



Muskelgewebe

Katrin Feller
Mättelistr. 27
3122 Kehrsatz
katrin.feller@bluewin.ch

Inhaltsverzeichnis

1. Allgemeines	1
2. Skelettmuskulatur	1
2.1. Ultrastruktureller Aufbau der Myofibrille	2
2.2. Elektromechanische Kopplung	2
2.3. Kontraktionsmechanismus der Myofibrillen.....	3
2.4. Fasertypen	3
2.5. Hierarchischer Aufbau der Skelettmuskulatur	3
3. Herzmuskulatur	3
3.1. Aufbau der Herzmuskelzellen.....	3
3.2. Erregungsleitungssystem.....	4
4. Glatte Muskulatur	4
4.1. Aufbau glatter Muskelzellen.....	5
4.2. Kontraktiler Apparat der glatten Muskelzelle.....	5
4.3. Innervation	5

1. Allgemeines

In Muskelzellen (**Myozyten**) steht die Eigenschaft der Kontraktilität im Vordergrund aller Zelleistungen: Ein kontraktiler Apparat aus filamentärem Aktin und Myosin sowie die Fähigkeit, chemische Energie in mechanische Arbeit zu verwandeln, ermöglichen der Muskulatur, sich zu verkürzen und mechanische Spannung zu entwickeln. Herkunftsmässig gehen Muskelzellen auf das Mesoderm zurück. Aufgrund morphologischer und funktioneller Kriterien unterteilt man Muskelgewebe in **quergestreifte Skelettmuskulatur**, **quergestreifte Herzmuskulatur** und **glatte Muskulatur**.

Wichtige Unterscheidungsmerkmale der verschiedenen Muskelgewebe

Gewebeart	Baeuelement	Kernzahl je Baeuelement	Lage und Gestalt der Kerne	Fibrillen	Grösse des Baeuelements	
					Länge	Durchmesser
Skelettmuskulatur	vielkernige Zelle (Synzytium)	Hunderte bis Tausende	randständig; länglich, abgeflacht	quergestreift	wenige mm bis 10 cm	40 – 100 µm
Herzmuskulatur	i. Allg. einkernige Zelle	einer (selten zwei)	zentral in fibrillenfreiem Hof; plump, rundoval	quergestreift	50 – 100 µm	10 – 20 µm
Glatte Muskulatur	einkernige Zellen	einer	zentral; länglich zigarrenförmig	keine Fibrillen, komplizierte Anordnung der Myofilamente	20 – 200 µm	3 – 10 µm

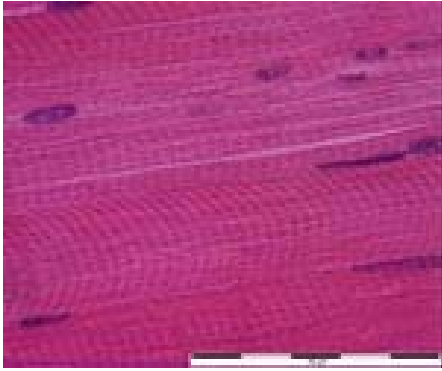
2. Skelettmuskulatur

Die Skelettmuskulatur bildet die aktive Komponente des Bewegungsapparats. Sie ist fast immer willkürlich innerviert. Baueinheiten der Skelettmuskulatur sind die z. T zentimeterlangen und ca. 40 – 100 µm dicken, vielkernigen Muskelzellen (Muskelfasern). Sie gehen aus der Verschmelzung von einkernigen Myoblasten hervor.

Die Zellmembran (**Sarkolemm**), die von einer Basallamina umgeben ist, bildet lange T-Tubuli, welche an der Grenze zwischen A- und I- Bande (s. unten) verlaufen. Je zwei terminale glatte ER-Zisternen (Calcium-Speicher) grenzen an den T-Tubulus und bilden mit ihm die Struktur einer **Triade**. Das auf der zytoplasmatischen Seite der Zellmembran liegende Dystrophin dient der Stabilisierung der Zellmembran.

In der Nähe des Zellkerns finden sich die typischen **Zellorganellen**. Mitochondrien können in der Nähe der Zellmembran grosse Ansammlungen bilden, das raue ER und Lysosomen kommen dagegen nur spärlich vor. Das glatte ER wird in den Skelettmuskelzellen **Sarkoplasmatisches Retikulum** genannt. Seine längs verlaufenden Schläuche münden in Terminalzisternen ein, welche wie oben erwähnt mit den T-Tubuli der Zellmembran Triadenstrukturen bilden. Das Sarkoplasmatische Retikulum setzt bei Erregung der Zellen Calcium frei, was die Kontraktion der Myofibrillen auslöst.

Das im Zytoplasma gelöste Protein Myoglobin bindet Sauerstoff und ist verantwortlich für die bräunliche Färbung der Skelettmuskulatur.



Skelettmuskelfasern, Längsschnitt

An dieser starken Vergrößerung erkennt man die **längsverlaufenden Myofibrillen**, von denen jede einzelne eine Querstreifung aufweist. Sie liegt bei allen Myofibrillen auf gleicher Höhe, sodass die ganze Faser eine **parallele Querstreifung** erhält. Man erkennt helle Abschnitte (I-Streifen) mit einer dünnen dunklen Linie (Z-Streifen) und dunkle Abschnitte (A-Streifen) mit einer Aufhellung in der Mitte (H-Streifen). Die Streifen werden auch als "Bänder" bezeichnet

http://e-learning.studmed.unibe.ch/MorphoMed/htmls/histo_slide.html?histocourse1|muskel4

2.1. Ultrastruktureller Aufbau der Myofibrillen

Auffallendstes Merkmal der Skelettmuskelzellen ist ihre **Querstreifung**, deren Träger die 0,5 – 1 µm dicken Myofibrillen sind. Das Querstreifungsmuster der Myofibrillen beruht auf der regelmässigen Abfolge dunkler, im Polarisationsmikroskop anisotroper Banden (**A- Streifen**) und heller isotroper **I- Streifen**. Die I- Streifen verkürzen sich bei der Kontraktion, die A- Streifen bleiben konstant. In der Mitte jedes A-Streifens verläuft ein heller H-Streifen, welcher ausschliesslich Myosinfilamente (s. unten) enthält und in dessen Mitte wiederum ein schmaler, dunkler M-Streifen verläuft. In der Mitte jedes I-Streifens verläuft ein ebenfalls dunkler, schmaler **Z-Streifen**.

Das Segment einer Fibrille zwischen zwei Z- Streifen ist das **Sarkomer**. Das Sarkomer ist die funktionelle Einheit der Fibrille. Es wird aufgebaut durch regelmässig angeordnete dünne (7nm dick) Aktinfilamente und dicke (15nm) Myosinfilamente.

Das **dünne Aktinfilament** besteht aus zwei helikal umeinander gewundenen Ketten von filamentärem Aktin. Dem Aktinfilament ist der Regulatorproteinkomplex Tropomyosin/Troponin zugeordnet. Troponin fehlt in der glatten Muskulatur. I- Streifen bestehen überwiegend aus Aktinfilamenten. Die Aktinfilamente sind einerseits im Z-Streifen verankert und dringen andererseits zwischen den

Myosinfilamenten in die A-Streifen bis an den Rand des H-Streifens hinein.

Die **dicken Myosinfilamente** sind aus jeweils ca. 350 Myosinmolekülen aufgebaut. Ein Myosinmolekül besteht aus zwei schweren und vier leichten Polypeptidketten. Die beiden schweren Ketten besitzen je einen langen Schwanzteil, je einen biegsamen Halsteil und je ein globuläres Ende, den sog. Kopf. Der Kopfteil ist der Ort der ATPase-Aktivität und bildet Brücken zwischen Myosin und Aktin. Der flexible Halsteil ermöglicht Konfigurationsänderungen. Im A-Streifen sind jeweils sechs Aktinfilamente um ein dickes Myosinfilament angeordnet. Die Myosinfilamente im Sarkomer sind das myofibrilläre Protein **Titin** (=Connektin), welches elastisch ist und sich vom M-Streifen bis zum Z-Streifen erstreckt. Es verbindet das Ende der Myosinfilamente mit dem Z-Streifen und stabilisiert sie. **Nebulin**, ein weiteres myofibrilläres Protein, hält die Aktinfilamente in Position.

2.2. Elektromechanische Kopplung

Der von der Zellmembran gebildete T-Tubulus und die benachbarten Membranen der Terminaltubuli sind über sog. **junktionale Füßchen** verbunden. Die junktionalen Füßchen bestehen aus einem Proteinkomplex, der aus einem Dihydropyridinrezeptor in der Zellmembran und einem mit ihm verbundenen Ryanodinrezeptor in der Terminaltubulusmembran aufgebaut ist. Die junktionalen Füßchen sind wesentliche Komponenten der Kopplung von Erregung und Kontraktion (elektromechanische Kopplung):

- Nervenimpuls
- Änderung des Membranpotentials
- Konformationsänderung des Dihydropyridin- und des Ryanodinrezeptors
- Freisetzung von Calcium-Ionen aus dem SR ins Cytosol
- Calcium bindet an Troponin
- Kontraktionsvorgang beginnt

2.3. Kontraktionsmechanismus der Myofibrillen

Die Bindung von Calcium-Ionen an Troponin bewirkt die Bildung stark gebundener, kraft generierender Querbrücken zwischen dem Myosin und dem Aktin, die dann unter fortwährender ATP-Spaltung repetitiv den Querbrückenzyklus durchlaufen. Dabei gleiten die Aktin- und Myosinfilamente aneinander vorbei, die Sarkomere verkürzen sich dabei um 20-30%. Die kontraktilelemente selbst verkürzen sich nicht. Die Aktinfilamente dringen bei der Gleitbewegung bis weit ins Zentrum des Sarkomers vor, die Myosinfilamente nähern sich den Z-Streifen. In der kontrahierten Myofibrille sind also der I- und H-Streifen verkürzt, wohingegen der A-Streifen konstante Länge behält.

2.4. Fasertypen

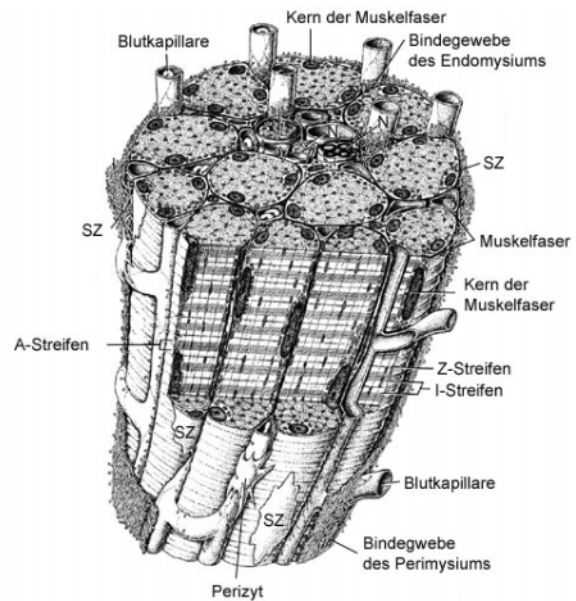
Beim Menschen werden bezüglich ihrer Schnelligkeit zwei Fasertypen unterschieden:

- Typ-I-Fasern (langsam)
- Typ-II-Fasern (schnell)
 - schnelle weisse Fasern
 - schnelle rote Fasern (hoher Myoglobin-Gehalt)
 - intermediäre Fasern

2.5. Hierarchischer Aufbau der Skelettmuskulatur

Jeder quergestreifte Muskel besteht aus einem Gefüge von Bindegewebe und Skelettmuskelfasern bzw. Skelettmuskelfaserbündeln. Die Bindegewebehüllen gliedern sich in

- **Epimysium**
Der Gesamtmuskel wird von dem aus dichtem Bindegewebe bestehenden Epimysium umgeben, dem sich nach aussen hin noch die derbe Faszie anschliesst.
- **Perimysium externum**
Es besteht aus dünnen Bindegewebssepten, die vom Epimysium in das Muskelinnere eindringen und Muskelfaserbündel gegeneinander abgrenzen. Sie schliessen Gruppen von Primärbündeln zu Sekundärbündeln zusammen.
- **Perimysium internum**
Dieses Bindegewebe unterteilt die Sekundärbündel der Muskelfasern in mehrere Gruppen von Primärbündeln (=Funktionseinheit des Muskels)
- **Endomyisium**
Jede einzelne Muskelfaser wird von zartem Bindegewebe umgeben, dem Endomysium, das hauptsächlich aus retikulärem Bindegewebe besteht.

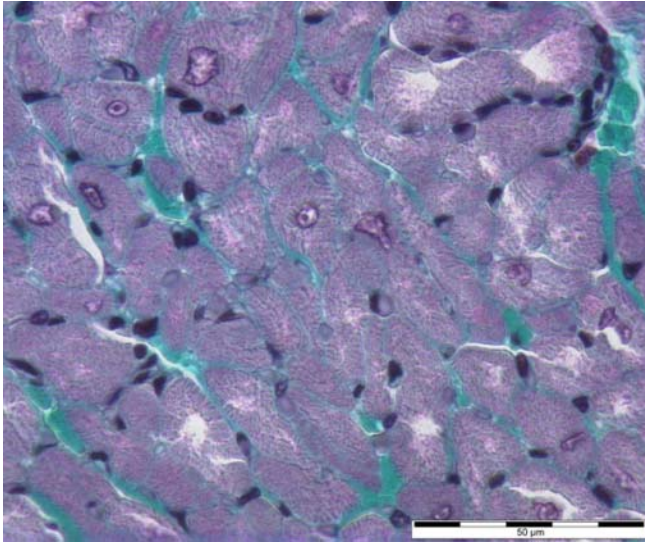


http://e-learning.studmed.unibe.ch/MorphoMed/htmls/histo_slide.html?histo/course1/muskel5

3. Herzmuskulatur

3.1. Aufbau der Herzmuskelzellen

Herzmuskulatur ist eine besondere Form der quergestreiften Muskulatur, die aus grossen, meist einkernigen Herzmuskelzellen (Kardiomyozyten) aufgebaut ist. Der Zellkern liegt zentral.



Herzmuskelzellen im Querschnitt

An der Schnittfläche der Muskelzellen erkennt man die punkt- und strichförmige Anordnung Myofibrillen, gelegentlich einen zentralen Zellkern. Zwischen den Muskelzellen lockeres grün gefärbtes Bindegewebe mit Blutkapillaren.

http://e-learning.studmed.unibe.ch/MorphoMed/htmls/histo_slide.html?histocourse1|muskel|16

Im Zytoplasma sind die Myofilamente nicht in einheitlichen schlanken Myofibrillen angeordnet, sondern bilden z. T. zusammenhängende streifenförmige Gebilde. Zwischen den fibrillären Strukturen sind sehr grosse, cristareiche Mitochondrien, Glykogen und Lipidtropfen eingelagert. Die Myofibrillen bilden **Sarkomere**, die denen der Skelettmuskulatur im Prinzip gleichen. Die relativ weiten T-Tubuli werden von der Basallamina ausgekleidet und finden sich in Höhe der Z-Streifen, es gibt also nur einen T-Tubulus pro Sarkomer.

Das **Sarkoplasmatische Retikulum** ist in geringerem Ausmasse vorhanden und einfacher strukturiert als in den Skelettmuskelzellen. Typische Terminalzisternen und Triaden fehlen. Stattdessen treten einzelne erweiterte terminale glatte ER-Zisternen an die T-Tubuli, es entstehen **Dyaden**. Beide Membranen sind wie bei der Skelettmuskulatur über Proteinrezeptor-

moleküle funktionell verbunden. Die Dihydropyridinrezeptoren der Muskelzellmembran sind eng mit einem spannungsabhängigen Calciumkanal verbunden, durch welchen bei Eintreffen eines Aktionspotentials Calcium in die Zelle strömt. Dieses Calcium öffnet die Ryanodinrezeptoren der Membran des SR.

Herzmuskelzellen sind über stufenförmige **Glanzstreifen** (Disci intercalares) mechanisch untereinander verbunden. In deren transversalen Anteilen befinden sich Fasciae adhaerentes, die jeweils halben Z-Linien entsprechen. Hier kommen auch Desmosomen vor. In den longitudinalen Anteilen der Glanzstreifen sind Herzmuskelzellen über **Nexus** (Gap Junctions) elektrisch gekoppelt.

3.2. Erregungsleitungssystem

Infolge der geringer ausgebildeten Calciumspeicher spielt für die Herzmuskelzelle der **transmembranöse Calciumeinstrom aus dem Extrazellulärraum** eine wesentliche funktionelle Rolle. Identisch ist im Herz- und im Skelettmuskel der Wirkort der Calciumionen am Troponin. Die deblockierende Bewegung des Tropomyosins ermöglicht dann die eigentliche Aktin-Myosin-Interaktion.

Ablauf und Koordination der Kontraktion der Herzmuskulatur werden vom Erregungsleitungssystem gesteuert. Es besteht aus speziellen Herzmuskelzellen, die autonom Erregungen bilden (**myogene Erregung**).

4. Glatte Muskulatur

Glatte Muskulatur bildet die kontraktile Komponente in der Wand vieler Hohlgane. Sie wird vom vegetativen Nervensystem innerviert und vermittelt relativ langsame Bewegungen, ermüdet aber nicht rasch und kann über längere Zeit hin grosse Kraft entwickeln.

4.1. Aufbau glatter Muskelzellen

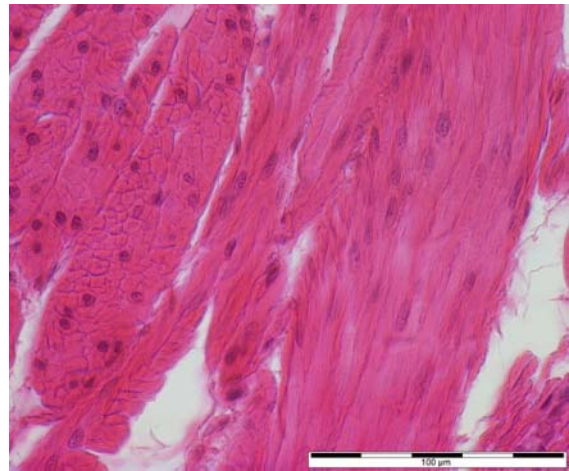
Die glatte Muskulatur besteht aus Schichten oder Bündeln unterschiedlich angeordneter einzelner glatter Muskelzellen von schlanker, spindelförmiger Gestalt. Der **zigarrenförmige Zellkern** liegt zentral.

Das Zytoplasma ist von kontraktilen Filamenten ausgefüllt, welche kein besonderes Anordnungsprinzip erkennen lassen.

Am Rande der Zellen befinden sich einzelne glatte ER-Zisternen, die Calcium speichern. Die Zellmembran bildet rundliche Einsenkungen, sog.

Kaveolen, die funktionell dem T-System der anderen Muskelzellen entsprechen. Sie sind locker mit kurzen glatten ER-Zisternen (Calcium-Speicher) verbunden. Die Zellen sind von einer Basallamina umgeben, die eine wichtige Rolle beim Einbau der Zellen in das Bindegewebe spielt.

Glatte Muskelzellen sind auch in der Lage, Kollagen, Laminin, Fibrillin, Elastin und Proteoglykane zu bilden. Aufgrund ihrer **Matrixproduktion** können glatte Muskelzellen auch den fixen Bindegewebszellen zugeordnet werden.



Glatte Muskulatur im Quer- und Längsschnitt

http://e-learning.studmed.unibe.ch/MorphoMed/htmls/histo_slide.htm?histocourse1|muskel|10

4.2. Kontraktiler Apparat der glatten Muskelzelle

Glatte Muskelzellen enthalten mehr Aktin als quergestreifte Muskelzellen, 13 – 14

Aktinfilamente sind einem Myosinfilament zugeordnet. Zusammen bilden sie ein kleines Bündel, das längs oder schräg in der Zelle angeordnet ist. Es kommt nicht zum Aufbau von Myofibrillen.

Die Aktinfilamente enden in einer kleinen Zytoplasmaverdichtung (**dense body**), die einer Z-Linie in der quergestreiften Myofibrille entspricht. In der Zellperipherie sind die Filamente in Verdichtungen an der Membran (Anheftungsplaques), die aus Vinculin und Talin aufgebaut sind, verankert. Auch Intermediärfilamente aus Desmin strahlen in die dense bodies und die Anheftungsplaques ein und bauen Stützstrukturen für Zelle und kontraktilen Apparat auf. Über Anheftungsplaques sind benachbarte glatte Muskelzellen auch mechanisch miteinander verbunden. Die besondere Anordnung der kontraktilen Filamente erlaubt eine ausgeprägtere Verkürzung bei Kontraktion, als das bei quergestreiften Muskelzellen der Fall ist.

Calcium-Freisetzung hauptsächlich aus dem Extrazellulärraum, aber auch aus dem SR, lösen die **Kontraktion** aus:

- eingeströmtes Calcium bindet an Calmodulin
- der Calmodulin-Calcium-Komplex bindet an das Caldesmon (Troponin fehlt in der glatten Muskulatur) des Aktins, das sich daraufhin vom Aktin-Tropomyosin löst
- das Filamentgleiten wird eingeleitet
- der Calmodulin-Calcium-Komplex aktiviert zudem eine Myosin-Leichte-Kette-Kinase
- diese phosphoryliert die regulatorische leichte Kette des Myosins
- dadurch wird der Myosinkopf für die Kontaktaufnahme mit dem Aktin aktiviert

4.3. Innervation

Die glatte Muskulatur steht mehr oder weniger ausgeprägt unter dem Einfluss des vegetativen Nervensystems und lokaler Faktoren.

Von **Multi-unit-Typ** der glatten Muskulatur spricht man, wenn die einzelnen glatten Muskelzellen voneinander getrennt sind und einzeln innerviert werden. Glatte Muskulatur vom Multi-unit-Typ kommt beispielsweise in den Atemwegen vor.

In anderen Organen (z.B. Harnorganen) sind grössere Gruppen glatter Muskelzellen über Gap junctions verbunden und damit funktionell gekoppelt und synchronisiert. Diese Form glatter Muskulatur wird glatte Muskulatur vom **Singel-unit-Typ** genannt.
