

mentre l'immunità cellulare è mediata dai linfociti T. La specificità linfocitaria è acquisita mediante processi di riarrangiamento genico che si verificano durante il differenziamento e la maturazione.

TESSUTO MUSCOLARE

TESSUTO MUSCOLARE

TESSUTO MUSCOLARE LISCIO

- cellule dimensionalmente rilevanti e plurinucleate

TESSUTO MUSCOLARE STRIATO

SCHILETRICO

- formata da unità plurinucleate di origine iniziale

CARDIACO

- cellule mononucleari che formano nel loro insieme un sincizio funzionale

TESSUTO MUSCOLARE STRIATO SCHILETRICO

Il tessuto muscolare striato scheletrico costituisce i muscoli scheletrici di tutto l'organismo.

In un muscolo scheletrico, l'unità morfologica, è la fibra muscolare striata. È caratterizzata dalla presenza di bande chiare e bande scure lungo l'asse maggiore, dovute alla presenza di elementi longitudinali di piccole dimensioni, le miofibrille.

Le fibre muscolari scheletriche sono sincizi plurinucleati derivati dalla fusione di elementi mononucleati, i mioblasti.

Epimisio = fibroso denso intrecciato

Le fibre hanno forma di cilindri o di poliedri, con un diametro compreso tra i 10 e i 100 nm.

In un muscolo, le fibre muscolari sono disposte parallelamente le une alle altre, e sono tenute insieme da una guaina connettivale, che prende il nome di epimisio. Più fusi poi, sono uniti tra loro dal perimisio; sottili setti si estendono dal ^{lesso} perimisio a circondare le singole fibre muscolari costituendo l'^{reticolare} endomisio, formato da una trama di fibre reticolari, capillari sanguigni e qualche cellula connettivale. L'endomisio costituisce le membrane basali delle fibre muscolari.

Il ramo arterioso che va a nutrire il muscolo si divide, dopo aver perforato l'epimisio, in numerose diramazioni di calibro minore che viaggiano nel connettivo fino a raggiungere le singole fibre muscolari, apportando ossigeno e materiali nutritivi.

I diversi rivestimenti connettivali, si riuniscono, alle estremità del ventre muscolare, per dar luogo a tendini o aponeurosi. La forza, grazie alla formazione tendinea, verrà scaricata sul segmento scheletrico.

FIBRA MUSCOLARE SCHELETRICA

Struttura

Ogni singola fibra è delimitata da una struttura membrana plasmatica detta sarcolemma, che racchiude la massa citoplasmatica chiamata sarcoplasma, nella quale sono immerse le miofibrille e gli organuli citoplasmatici.

Il sarcolemma è rivestito da una lamina basale e da una fitta rete di fibre reticolari.

Il sarcolemma è molto sottile, elastico e assai resistente. Dal lato citoplasmatico il sarcolemma è proiettato da una proteina chiamata distrofina, che concorre al suo rafforzamento.

Poiché la fibra muscolare è un sincizio, possiede numerosi nuclei: ciascun nucleo possiede un voluminoso nucleolo e ammassi di cromatina.

I nuclei non sono in grado di replicare (permanente stato post-mitotico). È stata dimostrata inoltre la presenza di alcuni nuclei nella periferia delle fibre, appartenenti a cellule di diversa natura, chiamate cellule satellite, adossate alla superficie delle fibre muscolari. Sono state interpretate come mioblasti quiescenti.

La maggior parte del sarcoplasma è occupato poi dalle miofibrille.

Miofibrille

Le miofibrille rappresentano la sede del fenomeno contrattile.

Sono orientate lungo l'asse maggiore delle cellule e sono disposte longitudinalmente nelle fibre.

Esaminate al microscopio a contrasto di fase, le miofibrille presentano una successione di bande scure e chiare, che si alternano con regolarità.

Le prime sono più colorabili delle seconde, e alla luce polarizzata risultano anisotrope (birifrangenti), da cui il nome di bande A.

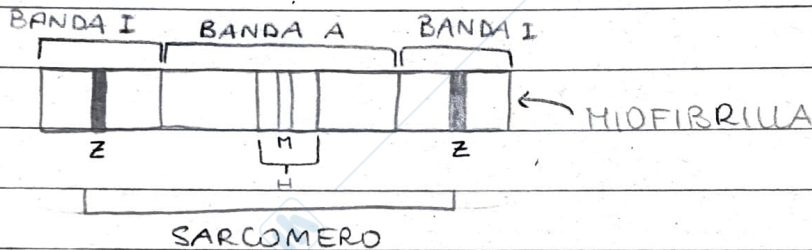
I tratti di miofibrille che si alternano con le bande A risultano incolore e, se osservati alla luce polarizzata risultano isotrope e quindi chiare, per questo sono chiamate bande I.

Ciascuna banda I risulta divisa in due parti uguali, da una stria sottile chiamata linea Z.

La banda A appare occupata nella parte centrale, da una sottile banda trasversale, piú chiara, chiamata banda H, attraversata a sua volta dallo linea M.

Il tratto di miofibrilla compreso tra due linee Z prende il nome di sarcomero, e rappresenta l'unita' funzionale dell'intero tessuto.

Le miofibrille a loro volta sono costituite da unita' piú piccole, i miofilamenti.



Miofilamenti

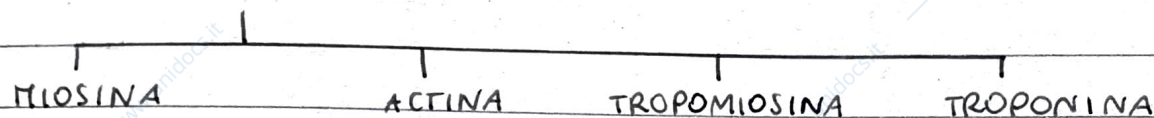
I miofilamenti sono longitudinalmente, paralleli gli uni alle altre, e sono di due tipi diversi: i miofilamenti spessi sono costituiti prevalentemente da miosina, e i miofilamenti sottili costituiti da actina, oltre che da tropomiosina e troponina.

I miofilamenti spessi ^(d 10-12, e 1,5 μm) posti l'uno accanto all'altro costituiscono la banda A, occupandola per tutta la lunghezza. Presentano inoltre, a intervalli regolari, piccoli prolungamenti laterali, detti ponti, che permettono il contatto tra i miofilamenti spessi e sottili durante la contrazione muscolare.

I miofilamenti sottili ^(d 5-7 nm, e 1 μm) sono situati nelle bande I e penetrano nella banda A arrivando ai limiti delle

bande H. Nelle sezioni trasversali ai margini della banda A i miofilamenti appaiono distribuiti in un esagono; a questo livello infatti, i filamenti sottili si interdigitano con quelli spessi in modo che ogni filamento di miosina sia circondato da sei filamenti di actina.

Proteine contrattili

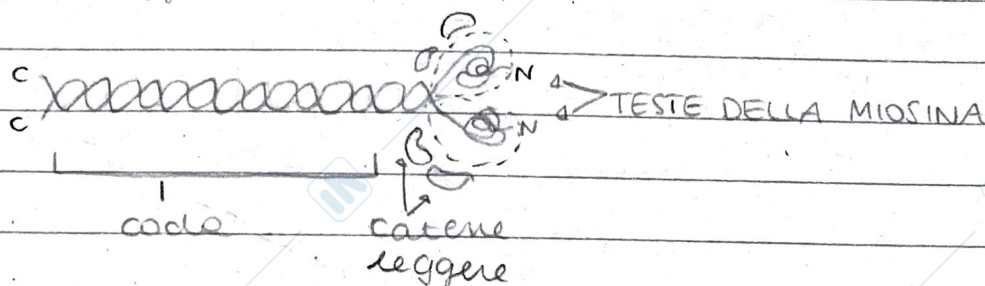


• Miosina

La miosina è formata da due catene pesanti e due coppie di catene leggere. Le due meta' carbossiterminali delle due catene pesanti si avvolgono tra loro a formare la coda della molecola.

Le due meta' aminoterminali invece si avvolgono separatamente a formare le due teste della miosina.

Su ogni testa della miosina si trova una coppia di catene ~~pesanti~~ leggere.



• Actina, tropomiosina, troponina

Actina, tropomiosina e troponina si uniscono andando a costituire i filamenti sottili.

Il microfilamento di F actina (costituito a sua volta da

unità di G actina) è circondata dalla doppia elica di tropomiosina. La troponina si lega alla tropomiosina ed è formata da tre frammenti.

La tropomiosina impedisce stericamente il contatto tra actina e le teste delle miosina, nel muscolo a riposo.

La troponina è invece formata da tre unità A, C e T. A e T si legano all'actina e alla tropomiosina; mentre la subunità C può legare gli ioni calcio.

Una volta legati gli ioni calcio, si innescano una serie di eventi: la distanza tra A e T aumenta, e la tropomiosina libera il sito di legame per la miosina.

Reticolo sarcoplasmatico

Il reticolo sarcoplasmatico è una specializzazione del REL, che forma una struttura a rete che circonda ogni miofibrilla.

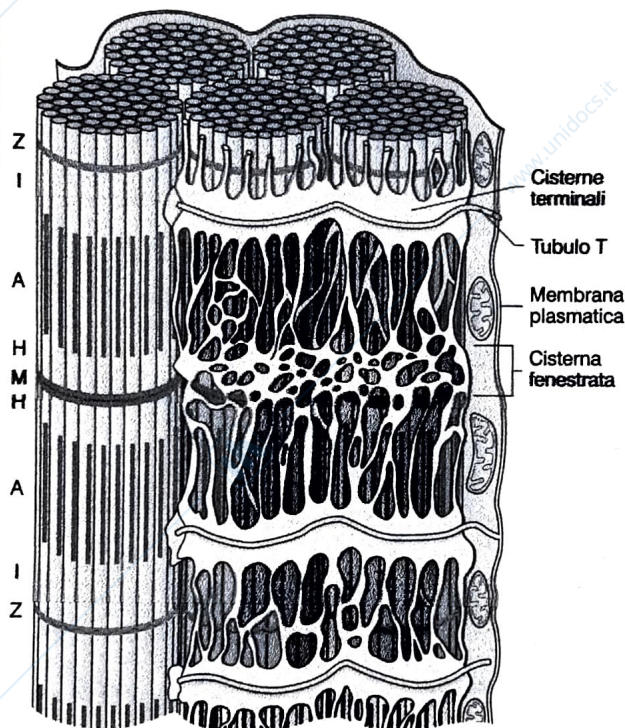
Risulta formato da una serie di tubuli a fondo cieco, disposti longitudinalmente rispetto all'asse della fibra e provvisti di collegamenti laterali.

Le anastomosi laterali sono più marcate a livello delle bande H dove costituiscono la cosiddetta cisterna fenestrata. I tubuli longitudinali poi, confluiscono saldandosi in canali di calibro maggiore orientati trasversalmente, che formano le cisterne terminali (tra la banda A e I).

Nella parte mediana della loro faccia esterna, posto trasversalmente, corre il tubulo trasverso.

La funzione del reticolo sarcoplasmatico è svolta dal tubulo T associato alle cisterne terminali: a muscolo decontratto vengono immagazzinati ioni calcio.

grazie all'azione dell'attività ATP all'interno delle cavità e all'impulso nervoso trasportato all'interno del tubulo T, avviene il rilascio degli ioni calcio all'interno delle cisterne terminali. Questo è l'evento iniziale della contrazione muscolare.



ASPETTI MORFOLOGICI DELLA CONTRAZIONE

Ciascun sarcomero è il risultato della sovrapposizione e compenetrazione di miofilamenti sottili e spessi.

In ogni unità sarcomerica, due set di filamenti sottili, partendo dal loro luogo di inserzione, a livello della linea Z, si dirigono verso il centro del sarcomero stesso, inframezzandosi ai filamenti spessi costituendo la banda A. Quest'ultima nella sua zona centrale (banda H) risulterà più chiara, per la presenza dei soli filamenti

spessi. Con la contrazione, si può notare la riduzione sia delle bande H sia delle bande I, oltre all'avvicinamento reciproco delle linee Z, le quali vanno a posizionarsi ai limiti della banda A, l'unica a rimanere immutata dimensionalmente. La riduzione del sarcomero è dunque dovuta allo scorrimento attivo dei filamenti sottili su quelli spessi.

TIPI DI FIBRE MUSCOLARI SCHELETRICHE

Fibra muscolare striata rossa

Possiede un diametro inferiore a quello bianco e un colorito rosso bruno, per la maggiore ricchezza di mioglobina.

Possiede molti mitocondri di grandi dimensioni attorno al nucleo, e una maggiore quantità di gocce lipidiche intorno al nucleo.

Presentano una grande ricchezza di capillari.

Questo tipo di fibre si trova in quei muscoli che richiedono una grande resistenza alla fatica muscolare.

Fibra muscolare striata bianca

È caratterizzata da una contrazione più rapida ed è meno resistente alla fatica. Possiede un diametro maggiore rispetto alla fibra rossa e un maggior numero di miofibrille nel sarcoplasma. Intorno al nucleo si osservano pochi e piccoli mitocondri.

Il colore dipende dalla minor presenza di mioglobina.

TESSUTO MUSCOLARE STRIATO CARDIACO

Il tessuto muscolare striato cardiaco costituisce la struttura del miocardio, responsabile della contrazione del cuore.

Questo tessuto è costituito da cellule distinte unite tra loro da particolari giunzioni chiamate dischi intercalari.

Dato che i singoli elementi sono uniti tra loro attraverso sistemi di giunzioni, il tessuto muscolare cardiaco può essere considerato un sincizio funzionale.

Questo tipo di tessuto è innervato dal sistema nervoso vegetativo, che ha il solo compito di regolare la frequenza del ritmo di contrazione.

CARDIOCITI

Il tessuto muscolare cardiaco, osservato al microscopio ottico si presenta costituito da elementi di forma cilindrica, che alle loro estremità presentano interdigitazioni le quali si incastrano con le estremità delle cellule adiacenti.

I cardiociti sono elementi allungati, generalmente di 100 μm di lunghezza e 10-15 μm di spessore. Al centro delle cellule si trova il nucleo, sempre unico, provvisto di 1 o 2 nucleoli. In prossimità del nucleo si accumulano glicogeno e gocce lipidiche. I mitocondri sono voluminosi e numerosi e si dispongono in fila tra i miofilamenti.

Il cardiocita appare rivestito dal sarcolemma, e all'esterno si trova una membrana basale.

Il reticolo sarcoplasmatico è formato da sarcotubuli a decorso longitudinale; a livello delle striae è un tubulo T si invagina dal sarcolemma all'interno della massa

contrattile, stabilendo contatti con piccole espansioni trasverse dei sarcofibrilli formando una diade. (p.246)

DISCHI INTERCALARI

Tratti trasversali collegano le cellule a diversi livelli, sono quindi disposti a formare gradini e prendono il nome di dischi intercalari o strie scalariformi.

I dischi intercalari sono quindi zone di giunzione specializzate tra due cellule miocardiche. Sono state descritte a questo livello diverse strutture giunzionali quali desmosomi, fasce aderenti e giunzioni comunicanti.

• Desmosomi

La regione che contiene il desmosoma contiene uno spesso strato di materiale denso, denominato plicca, immediatamente al di sotto della membrana plasmatica su due versanti della giunzione.

A partire dalla plicca, in direzione del citoplasma delle due cellule adiacenti, si dipartono filamenti intermedi.

Attraverso i desmosomi quindi i filamenti intermedi di una cellula si continuano con quelli delle cellule adiacenti. La loro funzione è di ripartire in modo equilibrato le forze di tensione che si sviluppano durante la contrazione.

• Fasce aderenti

Sono collegamenti che si stabiliscono tra una cellula e l'altra adiacente, grazie alle cadherine, proteine strutturali che sporgono nello spazio interstiziale delle cellule e si uniscono interseccandosi tra loro. Sotto la membrana cellulare parallelamente fasci di actina, i quali non prendono rapporti direttamente con le proteine di membrana, ma con stabiliscono rapporti indirettamente tramite altre proteine come la Vinculina, le β -catenine.

connessine  - connessione

• Giunzioni comunicanti

Costituiscono un passaggio aperto attraverso cui gli ioni e le piccole molecole possono direttamente passare da una cellula all'altra.

È in virtù di queste zone che si ha il passaggio dell'impulso da un cardiocita all'altro.

Contrazione

Per quanto riguarda le attività automatica e ritmica del cuore, esistono zone del cuore specializzate per la genesi e la conduzione dell'impulso elettrico che innesca la contrazione.

Le fibre di queste zone costituiscono il cosiddetto miocardio specifico.

Si distinguono due tipi di fibre miocardiche specifiche:

- Nodali
- Giganti o del Purkinje

Le fibre nodali sono presenti nel nodo del seno, nel nodo atrio-ventricolare e nella prima porzione del fascio atrio-ventricolare. Sono fusiformi e più piccole delle comuni fibre miocardiche, soprattutto nei nodi hanno decorso molto vario e appaiono immerse in abbondante tessuto connettivo. Tra le fibre nodali terminano numerose fibre nervose simpatiche e si trovano anche piccoli gangli parasimpatici periferici.

Le fibre giganti formano la maggior parte del fascio atrioventricolare e le loro branche di divisione sono più voluminose delle fibre del miocardio comune. La loro forma è varia e presentano spesso diramazioni che si connettono con le fibre vicine. Nel sarcoplasma le miofibrille sono poco numerose, presentano scarse striature trasversali e si trovano spesso alla periferia delle cellule, in vicinanza del sarcolemma.

Il sarcoplasma contiene numerosi mitocondri e abbondante glicogeno per cui il fascio atrio-ventricolare può essere facilmente individuato con tecniche adatte alla dimostrazione del glicogeno. Le fibre giganti non possiedono un sistema T e presentano uno scarso reticolo sarcoplasmatico.

ex. organi cavi

TESSUTO MUSCOLARE LISCIO

Queste fibrocellule presentano una striatura longitudinale dovuta all'allineamento degli elementi contrattili, ma sono prive di striature trasversali.

Le fibrocellule muscolari lisce si possono trovare isolate o riunite in piccoli gruppi in seno ai tessuti connettivi. La fibrocellula muscolare liscia è un elemento cellulare fusiforme, rigonfia al centro dove si trova il nucleo ovoidale, ed estremamente assottigliato alle due estremità.

Quando due fibrocellule si associano a formare laminae o fasce muscolari, la porzione assottigliata di una fibrocellula si pone a stretto contatto con la parte rigonfia centrale di un'altra. Tra le fibrocellule si nota sempre tessuto connettivo lasso. In alcuni tipi ghiandolari si trovano alcune cellule particolari dette mioepiteliali. La fibrocellula mostra la maggior parte degli organuli concentrata nel citoplasma, esattamente ai due poli del nucleo ovoidale. Si notano voluminosi mitocondri allungati, un piccolo apparato del Golgi, molti ribosomi, gocce lipidiche etc.

Le cellule muscolari lisce sono avvolte da una comune membrana plasmatica detta sarcolemma, intorno al quale si trova la lamina basale. Il sarcolemma presenta inoltre un gran numero di invaginazioni chiamate caveole.

L'osservazione al microscopio mostra la presenza di miofilamenti sottili e spessi.

I miofilamenti spessi sono formati da miosina, mentre quelli sottili sono composti da actina.

I filamenti spessi si presentano spesso in modo simile al

tesuto muscolare striato come cilindri.

Contrazione

Il fenomeno della contrazione nella cellula muscolare liscia avviene, come nel muscolo striato, in seguito allo scorrimento dei filamenti di actina lungo i filamenti di miosina. Le modalità della contrazione cellulare si diversificano rispetto a quelle del muscolo striato a causa della differente organizzazione dei miofilamenti. In particolare, lo scivolamento dell'actina sulla miosina esteso a tutta la rete dei miofilamenti presente nel citoplasma determina sia un accorciamento che una sorta di avvvitamento su se stessa della cellula muscolare liscia.

La muscolatura liscia si contrae più lentamente di quella striata, tuttavia è capace di mantenere più a lungo lo stato contrazione.

Come per il muscolo striato, il processo della contrazione ha inizio quando, a seguito dell'arrivo di un impulso elettrico, si ha la depolarizzazione della membrana che causa la rapida apertura di canali per il Ca^{2+} a livello delle cisterne sarcoplasmatiche, molte delle quali sono localizzate vicino alle caveole. L'aumento del calcio citosolico facilita l'interazione fra questo ione ed una proteina chiamata calmodulina che svolge una funzione simile alla troponina del muscolo striato. Infatti la calmodulina, dopo aver legato il Ca^{2+} , interagisce con una proteinchinasi attivandola. Questo causa la fosforilazione della miosina, condizione necessaria all'interazione fra actina e miosina. La successiva idrolisi dell'ATP legato alla miosina permette lo spostamento dell'actina sulla miosina e quindi la contrazione cellulare. Di fatto, l'attività ATPasica della miosina, e quindi la possibilità che questa interagisca o meno con l'actina, dipende dal suo grado di fosforilazione che a sua volta dipende dalle concentrazioni intracellulari di AMPciclico. La regolazione della concentrazione di quest'ultimo a sua volta è regolato oltre che dalla concentrazione del calcio citosolico anche da fattori ormonali e da vari neurotrasmettitori che spesso intervengono a modulare piuttosto che a indurre o inibire il processo della contrazione. Infatti l'attività contrattile della cellula muscolare liscia ha spesso origine endogena ed è allora dovuta a cellule locali dotate di attività pace-maker.