

Lezioni Fisiologia umana

Prof. Paolo Onorati

Tel/fax 06 49910896

E-mail paolo.onorati@uniroma1.it

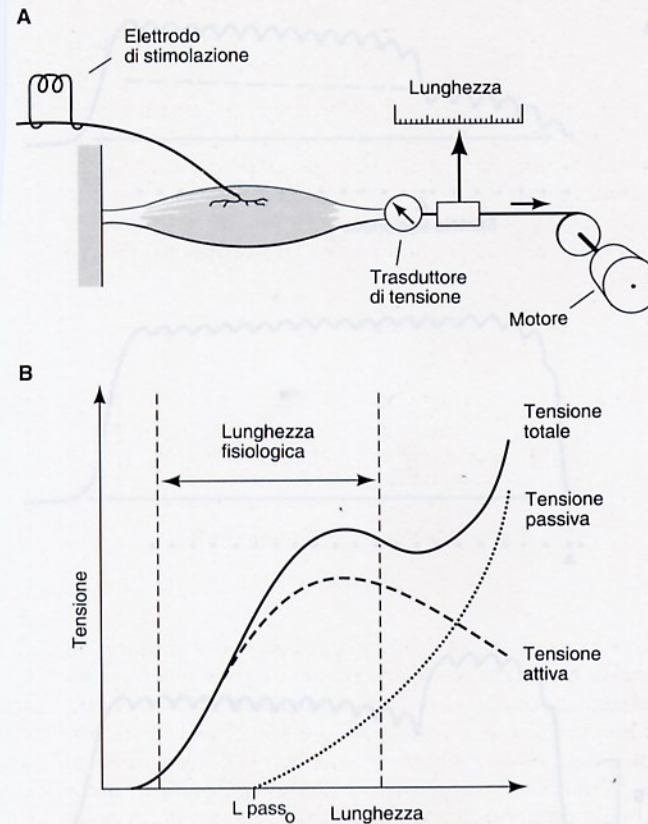


FIGURA 36-4

La tensione sviluppata dal muscolo *in toto* durante la contrazione dipende dalla sua lunghezza.

A. Misurazione della tensione sviluppata per stimolazione del nervo muscolare a frequenze diverse dopo aver fatto assumere al muscolo lunghezze diverse. Il motore viene utilizzato per stirare il muscolo e per mantenerlo alla lunghezza voluta durante l'applicazione al nervo motore di un lungo treno di stimoli. La tensione stabile raggiunta ad ogni lunghezza imposta al muscolo viene registrata dal trasduttore di tensione.

B. Relazione lunghezza-tensione del muscolo sottoposto a stimolazione. La **linea punteggiata** è la rigidità passiva del muscolo. La **linea continua** è la curva lunghezza-tensione dello stesso muscolo quando viene stimolato in modo tale da sviluppare la massima tensione tetanica. La tensione sviluppata aumenta mano a mano che il muscolo viene stirato. Per lunghezze superiori a L_{pass_0} la tensione totale (**linea continua**) è la somma della tensione attiva (**linea tratteggiata**) e di quella passiva (**linea punteggiata**).

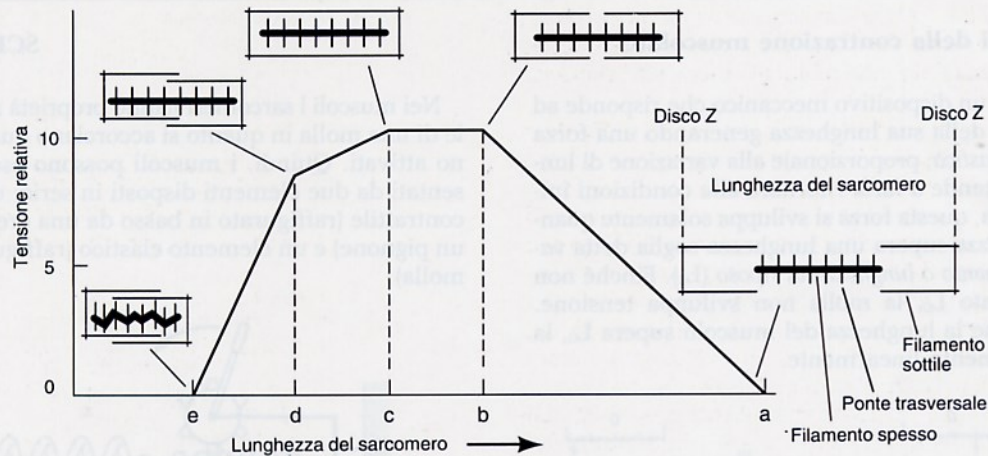


FIGURA 36-3

La tensione attiva sviluppata durante la contrazione dipende dal grado di sovrapposizione dei filamenti spessi e sottili. Quando il sarcomero viene stirato oltre la lunghezza alla quale i filamenti spessi e sottili si sovrappongono (lunghezza a), non si sviluppa alcuna tensione attiva perché non possono formarsi i ponti trasversali. Quando i filamenti si sovrappongono (lunghezze da a a b), la tensione che si sviluppa aumenta linearmente mano a mano che la lunghezza diminuisce a causa del progressivo aumento del numero di siti disponibili per la formazione di ponti trasversali. Per lunghezze dell'ordine di quella del muscolo a riposo (lunghezze da b a c), il livello di tensione rimane costante, perché la porzione centrale dei filamenti spessi è priva di teste di miosina. All'acquisizione di nuovi siti per la formazione di ponti

trasversali, alle due estremità del filamento sottile, corrisponde la perdita di altrettanti siti in corrispondenza della porzione centrale. Per riduzioni ulteriori della lunghezza (lunghezze da c a d) l'acquisizione di nuovi siti di legame alle estremità del filamento spesso si accompagna alla perdita di altri siti al centro, perché il progressivo sovrapporsi dei filamenti sottili impedisce la formazione dei ponti trasversali, e la tensione comincia a ridursi. Una volta che i filamenti spessi raggiungono i dischi Z, la formazione ciclica dei ponti trasversali deforma i filamenti (lunghezze da d a e) e quindi si ha un'ulteriore riduzione del numero di teste di miosina che possono trovare siti di attacco, con conseguente incremento della velocità di caduta della forza. (Modificata, da Gordon et al., 1966).

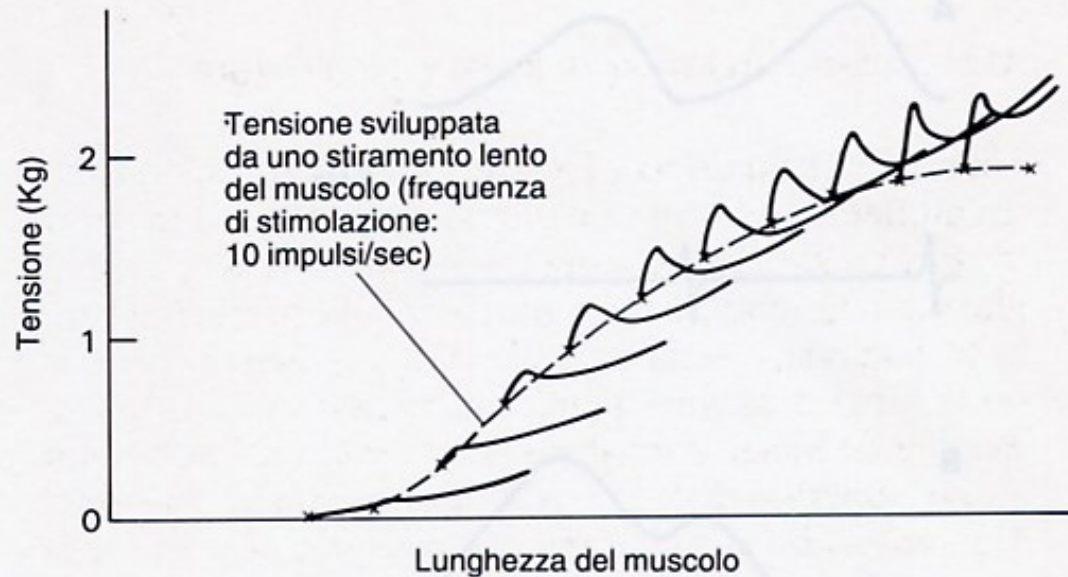


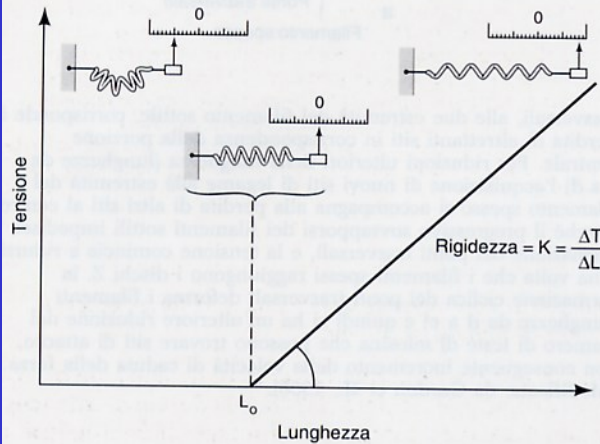
FIGURA 36-5

La relazione lunghezza-tensione non è più valida quando il muscolo viene sottoposto a stiramenti rapidi. La curva tratteggiata rappresenta la relazione lunghezza-tensione di un muscolo stimolato ad una frequenza di 10 impulsi al secondo. Ogni curva continua rappresenta l'andamento della relazione forza-lunghezza che si ottiene quando, nel corso della stimolazione del nervo motore, il muscolo viene stirato a velocità costante partendo da lunghezze iniziali diverse. (Modificata, da Joyce et al., 1969).

Meccanismi della contrazione muscolare

SCHEDA 36-1

Una molla è un dispositivo meccanico che risponde ad un aumento della sua lunghezza generando una forza di *reazione elastica*, proporzionale alla variazione di lunghezza, che tende a farla ritornare alle condizioni iniziali. Tuttavia, questa forza si sviluppa solamente quando la lunghezza supera una lunghezza soglia detta *valore di riferimento o lunghezza di riposo* (L_0). Finché non viene superato L_0 , la molla non sviluppa tensione. Una volta che la lunghezza del muscolo supera L_0 , la tensione aumenta linearmente.



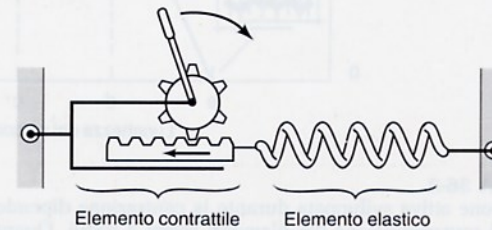
L'inclinazione della linea riportata nella figura, cioè l'aumento della forza (ΔF) che si verifica per variazioni unitarie della lunghezza (ΔL), rappresenta la costante K della molla, detta anche rigidezza (stiffness).

$$k = \Delta F / \Delta L$$

Quindi, la tensione o forza generata da una molla può essere calcolata dall'equazione lineare

$$F = k(L - L_0)$$

Nei muscoli i sarcomeri hanno proprietà simili a quelle di una molla in quanto si accorciano quando vengono attivati. Quindi, i muscoli possono essere rappresentati da due elementi disposti in serie: un elemento contrattile (raffigurato in basso da una cremagliera ed un pignone) e un elemento elastico (raffigurato da una molla).



L'elemento elastico è costituito da una componente passiva ed una attiva. La componente passiva è formata dal tendine e dalle altre formazioni connettivali mediante le quali la forza sviluppata dai sarcomeri viene trasmessa all'osso. La componente attiva è costituita dagli stessi ponti trasversali, a livello dei quali le forze esterne possono opporsi alla rotazione del collo delle teste di miosina. Un modello più completo di muscolo dovrebbe comprendere altre due componenti. In primo luogo, un elemento elastico, costituito dalle proteine elastiche disposte tra le miofibrille e dal tessuto connettivale situato tra le singole fibre muscolari, che agisce in parallelo con gli elementi contrattile ed elastico, disposti in serie tra di loro. In secondo luogo, un elemento viscoso che oppone resistenza allo stiramento; questa resistenza aumenta con l'aumentare della velocità dello stiramento. Per semplicità, questi due elementi non sono stati riportati nella figura.

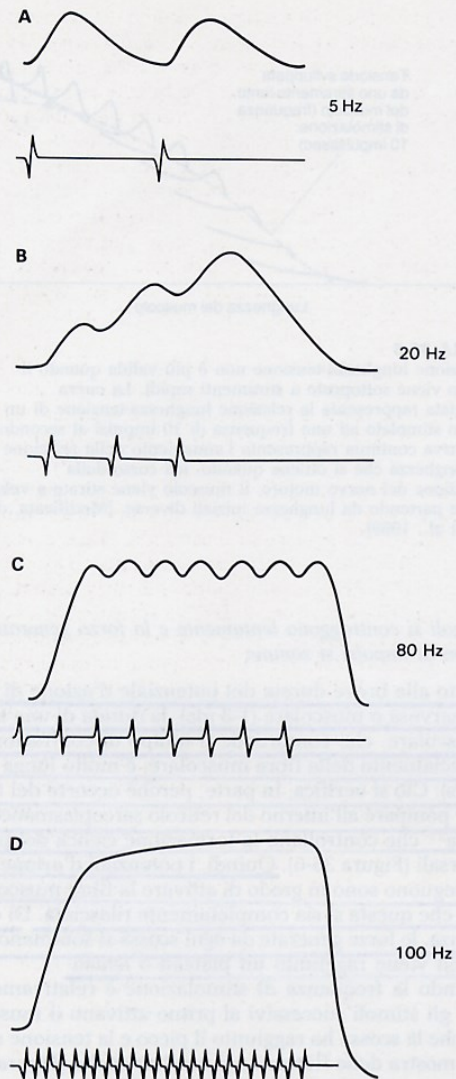


FIGURA 36-6

La tensione attiva dipende dalla frequenza di stimolazione. La figura mostra una serie di scosse e contrazioni tetaniche prodotte dalla stimolazione ripetuta del nervo motore.

- A. Successione di scosse muscolari isometriche evocate a 5 Hz.
- B. Sommazione di scosse muscolari.
- C. Tetano incompleto.
- D. Tetano completo.

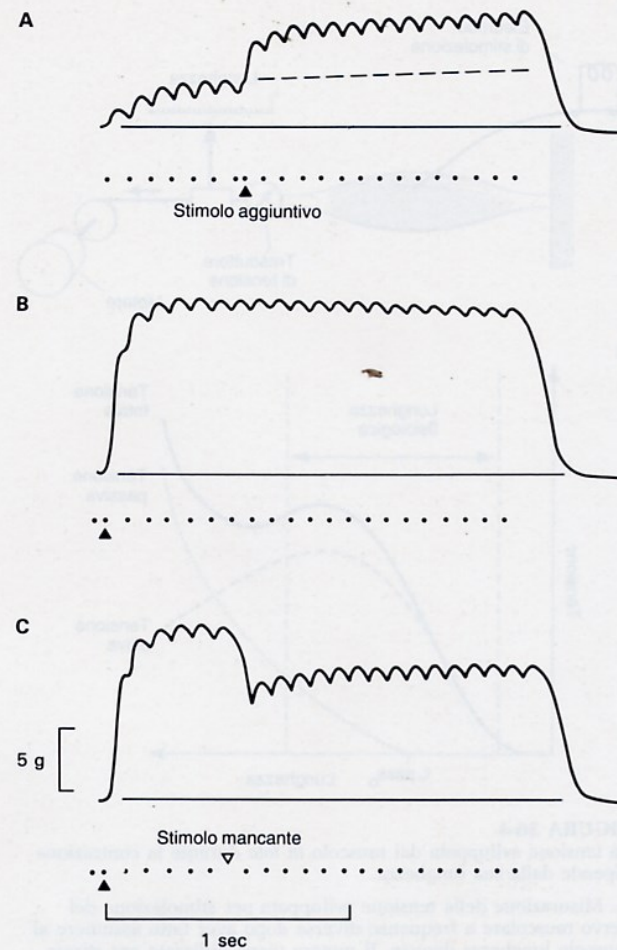


FIGURA 36-7

La tensione attiva dipende dal tipo di stimolazione.

- A. Tetano incompleto prodotto da un treno di stimoli alla frequenza di 12 Hz. L'applicazione di uno stimolo aggiuntivo al treno di stimoli (freccia) provoca un aumento della tensione di lunga durata.
- B. Aggiungendo uno stimolo all'inizio del treno di stimoli si ottiene un significativo aumento della forza e della velocità di variazione della forza stessa.
- C. L'omissione di uno stimolo in un treno di stimoli provoca una significativa e prolungata riduzione della tensione. (Modificata, da Burke et al., 1970).

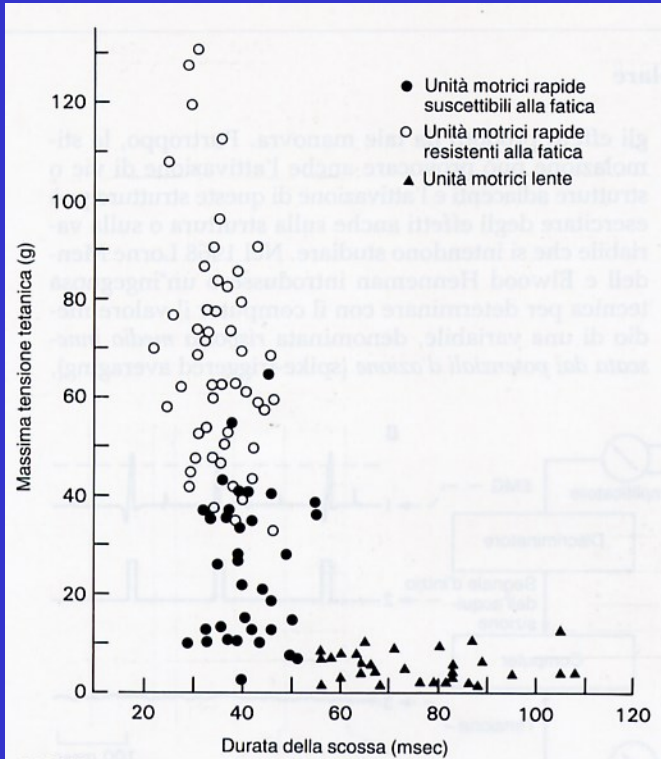


FIGURA 36-9

I profili fisiologici di una popolazione di unità motrici del muscolo gastrocnemio di Gatto permettono di distinguere tre gruppi di unità. Le unità rapide suscettibili alla fatica producono tensioni più elevate di quelle delle unità rapide resistenti alla fatica. Le unità lente generano scosse di lunga durata e sviluppano forze di scarsa entità. (Da Burke et al., 1974).

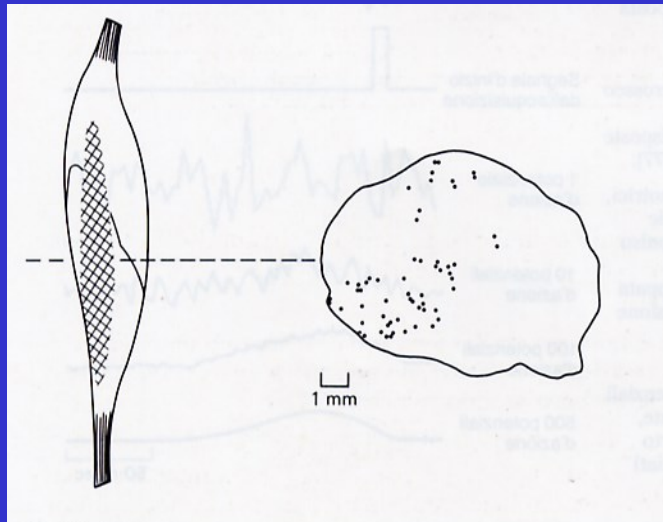


FIGURA 36-10

Un singolo motoneurone innerva molte fibre muscolari. Queste si distribuiscono nel muscolo in maniera diffusa, com'è documentato dall'esempio del muscolo soleo riportato in questa figura. L'area **tratteggiata** corrisponde approssimativamente alle dimensioni del territorio occupato dall'unità motrice proiettato sulla superficie del muscolo. La sede delle singole fibre muscolari che compongono l'unità motrice è stata determinata mediante una stimolazione di lunga durata di un singolo motoneurone. Ciò determina la contrazione di tutte le fibre muscolari con le quali il motoneurone è connesso e la deplezione delle loro riserve di glicogeno. Le fibre, quindi, possono essere identificate istochimicamente mediante una tecnica di colorazione selettiva per il glicogeno. A destra è riportato uno schema di sezione trasversa del muscolo eseguita a livello della **linea tratteggiata**; ogni **punto** rappresenta una singola fibra muscolare. (Modificata, da Burke et al., 1974).

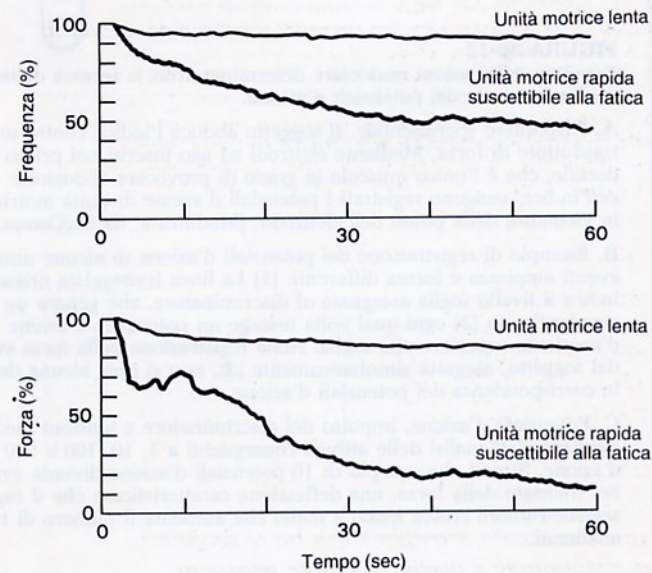


FIGURA 36-11

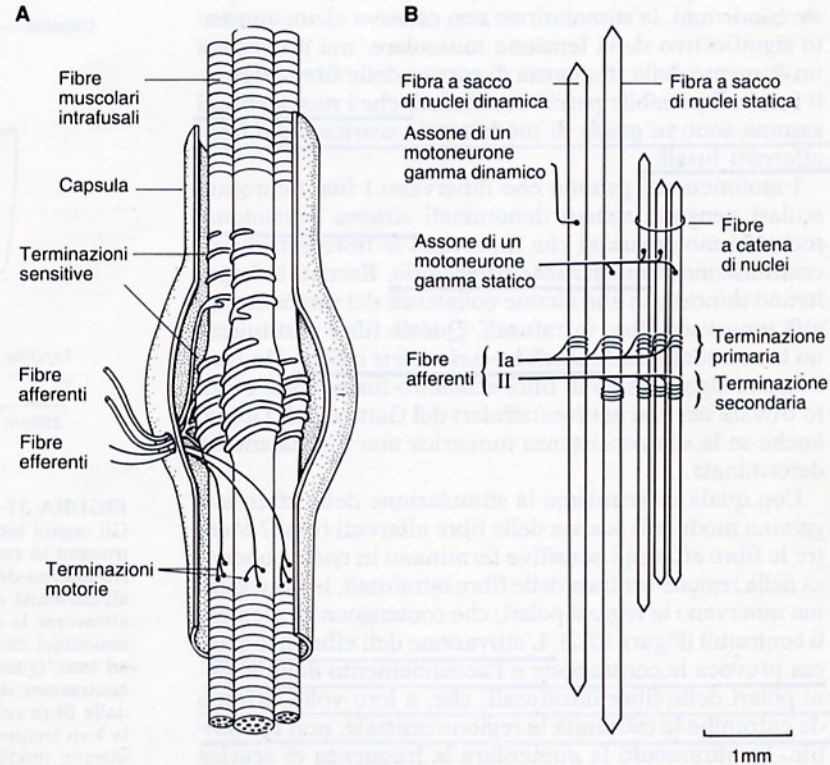
I motoneuroni che innervano le fibre muscolari rapide presentano una riduzione progressiva della frequenza di scarica. Nella figura sono state riportate le variazioni della frequenza di scarica di due motoneuroni, che innervano rispettivamente fibre muscolari rapide e lente, e della forza sviluppata dalle rispettive unità motrici. Le cellule venivano impalate con un microelettrodo e quindi veniva applicata una corrente depolarizzante costante. Il motoneurone che innervava le fibre lente manteneva una frequenza di scarica stabile per tutta la durata della depolarizzazione, mentre la frequenza di scarica del motoneurone che innervava le fibre muscolari rapide suscettibili alla fatica si riduceva rapidamente nei primi 30 secondi di depolarizzazione. La riduzione della frequenza di scarica determinava, durante lo stesso intervallo di tempo, una riduzione della forza ancora più marcata. (Da Kernell e Monster, 1982).

FIGURA 37-2

Le componenti principali del fuso neuromuscolare sono le fibre intrafusali, le terminazioni sensitive e gli assoni motori.

A. Le fibre intrafusali sono fibre muscolari specializzate. Le terminazioni sensitive si avvolgono a spirale attorno alla regione centrale delle fibre intrafusali, che non è contrattile, e vengono attivate dallo stiramento delle fibre intrafusali. I motoneuroni gamma innervano le regioni polari di queste fibre, che sono contrattili. La contrazione delle fibre intrafusali stira la regione centrale da entrambe le estremità ed aumenta la sensibilità delle terminazioni sensitive allo stiramento del muscolo. (Modificata, da Hulliger, 1984).

B. Il fuso neuromuscolare contiene tre tipi di fibre intrafusali: fibre a sacco di nuclei dinamiche, fibre a sacco di nuclei statiche e fibre a catena di nuclei. Ogni fibra afferente di gruppo Ia innerva tutte e tre i tipi di fibre intrafusali e costituisce una terminazione primaria. Le fibre afferenti di gruppo II innervano le fibre a catena di nuclei e quelle a sacco di nuclei statiche e costituiscono le terminazioni secondarie. Due tipi di assoni efferenti innervano i diversi tipi di fibre intrafusali. Gli assoni dei motoneuroni gamma dinamici innervano solo le fibre a sacco di nuclei dinamiche; mentre gli assoni dei motoneuroni gamma statici innervano le fibre a catena di nuclei e quelle a sacco di nuclei statiche. (Modificata, da Boyd, 1980).



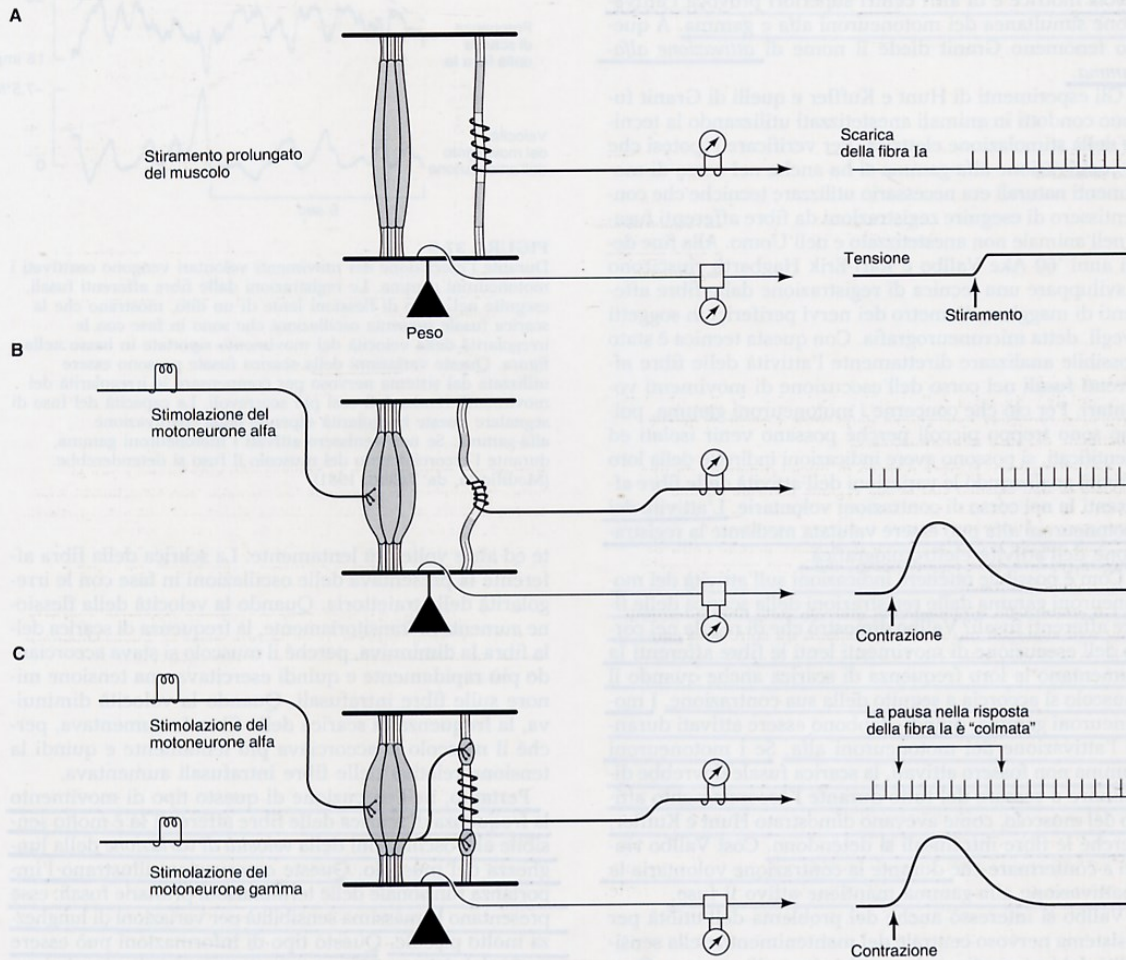


FIGURA 37-8

Nel corso di una contrazione attiva del muscolo la capacità dei fusi di rilevare le variazioni di lunghezza viene conservata mediante l'attivazione dei motoneuroni gamma. (Modificata, da Hunt e Kuffler, 1951).

A. Una tensione prolungata determina una scarica di lunga durata in una fibra Ia.

B. Pausa caratteristica della scarica Ia quando si fa contrarre il

muscolo mediante la stimolazione dei suoi motoneuroni alfa. La fibra Ia cessa di scaricare perché il fuso viene privato del carico dalla contrazione.

C. Se durante una contrazione di intensità analoga alla precedente viene stimolato anche un motoneurone gamma, il fuso non viene più privato del carico durante la contrazione e la pausa della scarica Ia viene «colmata».

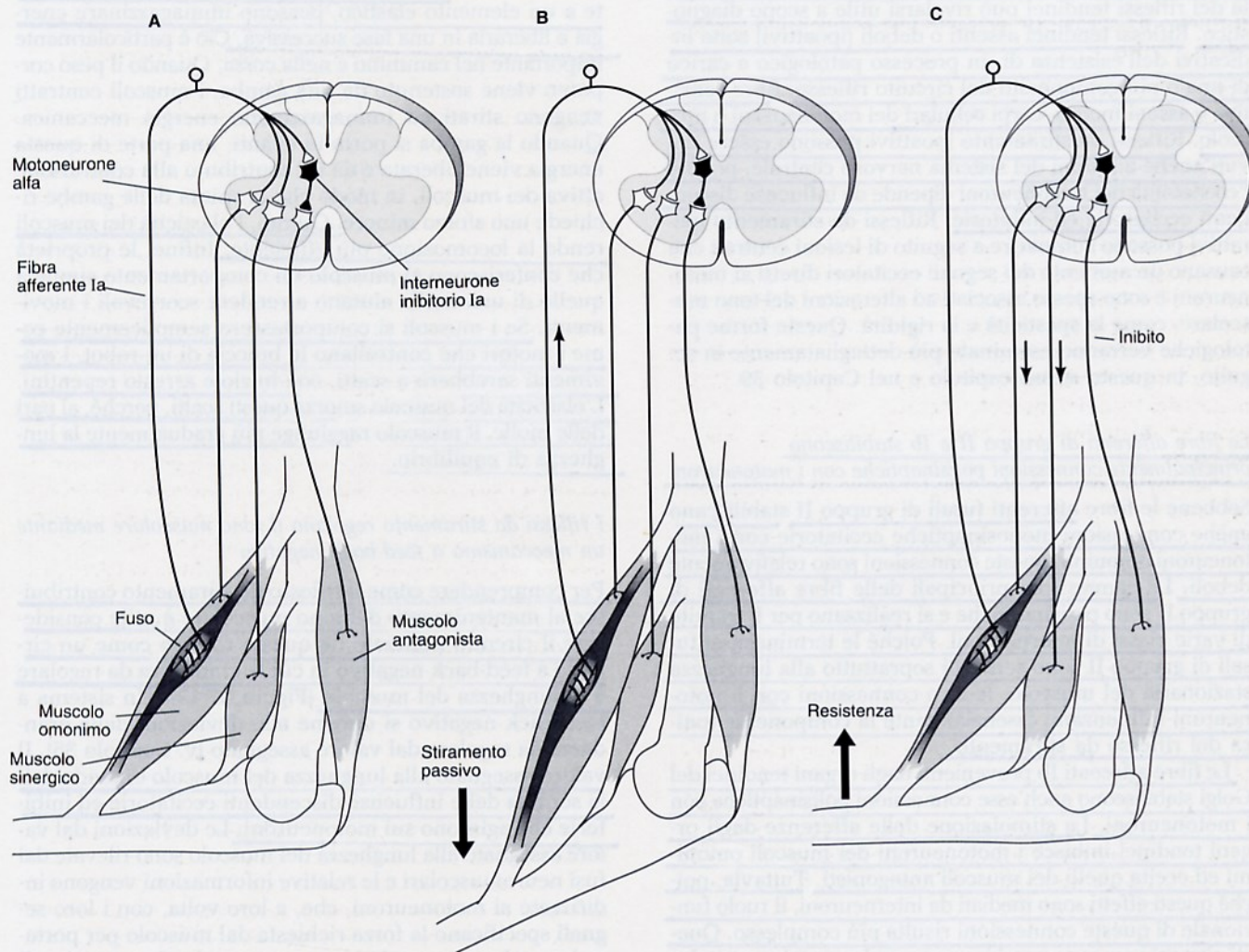


FIGURA 37-11

Il riflesso da stiramento viene provocato dall'eccitamento dei fusi neuromuscolari.

A. Le fibre afferenti Ia stabiliscono connessioni monosinaptiche con i motoneuroni che innervano il muscolo dal quale prendono origine (omonimo) e con i motoneuroni che innervano i muscoli sinergici. Inoltre, esse inibiscono i motoneuroni dei muscoli antagonisti attraverso un interneurone inibitorio.

B. Quando il muscolo viene stirato, aumenta la frequenza di scarica delle fibre afferenti Ia.

C. Ciò provoca la contrazione del muscolo omonimo e dei muscoli sinergici ed il rilasciamento dei muscoli antagonisti. Quindi, questo riflesso tende ad opporsi allo stiramento, esaltando le proprietà elastiche dei muscoli.

FIGURA 37-12

Il riflesso da stiramento funge da circuito a feed-back negativo. La grandezza da controllare è la lunghezza del muscolo. Il valore assegnatole dipende dai segnali discendenti destinati ai motoneuroni. Se un disturbo provoca un aumento della lunghezza del muscolo, il fuso aumenta la propria frequenza di scarica e ciò provoca l'eccitamento dei motoneuroni e il conseguente accorciamento del muscolo. La diminuzione della lunghezza del muscolo ha effetti opposti. Quindi, questo sistema corregge le deviazioni della lunghezza del muscolo dal valore assegnatole.

