

## PARTICULARITĂȚI FUNCȚIONALE ALE MUȘCHIULUI LATERAL ROȘU LA PEȘTI

*C. Wittenberger*

Centrul de Cercetări Biologice, Cluj-Napoca

### INTRODUCERE

Datele obținute de diverși cercetători au sugerat că tabloul general privind structura, metabolismul, electrofiziologia și chiar funcția în organism a mușchiului somatic nu este întru totul valabil la toate vertebratele. Faptul este cu atât mai interesant cu cât funcția musculară este cunoscută ca având unele mecanisme de foarte mare generalitate, comune întregului regn animal.

Cu toate acestea, studiile de sinteză asupra mușchiului de pește sînt puține și axate pe cîte un aspect restrîns al problemei (20, 10, 36): tratatele de fiziologia peștilor apărute pînă în prezent (3, 17, 48) nu conțin capitole de fiziologie musculară.

Cel mai interesant aspect al întregului domeniu este problema mușchiului lateral roșu. Acest mușchi somatic cu caractere distincte - structurale, metabolice și funcționale -, este prezent la vertebratele inferioare acvatice: ciclostomi, pești, mormoloci de broască. Particularitățile sale au suscitât controverse în literatura de specialitate, cu privire la funcțiile pe

care le îndeplinește în organism și la modul în care le îndeplinește.

Datele apărute în literatură pînă în 1969 au fost, în general, rezumate într-un scurt articol de sinteză apărut la noi (57). Cum de atunci au fost publicate multe rezultate noi și debateri interesante, se simte nevoia unei noi încercări de sinteză. Acesta este scopul prezentului studiu.

Așa-numitul "mușchi lateral roșu" (MLR) constituie o fișie longitudinală a musculaturii somatice (miotomale) a trunchiului, care se întinde, la pești, începînd dinapoi arcurilor branhiale pînă la rădăcina înotătoarei codale. Traiectul și poziția MLR variază cu specia. În majoritatea cazurilor, el este situat imediat sub tegument și aproximativ în dreptul liniei laterale, de unde și numele de "mușchi lateral superficial" sau (incorect) "mușchiul liniei laterale".

Fibrele MLR sînt mai sărace în miofibrile și mai bogate în sarcoplasmă și în mitocondrii, decît fibrele mușchiului lateral alb (MLA); numit și "mușchiul lateral mare" sau "mușchiul lateral profund". Ele au un metabolism oxidativ mult mai intens, o capacitate mult mai mare de oxidare a lipidelor, dar, se pare, și un metabolism glucidic foarte intens. Efortul muscular, în situ sau pe piese musculare izolate, are alte consecințe metabolice în MLR decît în MLA. Înregistrările de biopotențiale pe mușchi în situ, în timpul înotului, par să arate că MLA funcționează numai în cursul înotului rapid sau al mișcărilor bruște și scurte, pe cînd MLR este activ în cursul mișcării lente. Aceste din urmă date constituie principalul argument al celor care susțin că MLR ar avea o funcție asemănătoare cu a mușchilor tonici de la vertebratele superioare (57).

Două ipoteze referitoare la funcția MLR se află în centrul discuțiilor. Cei mai mulți adepți au părerea menționată mai sus: MLR ar fi responsabil cu mișcările lente ale corpului (înotul "de croazieră") și cu menținerea poziției într-o apă curgătoare sau cu valuri. Cealaltă ipoteză a fost formulată în 1956, simultan și independent, în Norvegia (2) și în Japonia (35); ulterior, ea a fost argumentată experimental și dezvoltată în laboratorul de fiziologie animală din Cluj-Napoca. În esență, această ipoteză

poate fi formulată astfel: funcția principală a MLR nu este mișcarea (contractia), ci "deservirea" metabolică a MLA, care efectuează de fapt efortul mecanic.

#### DATE ASUPRA STRUCTURII

Structura și ultrastructura MLR sînt în general cunoscute mai de mult, literatura din ultimii ani aducînd puține date noi.

La Gadus, dimensiunile sarcomerelor, poziția triadelor față de elementele fibrilei, tipul de inervație - sînt aceleași la fibrele celor doi mușchi laterali; banda Z este mai groasă la MLR, fapt a cărui semnificație nu este cunoscută; sistemele interne de canalicule (reticulul sarcoplasmatic și sistemul T) sînt mai bine dezvoltate la fibrele MLA: ele constituie aici 7,2% din volumul total al fibrei, pe cînd la MLR numai 4,6% (38). Sînt însă deosebiri de la o specie la alta. La Anguilla, MLR are sarcomere mai lungi ca MLA (55). La ciclostomul Myxine, numărul triadelor este mult mai mic în MLR decît în MLA, în cel dintîi multe sarcomere fiind lipsite de triadă (29). Totuși, în această privință, deosebirea dintre MLR și MLA pare să fie mai mică decît aceea dintre mușchii roșii și albi ai vertebratelor superioare (40). Autorii citați semnalează și deosebiri între fibrele MLR și ale MLA în ce privește poziția relativă a filamentelor de actină și de miozină și distanța dintre acestea.

Deosebirea cea mai importantă pare să fie aceea privind conținutul de mitocondrii al fibrelor. Faptul este de mult cunoscut, dar datele cantitative lipseau. După PATTERSON și GOLDSPIK (38), la Gadus, mitocondriile reprezintă 25% din volumul fibrei de MLR și abia 1,2% din volumul fibrei de MLA.

Cercetări histochimice și electronmicroscopice moderne au confirmat unele date mai vechi. Astfel, a fost demonstrată bogăția fibrelor MLR în picături de lipide și, totodată, sărăciea lor în miofibrile (31). A fost confirmată marea deosebire între cele două tipuri de fibre în ce privește conținutul de glicogen (42).

MLR conține melanocite, de-a lungul capilarelor sanguine și în țesutul conjunctiv intramuscular. Probabil, acestora li se datorește în parte intensitatea mare a semnalelor RES (de 2-3 ori

mai mare ca la ceilalți mușchi roșii ai aceleiași specii și de cel puțin 6 ori ca la MLA), intensitate determinată în rest de cantitatea de mitocondrii (16).

#### DATE ASUPRA METABOLISMULUI

Metabolismul de repaus. După cum am arătat mai sus, bagajul energetic al MLR este, pe unitatea de greutate, mult mai mare decât al MLA. Cu privire la glicogen, datele obținute la diferite specii arată că MLR are de 2-8 ori mai mult decât MLA (36,43,44). Pe lângă o concentrație mult mai mare în țesut, glicogenul MLR prezintă și o viteză de schimb ("turnover rate") mult mai mare decât cel din MLA și chiar decât cel din ficat (de circa 40 de ori, la Scomber scombrus) (58).

Cu privire la activitatea câtorva enzime ale metabolismului glucidic, la speciile studiate, s-a constatat că hexokinaza este mai activă în MLR, pe când fosfofructokinaza, glicerol-3-fosfat-dehidrogenaza mitocondrială și citoplasmatică și lactatdehidrogenaza sînt mai active în MLA (6). Aceste date corespund tabloului general acceptat, după care mușchii albi sînt axați pe o glicogenoliză rapidă, cu formare masivă de acid lactic, pe cînd cei roșii pe o glicoliză susținută (4). Totuși, situația nu este clară în ce privește activitatea sistemului fosforilazic. CRABTREE și NEWSHOLME (6) au găsit, la trei specii de pești, o activitate fosforilazică de 3-5 ori mai mare în MLA decât în MLR; raportul dintre activitatea fosforilazei și aceea a hexokinazei ar fi de 3-6 la MLR, de cîteva zeci sau chiar cîteva sute la MLA. BURLEIGH și SCHIMKE (4) au găsit, la mușchii roșii respectiv albi ai mamiferelor, valori ale acestui raport apropiate de cele citate mai sus pentru pești. S-ar părea deci, că cei doi mușchi laterali ai peștilor se încadrează, în această privință, în regula generală, valabilă pentru musculatura vertebratelor. Cercetări histochemice și biochimice făcute pe mai multe specii de pești sprijină datele de mai sus (42, 70). Există însă și date contrarii. Esterificarea fosfatului anorganic are loc cu o viteză de circa două ori mai mare în omogenatul de MLR decât în cel de MLA, la crap (63); acest rezultat a fost confirmat ulterior atît pe cale histochemică, cît și prin măsurarea directă a activității totale a sistemului fos-

forilazic. Alte cercetări indică, tot la crap, o activitate de circa cinci ori mai mare în MLR decât în MLA, atât pentru forma a, cât și pentru suma formelor a și b ale fosforilazei (36). Problema este nerezolvată.

Piruvatkinaza din MLR de crap (în oarecare măsură și cea din MLA) prezintă proprietăți distincte față de enzima din mușchii somatici ai mamiferelor; aceste însușiri o apropie de enzima din mușchii aductor al valvelor de stridie sau de aceea din miocardul de broască țestoasă (animale care, ca și crapul, au o rezistență ridicată la hipoxie) (21).

O problemă interesantă este aceea a căilor posibile de eliberare a glucozei din glicogenul muscular. În general se consideră că țesuturile musculare, neavând o activitate glucozo-6-fosfatazică, nu eliberează glucoză din glicogen, funcția aceasta revenindu-i numai ficatului. Totuși, referitor la mușchii peștilor, mai mulți cercetători au găsit sau au presupus existența unei activități amilazice, ducând la același rezultat (36, 57). Conținutul mare de glicogen al MLR, precum și prezența aici a unei cantități de glucoză liberă, mai mari decât în MLA (60), fac plauzibilă capacitatea MLR de a furniza glucoză liberă. S-a demonstrat (36), în ambii mușchi laterali ai crapului, o activitate glucozo-6-fosfatazică, însă aceasta este mult prea slabă pentru a putea fi considerată fiziologic semnificativă. Astfel, și această problemă rămâne deocamdată deschisă.

Capacitatea glicolitică *in vitro*, în condiții optimale, este mai mare la MLR decât la MLA (43). Acest rezultat, împreună cu datele contradictorii privitoare la activitatea fosforilazică în cele două țesuturi, ridică problema orientării generale a metabolismului energetic al mușchilor la pești și face îndoielnică considerarea MLR al peștilor drept un mușchi roșu "obișnuit", de tipul celor cunocuți la vertebratele superioare.

Experiențe efectuate în laboratorul nostru au arătat că MLR și MLA se influențează reciproc în ce privește metabolismul glucidic. Astfel, piese de țesut muscular izolate din organism și incubate în condiții adecvate își reduc conținutul de glicogen; în cazul MLA, această pierdere este însă mai mică dacă piesa de țesut conține și MLR; în același timp, acumularea de lactat în MLR

este mult mai mare în prezența MIA, decât dacă piesa incubată conține numai MLR (59). Fenomene interesante se observă dacă pieșele incubate sînt supuse acțiunii unor substanțe care influențează metabolismul glucidelor sau trecerea acestora prin membrane. Astfel, sub acțiunea floridzinei (care reduce permeabilitatea membranelor pentru glucoză), pierderea de glicogen a MIA dintr-o piesă conținînd ambele țesuturi crește, pe cînd a MLR se reduce; sub acțiunea insulinei (care stimulează permeația glucozei) modificările sînt de sens contrar; în sfîrșit, adrenalina, accentuînd glicogenoliza, provoacă o masivă creștere a conținutului de lactat în MLR, dar numai în prezența MIA (56). Toate aceste date indică existența unui transfer de substanțe între cei doi mușchi laterali: de glucoză din MLR în MIA și de lactat în sens invers, transfer presupus mai de mult (62, 67).

Metabolismul oxidativ al mușchilor roșii este mai intens decît al celor albi. În această privință, MLR nu face excepție, după cum arată numeroase date mai vechi și mai recente (43, 47, 49). Raportul dintre consumul de oxigen al MLR și acela al MIA este cuprins între 2 și 13, la diferite specii cercetate pînă acum (14, 39). Desigur, deosebirea se datorește în primul rînd cantității mult mai mari de mitocondrii din MLR (vezi mai sus); dar trebuie avut în vedere și rolul pe care-l poate juca mioglobina (60), a cărei concentrație este mult mai mare în MLR. Raportul dintre consumul de oxigen al celor doi mușchi este aproximativ același, fie că este vorba de oxidarea substratului endogen, fie de capacitatea de oxidare a piruvatului sau a diversilor intermediari ai ciclului Krebs. Nu este exclus ca deosebirile să se datorească în parte accesibilității diferite a substratelor în mitocondriile celor două țesuturi; cauza principală rezidă însă în nivelul activităților enzimatică: omogenatul MLR de crap, tratat cu dezoxicolat pentru eliberarea enzimelor mitocondriale, are o activitate citocromoxidazică de peste 6 ori mai mare decît preparatul similar din MIA (43). Histochimic, fibrele MLR arată o intensă activitate succinatdehidrogenazică, fibrele MIA practic nimic (42).

Se pune problema dacă mitocondriile ca atare au bagaje enzimatică diferite în cei doi mușchi. La crap, preparatul de mi-

tocondrii izolate din MLR și din MLA prezintă aceeași viteză de oxidare a succinatului (66). Dimpotrivă, la Thunnus (la care MLR prezintă particularități deosebite față de alte grupe de pești), activitatea câtorva enzime respiratorii a fost găsită net mai mare în mitocondriile de MLR decât în cele de MLA (34). Mitocondriile celor două țesuturi sînt mult deosebite în ce privește gradul de rezistență a respirației la inhibiția cu cianură: la crap, respirația rezistentă reprezintă 17% din totalul consumului de oxigen la MLA și 50% la MLR (66).

Deosebirea mare între MLR și MLA în ce privește conținutul de lipide (fapt cunoscut mai de mult) se referă mai ales la trigliceride, mai puțin la acizii grași liberi, la fosfolipide și la colesterol (50). Activitatea de hidroliză a lipidelor și de oxidare a acizilor grași este mult mai intensă în MLR decât în MLA (1, 7, 39). Se pare că pentru MLR lipidele constituie sursa principală de energie (31). Unii consideră că și MLA poate utiliza lipide în efort susținut (42). Mușchii de pește nu au fost încă cercetați amănunțit cu privire la contribuția relativă a catabolismului glucidic, respectiv lipidic, la energogeneza de repaus și de efort; pentru mușchii vertebratelor superioare este bine stabilit faptul, că nu glucoza sau glicogenul ci lipidele constituie substratul energetic principal (71).

Raportul Na/K este mai mare la MLR decât la MLA (37). Situația aceasta se încadrează în regula generală, după care raportul crește cu scăderea vitezei de contracție.

Tabloul electroforetic al proteinelor celor doi mușchi este mult diferit. Deosebirile puse în evidență se referă la proteine sarcoplasmice de greutate moleculară mică, specifice vertebratelor inferioare: acestea sînt prezente în cantitate relativ mare în MLA, dar sînt practic absente în MLR (15, 16).

Activitatea transaminazelor (GOT și GPT) este mult mai mare în MLR decât în MLA, la crap. Pentru GOT, valoarea din MLR este net superioară și aceeași din ficat (65).

Un parametru esențial din punctul de vedere al funcției contractile este activitatea ATP-azică a actomiozinei. Determinările biochimice arată o activitate a ATP-azei miofibrilare  $Ca^{2+}$ -dependente de 4-5 ori mai mare în MLA decât în MLR (22). Determinările histochemice confirmă aceste date la ciprinide (27), pe

cînd la alte cîteva specii de teleosteeni și ciclostomi activitatea în cei doi mușchi pare să fie aproximativ aceeași (8, 27).

Influența inanției și a unor factori de mediu. În cursul unei inanții prelungite, cei doi mușchi laterali suferă modificări diferite. La crap, conținutul de glicogen scade mult mai accentuat în MLR decît în MLA, apropiindu-se de valoarea scăderii observate la ficat; în același timp, scade activitatea GOT, în schimb aceea a GPT crește foarte mult, situație care sugerează posibilitatea unei gluconeogeneze în MLR (65). La Pleuronectes dimpotrivă, MLR pierde mai puțin glicogen decît MLA (25, 41). Tot la Pleuronectes, autorii citați au arătat că, în inanție, MLR pierde mai puțină apă, procentual mai multe lipide, mai multe proteine ușor solubile decît MLA; cantitatea de acizi nucleici, raportată la greutatea uscată a țesutului, scade în MLR, crește în MLA. (De menționat că, la peștii bentonici, diferențierea celor două țesuturi este mai puțin netă, fibrele roșii și albe fiind în bună măsură amestecate). La Gadus, diametrul fibrelor MLA scade mai mult în inanție decît al fibrelor MLR (53).

A fost mult cercetată influența temperaturii asupra diferitelor aspecte ale metabolismului muscular la pești. În privința vitezei oxidărilor, MLR pare să fie mult mai puțin dependent de temperatura mediului natural al peștelui decît MLA (14). Pe de altă parte, supunînd peștele la temperaturi diferite de cea normală, MLR este puternic afectat: activitatea citocromoxidazică scade mult la creșterea temperaturii (49). Modificarea intensității respirației sub acțiunea variațiilor de temperatură este de sens invers în MLR decît în ficat (unde aceasta scade cu scăderea temperaturii) (69); fosforilarea oxidativă este relativ puțin afectată (mai slab ca la ficat); fosforilarea de substrat se pare că nu este modificată de loc la o temperatură de adaptare scăzută (68).

Au fost puse în evidență și variații sezoniere ale metabolismului MLR, în special în ce privește lipidele. Aceste variații diferă de la o specie la alta, ceea ce a dus la ipoteza că la diverse specii de pești, MLR, MLA și ficatul pot avea roluri diferite în depozitarea rezervelor ebergetice (18, 33).

Metabolismul de efort. In efort moderat dar de lungă durată, conținutul de lipide al ambilor mușchi laterali scade (51). In efort intens, scade puternic glicogenul MLR și numai cînd concentrația acestuia a ajuns la circa 25% din valoarea inițială, va scădea și glicogenul MLA (23). Viteza de consum a glicogenului este mai mare în MLR decît în MLA, la o gamă largă de intensități ale efortului (26).

Lactatul se acumulează în MLR la eforturi moderate sau intense, pe cînd în MLA numai la un efort foarte puternic (24).

### REGLAREA METABOLISMULUI

Adrenalina intensifică glicogenoliza în mușchii peștilor, însă nu pe calea activării sistemului fosforilazic, ca la alte vertebrate (45). Se pare că acțiunea hormonului se exercită numai asupra MLR, atît în organism (36), cît și pe țesut izolat (60).

Insulina, in vivo, mărește conținutul de glicogen al mușchilor la pești; și în acest caz, MLR reacționează mai puternic la acțiunea hormonului (30, 36). Deosebirea între cei doi mușchi este și mai netă în experiențe in vitro (60).

Tiroxina, administrată cronic la crap, produce efectul cunoscut de creștere a intensității respirației tisulare, la ambii mușchi; la MLR apare însă, la începutul tratamentului, un efect trecător de sens contrar: consumul de oxigen scade (11). Conținutul de glicogen al ambelor țesuturi crește sub acțiunea tiroxinei, mult mai pronunțat la MLR decît la MLA (46); în MLR crește și conținutul de acid ascorbic, MLA nefiind afectat sub acest aspect (12). Sub toate aceste aspecte, efectul tiroxinei asupra MLR este foarte asemănător cu acela pe care-l are hormonul asupra ficatului (12).

Reglarea nervoasă a metabolismului muscular a fost puțin cercetată. Denervarea induce modificări ale activității succinatoxidaze în ambii mușchi; ele apar mai tardiv în MLR decît în MLA, dar, în anumite condiții, sînt mai ample (49). Conținutul de glicogen scade ușor în MLR, crește puternic (în primele 20 de zile după denervare) în MLA (61). Raportul dintre fracțiunea sarcoplasmatică și cea contractilă a proteinelor musculare se modifică după denervare, prin scăderea fracțiunii contractile; modi-

ficarea este mult mai slabă la MLR decât la MLA; în general, modificările observate după denervare sînt mai slabe și mai lente decât cele descrise la vertebratele superioare (61).

#### TABLOUL METABOLIC GENERAL AL MLR SI FUNCTIA ACESTUIA

MLR are însușiri specifice, care-l disting și de ceilalți mușchi roșii ai speciei respective și, prin urmare, trebuie considerate greșite interpretările funcționale extinse la MLR, bazate pe experiențe efectuate pe musculatura inotătoarelor (32).

În ansamblu, MLR se prezintă ca un țesut muscular cu aparatul contractil cantitativ mai redus decât al MLA și svînd particularități ultrastructurale a căror semnificație funcțională n-o cunoaștem. Sarcoplasma este foarte bogată în rezerve energetice și conține un aparat mitocondrial mult mai dezvoltat decât al MLA. Capacitatea energogenă este foarte mare, fie că este vorba de oxidarea glucidelor, fie de a lipidelor, fie - se pare - chiar de glicogenoliză. Pare plauzibilă existența unei capacități de eliberare a glucozei din glicogen, poate chiar a unei căi gluconeogenetice.

Funcția îndeplinită de cei doi mușchi în organism nu poate fi judecată fără luarea în considerare a interacțiunilor metabolice dintre aceștia. După cum am arătat, aceste interacțiuni au fost demonstrate in vitro, demonstrație sprijinită și pe studiul unor acțiuni farmacologice sau hormonale. Datele referitoare la metabolismul de efort arată că gradul de solicitare al unuia sau altuia din cei doi mușchi este diferit în funcție de intensitatea efortului, adică de viteza de înot. Multe din datele mai recente, discutate mai sus, relevă asemănări ale MLR cu ficatul (pe lângă cele puse mai demult în evidență).

În sfîrșit, MLR pare să fie mai reactiv față de acțiunile hormonale, dar mai puțin dependent de controlul nervos al metabolismului, decât MLA (și decât mușchii vertebratelor superioare).

Problema funcției MLR în organism poate fi pusă astfel:

a) participă MLR la executarea mișcărilor locomotorii? dacă da, care este gradul participării sale, în funcție de viteza și de durata mișcării?

b) îndeplinește MLR o funcție de "deservire metabolică"  
a MLA ?

Înainte de a încerca să formulăm un răspuns (ipotetic), precizăm că nu considerăm corectă punerea disjunctivă a întrebărilor de la punctele a și b de mai sus. Demonstrarea uneia din cele două funcții posibile nu constituie o dovadă că MLR nu o îndeplinește și pe cealaltă, cel puțin parțial.

Funcția contractilă a MLR este foarte probabilă. Miofibrilele alcătuite după schema generală de la mușchii somatici ai vertebratelor, precum și sistemul relativ bine dezvoltat al triadelor denotă că țesutul are capacitate de contracție. Dar capacitatea contractilă nu înseamnă neapărat că țesutul îndeplinește funcția corespunzătoare în organism. De exemplu, timusul manifestelor conține fibre musculare striate care, izolate, sînt excitabile și contractile, dau biopotențiale, comportîndu-se ca fibrele izolate dintr-un mușchi scheletic; cu toate acestea, se presupune că, în glandă, funcția lor este cu totul alta decît mișcarea (28). Presupunem că MLR îndeplinește și o funcție contractilă, dar că nu acesta este principalul său rol în organismul peștelui.

Partizanii ipotezei "clasice", după care MLR este similar cu mușchii roșii ai vertebratelor superioare, jucînd rolul esențial în mișcările încete ale peștelui, se bazează pe două argumente:

a) argumentul metabolic este furnizat de unele experiențe cu pești supuși unui efort locomotor; acestea par să indice o participare a MLR la efortul moderat și de durată mare, a MLA la efortul puternic și scurt;

b) argumentul bioelectric constă în faptul că, la peștele care înocată, au fost culese biopotențiale din MLA numai la efort puternic, iar din MLR la efort moderat. (Pentru indicații bibliografice, vezi (57)). La acestea s-a mai adăugat constatarea că hipertrofia fibrelor MLA poate fi obținută numai prin "antrenament" la efort intens, pe cînd aceea a fibrelor MLR și la unul moderat (53). Bazată pe asemenea considerente, numeroși autori acceptă și în lucrări recente ipoteza de mai sus asupra funcției celor doi mușchi laterali (13, 53, 52).

Totuși, datele de natură a celor de mai sus nu sînt întru totul convingătoare. Citînd lucrările lui JOHNSTON și GOLDSPIK

(23, 26), am arătat că glicogenul din MLA scade în efort numai după ce nivelul acestei rezerve energetice a coborât foarte mult în MLR și că, la diverse viteze de înot, glicogenul se consumă mai repede în MLR decât în MLA. Înseamnă că MLR participă (pe plan metabolic) la orice efort al musculaturii laterale, fie acesta moderat sau puternic; mai înseamnă că, pînă cînd acest lucru este posibil, MLR este cel care furnizează substratul energetic al efortului mecanic. (De menționat că autorii citați nu au tras aceste concluzii din rezultatele lor). Participarea MLR la orice efort este demonstrată și de lucrările asupra hipertrofiei fibrelor în antrenament: la MLR, aceasta apare chiar dacă exercițiile la care sînt supuși peștii implică viteze foarte mari de înot, la care se consideră de obicei că participă exclusiv MLA (54).

În ce privește biopotențialele, trebuie să ținem seama de cîteva fapte în interpretarea valorii datelor existente: a) toate experiențele de pînă acum au fost realizate cu electrozi extracelulari, astfel încît nu avem certitudinea deplină a locului exact de unde provin potențialele culese; b) dacă MLA participă la mișcările înotului lent, este de presupus că sînt active în aceste condiții numai puține unități motoare din marea masă a acestui mușchi; faptul că nu s-au putut culege biopotențiale poate denota pur și simplu că electrozul nu a nimerit astfel de unități. Activitatea electrică a fibrelor MLR este foarte puțin cunoscută. Nimeni nu a cules încă biopotențiale din piese izolate ale acestui mușchi (de altfel, nu a fost înregistrat nici vreun lucru mecanic efectuat de o asemenea piesă). Într-o serie de experiențe pe un selactan, am obținut spikeuri spontane sau provocate din MLA, în situ sau izolat, dar nu și din piese izolate pure de MLR (spike-ul apărea însă, dacă piesa conținea și cîteva fibre albe) (64). MLR de Salmo este electric activ la orice viteză de înot (19).

La toate acestea, mai trebuie adăugat faptul că MLR este diferențiat în grade foarte diferite de la o specie la alta, fiind în general cu atît mai bine dezvoltat cu cît peștele respectiv este mai activ. Adepții ipotezei după care MLR asigură mișcările încete nu au propus pînă acum nici o explicație pentru această corelație inversă. De altfel, chiar și eficiența unor mușchi lenți în mișcările de înot în general a fost pusă sub semnul întrebării (22).

Pe baza celor de mai sus, trebuie să considerăm că ipoteza unei "diviziuni a muncii" între cei doi mușchi laterali, concepută după schema "fază - tonic" de la celelalte vertebre, nu poate fi acceptată. Rezerve față de această ipoteză "clasică" au fost formulate în multe lucrări apărute în ultimii ani, chiar de unii autori care nu o resping în întregime. Astfel, a fost exprimată încoiala cu privire la "rezervarea" a peste 80% din musculatură (la Gadus) pentru mișcările accidentale de fugă, opinându-se că o parte a MLA participă și la mișcările locomotorii curente (52). Din ce în ce mai mulți autori aderă explicit, chiar dacă parțial, la ipoteza lui BRAEKKAN cu privire la rolul metabolic al MLR (1, 14, 23, 38, 39).

Acest rol metabolic, constând în "deservirea" MLA de către MLR, trebuie considerat drept foarte probabil, pe baza datelor discutate mai sus. El ar avea cel puțin două aspecte: furnizarea de către MLR a materialului glucidic pe care-l utilizează MLA și oxidarea cataboliților (probabil a lactatului) provenit din glicoliza ce are loc în MLA în timpul înotului. Ambele aspecte presupun transferuri locale de substanțe dintr-un țesut în celălalt, a căror posibilitate am argumentat-o de mai multe ori (60). Într-o lucrare recentă, autorii canadieni au ajuns la aceeași concluzie în ce privește soarta lactatului din MLA (9), MLR ar fi deci "activ" tot timpul, participând la orice activitate locomotorie a peștelui, fără ca această participare metabolică să implice neapărat și una contractilă. Activarea metabolică în efort implicând și una bioelectrică, s-ar explica astfel și rezultatul lui HUDSON (19). O oarecare participare propriu-zisă motoare la locomoție rămâne probabilă, dar importanța ei este o problemă care va trebui lămurită.

În sfârșit, este de menționat și o altă funcție a MLR, pusă în evidență la tonide și posibilă și la alte grupe de pești. Este funcția de economisire a căldurii metabolice pentru organism printr-un sistem de "schimbător de căldură" reprezentat de rețeaua vasculară adiacentă MLR (5). Se pare că nu s-au făcut studii asupra utilității unei temperaturi mai ridicate (în sensul activizării proceselor metabolice din țesuturile peștelui), dar aceasta este foarte plauzibilă. Am avea de-a face deci cu un al doilea rol de "deservire" de către MLR a celorlalte țesuturi, în primul rând

a MLA, prin furnizarea unei cantități de căldură rezultată din intensul metabolism al MLR și asigurarea pe această cale a unor condiții termice mai bune pentru activitatea enzimelor din MLA.

## CONCLUZII

MLR al peștilor este un țesut muscular cu particularități structurale, metabolice și funcționale adaptate funcției speciale pe care o îndeplinește: "deservirea" metabolică a MLA. Efortul mecanic locomotor este realizat în cea mai mare parte de acesta din urmă, probabil și cu participarea celui dinții în anumite condiții ale efortului. Pe plan metabolic, MLR participă însă totdeauna la efort, prin asigurarea materialului energogen pentru MLA, prin eliminarea oxidativă a cataboliților anaerobi produși de acesta și - poate - prin crearea locală a unor condiții termice, mai adecvate pentru procesele metabolice.

## FUNCTIONAL PECULIARITIES OF THE LATERAL RED MUSCLE IN FISH

### Summary

A synopsis is given on the data concerning ultrastructure and metabolism of the lateral red muscle (superficial myotomal muscle) of fishes. (Mainly, papers appeared since 1969, not discussed in the former review (57), are dealt with).

Ultrastructural peculiarities concern the system of the triads, position of myofilaments in the fibrils, amount of myofibrils and of mitochondria, as well as of lipid droplets and glycogen granules. Metabolic data refer to: enzyme activities of carbohydrate breakdown (phosphorylase activity, and the possibility of glucose liberation from glycogen, are specially discussed); interactions of carbohydrate metabolism of white and red lateral muscles (based on the results of the author's team); oxidative capacities; aminotransferases; and myofibrillar ATPase. Metabolic modifications elicited by starvation, temperature acclimation, and effort are discussed. Concerning hormonal regulation, results on thyroxine, insulin and adrenaline are listed; denervation effects are also discussed.

A general picture of the metabolism of the lateral red muscle (LRM), as compared to that of the white one, is outlined; on this basis, the function of the two muscles is discussed. Arguments of those authors who support the classical view on the LRM as being responsible for slow swimming movements are critically discussed. Finally, author's view is somewhat detailed, supporting and further developing the hypothesis of BRAEKKAN on the main metabolic ("hepatoid") role of the LRM in fish.

#### BIBLIOGRAFIE:

1. BILINSKI, E., 1969 - in Fish in Research (O.W. NEWHAUS, J.E. HALVER, Eds.), Acad. Press, New York: 135-152.
2. BRAEKKAN, O.R., 1956 - Nature, 178: 747-748.
3. BROWN, M.E. (Ed.), 1957 - The Physiology of fishes, 1-2, Acad. Press, New York.
4. BURLEIGH, I.G., SCHIMKE, R.T., 1968 - Biochem. biophys. Res. Commun., 31: 831-836.
5. CAREY, F.G., TEAL, J.M., 1966 - Proc. natl Acad. U.S., 56: 1464-1469.
6. CRABTREE, B., NEWSHOLME, E.A., 1972 - Biochem. J., 126: 49 - 58.
7. CRABTREE, B., NEWSHOLME, E.A., 1972 - Biochem. J., 130: 697-705.
8. DAHL, H.A., NICOLAYSEN, K., 1971 - Histochemie, 28: 205 - 210.
9. DRIEDZIC, W.R., HOCHACHKA, P.W., 1975 - Canad. J. Zool., 53: 706-712.
10. DRUMMOND, G.I., BLACK, E.C., 1960 - Ann. Rev. Physiol., 22: 169-190.
11. GABOS, M., PORA, E.A., ANDREA-POFU C., FLATZ, H., 1973 - Rev. roum. Biol. (sér. Zool.), 18: 211-216.
12. GABOS, M., 1974 - Studii asupra functiei tiroidiene la crap, Teză, Cluj.
13. GATZ, A.J. (jr.), 1973 - J. Fish. Res. Bd Canada, 30: 325 - 328.
14. GORDON, M.S., 1972 - Marine Biol., 15: 246 - 250.
15. HAMOIR, G., 1968 - Acta zool. pathol. Antwerp., 46: 69 - 76.
16. HAMOIR, G., MARECHAL, R., BASSLEER, R., 1973 - Experientia, 29: 25-26.
17. HOAR, W.S., RANDALL, D.J. (Eds.), 1969 - Fish Physiology, vol. 1-4, Acad. Press, New-York - London.
18. HOTKEVICI, T.V., 1974 - Dokl. Akad. Nauk SSSR, 219: 505-507.
19. HUDSON, R.C.L., 1973 - J. exper. Biol., 58: 509 - 522.

20. ITINA, N.A., 1959 - Funkcionalnye svoistva nervno-misecnykh priborov nizshih pozvonocnykh, Izdat.Akad.Nauk.SSSR, Moskva-Leningrad.
21. JOHNSTON, I.A., 1975 - Biochem.biophys.Res.Comm., 63: 115-120
22. JOHNSTON, I.A., FREARSON, N., GOLDSPIK, G., 1972 - Experientia, 28: 713 - 714.
23. JOHNSTON, I.A., GOLDSPIK, G., 1973 - J.mar.biol.Assoc.U.K., 53: 17 - 26.
24. JOHNSTON, I.A., GOLDSPIK, G., 1973 - J.Fish.Biol., 5: 249-260.
25. JOHNSTON, I.A., GOLDSPIK, G., 1973 - Marine Biol., 19: 348-353.
26. JOHNSTON, I.A., GOLDSPIK, G., 1973 - J.exper.Biol., 59: 607-615.
27. JOHNSTON, I.A., PATTERSON, S., WARD, P., GOLDSPIK, G., 1974 - Canad.J.Zool., 52: 871 - 877.
28. KAO, I., DRACHMAN, D.B., 1977 - Science, 195: 74-75.
29. KORNELIUSSEN, H., NICOLAYSEN, K., 1975 - Cell.Tiss.Res., 157: 1 - 16.
30. KUZMINA, V.V., 1971 - in Biologhija i Fiziologhija presnovodnykh organizmov, Nauka, Leningrad: 197 - 203.
31. LIN, Y., DOBBS, G.H. (III), DEVRIES, A.L., 1974 - J.exper. Zool., 189: 379 - 385.
32. LOVE, R.M., 1970 - Chemical Biology of Fishes, Acad.Press, London.
33. LOVE, R.M., HARDY, R., NISHIMOTO, J., 1975 - Mem.Fac.Fish. Kagoshima Univ., 24: 123 - 126.
34. MODIGH, M., TOTA, B., 1975 - Acta physiol.scand., 93: 289-294.
35. MORI, K., KONOSU, S., MIYAGAWA, S., 1956 - Bull.Jap.Soc.sci.Fish 21: 1233.
36. MURAT, J.-C., 1976 - Recherches sur la mobilisation des glucides tissulaires chez la carpe, Tezã, Toulouse.
37. NESTEROV, V.P., 1972 - Dokl.Akad.Nauk SSSR, 206: 1022 - 1024.
38. PATTERSON, S., GOLDSPIK, G., 1972 - Z.Zellforsch.mikr.Anat., 133: 463 - 474.
39. PATTERSON, S., GOLDSPIK, G., 1973 - Experientia, 29: 629-630.
40. PATTERSON, S., GOLDSPIK, G., 1976 - J.Cell Sci., 22: 607-616.
41. PATTERSON, S., JOHNSTON, I.A., GOLDSPIK, G., 1974 - Experientia, 30: 892.
42. PATTERSON, S., JOHNSTON, I.A., GOLDSPIK, G., 1975 - J.Fish Biol. 7: 159 - 166.

43. PETRESCU, I., 1974 - Metabolismul glicolitic și oxidativ în mușchiul alb și roșu de crap, Teză, Iași.
44. PLISETKAIA, E.M., KUZMINA, V.V., 1972 - Vopr. Ihtiol., 12: 335-343.
45. PLISETKAIA, E.M., JELUDKOVA, Z.P., 1971 - în Evoluția vegetativă a funcțiilor (sub. red. E.M. KREPS), Nauka, Leningrad: 175 - 183.
46. PORA, E.A., GABOS, M., ANDREA-POPU, C., 1971 - Stud. Cercet. Biol. (ser. Zool.), 23: 105 - 110.
47. PORA, E.A., WITTENBERGER, C., 1960 - Stud. Cercet. Biol. (Cluj), 11: 331 - 337.
48. FUCIKOV, N.V., 1954 - Fiziologia rîb, Piscepromizdat, Moskva.
49. SCHEIL, H.-G., 1970 - Marine Biol., 6: 158 - 166.
50. SCEPKIN, V.I., SULMAN, G.E., GONCEAROVA, L.I., 1974 - în Fiziologia și biochimia nizeșilor pozvonocinți, (sub. red. lui E. M. KREPS), Nauka, Leningrad: 62 - 67.
51. SULMAN, G.E., SIGAEVA, T.G., SCEPKIN, V.I., 1973 - Dokl. Akademii Nauk SSSR, 211: 1482 - 1484.
52. WALKER, M.G., 1970 - J. Cons. internat. Explor. Mer, 33: 228-244.
53. WALKER, M.G., 1971 - J. Cons. internat. Explor. Mer, 33: 421-426.
54. WALKER, M.G., FULL, G., 1973 - Comp. Biochem. Physiol., 44 A: 495 - 501.
55. WILLEMSE, J.J., 1975 - Z. Morph. Tiere, 81: 195 - 208.
56. WITTENBERG, B.A., WITTENBERG, J.B., CALDWELL, P.R.B., 1975 - J. Biol. Chem., 250: 9038 - 9043.
57. WITTENBERGER, C., 1972 - Stud. Cercet. Biol. (ser. Zool.), 24: 69-77.
58. WITTENBERGER, C., 1972 - Marine Biol., 16: 279 - 280.
59. WITTENBERGER, C., 1973 - Rev. roum. Biol. (sér. Zool.), 18: 71 - 76.
60. WITTENBERGER, C., COPREAN, D., MORAR, L., 1975 - J. comp. physiol., 101 B: 161 - 172.
61. WITTENBERGER, C., COPREAN, D., 1977 - Comp. Biochem. Physiol., 56 A: 307 - 312.
62. WITTENBERGER, C., DIACIUC, I.V., 1965 - J. Fish. Res. Bd Canada, 22: 1397 - 1406.
63. WITTENBERGER, C., GABOS, M., GROZA, A., 1971 - Stud. Cercet. Biol. (ser. Zool.), 23: 145 - 149.
64. WITTENBERGER, C., GALERA-GARCIA, C. - sub tipar.
65. WITTENBERGER, C., GIURGEA, R., 1973 - Rev. roum. Biol. (sér. Zool.), 18: 441 - 444.

66. WITTENBERGER, C., MACSKASY, E., 1972 - Stud. Cercet. Biol. (seria Zool.), 24: 537 - 543.
67. WITTENBERGER, C., VITCA, E., 1966 - Studia Univ. Babeş-Bolyai, ser. Biol., 2: 117 - 123.
68. WODTKE, E., 1974 - J. comp. Physiol., 91: 277 - 307.
69. WODTKE, E., 1974 - J. comp. Physiol., 91: 309 - 332.
70. YAMAMOTO, M., 1968 - Canad. J. Biochem., 46: 423 - 432.
71. ZIERLER, K. L., 1976 - Circul. Res., 38: 459 - 463.