

Meccanica muscolare

Tensione muscolare:

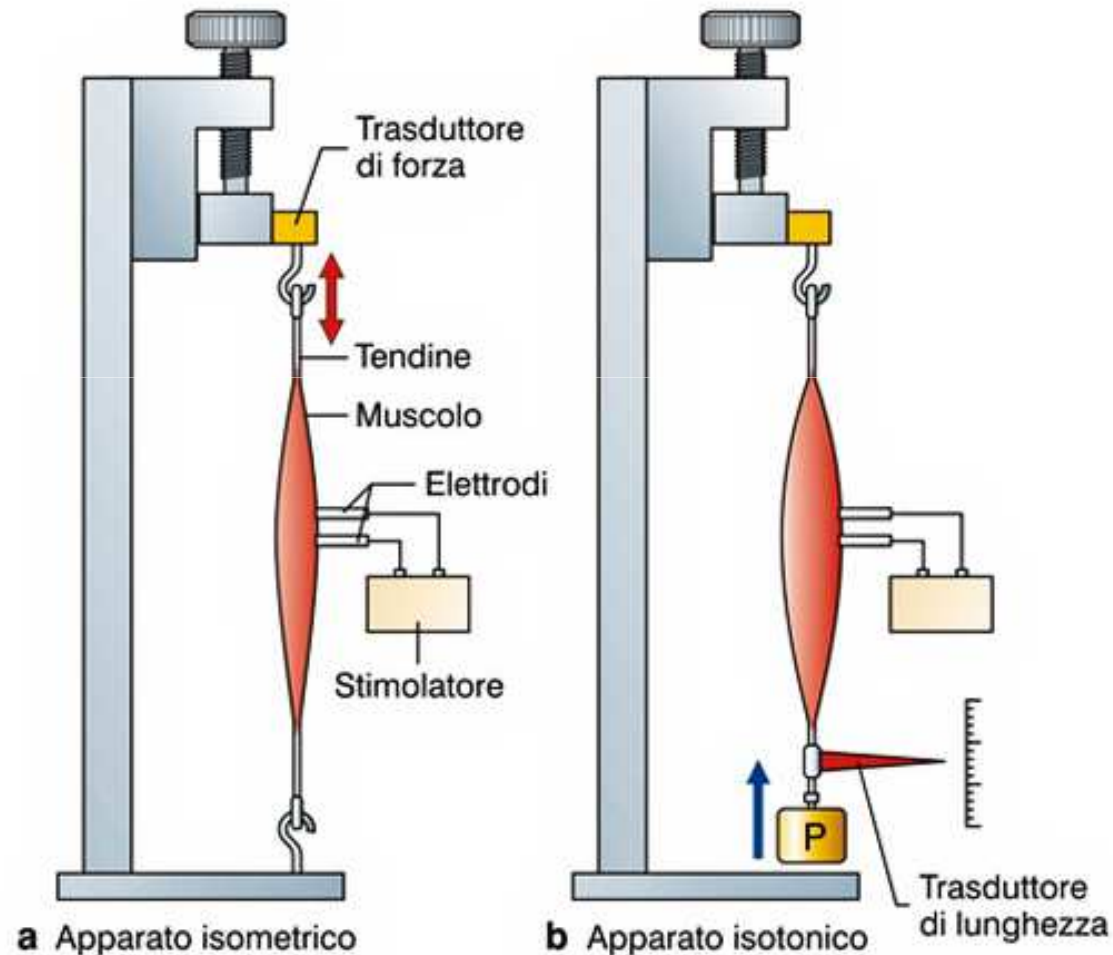
Forza esercitata dal muscolo / area di sezione (N/m^2)

Carico:

Forza esercitata da un peso sul muscolo

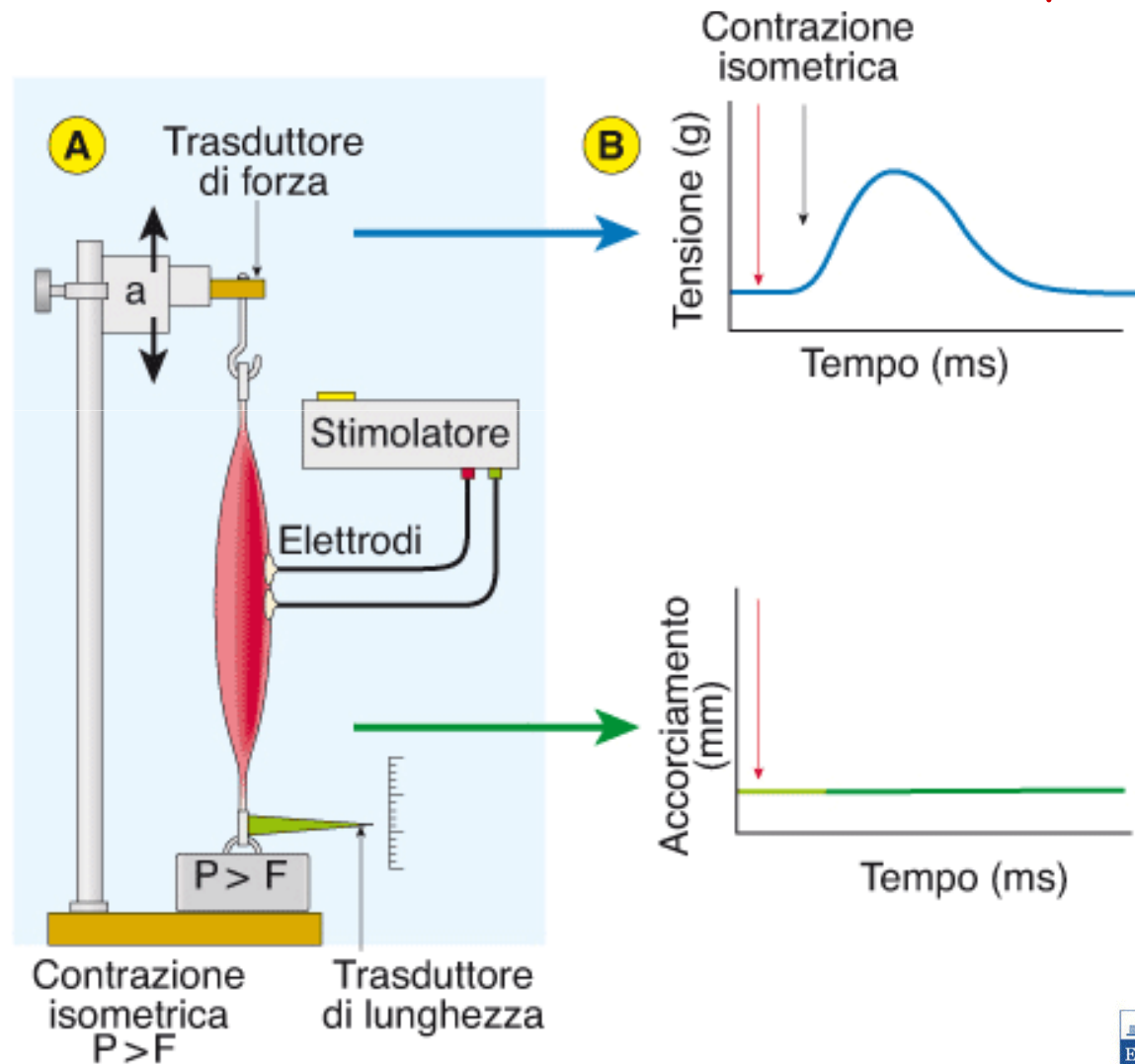
Quando i muscoli si contraggono sviluppano forza (spesso misurata come tensione) e si accorciano

Nello studio delle proprietà biofisiche del muscolo, si studia l'effetto della contrazione muscolare in due condizioni diverse: **isometrica** (sviluppo tensione senza accorciamento) e **isotonica** (variazione lunghezza a tensione costante)



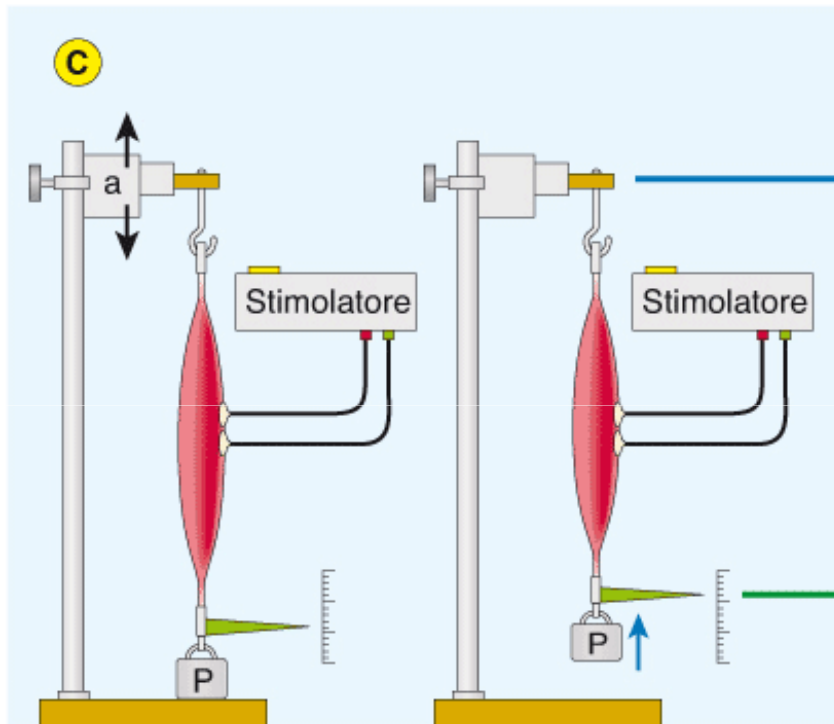
Contração isométrica: Il carico è superiore alla tensione massima che il muscolo può sviluppare.

Quando il muscolo si contrae sviluppa tensione (l'elemento elastico in serie, tendine, è stirato) ma non si accorcia e non sposta il carico.

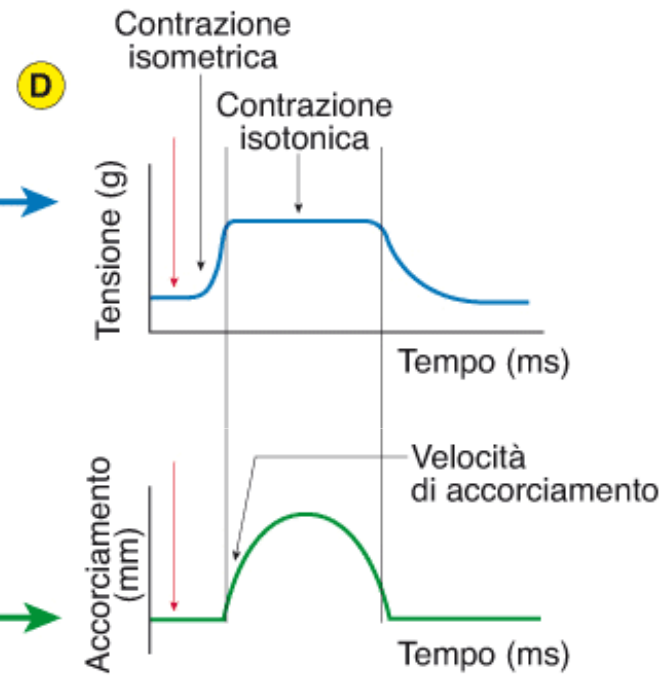


Contrazione isotonica: La tensione sviluppata dalla contrazione è sufficiente a vincere il carico.

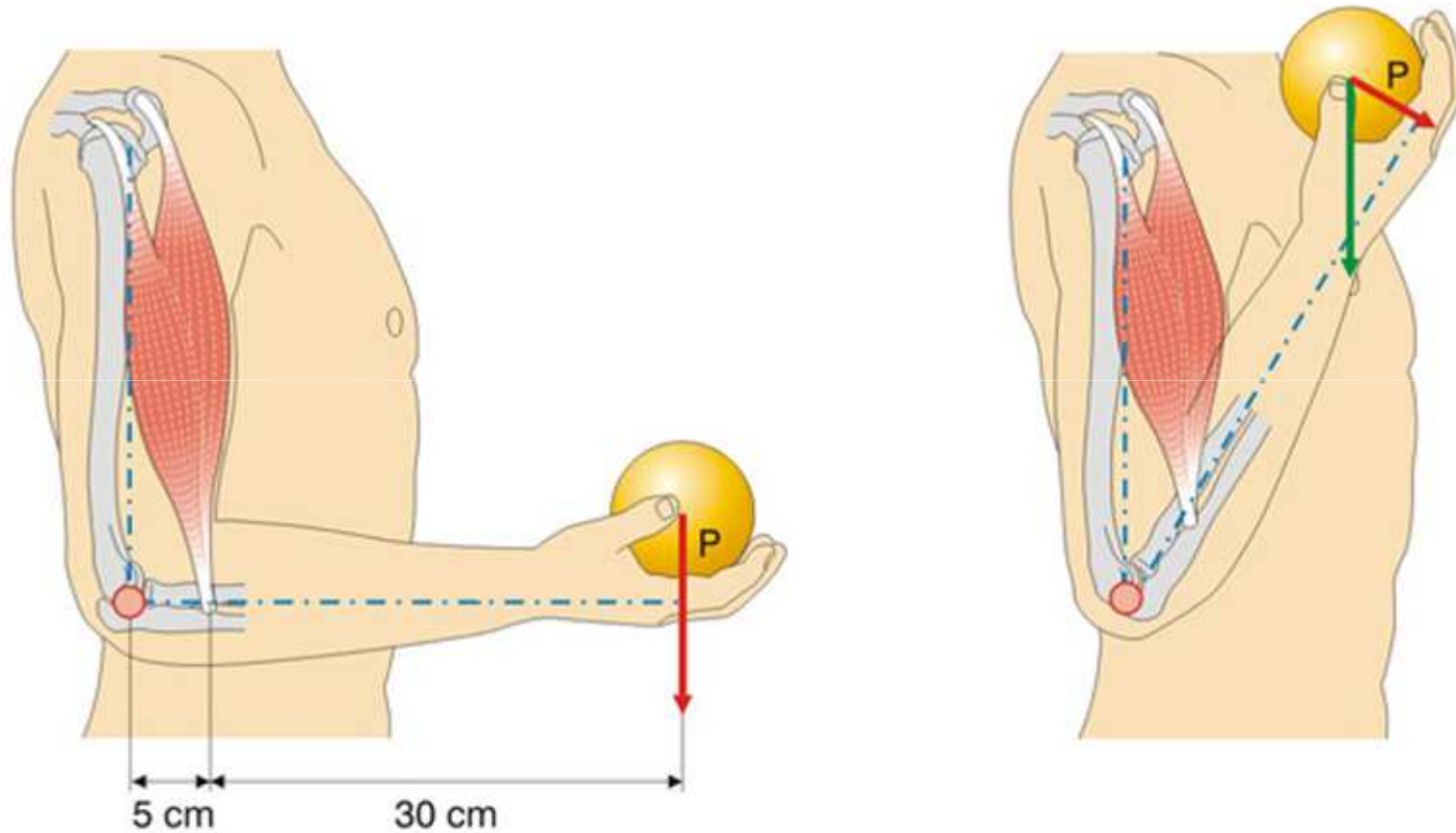
Il muscolo si accorcia e sposta il carico.



Contrazione isometrica
seguita da una contrazione
isotonica quando $P < F$



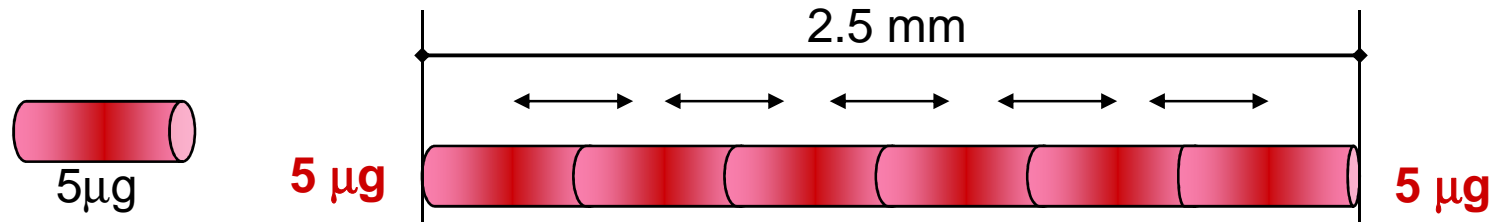
La contrazione di un muscolo contro un carico è **isometrica** nella prima fase, e poi diventare **isotonica**.



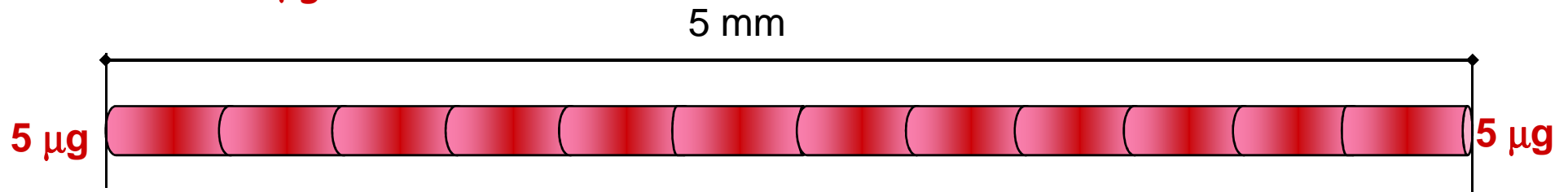
➤ La **forza isometrica** sviluppata da una fibra muscolare dipende dal numero totale di interazioni actina-miosina che si formano nell'area della sua sezione trasversa.

E' somma della forza sviluppata da tutte le miofibrille disposte in **parallelo**, (tutte le interazioni sviluppano la stessa forza).

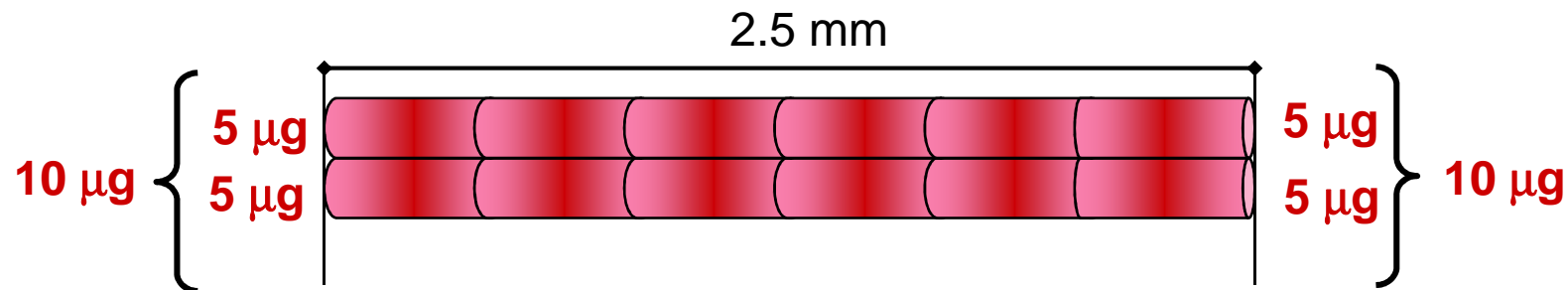
➤ La forza sviluppata non dipende dalla lunghezza della fibra muscolare (**sarcomeri in serie**). Infatti, la forza di sarcomeri in serie non può sommarsi, perché ogni sarcomero non agisce sulle estremità della miofibrilla, ma sui sarcomeri vicini, che trasmettono la forza sviluppata agli estremi.



Se un'ipotetica miofibrilla è formata da 1000 sarcomeri in serie (lunghezza 2.5 mm), che sviluppano ognuno **5 μg** di forza, la fibra svilupperà ai suoi estremi **5 μg**.



L'aggiunta di altri 1000 sarcomeri in serie (lunghezza miofibrilla 5 mm) non modifica la forza sviluppata che sarà sempre **5 μg**.



L'aggiunta di 1000 sarcomeri in parallelo, aumenta la forza a **10 μg**, perché i sarcomeri in parallelo agiscono sulle estremità della fibra.

Il numero di interazioni actina-miosina dipende da:

- **Diametro fibra** → numero miofibrille e quindi sarcomeri disposti in parallelo
- **Lunghezza dei sarcomeri** → grado di sovrapposizione dei filamenti spessi e sottili
- **Quantità di Ca^{2+}** che si lega alla troponina → numero di siti di interazione disponibili
- **Tipo di miosina**

Relazione tensione-lunghezza

La **tensione** sviluppata dal muscolo durante la contrazione dipende dalla **lunghezza** a cui si trovano le fibre muscolari quando inizia la contrazione.

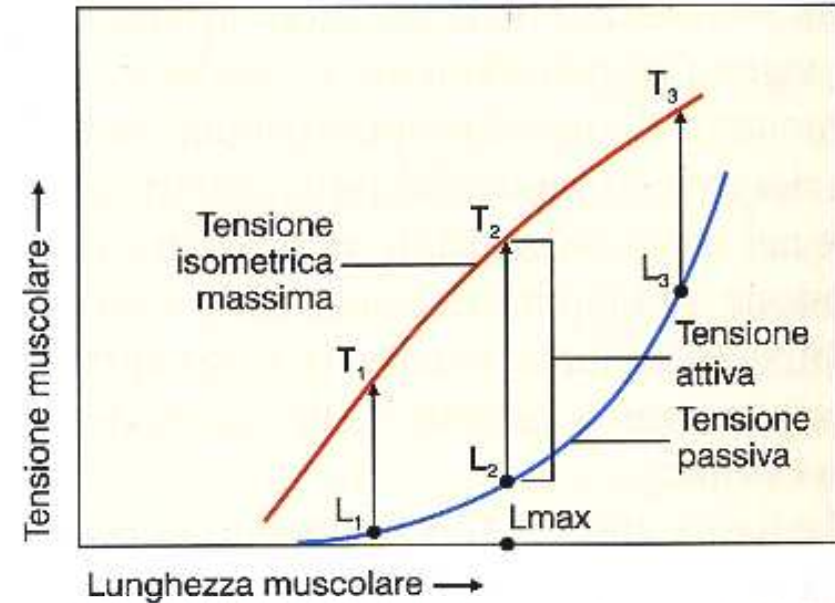
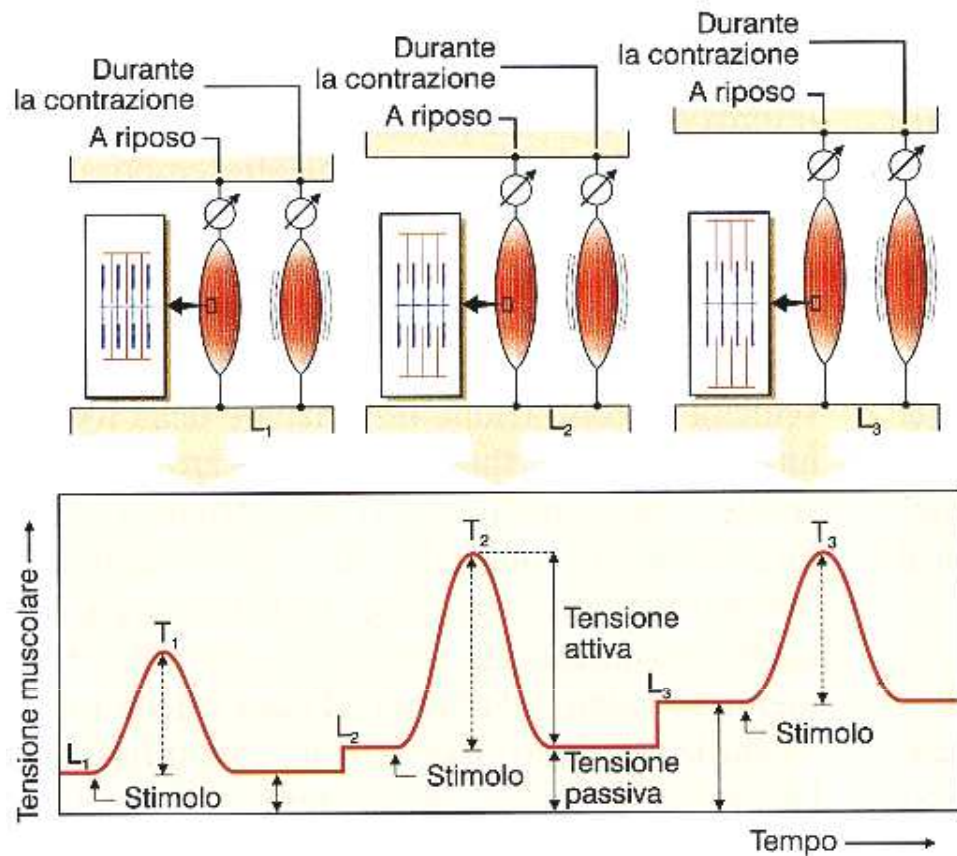
La **tensione** è divisibile in due componenti:

- **Tensione passiva.** Si sviluppa durante l'allungamento del muscolo, è quindi funzione della lunghezza e dipende dalle componenti elastiche del muscolo (tessuto connettivo, titina).

- **Tensione attiva.** Si sviluppa durante la contrazione del muscolo.

$$\text{Tensione totale} = T \text{ passiva} + T \text{ attiva.}$$

Curva tensione-lunghezza

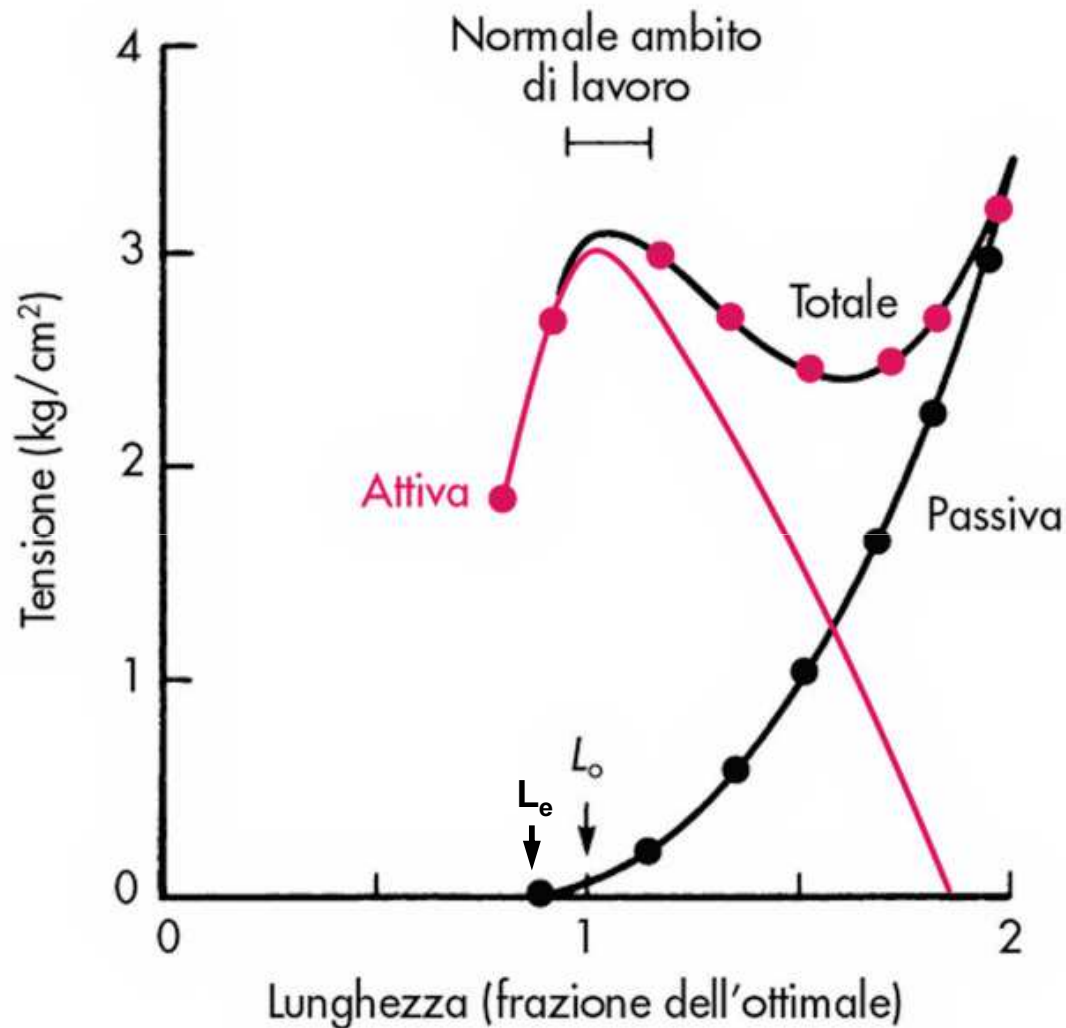


Variando la lunghezza iniziale del muscolo si ottengono valori diversi di **tensione passiva ed attiva** → **curva tensione-lunghezza**.

La tensione prodotta durante la contrazione, a partire da una data lunghezza = **Tensione passiva (PRECARICO) + Tensione attiva**

L_{max} è la **lunghezza ottimale** alla quale si sviluppa la **massima tensione attiva**.

T totale durante la contrazione = T passiva + T attiva

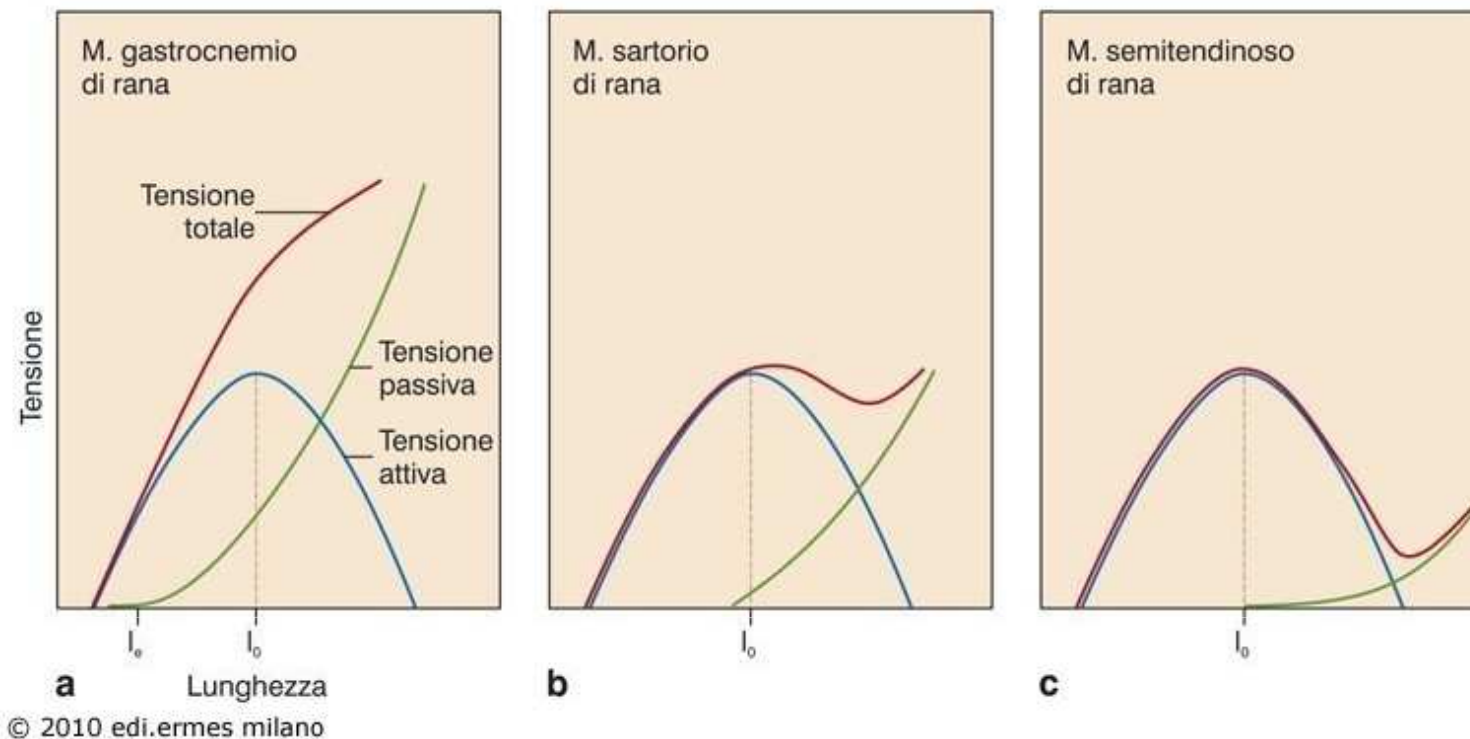


L_e = lunghezza di equilibrio

L_0 = lunghezza muscolo in situ

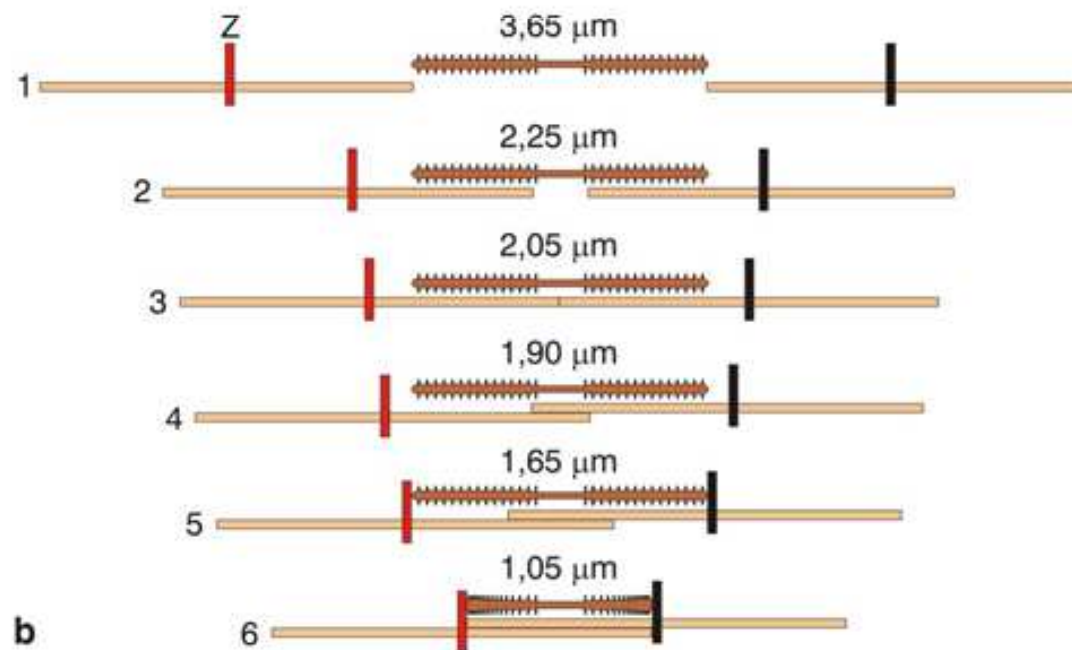
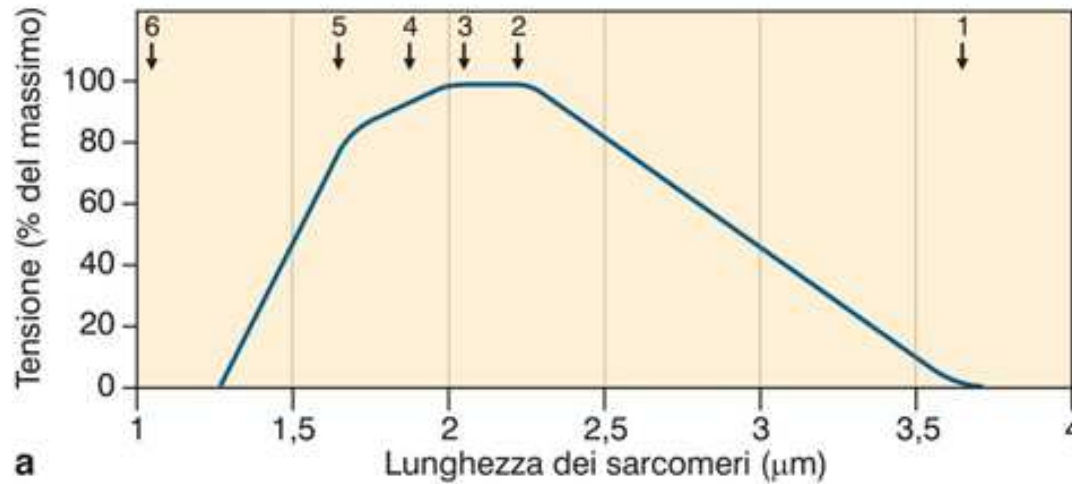
▪ **Tensione passiva** aumenta a partire da L_e

▪ **Tensione attiva** aumenta a partire da L_e , raggiunge il massimo a L_0 e diminuisce a lunghezze superiori

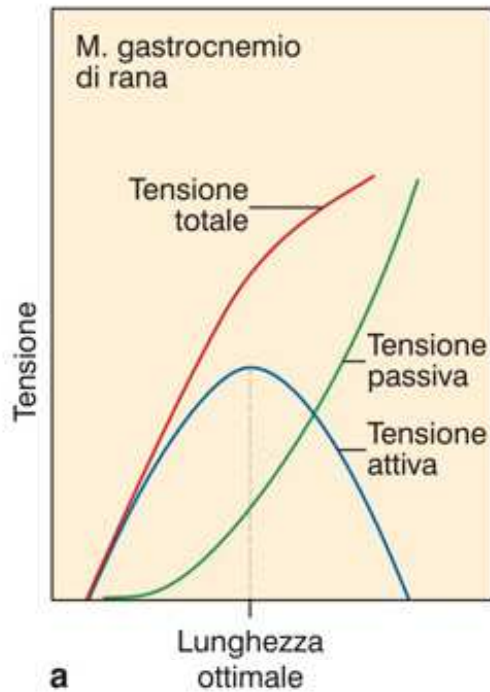


Curve Tensione-Lunghezza in muscoli diversi mostrano come la **Tensione passiva**, che dipende dalla distensione delle componenti elastiche connettivali, varia in funzione del diverso contenuto di connettivo (maggiore gastrocnemio), mentre la **Tensione attiva** è praticamente uguale.

Relazione tensione attiva-lunghezza sarcomero

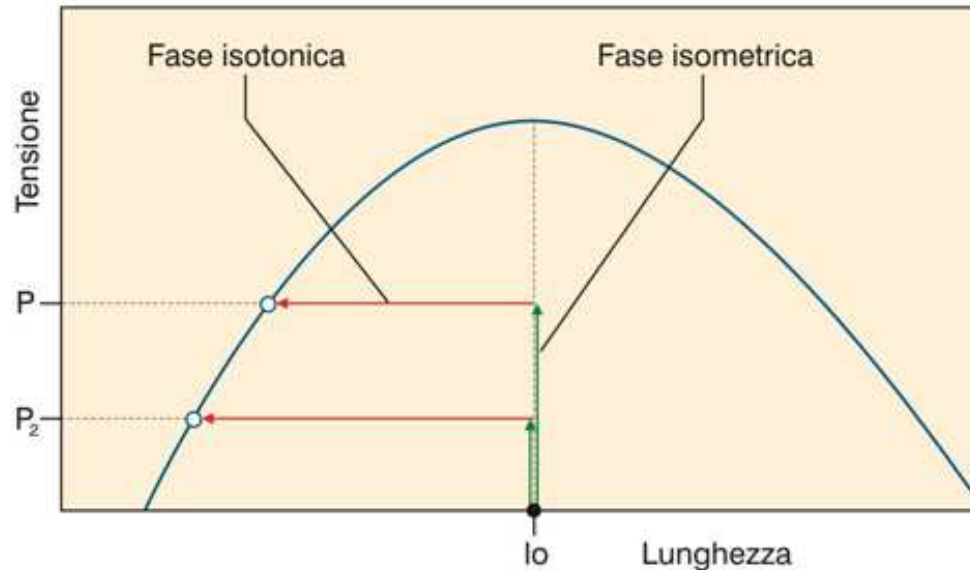


- La **T attiva** dipende dalla lunghezza del sarcomero che condiziona il numero di interazioni actina-miosina.
- Alla lunghezza del muscolo a riposo (2-2.2 µm) → massimo numero interazioni → massima T sviluppata.
- A lunghezze maggiori o minori → minore numero interazioni → minore T sviluppata.



© 2005 edi.ermes milano

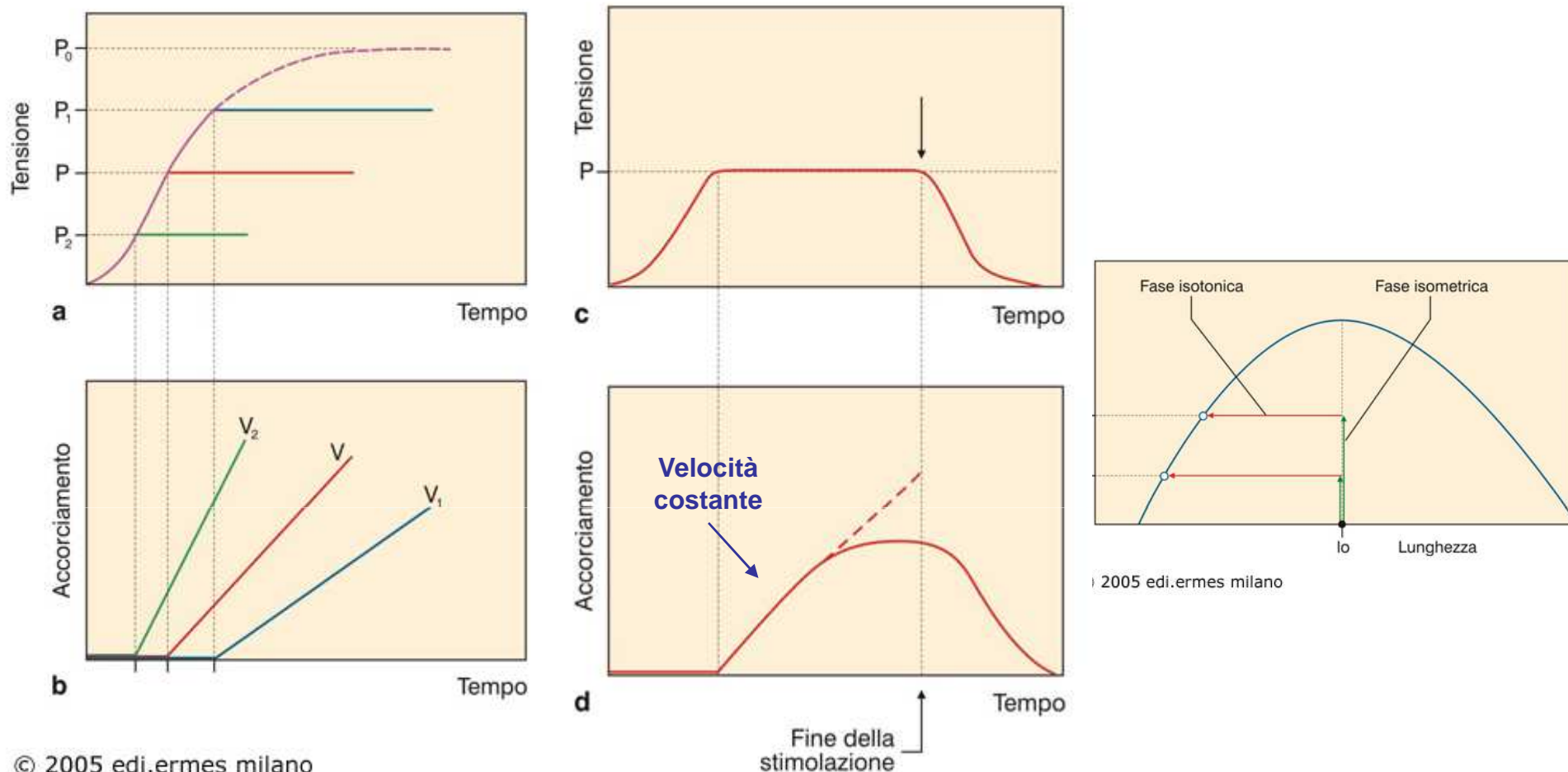
La **relazione T-L**, indica il livello di **tensione isometrica massima** sviluppabile ad una certa lunghezza e stabilisce il livello di **accorciamento massimo**, per ogni dato carico, durante la **contrazione isotonica**.



© 2005 edi.ermes milano

- L'accorciamento (**fase isotonica**) inizia quando il muscolo ha sviluppato la T necessaria a vincere il carico (**fase isometrica**).
- Durante l'accorciamento al diminuire della lunghezza diminuisce la T isometrica massima che il muscolo può sviluppare.
- Quando il muscolo raggiunge la lunghezza alla quale la massima T isometrica = carico, l'accorciamento termina.
- **A parità di lunghezza iniziale, l'entità di accorciamento diminuisce con l'aumentare del carico.**

Attività isotonica

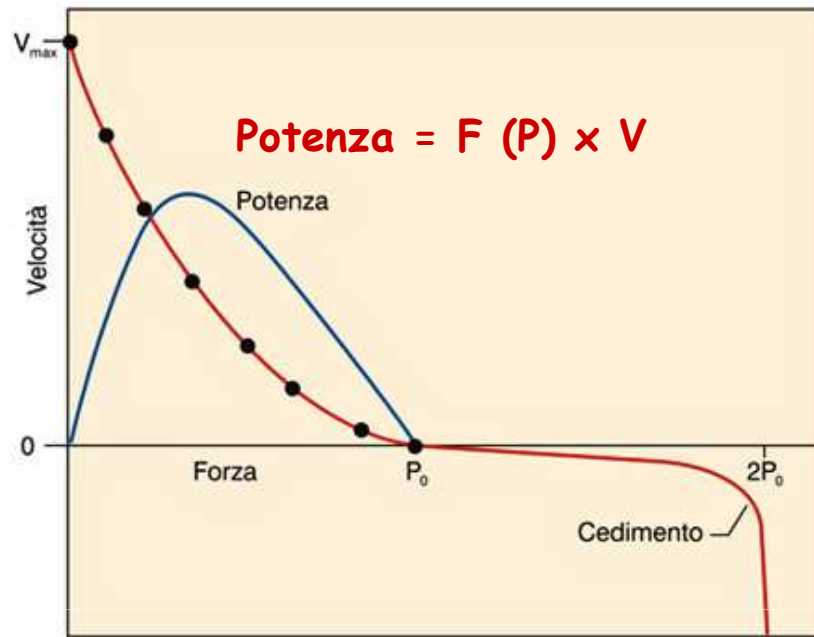


Maggiore è il carico (P) applicato al muscolo maggiore è la T sviluppata. Quando T è sufficiente a superare P , il muscolo inizia ad accorciarsi e T rimane costante ed uguale a P .

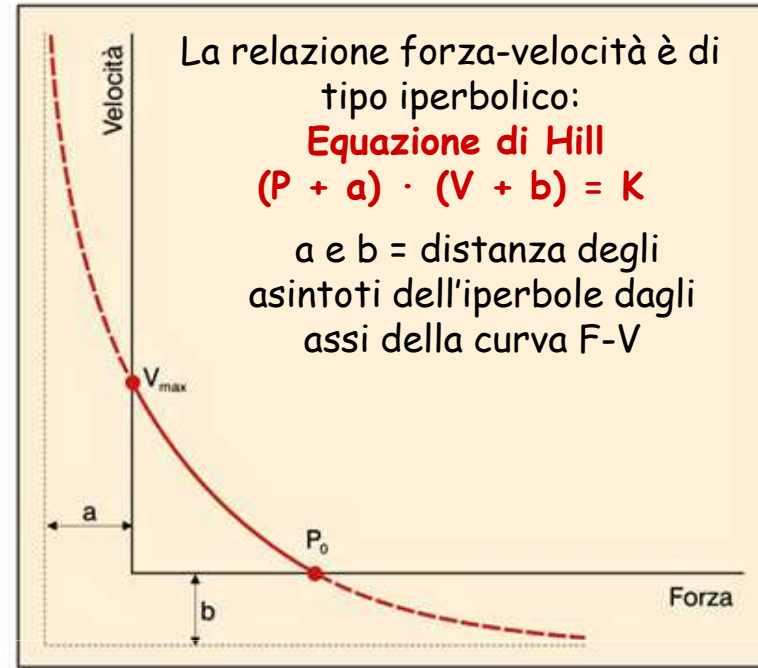
La velocità di accorciamento (V) varia al variare del carico. E' costante all'inizio e diminuisce al diminuire della massima T isometrica che il muscolo può sviluppare.

L'accorciamento termina alla lunghezza alla quale T_{max} isometrica = carico

Relazione forza/velocità



a



b

Carico 0 → massima velocità di accorciamento (V_{max})

Carico P_0 = tensione isometrica massima → **velocità 0** (contrazione isometrica).

Carico $> P_0$ → velocità negativa (il muscolo si allunga) → aumento tensione fino ad un valore ($\sim 2P_0$) al quale il muscolo cede (cedimento apparato contrattile) e si allunga rapidamente.

La relazione forza-velocità esprime la capacità del muscolo di sviluppare potenza **$(W) = P \times V$**

Per **Carico = 0** e **Carico = P_0** ($V = 0$) → **Potenza = 0**

Potenza massima a velocità ottimale $\sim 1/3 V_{max}$ o a forza $\sim 1/3 P_0$

Per sviluppare la massima potenza durante una contrazione isotonica il carico applicato al muscolo deve essere $\sim 1/3 P_0$

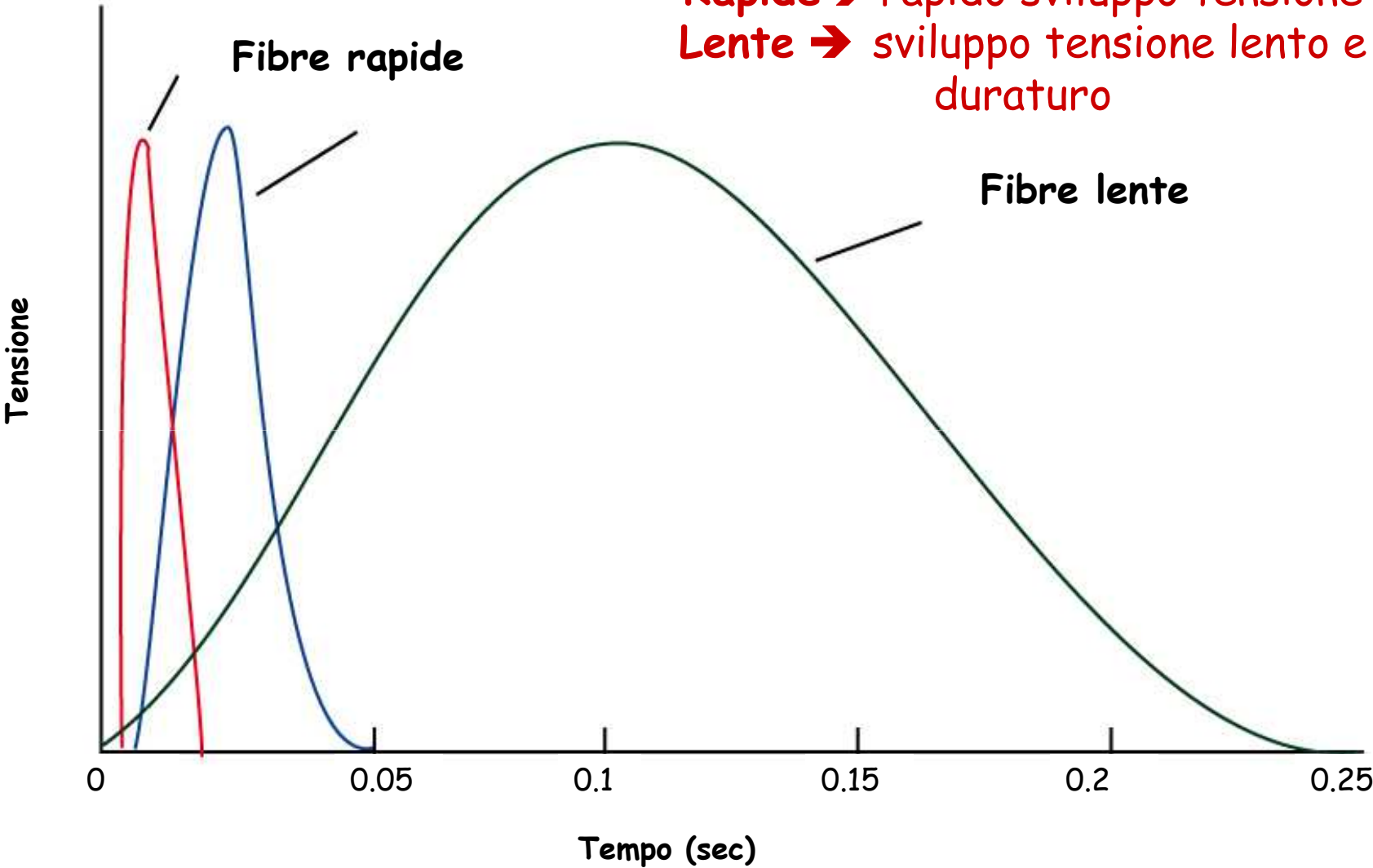
La **velocità di accorciamento** delle fibre muscolari dipende dalla velocità con la quale avviene il ciclo di interazioni actina-miosina. Dipende quindi da tre fattori:

➤ **Carico applicato** (la velocità con la quale un ponte trasversale ruota, a parità di attività ATPasica, dipende dal carico applicato sul ponte stesso). Il carico viene ripartito per il numero di ponti attivi.

➤ **Attività ATPasica della miosina**

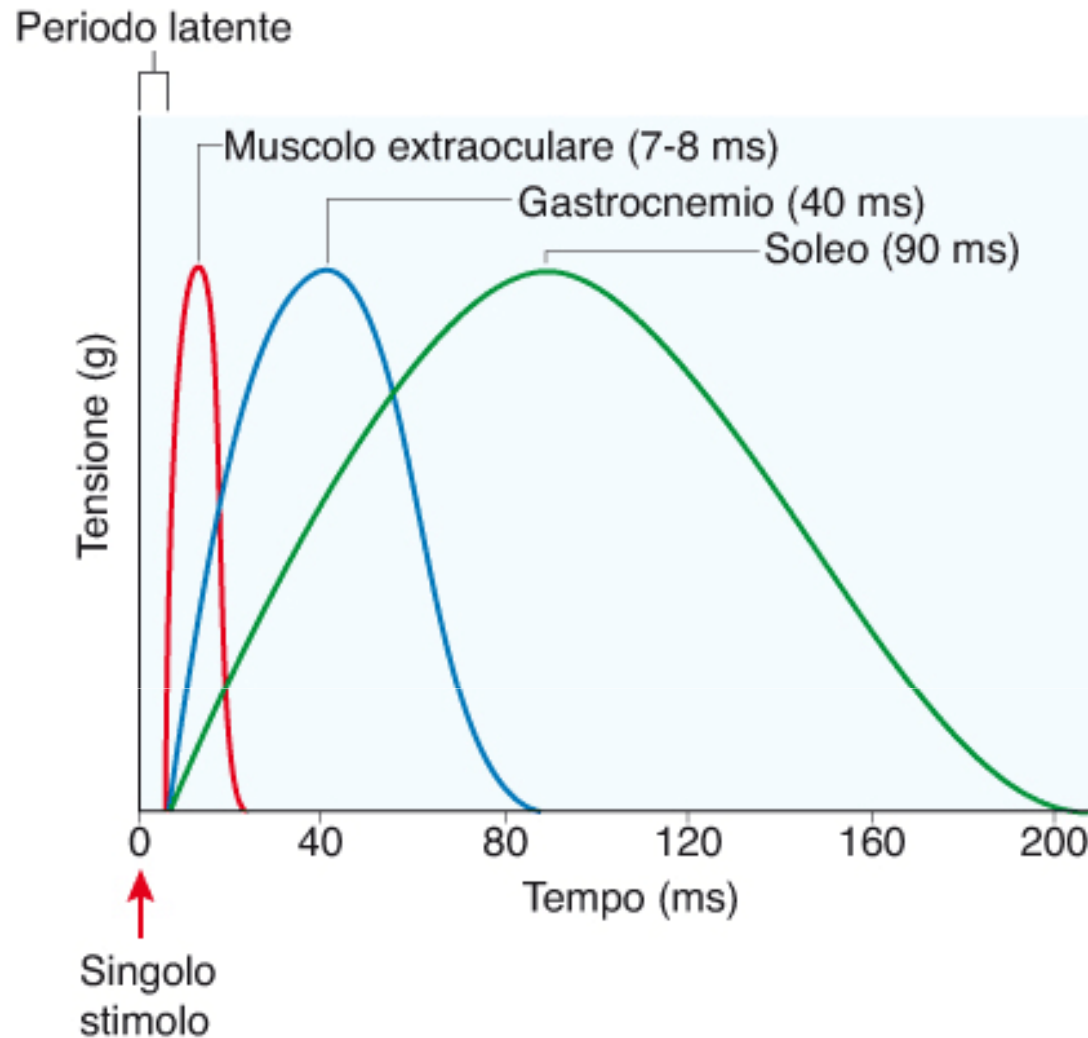
➤ **Massima forza isometrica sviluppata** (maggiore è la forza sviluppata (numero di ponti che si formano) → maggiore è la velocità di accorciamento, a parità di carico applicato (è minore il carico applicato su ogni ponte).

Le fibre muscolari si dividono in:
Rapide → rapido sviluppo tensione
Lente → sviluppo tensione lento e duraturo



Classificazione fibre muscolari

Caratteristica	TIPO		
	I (S)	Ila (FR)	Ilb (FF)
Colore	Rosse	Rosse e bianche	Bianche
Dimensioni	Piccole	Intermedie	Grandi
ATPasi miosinica	Lenta	Rapida	Rapida
Velocità di contrazione	Lenta	Rapida	Molto rapida
Massima tensione tetanica	Bassa	Intermedia	Alta
Resistenza alla fatica	Alta	Intermedia	Bassa
Metabolismo	Ossidativo	Ossidativo + glicolitico	Glicolitico
Contenuto di mioglobina	Alto	Intermedio	Basso
Contenuto di glicogeno	Alto	Alto	Basso
Densità di capillari	Alta	Alta	Bassa
Densità di mitocondri	Alta	Alta	Bassa
Ca-ATPasi	Bassa	Alta	Alta



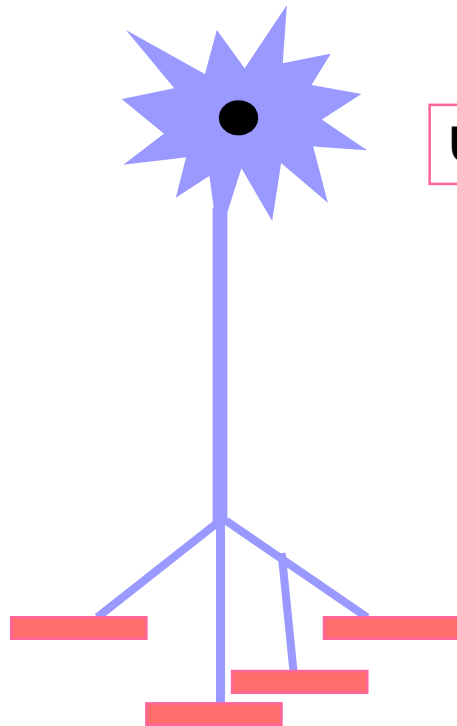
I tre tipi di fibre muscolari, **FF**, **FR** e **S**, sono presenti in tutti i muscoli, ma la loro percentuale varia da muscolo a muscolo. La velocità con cui il muscolo sviluppa tensione, e la durata della contrazione, dipendono dal prevalere di un tipo di fibra rispetto alle altre. Muscolo **rapido** prevalgono **fibre rapide**, muscolo **lento**, **fibre lente**.

- Il SNC può richiedere ai muscoli scheletrici di produrre contrazioni a diverse velocità e con diversi livelli di forza e spesso per periodi prolungati di tempo.
- I comandi motori, di natura volontaria o riflessa, per produrre movimento, devono convergere sui motoneuroni α , che, secondo Sherrington, rappresentano **la via finale comune delle azioni integrative del SNC**.
- I motoneuroni α che innervano un singolo muscolo, sono raggruppati insieme nei **nuclei motori** e sono in numero inferiore al numero di fibre che compongono il muscolo, perché ogni motoneurone innerva più fibre muscolari (**unità motoria**).

L'unità fondamentale del movimento è l'unità motoria

Unità motoria = motoneurone + fibre muscolari da esso innervate.

Le fibre muscolari che costituiscono un'unità motoria sono tutte dello stesso tipo (I, II_A o II_B).



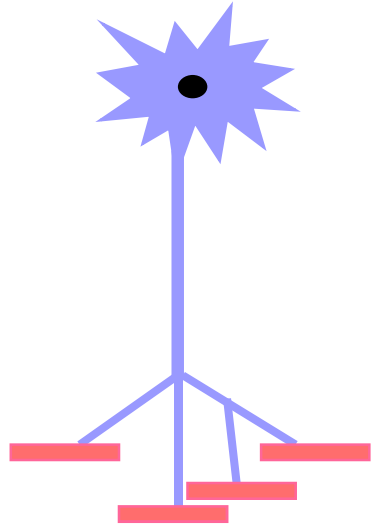
Unità motoria

Ogni fibra muscolare riceve una sola terminazione assonica del motoneurone (rapporto 1:1 tra fibra nervosa e fibra muscolare).

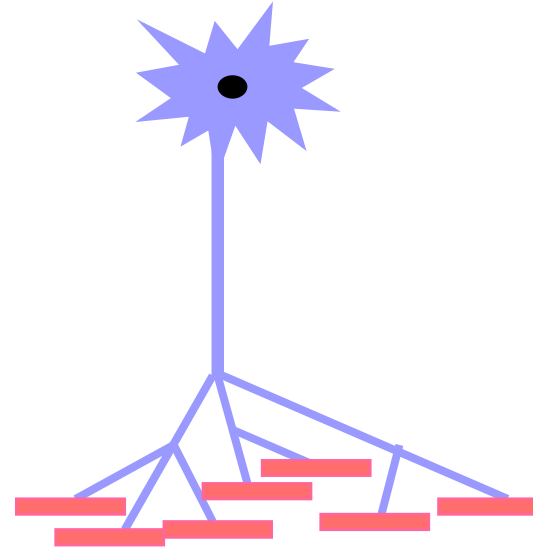
Il pda del motoneurone determina la contemporanea attivazione (contrazione) di tutte le fibre muscolari da esso innervate.

Il numero di fibre muscolari che formano l'unità motoria è variabile

Unità motoria piccola



Unità motoria grande



Unità motorie piccole: poche fibre muscolari → muscoli capaci di movimenti fini: muscoli dell'occhio (10 fibre), delle dita (10-20 fibre) della mano (100 fibre)

Unità motorie grandi: molte fibre muscolari → muscoli che compiono movimenti grossolani, ma sviluppano più rapidamente l'incremento di forza: muscolo tibiale anteriore (600 fibre), gastrocnemio (1000-2000 fibre).

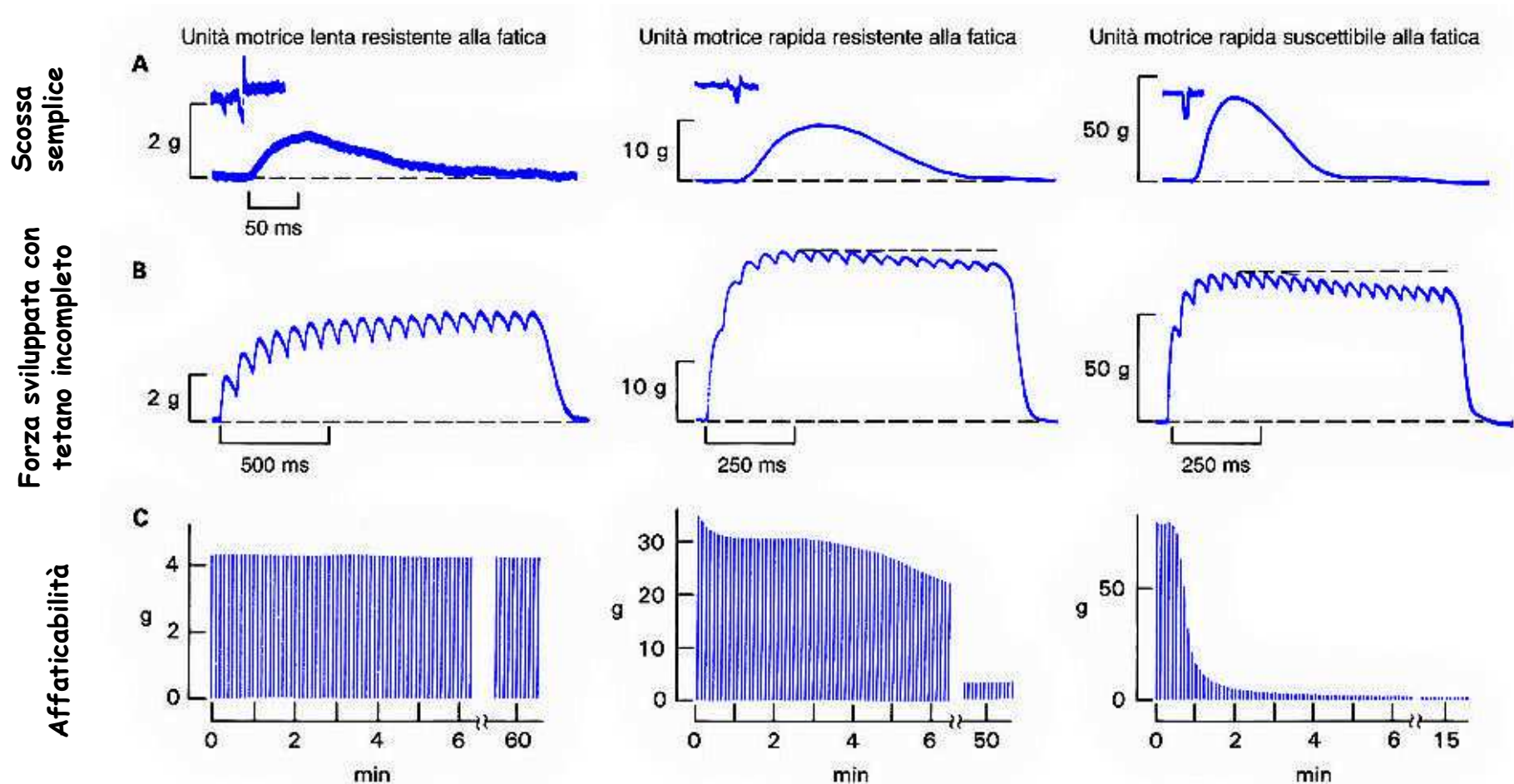
Minore è il numero di fibre/unità motoria tanto più precisamente può essere controllata la forza muscolare, aumentando o diminuendo il numero di unità attive.

I 3 tipi di unità motorie/fibre muscolari

(S-Fibre I)

(FR-Fibre IIA)

(FF-Fibre IIB)



Le differenze funzionali tra i tipi di unità motorie, dipendono, per lo più, dalle caratteristiche fisiologiche delle fibre muscolari che le compongono

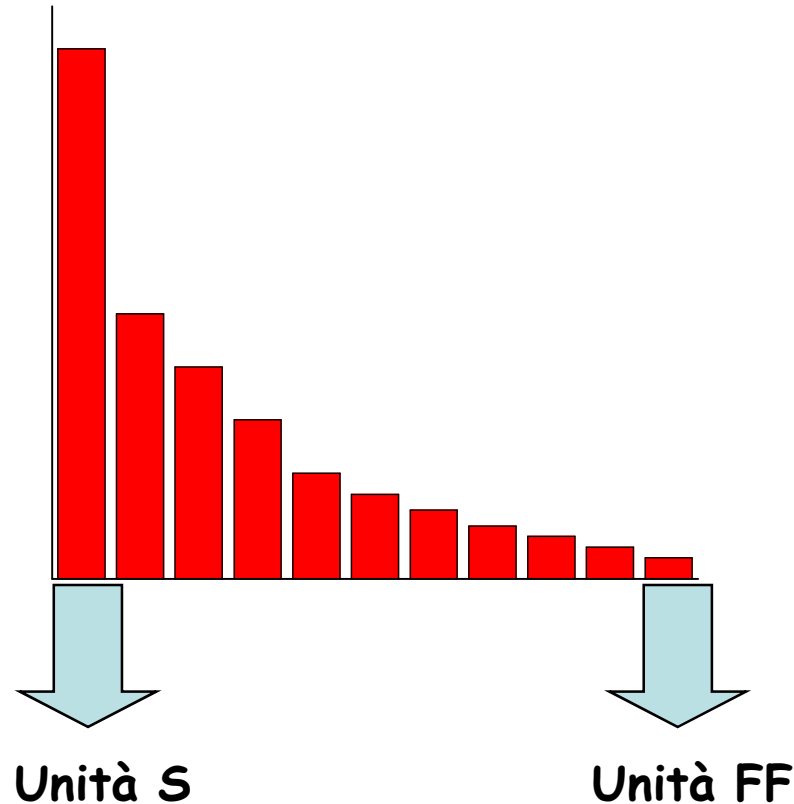
Esiste una correlazione tra proprietà intrinseche dei motoneuroni e classi di unità motorie

Unità motorie FF-fibre IIB: Motoneuroni grandi, assoni con grande diametro a elevata velocità di conduzione. Numero fibre muscolari elevato.

Unità motorie S-fibre I: (produzione di forza minore): Motoneuroni piccoli, assoni con diametro ridotto a bassa velocità di conduzione. Numero fibre muscolari basso.

Unità motorie FR-fibre IIA: Motoneuroni con caratteristiche intermedie.

Tipica distribuzione delle diverse classi di unità motorie in un muscolo



Unità motorie S (più numerose) → bassi livelli di forza, contrazione lenta, resistenza alla fatica.

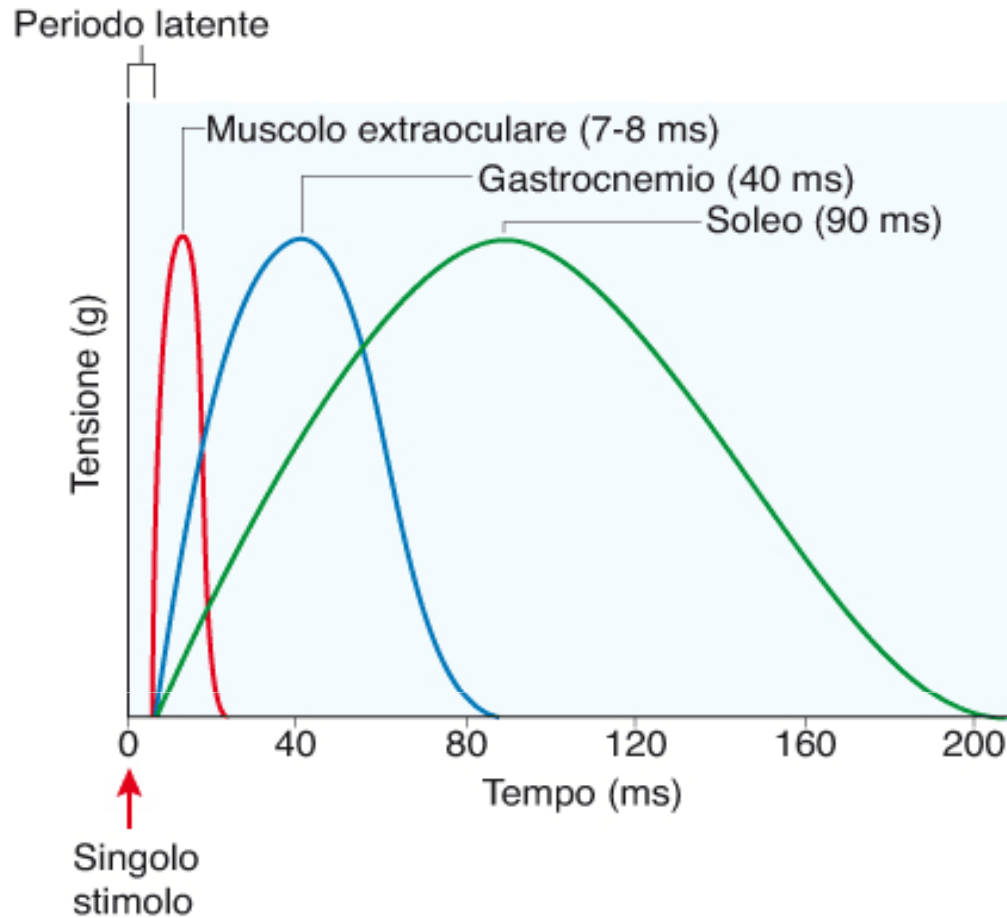
Adatte ad attività muscolare sostenuta nel tempo.

Unità motorie FF (meno numerose) → elevati livelli di forza, contrazione molto rapida, affaticabili.

Adatte a movimenti in cui si richiede massima rapidità e forza, per periodi brevi.

Unità motorie FR → livelli intermedi di forza, contrazione a velocità intermedia, resistenza alla fatica.

Adatte ai movimenti in cui si richiedono prestazioni intermedie



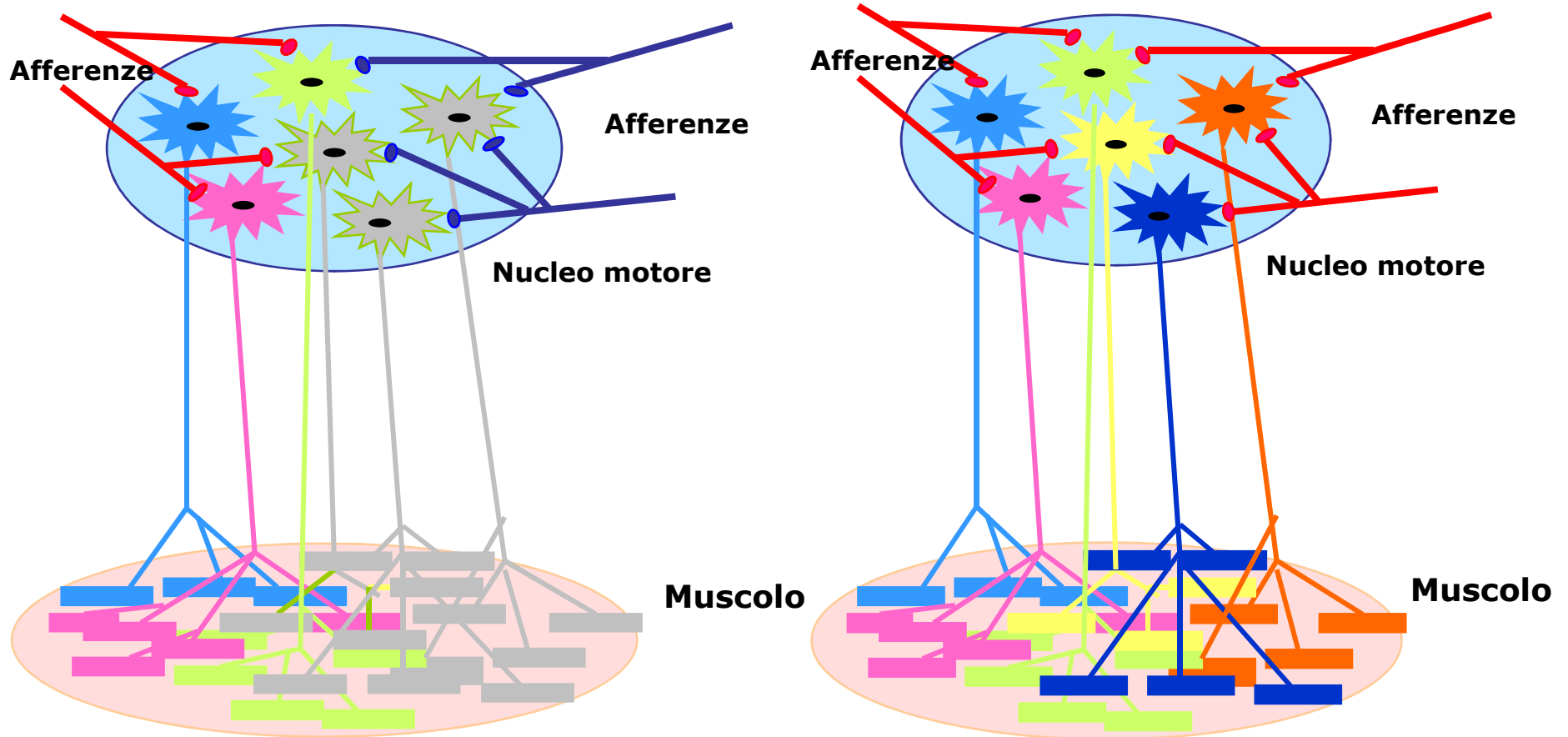
La proporzione di ciascun tipo di unità motoria (fibra): **FF**, **FR** e **S** può variare all'interno di un muscolo, a seconda del tipo di attività muscolare.

Un muscolo **rapido** (retto interno) sarà formato prevalentemente da **fibre rapide**, un muscolo **lento** (soleo) da **fibre lente**.

La forza sviluppata da un muscolo può essere aumentata attraverso:

- **Reclutamento di unità motorie** (aumento numero fibre muscolari attive).
↑stimolazione afferente → ↑numero unità motorie attivate.
- **Aumento frequenza di scarica delle unità motorie già attive.**
↑stimolazione afferente → ↑frequenza di scarica motoneuroni già attivi → contrazione muscolare passa da tetano incompleto a completo.

Reclutamento unità motorie



Le fibre muscolari appartenenti ad unità motorie diverse si mescolano. Questo garantisce, in caso di attività di poche unità motorie, una buona distribuzione della forza sviluppata nell'intero muscolo.

L'ordine di reclutamento delle unità motorie dipende dalla grandezza dei motoneuroni (**principio della dimensione**).

Le unità motorie sono reclutate secondo l'ordine prestabilito:

Unità S → FR → FF

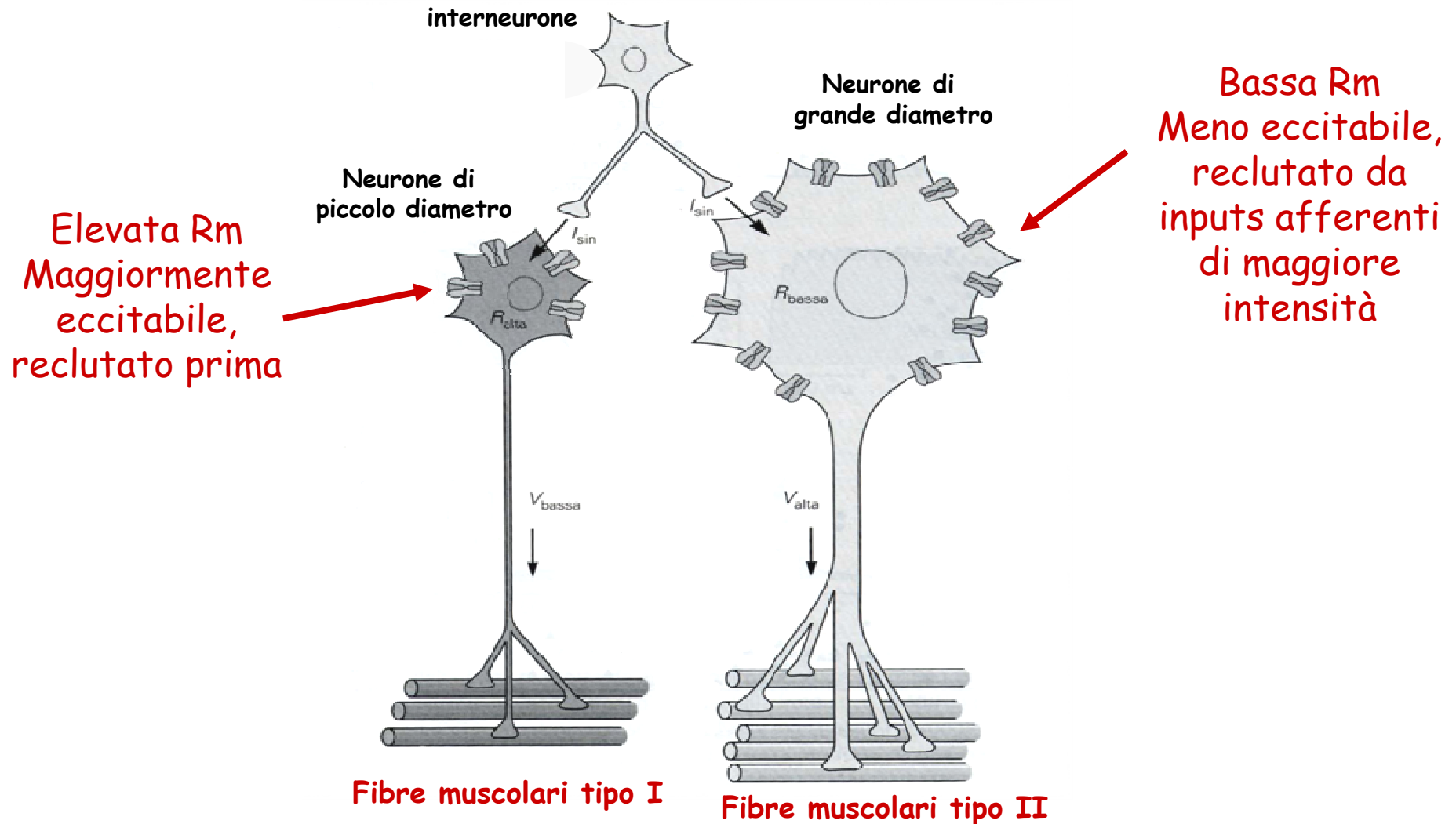
Quando la forza muscolare diminuisce, cessano di scaricare in sequenza:

Unità FF → FR → S

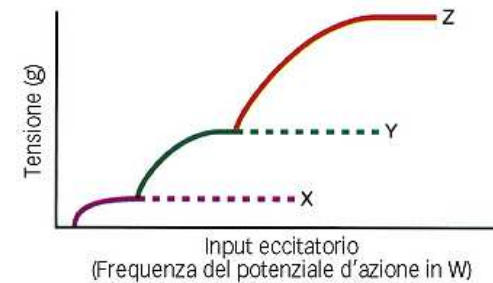
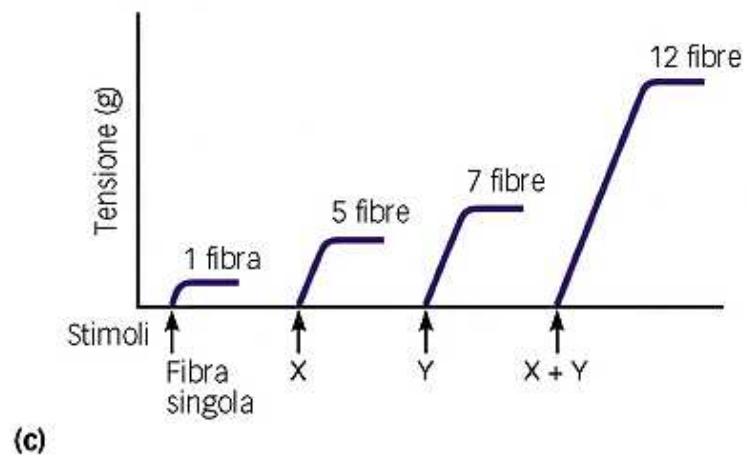
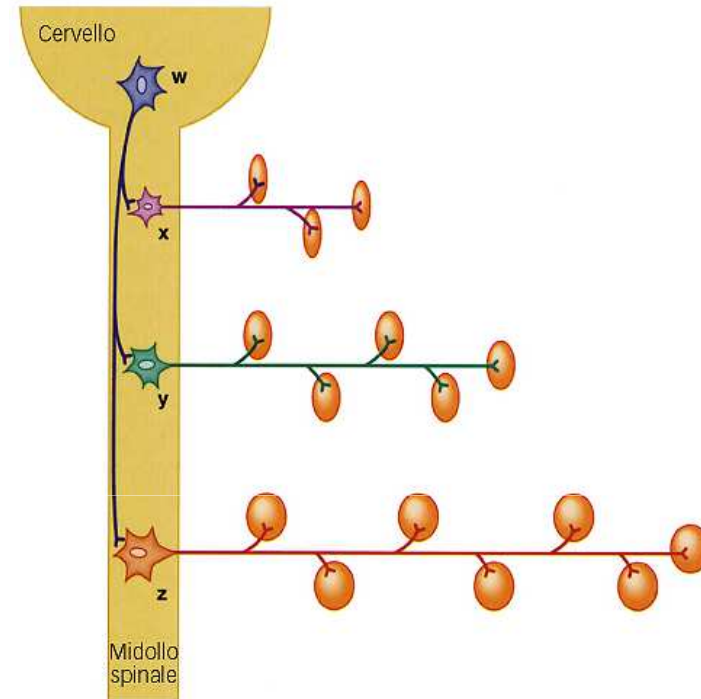
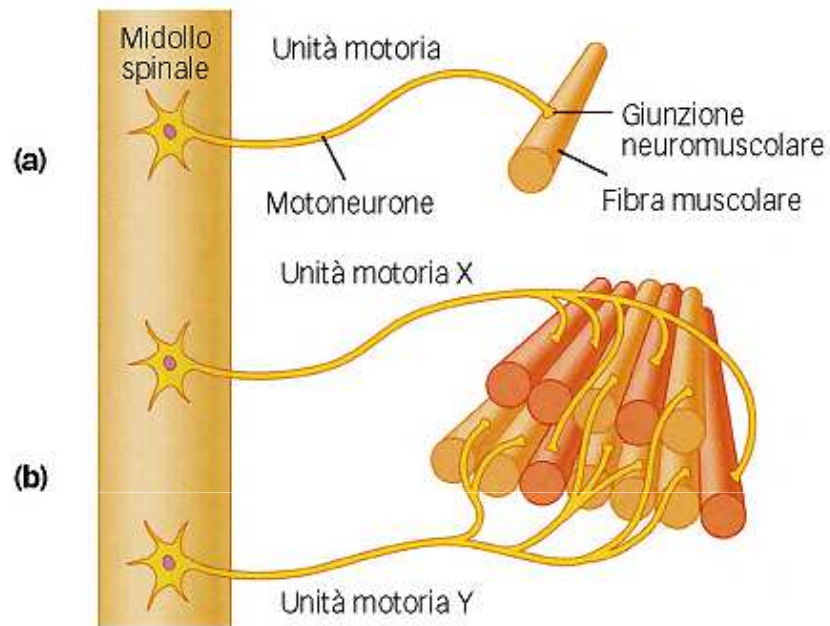
Secondo il principio della dimensione, le unità motorie sono reclutate con un ordine che è direttamente proporzionale a: **forza generata** e **velocità di contrazione** ed inversamente proporzionale a: **resistenza alla fatica**.

Questo riduce lo sviluppo di fatica, perché consente di utilizzare le **unità S** (resistenti alla fatica) per tempi più lunghi.

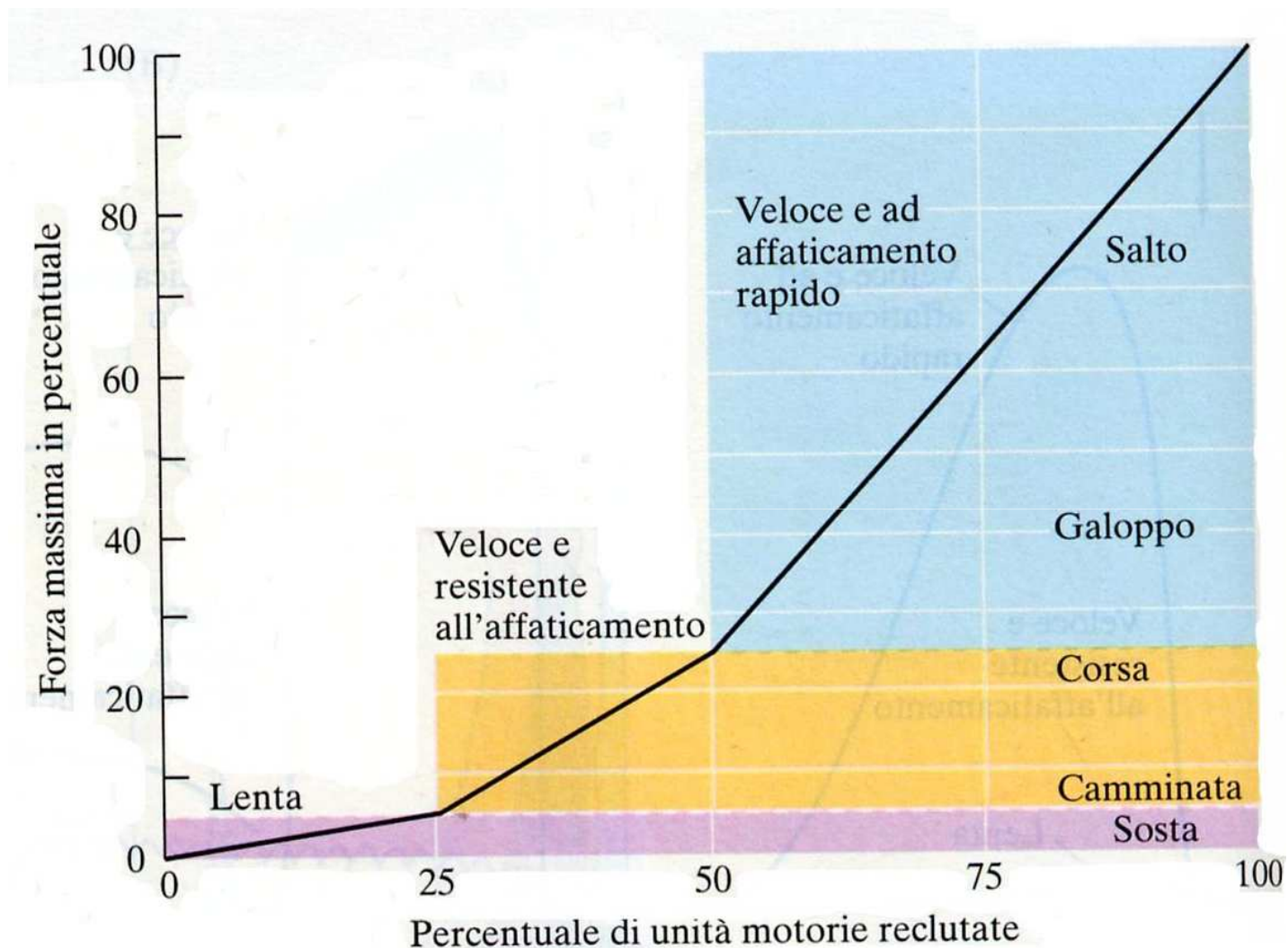
Reclutamento dei motoneuroni (unità motorie)



Modulazione della forza

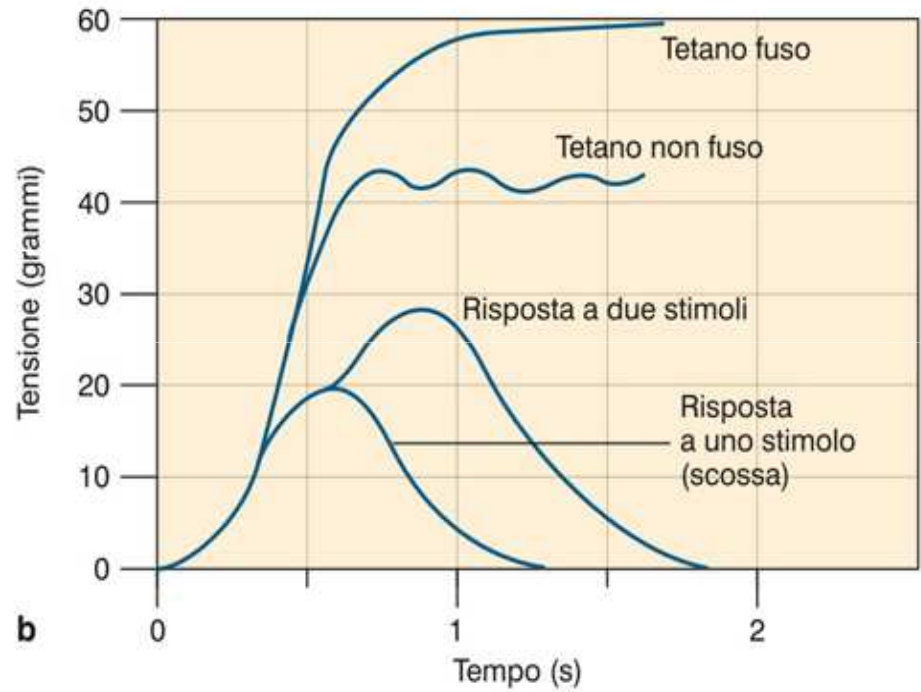
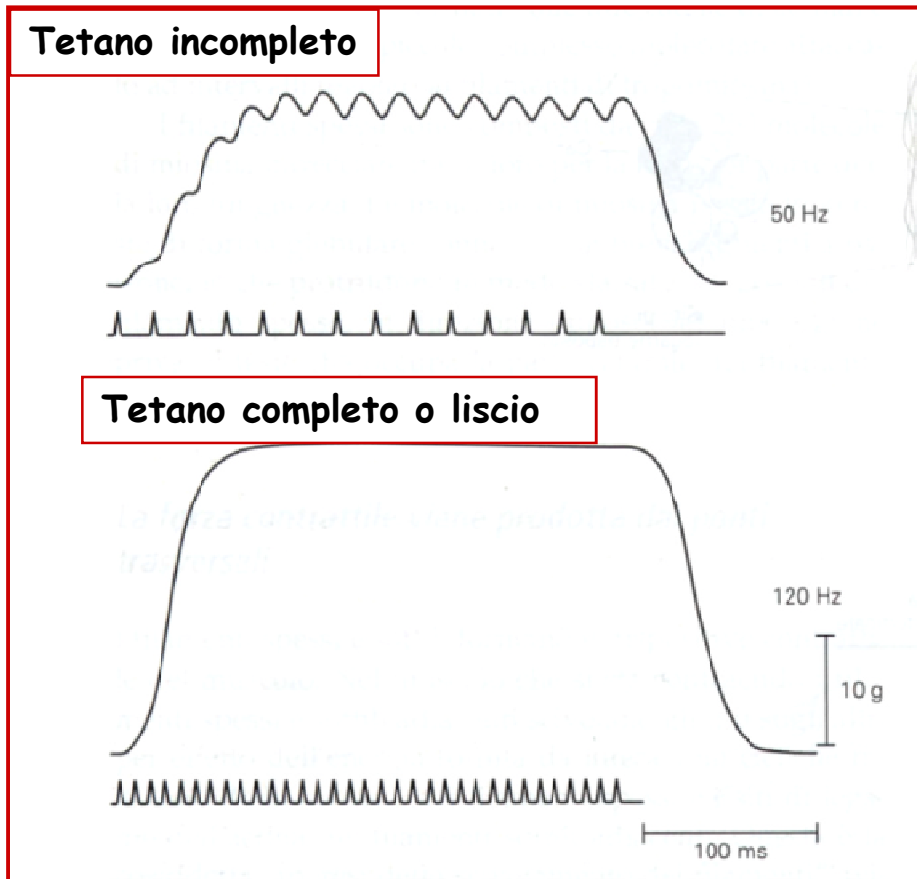


Reclutamento delle unità motorie



Reclutamento di unità motorie del muscolo gastrocnemio mediale del gatto in varie condizioni comportamentali

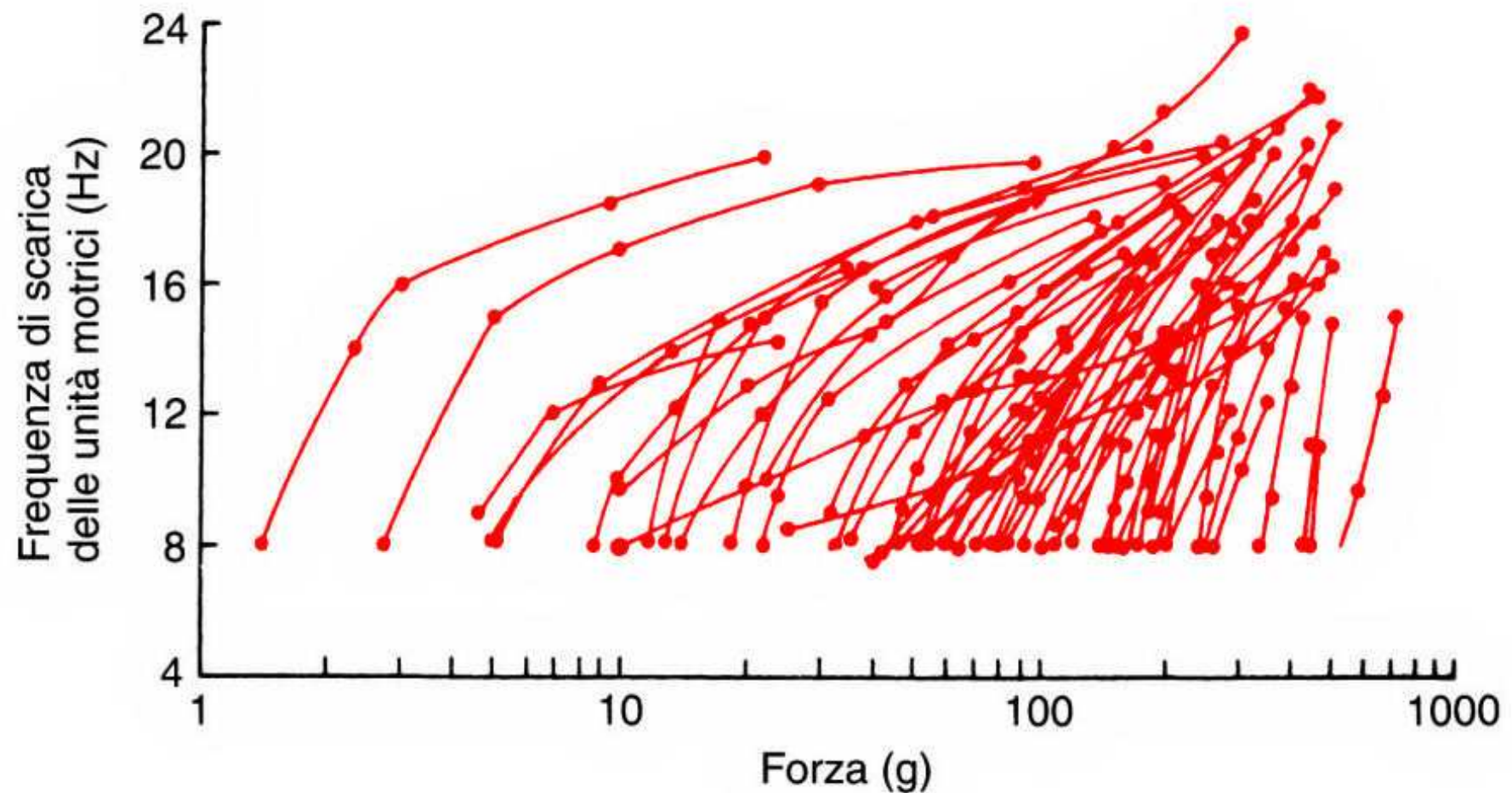
Aumento frequenza di scarica delle unità motorie già attive
→ **contrazione muscolare passa da tetano incompleto a completo.**



La **frequenza di scarica** dei motoneuroni α genera normalmente **tetani incompleti** nelle fibre innervate. Le singole unità motorie sono attive in maniera asincrona, quindi contrazione e rilasciamento delle diverse unità motorie avviene in tempi e con frequenze diverse. Questo garantisce:

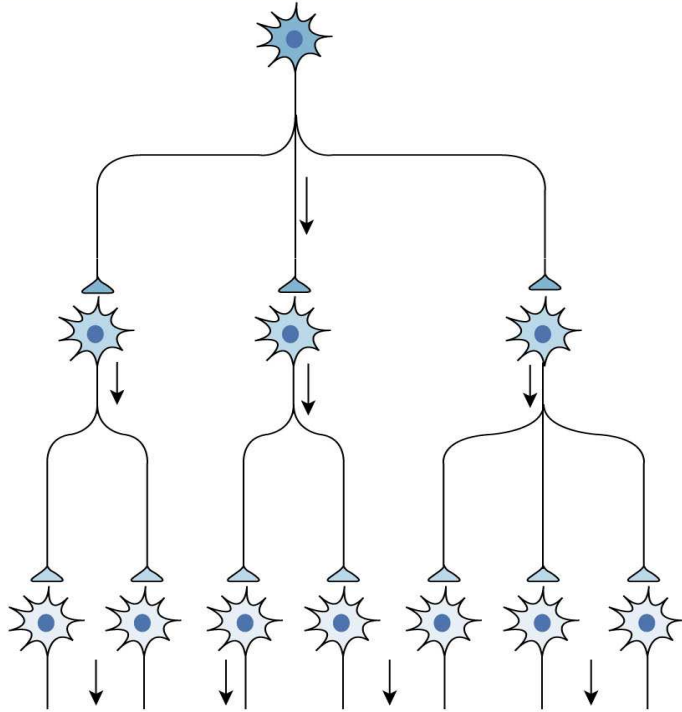
- **Continuità del movimento**
- **Costanza della forza di contrazione nel tempo**
- **Riduzione della fatica**

Nei compiti motori che richiedono un lento aumento della forza, le unità motorie vengono reclutate gradualmente, una per volta, e la loro frequenza di scarica aumenta progressivamente, a partire da un valore iniziale di circa 8 Hz, man mano che aumenta il carico del muscolo.

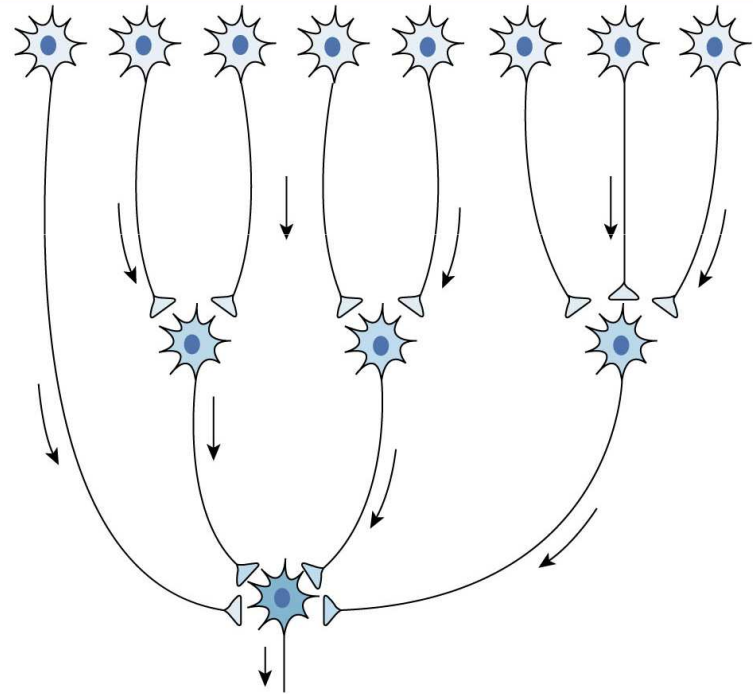


Convergenza e divergenza delle vie nervose

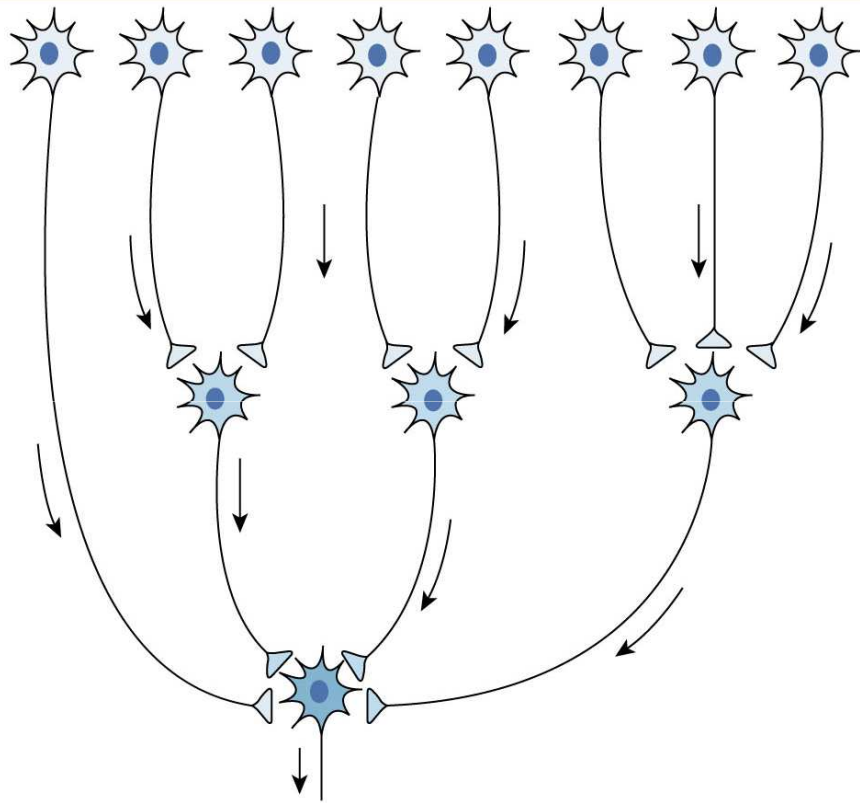
(a) In un **circuito divergente**, un singolo neurone presinaptico si ramifica per andare a influenzare numerosi neuroni postsinaptici.



(b) In un **circuito convergente**, molti neuroni presinaptici convergono per influenzare un numero minore di neuroni postsinaptici.

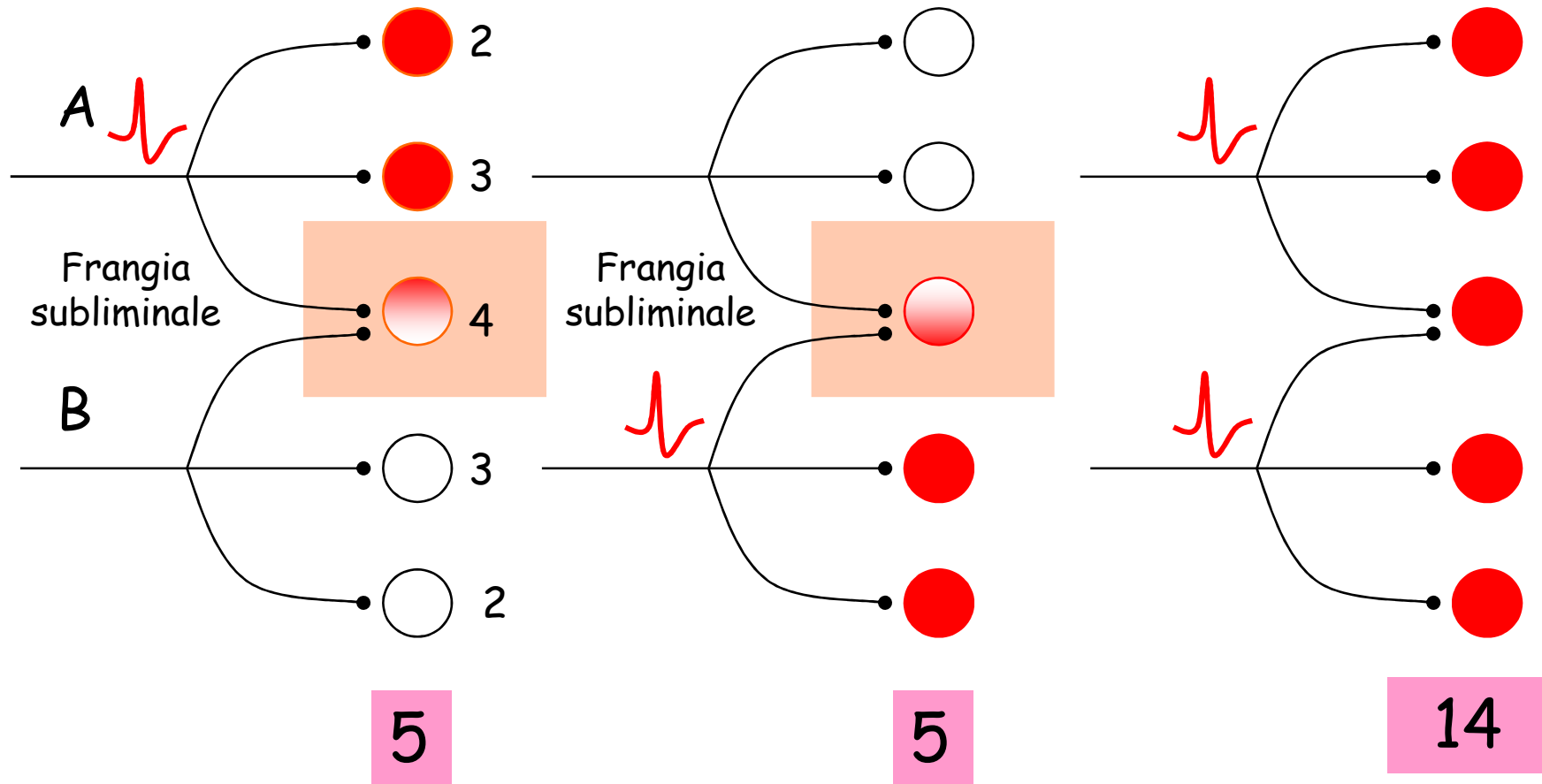


Convergenza



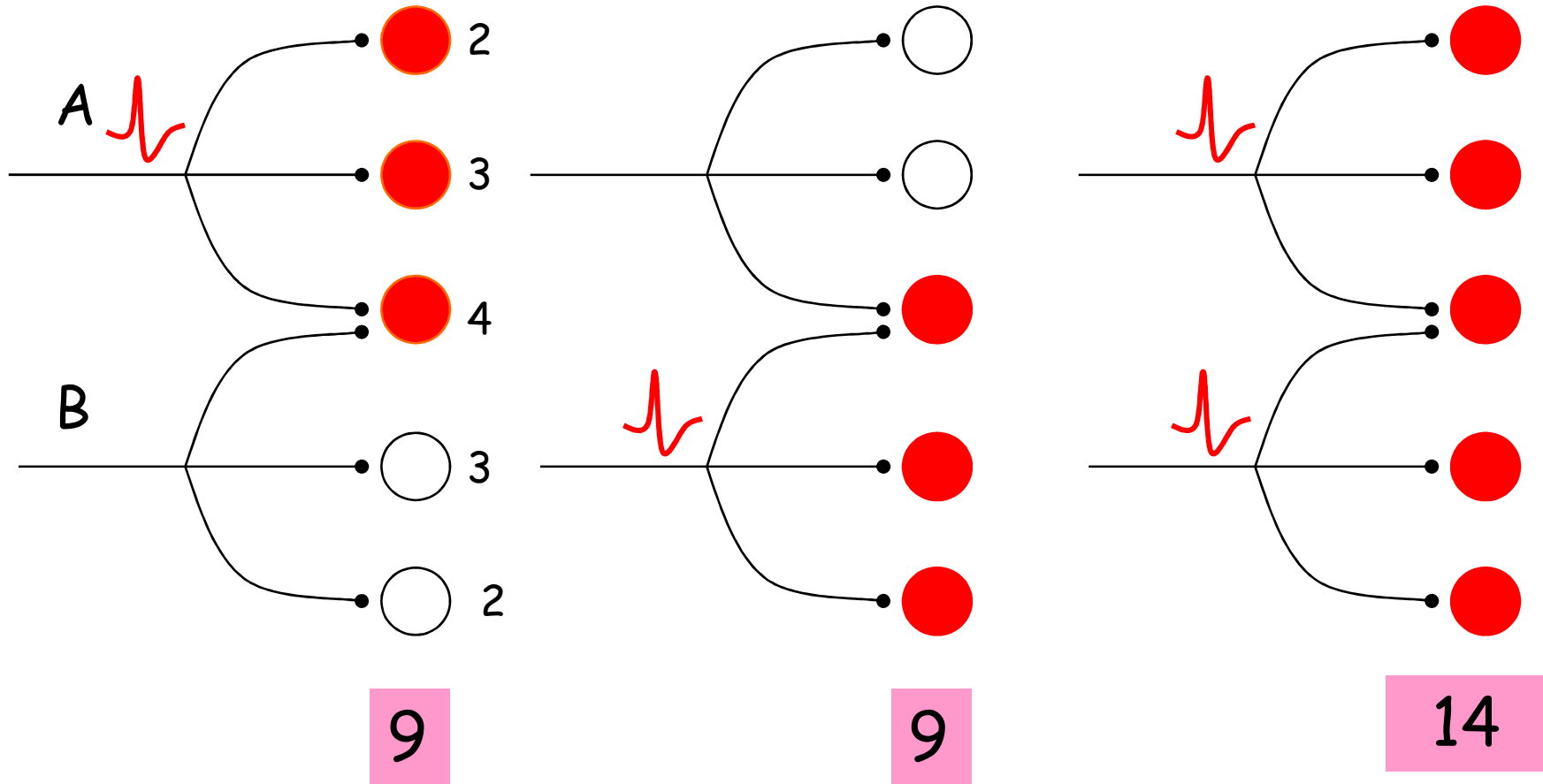
Convergenza alla base
dei processi di:
facilitazione ed
occlusione

Facilitazione:



Gli effetti prodotti dalla stimolazione contemporanea della via A e B sono superiori alla somma algebrica dei singoli effetti.

Occlusione:



Gli effetti prodotti dalla stimolazione contemporanea della via A e B sono inferiori alla somma algebrica dei singoli effetti.