

1. UNITA' MOTORIA E LORO PROPRIETA' FUNZIONALI – MECCANISMI DI GRADUAZIONE DELLA FORZA MUSCOLARE

Il tessuto muscolare è coinvolto in molteplici funzioni nel nostro organismo: movimento del corpo, spinge il sangue attraverso i vasi e ne regola il flusso e svolge attività varie nei visceri. Le tre tipologie di tessuto muscolare, scheletrico, liscio e cardiaco, risultano altamente differenziate e diversificate e sono distribuite nell'organismo in base proprio alla funzione che devono svolgere; ciò che li accomuna è capacità di contrarsi e accorciarsi generando forza in seguito ad uno stimolo. Questa caratteristica fondamentale è sostenuta da cellule contrattili (diamo per scontata la conoscenza dell'organizzazione anatomo-istologica delle fibre muscolari). Nella tabella che segue viene riproposta la successione di eventi che conducono alla contrazione e rilasciamento della fibra muscolare.

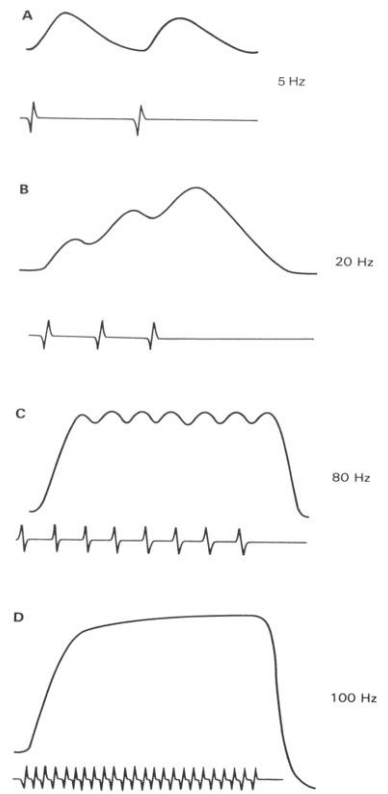
CONTRAZIONE	RILASCIAMENTO
P.a. lungo la membrana della fibra muscolare e tuboli a T	Cessazione stimolo nervoso e recupero attivo di Ca ⁺⁺ da parte del reticolo sarcoplasmatico
Liberazione di Ca ⁺⁺ da reticoli sarcoplasmatici a citosol	diminuzione di concentrazione di Ca ⁺⁺ nel citosol
Legame del Ca ⁺⁺ con troponina C e spostamento della tropomiosina	Distacco del Ca ⁺⁺ dalla troponina C
Attacco actino-miosina	Copertura siti di legame dell'actina
Rotazione della testa della miosina	Mancata formazione di nuovi legami actina-miosina
Contrazione	Rilasciamento

Prima di approfondire i meccanismi regolatori e le varie prestazioni del muscolo, per completezza ricordiamo i tipi di contrazione che il muscolo scheletrico può compiere:

- Contrazione statica o isometrica – lunghezza muscolo costante, atta a sostenere un peso in posizione fissa o un oggetto inamovibile;
- Contrazione eccentrica – allungamento della fibra muscolare e allontanamento dei capi articolari;
- Contrazione concentrica – riduzione della lunghezza del muscolo con avvicinamento dei capi articolare
 - Isotonica, a tensione costante;
 - Isocinetica, a velocità di accorciamento della fibra costante.

La produzione di forza dipende dal numero di interazioni actina-miosina che si formano nella sezione trasversa di una fibra durante una contrazione e a sua volta dipende, in misura variabile da più fattori:

- Diametro della fibra – maggiore è il numero di sarcomeri in parallelo maggiore è la capacità di creare legami;
- Lunghezza dei sarcomeri – maggiore è la distanza tra le linee Z maggiore è il grado di sovrapposizione dei filamenti sottili e spessi;
- Quantità di calcio che si lega alla troponina – maggiore concentrazione in citosol maggiore è il numero di siti di interazione che si liberano
- Tipo di miosina – tipo I, tipo IIa e tipo IIb



Con tutti i movimenti e attività derivabili dalla contrazione muscolare vi è necessità che la potenza sviluppata (forza per velocità di accorciamento) sia regolabile dai nostri sistemi di controllo in maniera molto fine intervenendo sulle variabili coinvolte.

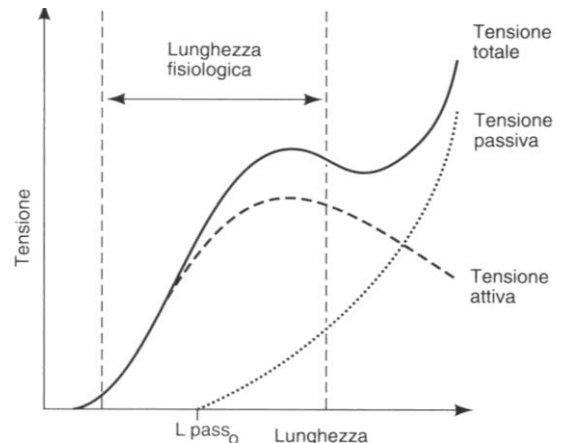
Un solo potenziale d'azione lungo un motoneurone (durata 1-4 ms) genera una contrazione singola ma per ottenere una contrazione massimale è necessario stimolare ripetutamente la fibra con una maggiore frequenza di potenziali d'azione; l'aumento della f di scarica da parte dei motoneuroni mi porterà da contrazioni singole (A), a sommazione di scosse muscolari (B), tetano incompleto (C) e tetano completo (D).

Analizzando nel dettaglio possiamo affermare che nella singola contrazione la fibra raggiunge il picco di forza in 50-60 ms per tornare a 0 in circa 100 ms; in questo lasso di tempo la fibra, se stimolata da un nuovo p.a., può generare una contrazione con picco massimo di forza maggiore al precedente. Con l'aumentare della f di scarica, la concentrazione di calcio tende ad oscillare ai valori massimali e di conseguenza anche i valori di forza sviluppata. In fisiologia, le frequenze di scarica tali da mantenere la forza più alta che in una contrazione singola ma non da impedire oscillazioni evidenti, vengono indicate con il termine CLONO. Quando la f di scarica di p.a. è sufficientemente elevata, si raggiunge la concentrazione massimale di calcio nel citosol e il conseguente sviluppo stabile di forza massima finché la stimolazione nervosa persiste.

Nella realtà le fibre muscolari vanno incontro spesso a situazioni di clono con f più o meno elevate e molto raramente a situazioni di tetano completo o contrazioni singole.

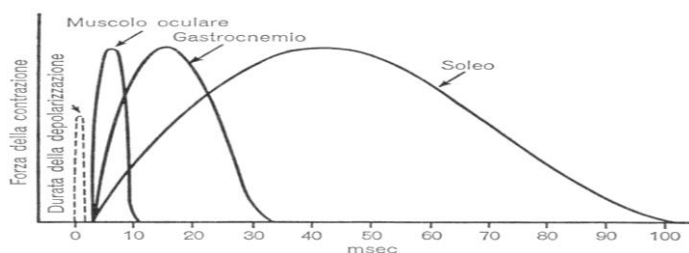
N.B.: la frequenza minima per raggiungere uno status di tetania completa varia da muscolo a muscolo, ad esempio i muscoli antigravitari hanno tempi di contrazione molto lunghi.

La tensione muscolare dipende dalla lunghezza del muscolo stesso, in quanto esso funziona come una "molla". La curva tensione-lunghezza, si compone di tre curve, una che rappresenta la tensione passiva, una la tensione attiva, e una la tensione totale, la quale si ottiene come somma delle altre due.



La tensione passiva è la forza che si genera nel muscolo quando questo è stirato passivamente, ovvero, se si prende una molla e la si tira, notiamo che nella molla si accumula una forza, una tensione, e che per tenerla stirata bisogna esercitare una forza. Col muscolo è lo stesso: se lo si prendi e lo si stira, si sviluppa una forza che

corrisponde alla tensione passiva, infatti, guardando il grafico (linea punteggiata), possiamo notare che la tensione passiva parte da zero (lunghezza a riposo del muscolo L_{passo} , 100% della lunghezza) e aumenta con l'aumentare della lunghezza. La tensione attiva, invece, è la forza che il muscolo è in grado di generare; il muscolo riesce a sviluppare il

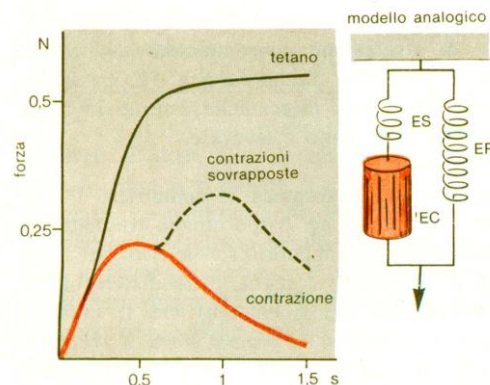


massimo di forza attiva alla lunghezza L_{pass_0} . Infatti dal grafico vediamo che la forza sviluppata ha un picco a L_{pass_0} , e cala sia a lunghezze minori che maggiori di essa perché:

- *a lunghezze minori* - i sarcomeri sono troppo compressi, e se si va troppo sotto L_{pass_0} i filamenti sottili posti alle due estremità del sarcomero urtano tra di loro e la miosina urta le linee Z;
- *a lunghezze superiori* - il sarcomero è troppo stirato, parte della actina è "fuori dal binario della miosina", ovvero non è sovrapposta alla miosina, quindi non si possono formare ponti trasversi.

Nelle attività delle fibre muscolari possiamo identificare una componente muscolare sulla quale agiscono anche componenti elastiche in serie e in parallelo; nella rappresentazione grafica adiacente possiamo vedere un modello stereotipato delle componenti coinvolte dell'attività muscolari:

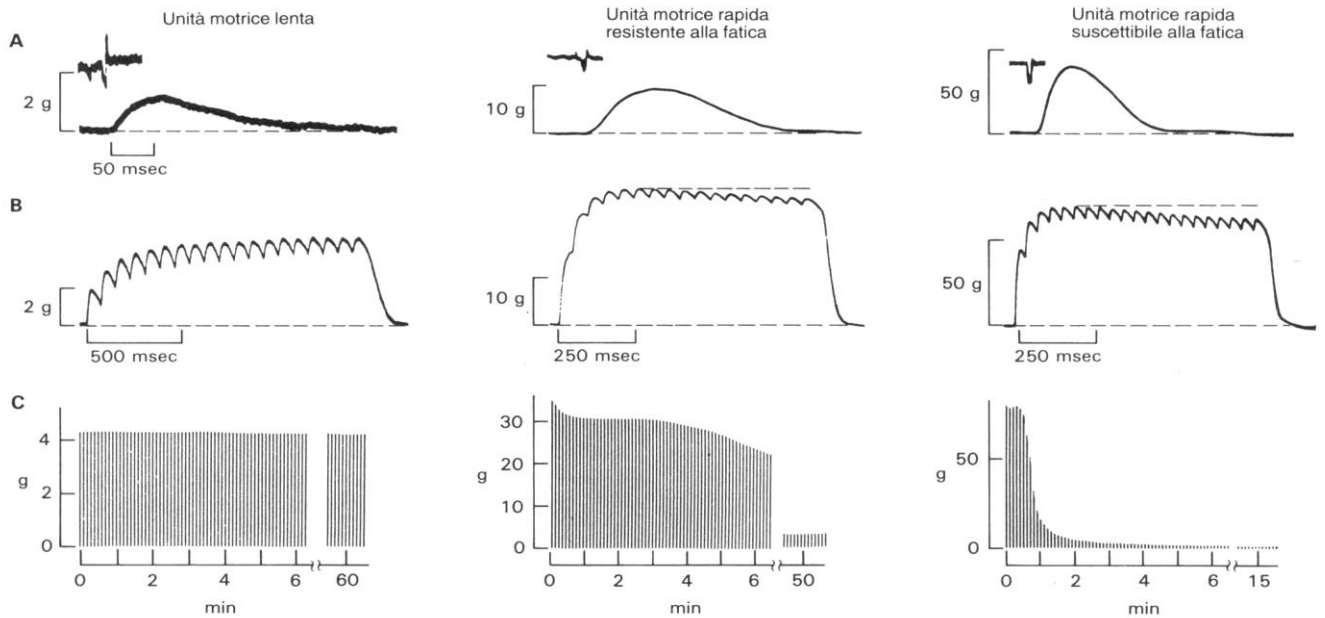
- *componente contrattile EC* – fibre che compongono il muscolo in grado di accorciarsi
- *componente elastica in serie ES* – tendini delle fibre muscolari che si inseriscono nei capi ossei
- *componente elastiche in parallelo EP* – tessuto connettivo presente nei muscoli



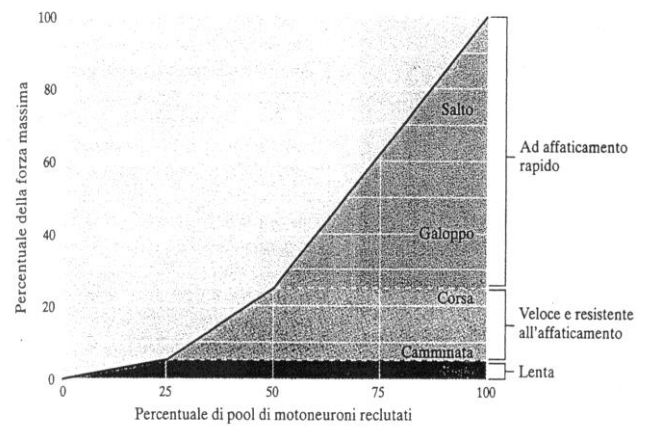
2. RECLUTAMENTO DELL'UNITÀ MOTRICE

In fisiologia con il termine unità motrice si intende il motoneurone e le fibre che innerva con i suoi assoni, quindi possiamo avere unità motorie che innervano 5-10 fibre sia unità che innervano oltre 3000 fibre. Le fibre muscolari della stessa unità motoria non sono contigue nel ventre muscolare, anzi si mescolano a fibre di altre unità; ciò permette uno sviluppo ben distribuito di forza con un numero relativamente piccolo di unità motorie e la modulazione della stessa. La forza sviluppabile dal muscolo è vincolata alla tipologia di unità motrice a cui appartiene: infatti, per quanto riguarda la resistenza alla fatica (che si valuta con la caduta di forza di contrazione in seguito ad una contrazione tetanica dell'unità) possiamo suddividere le unità motorie in tre categorie:

- Tipo S (slow), Lente – tempo di attivazione "lento" (>50 ms) motoneuroni piccoli, assoni con diametro ridotto a bassa velocità di conduzione, producono forza relativamente bassa (1 g) sia con scossa singola sia in tetania. Sono in grado di mantenere il livello massimo di forza per lungo periodo.
- Tipo FF (fast-fatigable), rapide-affaticabili – tempo di attivazione rapido (20 ms), motoneuroni grandi, assoni con grande diametro a elevata velocità di conduzione, producono più forza massima (50 g) ma in regime tetanico in circa 120" perdono il 75% della forza;
- Tipo FR (fast-resistant), rapide-resistenti – tempi di attivazione relativamente rapidi (20 ms), producono un picco di forza relativamente alto (10 g) e mantengono almeno il 75% della forza dopo 120" di tetania.



Durante la contrazione muscolare, vi è un ordine di reclutamento ben preciso; infatti, come possiamo notare dal grafico sottostante (reclutamento fibre gastrocnemio), le prime fibre attivate sono quelle legate alle unità motrici lente, le seconde ad essere coinvolte sono quelle legate alle unità motrici FR e per ultime vengono reclutate le fibre innervate dalle unite FF. È intuibile che per sforzi massimali, quasi sprint e balzi, si necessita l'attivazione di tutte le unità motrici e quindi l'attivazione delle FF necessita il precedente reclutamento di fibre S e FR. Tutto ciò è legato al **PRINCIPIO DELLA DIMENSIONE**, ovvero, l'ordine di reclutamento da parte del SNC, è basato sulla legge di Ohm: le tipo S che presentano un diametro minore avranno una resistenza di eccitazione inferiore alle altre ma a sua volta questa caratteristica comporterà una velocità di conduzione minore. Da ciò si evince che per "stimolazioni" lievi si attiveranno le fibre lente, mentre per attività più intense, nelle quali vengo reclutate le fibre FR e FF, la loro elevata velocità di conduzione compenserà il ritardo nell'eccitazione reclutandole all'unisono. Riassumendo il reclutamento delle fibre è inversamente proporzionale al loro diametro. Per quanto riguarda le caratteristiche muscolari delle fibre sopra citate possiamo notare differenze notevoli le une dalle altre: nella tabella che segue vengono riportate in sintesi le principali caratteristiche di ogni singola unità motrice differenziando la componente nervosa e muscolare.



CARATTERISTICHE PRINCIPALI DELLE UNITA' MOTORIE

		FF – Iia	FR - IIb	S – I
CELLULE DELLA FIBRA MUSCOLARE	COLORE	Bianca	rosa	Rossa
	AFFATICABILITA'	Elevata	media	Bassa
	TIPO DI METABOLISMO	Gli colitico	misto	Ossidativo
	DIAMETRO	Grande	grande	Piccolo
	VASCOLARIZZAZIONE	Bassa	media	Alta
	Q MITOCONDRO	Bassa	media	Alta
	Q MIOGLOBINA	Bassa	media	Alta
	FORZA DELLA FIBRA	Alta	alta	Bassa
	VELOCITA' DI CONTRAZIONE	rapida	rapido	Lenta
CELLULA DELLA FIBRA NERVOSA	ECCITABILITA'	bassa	bassa	Alta
	VELOCITA' DI CONDUZIONE	molto alta	molto alta	Alta
	DIAMETRO	grande	grande	Piccolo

CURIOSITA': il colore delle fibre è dettato dalla alta/bassa capillarizzazione di ogni singola fibra e dalla quantità di mioglobina e mitocondri presenti in ogni singola cellula muscolare. Inoltre è importante ricordare che è l'innervazione dei motoneuroni a specializzare le varie fibre: infatti, se in vitro recidessimo un'unità motoria FF e legassimo la componente muscolare a una nervosa di tipo S, questa si specializzerebbe in tipo S. chiaramente in natura questi fenomeni non esistono e possono essere praticati solamente in laboratorio.