

# Aula

# 5

## CONTRAÇÃO MUSCULAR

Flavia Teixeira-Silva  
Leonardo Rigoldi Bonjardim

### META

Apresentar os mecanismos de contração dos músculos esquelético e liso.

### OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:

conhecer a organização das fibras musculares esqueléticas e lisas;

conhecer as bases moleculares da contração muscular;

saber as principais diferenças entre os mecanismos contráteis das fibras musculares esqueléticas e lisas;

saber as características da contração do músculo (esquelético e liso) como um todo.

### PRÉ-REQUISITO

Conhecimentos de Bioquímica, Biologia Celular e Transmissão Nervosa.



(Fonte: <http://www.3bscientific.com.br>).

### INTRODUÇÃO

Estamos de volta. Na aula anterior você aprendeu como o sistema nervoso envia informações para os músculos esqueléticos e lisos. Agora, você vai aprender como tais músculos interpretam essas informações e como eles respondem a elas.

Você sabe muito bem que no processo contrátil o músculo diminui de tamanho, mas como ele consegue fazer isso? Como é possível que as células musculares alterem seu comprimento ou seu volume?

Nesta aula estudaremos todos os mecanismos que permitem essas alterações. Começaremos pela musculatura esquelética, mas você vai perceber que muitos dos conceitos apresentados serão reaproveitados quando estivermos falando de musculatura lisa. Surtis serão as diferenças, mas nem por isso pouco importantes.

E a musculatura cardíaca? – você deve estar se perguntando. Esse músculo tão especial guarda características tanto de músculo esquelético, quanto de liso. Portanto, todos os conceitos e mecanismos estudados nesta aula servirão de base para a compreensão da contração cardíaca, que será apresentada mais adiante na aula de Fisiologia Cardiovascular.

## CONTRAÇÃO MUSCULAR ESQUELÉTICA

A função da contração muscular esquelética é desenvolver força para mover alavancas ósseas, a fim de movimentar o próprio corpo ou um objeto.

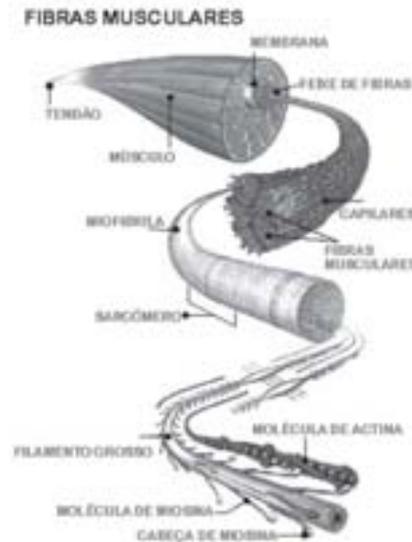


Fig. 5.1. Músculo esquelético. (Fonte: <http://www.ck.com.br>)

## CONTRAÇÃO MUSCULAR ESQUELÉTICA: “DISSECANDO” O MÚSCULO ESQUELÉTICO

Observe o músculo representado na Fig. 5.1. Perceba que ele é formado por muitos fascículos musculares. Cada fascículo muscular, por sua vez, é formado por muitas fibras musculares. Cada fibra muscular contém muitas miofibrilas. E cada miofibrila é formada por muitos miofilamentos.

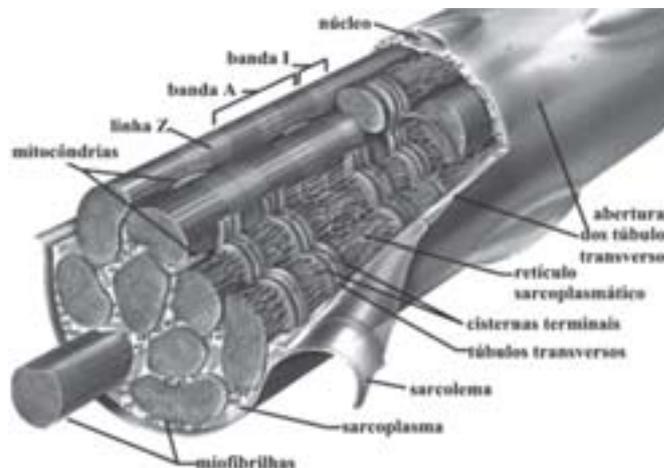


Fig. 5.2. Fibra muscular esquelética. (Fonte: <http://br.geocities.com>).

A Fig. 5.2 mostra a fibra muscular (célula muscular) aumentada para que você possa observá-la em detalhes. A camada mais externa é a membrana celular, chamada sarcolema. O citoplasma é chamado de sarcoplasma e concentra um grande número de mitocôndrias, vários núcleos, e muitas miofibrilas, ao redor das quais se estende o retículo sarcoplasmático. As aberturas na superfície da célula correspondem aos túbulos transversos (ou túbulos T) – invaginações em dedo de luva da membrana, cuja função discutiremos mais tarde.

Concentre sua atenção agora às miofibrilas, repare que elas apresentam regiões mais claras e regiões mais escuras, que são as estriações. Daí o músculo esquelético ser chamado de estriado. Mas por que existem estas estriações? Elas são resultado da organização das miofibrilas em **sarcômeros** – a unidade contrátil do músculo.

Observe o sarcômero na Fig. 5.3. Ele é formado por filamentos finos e grossos, de tal modo que os filamentos finos ficam presos aos discos z (extremidades do sarcômero) e, entremeados a eles, ocupando uma posição mais central, ficam os filamentos grossos. A região onde só há filamentos finos é a mais clara de todas e denominada faixa (ou banda) I. A região onde só há filamentos grossos, e de densidade intermediária, é denominada zona H. A região mais escura de todas é a zona de sobreposição de filamentos finos e grossos. A zona H mais a zona de sobreposição formam a faixa (ou banda) A.

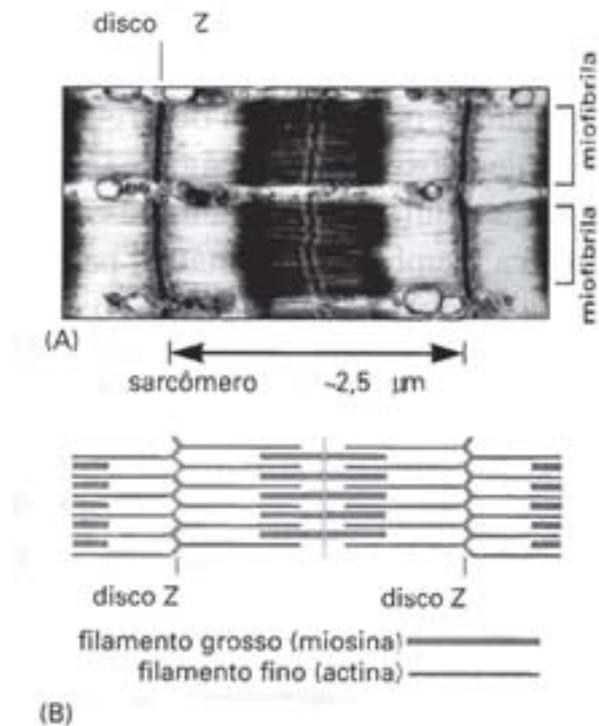


Fig. 5.3. Sarcômero. (Fonte: <http://morpheus.fmrp.usp.br>).

## CONTRAÇÃO MUSCULAR ESQUELÉTICA: CONHECENDO AS BASES MOLECULARES DA CONTRAÇÃO

Cada filamento grosso é formado por cerca de 200 moléculas de **miosina**, que por sua vez são formadas por duas cadeias peptídicas pesadas e quatro leves. As cadeias pesadas se entrelaçam em a-hélice, formando a cauda da miosina, e as cadeias leves ajudam a formar as duas cabeças globulares (Fig. 5.4.). Essas cabeças apresentam um sítio de ligação com a actina e um sítio de fixação e hidrólise de ATP.



Fig. 5.4. Molécula de miosina. Adaptado de <http://www.jovenclub.cu>.

Cada filamento fino é formado por três tipos de proteínas: **actina**, **tropomiosina** e **troponina**. Existem duas formas de actina: 1) actina globular, chamada actina G; e 2) actina F, formada por uma cadeia de actinas G. Na composição do filamento fino encontramos duas actinas F enroladas em a hélice, como se fossem dois colares de pérolas entrelaçados. Agora imagine uma fita passando entre os sulcos dos dois colares de pérolas. Esta fita seria a tropomiosina. Em sua mente, prenda todo o conjunto a intervalos regulares com cliques. Estes seriam as moléculas de troponina, as quais contêm três subunidades: I, T e C. A primeira tem afinidade por actina, a segunda tem afinidade por tropomiosina, e a terceira tem afinidade por  $Ca^{2+}$  (Fig. 5.5).

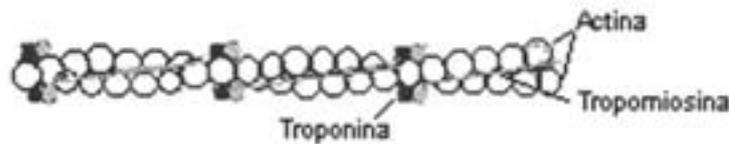


Fig. 5.5. Filamento fino. (Fonte: <http://www.virtual.epm.br>).

Nas moléculas de actina existem sítios de interação com a miosina, os quais estão cobertos pela tropomiosina na ausência de  $\text{Ca}^{2+}$ . No entanto, quando esse íon se liga à troponina, ela muda de conformação, tracionando a tropomiosina, que por sua vez descobre os sítios da actina. A actina então pode interagir com a miosina, formando as chamadas pontes cruzadas, mas isso só acontece quando o ATP da cabeça da miosina é clivado a ADP. Com a liberação do fosfato inorgânico, a cabeça da miosina se movimenta em direção ao centro do sarcômero, trazendo com ela o filamento fino. A entrada de uma nova molécula de ATP na cabeça da miosina promove a dissolução da ponte cruzada, e um novo ciclo pode iniciar-se (Fig. 5.6). Assim, os filamentos finos deslizam pelos filamentos grossos em direção ao centro do sarcômero, encurtando-o, no chamado mecanismo dos filamentos deslizantes, ilustrado na Fig. 5.7. Se os sarcômeros de uma miofibrila passam por este processo, conseqüentemente a miofibrila encurta e o músculo contrai.

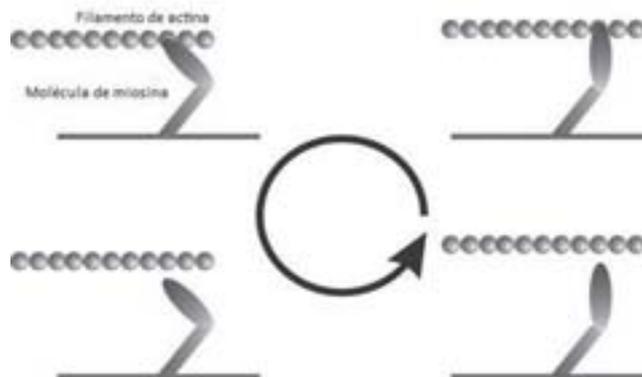


Fig. 5.6. Ciclo de formação de ponte cruzada. Traduzido de <http://www.scienceinschool.org>.

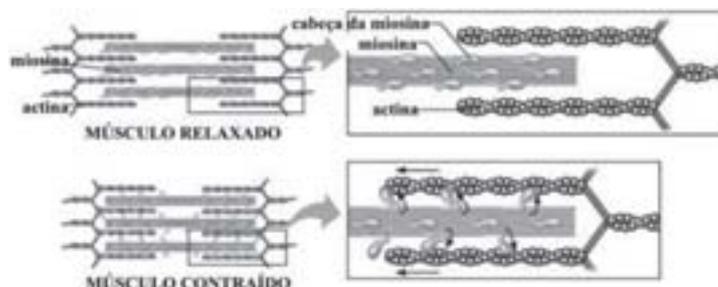


Fig. 5.7. Mecanismo dos filamentos deslizantes. (Fonte: <http://curlygirl.naturlink.pt>).

## CONTRAÇÃO MUSCULAR ESQUELÉTICA: GERANDO UMA CONTRAÇÃO

Agora que você já sabe como o músculo contrai, vamos entender como a contração se inicia. Lembre-se que a contração muscular esquelética é controlada pelo sistema nervoso motor somático. Assim, para que ocorra uma contração, o músculo precisa receber um estímulo do motoneurônio com o qual se comunica através da **junção neuromuscular**. Nesta junção, o botão terminal do motoneurônio praticamente se encaixa na fibra muscular, cuja membrana se invagina ligeiramente formando a goteira sináptica. A porção do sarcolema que se comunica com o motoneurônio forma a **placa motora**, cheia de pregas subneurais que aumentam a superfície de comunicação. Contudo, não existe contato entre as membranas, elas se mantêm separadas pela fenda sináptica.

Quando chega um potencial de ação (PA) no botão terminal, ocorre a liberação, na fenda sináptica, de **acetilcolina**. Este neurotransmissor associa-se aos receptores nicotínicos da placa motora, permitindo a entrada de cátions no interior da fibra muscular. Sendo excitável, a célula muscular responde à despolarização com a deflagração de um PA, que se propaga por todo o sarcolema, incluindo os túbulos T, que levam o impulso para as regiões mais profundas da fibra. A proximidade entre os túbulos T e o retículo sarcoplasmático é de fundamental importância nesse momento, já que a **despolarização dos túbulos T** serve de estímulo para a abertura de canais de  $\text{Ca}^{2+}$  do retículo sarcoplasmático (rico em  $\text{Ca}^{2+}$ ). Os íons  $\text{Ca}^{2+}$  então invadem o sarcoplasma, podendo interagir com a troponina das miofibrilas, o que dá início à contração.

## CONTRAÇÃO MUSCULAR ESQUELÉTICA: FINALIZANDO UMA CONTRAÇÃO

O processo contrátil dura enquanto os íons  $\text{Ca}^{2+}$  permanecem no sarcoplasma, mas rapidamente os canais se fecham e uma bomba de  $\text{Ca}^{2+}$  devolve esses íons para o retículo sarcoplasmático, pondo fim à contração.

## CONTRAÇÃO MUSCULAR ESQUELÉTICA: DE ONDE VEM O ATP PARA A CONTRAÇÃO?

Vimos anteriormente que contração depende não só de  $\text{Ca}^{2+}$ , mas também de ATP. E de que maneira a célula muscular obtém esse ATP?

Como as outras células do nosso corpo, as células musculares fabricam ATP a partir da **respiração aeróbica** – um processo que você já deve conhecer muito bem. Contudo, na falta de oxigênio, as fibras mus-

culares também podem obter ATP através da glicólise – um processo que, como você já sabe, é menos eficiente (ganho efetivo de 2 ATPs contra 36 da respiração aeróbica), mas bastante rápido. Na verdade, por esta razão, algumas fibras até “preferem” esse tipo de **respiração anaeróbica** mesmo na presença de oxigênio – são as fibras rápidas, que são capazes de responder rapidamente ao estímulo contrátil. Por outro lado, não são capazes de se manterem em contração máxima por tanto tempo quanto as fibras lentas, que respiram aerobicamente.

Nem todo o ATP produzido é usado imediatamente, já que em repouso o músculo usa pouca energia. Então, um jeito que a fibra muscular encontrou para armazenar as instáveis moléculas de ATP foi através da creatina. Assim, enquanto o músculo está em repouso, o ATP formado, e que não será utilizado no momento, doa um fosfato inorgânico para a creatina, transformando-a em **fosfocreatina** e se transformando em ADP. Quando o músculo começa a contrair, a fosfocreatina devolve o fosfato para o ADP, que então se transforma em ATP para ser usado na contração.

### CONTRAÇÃO MUSCULAR ESQUELÉTICA: CONHECENDO A MECÂNICA DA CONTRAÇÃO

Talvez ainda não tenha tido tempo para pensar nisso, mas você acha que cada fibra muscular é inervada por um motoneurônio diferente? A resposta é “não”. Cada motoneurônio inerva um grupo de fibras musculares de um determinado músculo, e a esse grupo damos o nome de **unidade motora**, ou seja, cada músculo contém várias unidades motoras. A resposta de uma unidade motora a um único PA é chamada de **abalo muscular**. Assim, para aumentar a força de contração de um músculo, eu posso somar unidades motoras ou abalos musculares. Isto é, quanto maior o número de unidades motoras envolvidas numa determinada contração, ou seja, quanto maior o número de fibras contraindo simultaneamente, maior será a força dessa contração (**somação por fibras múltiplas**). E quanto maior a frequência de abalos musculares numa unidade motora, também maior será a força da contração, já que um estímulo se inicia antes do término do anterior (**somação por frequência**).

Sendo assim, seria possível manter um músculo em contração máxima para sempre?

Assim como as sinapses químicas, os músculos esqueléticos também entram em fadiga – trata-se da chamada **fadiga muscular**. Lembre-se de que a fibra muscular precisa de ATP, tanto para contrair como para relaxar (dissolução das pontes cruzadas). Conseqüentemente, a falta de nutrientes pode levar a uma incapacidade de contração (músculo irreponsivo), ou a uma incapacidade de relaxamento (câimbra). Em ambos os casos, dizemos que o músculo está em fadiga. Aqui vale destacar que nem toda câimbra é resultado de fadiga muscular. Desequilíbrios

hidroeletrólitos e respostas reflexas a traumas também podem levar a contrações espasmódicas dos músculos esqueléticos. A fadiga muscular também pode ser causada pela liberação inadequada de  $Ca^{2+}$ , a qual pode ocorrer após contrações repetidas.

E o relaxamento completo, é possível?

Isso também não pode ocorrer, pois estímulos constantes vindos da medula espinhal mantêm os músculos sempre ligeiramente contraídos – é o que chamamos de **tônus muscular**.

Uma outra característica importante da contração de um músculo esquelético é que seu estado antes da contração interfere no grau de tensão que ele vai desenvolver durante a contração. No dia-a-dia, nós temos exemplos práticos disso. Por exemplo, quando você vai à academia, o que o professor pede para você fazer antes da sessão de musculação? Alongamento. Isso melhora a eficácia das suas contrações musculares. E você consegue imaginar o motivo?

Agora você já sabe que a contração depende do deslizamento dos filamentos finos sobre os grossos, que acontece graças à interação da actina com a miosina. Pois bem, para que essa interação aconteça é preciso que o sarcômero apresente uma zona de sobreposição dos miofilamentos. Quanto maior for essa zona, maior a probabilidade de comunicação entre os filamentos finos e grossos. Observe a Fig. 5.8. Quando um músculo está muito encurtado, como demonstrado em A, os filamentos finos sobrepõem-se uns aos outros, impossibilitando em grande parte a interação com os filamentos grossos. Como resultado, a força máxima desenvolvida pelo músculo é baixa. A situação melhora um pouco em B, e se torna ideal em C e D, onde a interação entre filamentos finos e grossos é a máxima possível e, conseqüentemente, a força muscular máxima também atinge 100%. Já em E, o músculo não consegue desenvolver força alguma, pois seu grau de estiramento é tanto que os filamentos finos jamais se sobrepõem aos grossos, impedindo a formação de pontes cruzadas. Em suma, para seu melhor desempenho, um músculo não pode estar nem muito encurtado, nem estirado demais. Pense nisso na próxima vez que for ajustar o selim de sua bicicleta.

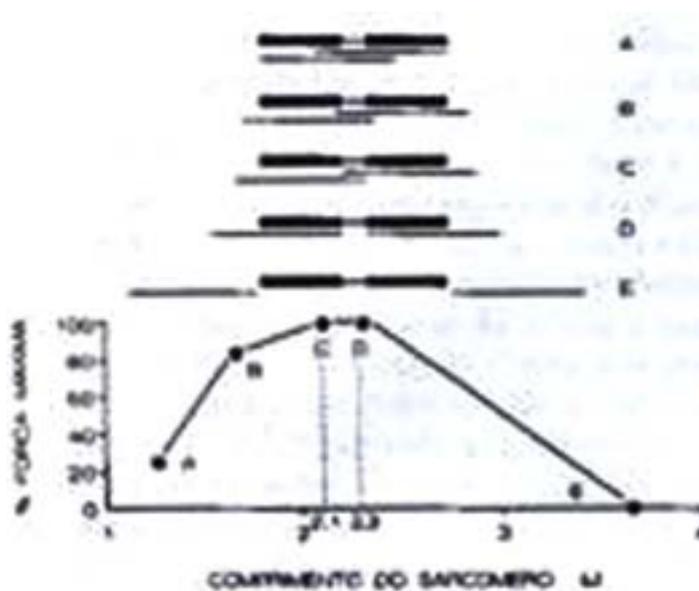


Fig. 5.8. Grau de tensão desenvolvida pelo músculo esquelético em função do comprimento do sarcômero antes da contração. (Fonte: <http://publicacoes.cardiol.br>).

### CONTRAÇÃO MUSCULAR ESQUELÉTICA: REMODELANDO OS MÚSCULOS

Uma característica muito particular da musculatura esquelética é sua capacidade de remodelação. Você se lembra da Lei de Lamarck – a lei do uso e desuso? Pois é, ela funciona muito bem para os músculos esqueléticos. Períodos de contração muscular com força máxima tendem a aumentar o volume das células, através do aumento do número e do tamanho das miofibrilas. Do mesmo modo, períodos de estiramento acima do normal tendem a aumentar o comprimento das células, através do aumento do número de sarcômeros nas extremidades das miofibrilas. O contrário também é verdadeiro, ou seja, períodos de inatividade ou de encurtamento tendem a diminuir o volume e o comprimento das células, respectivamente. Em outras palavras, a atividade leva o músculo à hipertrofia, enquanto a inatividade o leva à atrofia. Essa atrofia pode ser bastante severa nos casos de desnervação muscular. Nesses casos, até mesmo os impulsos nervosos contínuos que mantinham o tônus muscular cessam e, como resultado, as células musculares morrem. Após três meses de desnervação, o tecido muscular é substituído por tecido conjuntivo e o processo é irreversível.

Quem pergunta quer resposta

Diante de tudo que foi exposto a respeito da contração muscular esquelética, você seria agora capaz de explicar porque todos os músculos se contraem quando uma pessoa morre, caracterizando o chamado *rigor mortis*?

Tempo para pensar... (Não passe para o próximo parágrafo antes de tentar responder sozinho).

Com a morte, as membranas celulares tornam-se vazantes, de forma que todo o  $\text{Ca}^{2+}$  do retículo sarcoplasmático ganha o sarcoplasma, promovendo contração. Quando termina o ATP, as pontes cruzadas ficam impedidas de se dissolverem e a contração é mantida. No entanto, cerca de 24 horas pós morte, com o rompimento dos lisossomos e liberação de suas enzimas proteolíticas, as pontes cruzadas são “digeridas” e os músculos voltam a relaxar.

### CONTRAÇÃO MUSCULAR LISA

O músculo liso recebe este nome por não apresentar estriações, ao contrário dos músculos esquelético e cardíaco. Está presente na parede de órgãos ocos, onde sua contração tem a função de alterar o calibre do órgão, como no caso dos vasos sanguíneos, ou de impulsionar seu conteúdo, como no caso dos intestinos. Pode também ser encontrado nos olhos e no folículo piloso, onde apresenta funções específicas.

Há músculos lisos e músculos lisos

Basicamente, são dois os tipos de músculos lisos: 1) unitário (também chamado de sincicial ou visceral); e 2) multiunitário. O primeiro recebe este nome por funcionar como uma unidade. Suas células se comunicam através de junções abertas (“gap junctions”), comportando-se de forma semelhante a de um sincício, além de estar presente nas vísceras. Já no segundo, cada célula funciona independentemente das outras. Em ambos os tipos, as fibras se caracterizam por serem fusiformes, uninucleares e sem estriações.

### CONTRAÇÃO MUSCULAR LISA: PARA ONDE FORAM AS ESTRIAÇÕES?

Você deve lembrar que os responsáveis pelas estriações do músculo esquelético eram os sarcômeros. Uma vez que o músculo liso não apresenta estriações, é fácil deduzir que ele também não apresente sarcômeros. Os miofilamentos estão lá, mas organizados de uma maneira diferente.

Os filamentos finos encontram-se presos aos corpos densos, correspondentes funcionais dos discos z. Estes corpos densos, por sua vez, encontram-se presos ao sarcolema. E, entremeados aos filamentos finos, encontram-se os filamentos grossos. Assim, o deslizamento entre os miofilamentos acontece da mesma forma que no músculo esquelético. Só que quando a miosina puxa a actina em direção ao centro do filamento grosso, conseqüentemente, o filamento fino trás consigo o sarcolema, de modo que a célula se retrai em todas as direções, como mostrado na Fig. 5.9.

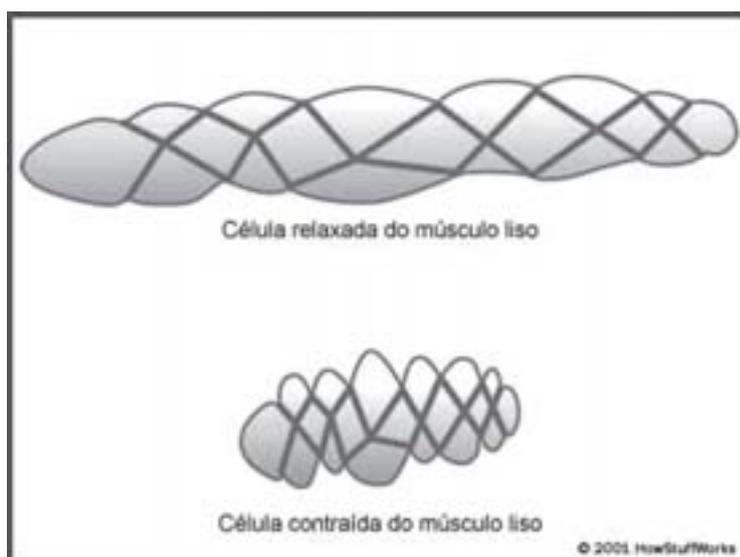


Fig. 5.9. Célula muscular lisa. (Fonte: <http://www.sobiologia.com.br>).

### CONTRAÇÃO MUSCULAR LISA: CONTRAINDO O MÚSCULO LISO

Assim como no músculo esquelético, a contração tem início com a entrada de  $\text{Ca}^{2+}$  na fibra muscular. No entanto, o filamento fino do músculo liso não apresenta troponina. Então, o  $\text{Ca}^{2+}$  interage com a **calmodulina**, desencadeando reações que culminam com a quebra do ATP da cabeça da miosina, permitindo a formação de pontes cruzadas. Após o estímulo de contração, a fibra muscular pode relaxar ou sustentar a contração com baixo consumo de energia, através de um mecanismo chamado de **tranca**, ainda pouco compreendido. Graças a esse mecanismo, o músculo liso pode ser bastante econômico, em comparação ao músculo esquelético, e talvez também por isso seu ciclo de pontes cruzadas seja mais lento.

As diferenças entre os músculos lisos e esqueléticos não param por aí. Se considerarmos a contração do músculo como um todo, temos que: o tempo para o início e para o término da contração é maior no músculo liso que no esquelético; a força de contração do músculo liso é maior que a do esquelético; a porcentagem de encurtamento é maior no músculo liso que no esquelético; e, finalmente, a fonte de  $\text{Ca}^{2+}$  é diferente para os dois tipos musculares, sendo o retículo sarcoplasmático para o músculo esquelético e o meio extracelular para o músculo liso.

### CONTRAÇÃO MUSCULAR LISA: CONTROLANDO O MÚSCULO LISO

O músculo liso pode ser controlado pelo sistema nervoso, por hormônios e por fatores teciduais locais.

Você deve lembrar que a inervação da musculatura lisa é autonômica, portanto seu controle independe da nossa vontade.

Ao contrário do que ocorre na musculatura esquelética, a junção neuromuscular no músculo liso é do tipo difusa, isto é, não há goteira sináptica, nem placa motora. As ramificações dos motoneurônios autonômicos apenas se aproximam das células musculares e, através de suas varicosidades, liberam o neurotransmissor, que se difunde no líquido extracelular e entra em contato com seus receptores no sarcolema.

Os PAs também podem ser diferentes no músculo liso. No caso das fibras multiunitárias, nem ocorre um PA – a contração ocorre em resposta à despolarização que logo se espalha na membrana da pequena célula, sem propagação de PA. No caso do músculo liso unitário, os PAs podem ser em ponta como os do músculo esquelético, mas também podem ser em platô (Fig. 5.10). O que ocorre é que essas fibras musculares

não possuem muitos canais de  $\text{Na}^+$  dependentes de voltagem, mas possuem canais de  $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$  dependentes de voltagem, os quais são mais lentos, fazendo com que a célula demore mais para se repolarizar. Os PAs podem também ocorrer sobrepostos às ondas lentas rítmicas de alguns músculos lisos. Por exemplo, o intestino possui um ritmo elétrico básico, isto é, o potencial de repouso de suas células musculares não é estável, mas oscilante, tornando-se ora mais negativo, ora menos negativo. Acredita-se que isto se deva à atividade oscilante da bomba de sódio e potássio. Assim, nos momentos de menor negatividade, é possível que seja atingido (ou ultrapassado) o limiar de excitação das células, levando à deflagração de PAs. A menor negatividade também pode ocorrer em resposta a um estiramento, de forma que o músculo liso unitário pode contrair após os movimentos peristálticos gastrintestinais.

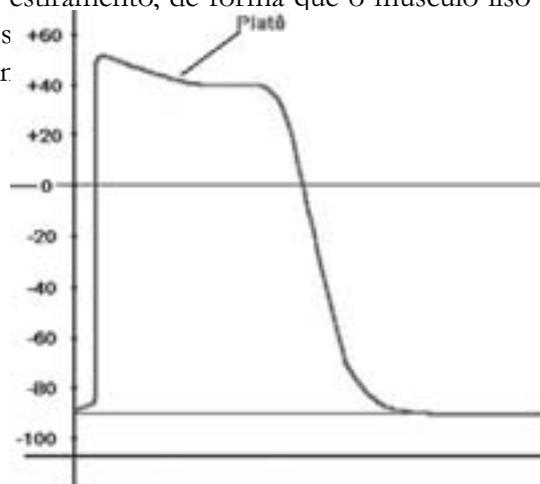


Fig. 5.10. Potencial de ação com platô. (Fonte: <http://www.fisiologia.kit.net>).

### AUTO-AVALIAÇÃO

1. Descreva a organização em sarcômeros do músculo esquelético.
2. Explique o mecanismo de deslizamento dos miofilamentos.
3. Explique a gênese da contração muscular esquelética
4. Elabore um quadro comparativo entre as contrações musculares esquelética e lisa.
5. Como é controlada a contração muscular lisa. Cite exemplos.



### PRÓXIMA AULA

Após você ter aprendido sobre a fisiologia da contração muscular e seu controle pelo sistema nervoso; a próxima aula falará sobre o sistema endócrino.



## REFERÊNCIAS

- BERNER RM, LEVY MN, KOEPPEN BM, STANTON BA. **Fisiologia**. 5 ed. Editora Elsevier, Rio de Janeiro: 2004.
- COSTANZO, L.S. **Fisiologia**. 3 ed. Editora Elsevier, Rio de Janeiro: 2007.
- GUYTON AC, HALL JE. **Tratado de Fisiologia Médica**. 11 ed. Editora Elsevier, Rio de Janeiro: 2006.
- SILVERTHORN DU. **Fisiologia Humana - Uma Abordagem Integrada**. 2a ed. Editora Manole, São Paulo: 2003.