
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

GIOVANNI A. CAVAGNA, RODOLFO MARGARIA,
FRANCESCO P. SAIBENE

Energia potenziale immagazzinata durante l'allungamento del muscolo contratto

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 36 (1964), n.3, p. 303–306.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1964_8_36_3_303_0>

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)
SIMAI & UMI*

<http://www.bdim.eu/>

Fisiologia. — *Energia potenziale immagazzinata durante l'allungamento del muscolo contratto* (*). Nota di GIOVANNI A. CAVAGNA, RODOLFO MARGARIA e FRANCESCO P. SAIBENE, presentata (**) dal Socio R. MARGARIA.

Il lavoro meccanico totale, esterno ed interno, nella corsa in piano a velocità comprese fra 10 e 20 km/hr ha un valore di 0,4–0,5 kcal/kg·km indipendentemente dalla velocità [1]. Il dispendio energetico ad equilibrio è anche indipendente dalla velocità ed ammonta a 1 kcal/kg·km [2, 3]. Il rendimento meccanico della corsa avrebbe quindi un valore di 0,4–0,5; tale valore appare straordinariamente elevato: infatti nella marcia in salita, in cui le contrazioni sono lente e poco frequenti e non si ha quindi un apprezzabile dispersione di energia in attriti interni, il rendimento meccanico tende ad un valore massimo di 0,25 [4]. L'elevato valore di rendimento riscontrato nella corsa è stato interpretato come dovuto al fatto che il lavoro meccanico misurato non sia sostenuto soltanto dalla contrazione muscolare vera e propria, ma in gran parte anche dall'energia potenziale (elastica) immagazzinata nei muscoli estensori contratti quando questi vengono allungati sotto la sollecitazione del corpo sul suolo alla fine del passo precedente [1]. Durante la distensione il muscolo contratto compie un lavoro negativo e questo ha luogo con un rendimento molto elevato [2, 5]. Il rimbalzo elastico sostenuto dal muscolo contratto può quindi aver luogo con una spesa energetica molto ridotta, soprattutto se il tempo nel quale esso si esplica è breve come appunto si verifica nella corsa. Nella fase di ritorno elastico (accorciamento), alla forza elastica deve essere aggiunta quella dovuta alla contrazione muscolare attiva, se si vuole mantenere costante la produzione di lavoro: il rendimento elastico del muscolo contratto infatti è necessariamente inferiore a 1 e senza l'apporto di nuova energia ad ogni ciclo, il lavoro si ridurrebbe rapidamente a zero.

La forza che i muscoli contratti devono opporre alla fine di ogni passo ammonta a 2–3 volte il peso del soggetto [1] e forza di un ugual ammontare i muscoli devono esplicare durante la fase di spinta del passo successivo che si accompagna ad accorciamento muscolare. I muscoli estensori di un singolo arto inferiore normalmente, partendo dalla condizione di riposo, non sono capaci di esercitare una tale forza, che ammonta a circa 200 kg, neppure quando si contraggano in condizioni isometriche e per un tempo brevissimo: la forza esercitata dal muscolo durante l'accorciamento è per di più ancora ridotta in funzione della velocità dell'accorciamento [6, 7]. È giocoforza quindi ammettere che nella corsa alla forza esplicata dal muscolo per effetto

(*) Dal Centro di Fisiologia del lavoro e dello sport del C.N.R., presso l'Istituto di Fisiologia Umana dell'Università di Milano.

(**) Nella seduta del 14 marzo 1964.

della contrazione, se ne aggiunga un'altra che ci pare non possa essere identificata che nella forza elastica esercitata dal muscolo contratto e disteso durante il ritorno alle condizioni primitive.

Precedenti esperimenti hanno dimostrato la possibilità di un risparmio energetico quando si sfrutti opportunamente l'elasticità dei muscoli contratti [8]: la flessione ritmica sulle ginocchia richiede un consumo di ossigeno apprezzabilmente inferiore se l'estensione degli arti inferiori segue immediatamente la flessione senza dar tempo ai muscoli di rilassarsi nell'intervallo fra flessione ed estensione. Anche in questo esercizio il rendimento meccanico, calcolato dal lavoro compiuto contro la gravità e dal consumo di ossigeno, ha un valore massimo di ca 0,35. In esperimenti di controllo, nei quali la frequenza delle flessioni era la stessa ma l'intervallo fra flessione ed estensione aveva un valore determinato, il rendimento diminuiva per ridursi ad un valore minimo di 0,23 quando l'intervallo fra flessione ed estensione era superiore a circa 0,75 sec. Verosimilmente in questo caso i muscoli si rilassavano tra la fase di allungamento (lavoro negativo) e quella di accorciamento (lavoro positivo), e ciò implicava la trasformazione in calore dell'energia elastica accumulata durante la fase di lavoro negativo: non poteva perciò essere sfruttato il rimbalzo elastico nella fase di lavoro positivo.

La possibilità che il muscolo contratto si comporti come un corpo elastico può essere analizzata più semplicemente sul muscolo isolato. A tal fine si è determinato il lavoro positivo che un muscolo contratto compie durante l'accorciamento quando questo è immediatamente preceduto da uno stiramento del muscolo contratto, cioè da una fase in cui il muscolo compie lavoro negativo e presumibilmente accumula energia elastica: per controllo si è determinato il lavoro positivo compiuto dallo stesso muscolo durante la semplice contrazione non preceduta da stiramento. Se in effetti il muscolo contratto è capace di immagazzinare energia potenziale (elastica) utilizzabile nella fase di accorciamento, il lavoro positivo compiuto dal muscolo contratto precedentemente stirato, sarà maggiore che nel controllo.

Gli esperimenti vennero compiuti sul muscolo gastrocnemio di rana, posto in soluzione fisiologica ossigenata a 0°C, stimolato per mezzo di due elettrodi posti ai suoi estremi. La corrente stimolante consisteva in impulsi rettangolari dalla durata di 1 msec e dalla frequenza di 10/sec: tale frequenza, essendo il muscolo a 0°C, è sufficiente per mantenere il muscolo in tetano completo. Gli allungamenti e gli accorciamenti del muscolo venivano ottenuti per mezzo di una leva dello stesso tipo di quella usata per la prima volta da Levin e Wyman [9], che permette che il muscolo venga stirato, o si accorci, a velocità determinata e costante. Durante l'allungamento e l'accorciamento la tensione esercitata dal muscolo e la sua lunghezza venivano registrate a mezzo di un oscillografo. Era così possibile ottenere direttamente un diagramma tensione-lunghezza dal quale si poteva calcolare il lavoro compiuto dal muscolo.

In fig. 1 A è illustrato il diagramma tensione-lunghezza di un muscolo gastrocnemio di rana rilasciato portato da una lunghezza di 17 mm (*a*) ad una lunghezza di 21 mm (*b*), corrispondenti circa alle lunghezze del muscolo

in situ in condizione di massima flessione, rispettivamente di massima estensione, dell'arto. La tensione del muscolo così allungato, diminuiva in seguito alquanto (*c*). Il muscolo veniva quindi stimolato tetanicamente in condizioni isometriche (*d*): appena raggiunta la massima tensione, sempre perdurando la stimolazione, la lunghezza del muscolo veniva riportata, agendo sulla leva, al suo valore iniziale (*a*). La velocità di allungamento e di accorciamento era, nell'esperimento della fig. 1, di 16 mm/sec.

Durante l'allungamento del muscolo allo stato di riposo la tensione aumenta soltanto ai massimi valori di lunghezza (linea tratteggiata): tale aumento di tensione è da imputarsi, come è noto, agli elementi elastici posti in parallelo agli elementi contrattili. La caduta di tensione (tratto *b-c*), è probabilmente dovuta ad un assestamento interno del muscolo. Quando il mu-

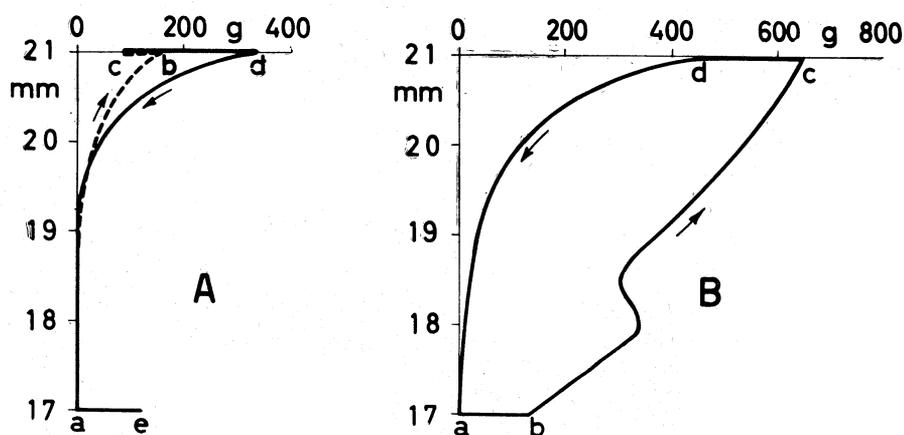


Fig. 1. - Tensione di un muscolo gastrocnemio di rana, in *g* (ascissa), durante allungamento e accorciamento alla velocità costante di 16 mm/sec, in funzione della lunghezza in mm (ordinata).

La linea continua si riferisce al muscolo contratto, quella tratteggiata al muscolo rilasciato immediatamente prima della stimolazione.

scolo contratto si accorcia la tensione cade, in misura tanto maggiore quanto maggiore è la velocità di accorciamento secondo quanto definito dal diagramma forza-velocità del muscolo [6, 7] per risalire in seguito (tratto *a-e*) non appena l'accorciamento cessa, fino ad un valore uguale, o di poco inferiore [10], alla massima tensione isometrica caratteristica per quella lunghezza (17 mm). L'area compresa fra la linea tratteggiata e le coordinate esprime il lavoro negativo compiuto dagli elementi elastici in parallelo durante l'allungamento, quella compresa fra la linea continua e le coordinate il lavoro positivo compiuto dagli elementi contrattili e dagli elementi elastici in parallelo e in serie [11, 12] durante l'accorciamento. Poiché la tensione esplicata dagli elementi contrattili diminuisce con la velocità di accorciamento, anche il lavoro positivo compiuto da tali elementi diminuirà corrispondentemente: invece il lavoro positivo, dovuto agli elementi elastici in serie non varia con la velocità essendo tali elementi non smorzati [12].

In fig. 1 B è illustrato il diagramma tensione-lunghezza dello stesso muscolo ottenuto stimolando anzitutto il muscolo in condizioni isometriche alla lunghezza di 17 mm e allungandolo quindi, perdurando la stimolazione, fino alla lunghezza di 21 mm ($b-c$); durante l'allungamento la tensione sviluppata dal muscolo aumenta notevolmente raggiungendo in c un valore superiore [10], circa doppio, di quello sviluppato dallo stesso muscolo alla stessa lunghezza in condizioni isometriche (d della fig. 1 A): cessato l'allungamento tale tensione diminuisce rimanendo tuttavia sempre superiore a quella sviluppata in condizioni isometriche [10]; in seguito, permettendo al muscolo sempre contratto tetanicamente di ritornare alla lunghezza iniziale, si ottiene la curva $d-a$. Durante tale accorciamento la tensione si riduce rapidamente per gli stessi motivi addotti precedentemente; anche in questo caso, non appena l'accorciamento cessa, si osserva una risalita della tensione sviluppata dal muscolo. L'area compresa fra le coordinate e la curva $a-b-c$ esprime il lavoro negativo compiuto dal muscolo contratto durante lo stiramento da 17 a 21 mm. Corrispondentemente l'area compresa fra le coordinate e la curva $d-a$ rappresenta il lavoro positivo compiuto durante l'accorciamento.

Il lavoro negativo compiuto dal muscolo contratto durante l'allungamento è ovviamente superiore a quello compiuto dal muscolo rilasciato: nel primo caso infatti oltre agli elementi elastici partecipano al lavoro anche gli elementi contrattili.

Il lavoro positivo compiuto dal muscolo contratto in precedenza stirato (fig. 1 B) è notevolmente maggiore, circa doppio, di quello compiuto dal muscolo contratto che si raccorcia senza essere stato precedentemente sottoposto a distensione, malgrado che la velocità di accorciamento fosse uguale nei due casi e uguale fosse anche la lunghezza iniziale e finale del muscolo.

È presumibile quindi che la differenza riscontrata non possa essere imputabile ad un differente lavoro compiuto dagli elementi contrattili, ma che sia da attribuire alla energia potenziale accumulata nel muscolo durante la fase di lavoro negativo.

BIBLIOGRAFIA.

- [1] G. A. CAVAGNA, F. P. SAIBENE e R. MARGARIA, « J. Appl. Physiol. », in corso di stampa, 19 (1964).
- [2] R. MARGARIA, « Atti reale accad. naz. Lincei », ser. VI, 7, 5 (1938).
- [3] R. MARGARIA, P. CERRETELLI, P. AGHEMO e G. SASSI, « J. Appl. Physiol. », 18, 367 (1963).
- [4] R. MARGARIA, « Arbeitsphysiol. », 10, 515 (1939).
- [5] A. V. HILL, « Science », 131, 897 (1960).
- [6] W. O. FENN e B. S. MARSH, « J. Physiol. », 85, 277 (1935).
- [7] A. V. HILL, « Proc. Roy. Soc. », ser. B 126, 136 (1938).
- [8] R. MARGARIA, G. A. CAVAGNA e F. P. SAIBENE, « Boll. Soc. Biol. Sper. », in corso di stampa.
- [9] J. LEVIN e J. WYMAN, « Proc. Roy. Soc. », ser. B 101, 218 (1927).
- [10] B. C. ABBOTT e X. M. AUBERT, « J. Physiol. », 117, 77 (1952).
- [11] A. V. HILL, « Proc. Roy. Soc. », ser. B 137, 273 (1950).
- [12] A. V. HILL, « Proc. Roy. Soc. », ser. B 141, 104 (1952).