 nm, sunt sferice, delimitate de o membrană proprie și conțin **acetilcolină**, mediatorul chimic al plăcii motorii. O veziculă sinaptică reprezintă o **cuantă de mediator chimic** și conține aproximativ 12 000 - 20 000 de molecule de acetilcolină.

Membrana butonului terminal continuă axolema, ea având rolul unui transductor electrochimic ce convertește potențialul de acțiune într-un semnal chimic, rezultatul fiind eliberarea cuantelor de acetilcolină în fanta sinaptică.

Fanta sinaptică sau spațiul sinaptic se găsește între membrana componentei pre- și postsinaptice. Are o lărgime de aproximativ 20 nm și este ocupată de glicocalix.

Componenta postsinaptică sau componenta musculară este reprezentată de sarcolema fibrei musculare care prezintă la acest nivel o serie de modificări structurale, ultrastructurale și biochimice. Astfel, sarcolema prezintă multiple adâncituri în care pătrund butonii terminali și multiple falduri pentru a crește suprafața de contact dintre componenta nervoasă și cea musculară.

În structura plasmalemei există aproximativ **15.000-20.000 receptori specifici/ μm^2 pentru acetilcolină**.

Sarcoplasma este mai abundentă, conține numeroși nucleii veziculoși, rare miofibrile, ribozomi, numeroase mitocondrii și reticul endoplasmic.

Membrana postsinaptică este un traductor chemo-electric care transformă mesajul chimic al acetilcolinei în potențial de acțiune.

Apariția unui impuls nervos duce la descărcarea în fanta sinaptică a circa 100 de cuante de acetilcolină care acționează rapid asupra membranei postsinaptice producând depolarizarea acesteia. Unda de depolarizare se propagă rapid pe toată suprafața sarcolemei, iar prin intermediul sistemului T ajunge în profunzimea fibrei.

Imediat după producerea depolarizării sarcolemei, mediatorul chimic este inactivat de **colinesterază**.

1.8.2. Inervația senzitivă a mușchiului este în legătură cu sensibilitatea de tracțiune, presiune și kinesteziică. Terminațiile senzitive, reprezentând prelungirile dendritice ale neuronilor pseudounipolari din ganglionii spinali sau ale neuronilor omologi din nervii cranieni formează la nivelul mușchilor scheletici, fie *terminații simple amielinice* ce se dispun spiralat în jurul fibrelor musculare scheletice, fie *fusuri neuromusculare*.

Fusul neuromuscular este o formațiune ovoidală sau alungită de 1-3 mm lungime și 0,2 mm grosime, dispus de regulă la joncțiunea mușchiului cu tendonul. Este delimitat la exterior de o capsulă conjunctivă ce învelește câteva (5-20) fibre musculare striate modificate, cu caracter embrionar, paralele între ele, numite ***fibre intrafusale***. Aceste fibre se caracterizează prin faptul că în porțiunea lor centrală, numită ***zonă ecuatorială***, sunt lipsite de miofibrile, deci nu prezintă striația transversală caracteristică dar conțin un număr mare de nuclei. Zonele periferice ale fibrelor intrafusale, numite ***segmente polare***, sunt de grosimi mult mai reduse (ele subțiindu-se spre extremitatea fusului), prezintă discuri clare și întunecate, similar fibrelor extrafusale și au nuclei puțini.

La fusul neuromuscular ajung terminații *senzitive primare*, groase, cu originea în ganglionii spinali care se termină într-un sistem complex de spirale și inele în jurul regiunii ecuatoriale a fibrelor intrafusale și fibre *senzitive secundare*, mai subțiri, care au aceeași origine și care se distribuie segmentelor polare. Se consideră că fibrele senzitive primare au rol în controlul reflexelor medulare monosinaptice, în timp ce fibrele senzitive secundare sunt implicate în realizarea reflexelor polisinpactice.

Fusul neuromuscular primește și terminații nervoase motorii reprezentate de axoni ai *neuronilor gamma* din coarnele anterioare ale măduvei spinării. Ele se distribuie segmentelor polare și intervin în menținerea tonusului fibrelor musculare intrafusale.

Fusurile neuromusculare au rol de receptori de întindere, fiind așezate paralel cu fibrele musculare extrafusale. Prin intermediul lor se realizează un mecanism de control de tip feed-back al stării de contracție a mușchiului.

