

I SISTEMI A FEED-BACK COME BASE DEL CONTROLLO DELLA LUNGHEZZA E DELLA TENSIONE MUSCOLARE (Seconda parte)

Nella prima parte di questa esposizione sull'analisi degli schemi biofisici introdotti nell'interpretazione della genesi del movimento, inteso come risultato della dinamica muscolare; abbiamo presentato alcuni concetti generali riguardanti il funzionamento dei circuiti a feedback, le leggi che lo governano e la loro applicabilità nello studio della dinamica muscolare.

In questa seconda parte intendiamo presentare come questi sistemi vengono applicati nel controllo della lunghezza e della tensione muscolare.

* * *

In genere in un sistema articolare fisiologico almeno due muscoli, uno agonista e l'altro antagonista, lavorano in contrapposizione su una medesima giuntura. Questi due muscoli sono inoltre anatomicamente forniti di un'innervazione reciproca (vedi fig. 1) grazie a cui gli stimoli eccitatori (E) provenienti da un muscolo M_1 , passando attraverso degli interneuroni (i) divengono stimoli inibitori (I) per il muscolo antagonista M_2 e viceversa.

Dal punto di vista circuitale essi realizzano un cosiddetto « circuito equivalente » in cui i due muscoli antagonisti possono essere rappresentati come un unico sistema muscolare in grado di muovere il carico dell'articolazione in due versi opposti. Il sistema fusale dei due muscoli viene di conseguenza rappresentato come un unico blocco detto « sistema fusale equivalente » che può dare segnali « positivi » o « negativi » a seconda del verso in cui si muove il carico e cioè di quale muscolo è stirato. I motoneuroni dei due muscoli sono rappresentati da un unico « motoneurone equivalente » che può mandare segnali positivi o negativi anche qui in dipendenza del verso secondo cui si muove il carico.

Nella fig. 3 si schematizza il sistema operativo di un paio di muscoli antagonisti. Tale sistema è adeguatamente rappresentato da un « sistema equivalente » che possiede un unico circuito di feedback. Nel corpo umano una situazione simile si ritrova anatomicamente nell'articolazione del gomito a cui la fig. 2 può essere correlata. Se consideriamo pertanto lo « avambraccio » inizialmente privo di moto, la forza muscolare netta ossia la forza prodotta dal muscolo M_1 , il « bicipite », meno la forza prodotta da M_2 , il « tricipite », è appena sufficiente a mantenere l'arto ed il suo carico in equilibrio rispetto alla forza di gravità.

Se viene applicato al sistema un disturbo esterno aggiuntivo, in modo da provocare un movimento verso il basso del carico, M_1 si allunga e M_2 si accorcia.

Ne susseguono quattro reazioni riflesse:

- 1) i fusi neuromuscolari di M_1 scaricano più rapidamente;
- 2) ciò comporta un incremento nell'eccitazione di M_1 ;
- 3) ne deriva un interessamento dell'innervazione reciproca;
- 4) ciò comporta una diminuzione nell'inibizione di M_2 .

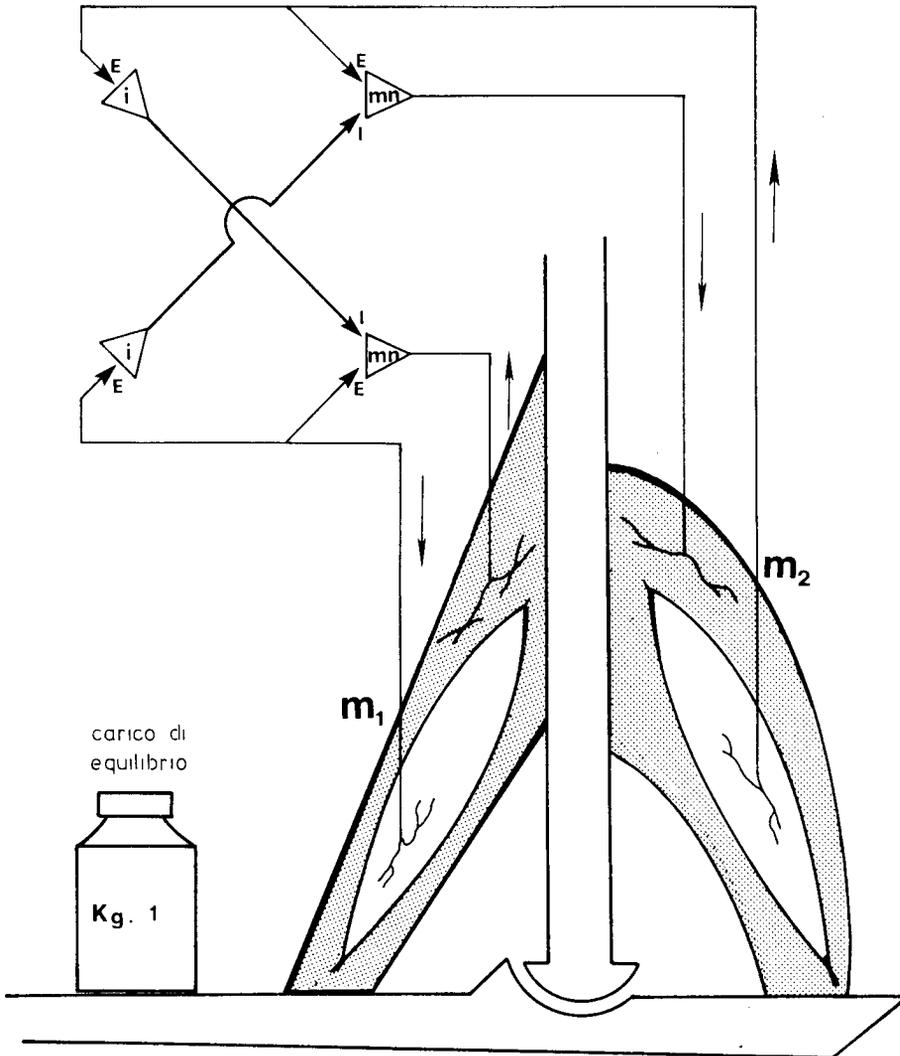


Fig. 1 - Rappresentazione schematica di due muscoli antagonisti e della loro innervazione: E = stimolo eccitatorio; MN = motoneurone; I = stimolo inibitorio; i = interneurone; M_1 , M_2 = muscoli antagonisti.

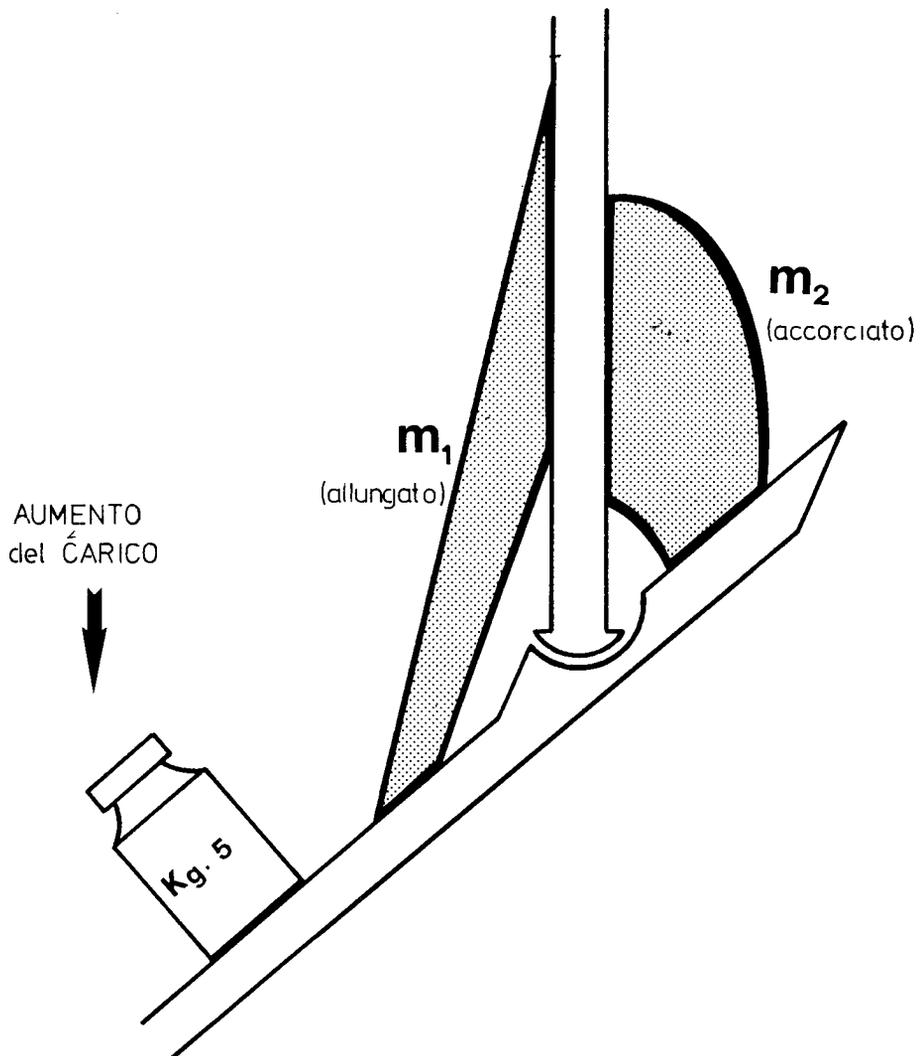


Fig. 2 - Comportamento di una coppia di muscoli in conseguenza di una variazione di carico. Vedi testo.

Queste quattro azioni riflesse separate tendono tutte ad incrementare la forza muscolare netta. L'azione, strettamente connessa e contemporanea dei due sistemi di controllo della lunghezza di una coppia di muscoli antagonisti è quindi unica e se ne può perciò prospettare la rappresentazione sotto forma di un singolo « sistema equivalente » di controllo della lunghezza (vedi fig. 3). Questo sistema riceve pertanto due input: uno è costituito dalla forza di disturbo esterna e uno è il segnale di controllo primario. Quest'ultimo rappresenta il comando neu-

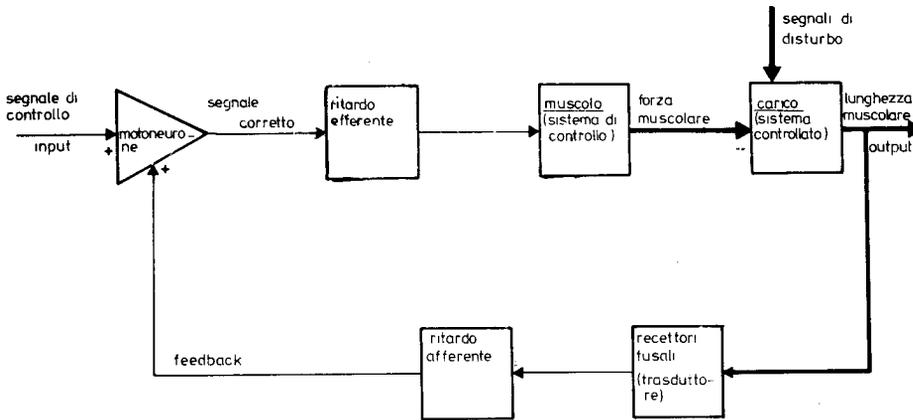


Fig. 3 - Sistema equivalente di controllo della lunghezza. Schema a blocchi; vedi testo.

rale (che per il momento viene considerato come proveniente esclusivamente dai centri superiori) che mantiene o fa variare la posizione del carico nello spazio.

Quando un comando proveniente dai centri nervosi superiori innescava un movimento atto a mutare la posizione relativa del carico nello spazio non si ha immediatamente il raggiungimento della posizione voluta. Infatti a causa delle forze di disturbo che agiscono sul sistema essa viene « centrata » dopo una serie di aggiustamenti sempre più fini, il cui numero è in funzione della grandezza dello steady-state error inerente il sistema. Il raggiungimento della posizione voluta richiede pertanto qualche frazione di secondo e non sempre è perfetto; il tempo impiegato e la precisione del gesto variano probabilmente anche in funzione dell'abitudinarietà con cui esso è compiuto e cioè dell'allenamento. La velocità con cui questi sbagli vengono corretti è strettamente dipendente dalla velocità con cui vengono trasmessi allo error-detector, dalla velocità con cui questo è in grado di « leggerli » ed « interpretarli » e dalla velocità con cui i segnali corretti vengono fatti giungere al sistema efferente. In altre parole, la velocità di correzione di un « errore » è in diretta dipendenza dai ritardi che si accumulano durante la trasmissione neurale degli impulsi. E' stato dimostrato che la rapidità di correzione esclude l'intervento dei centri superiori. Questo significa che il sistema a feedback spinale permette la realizzazione di uno shunting che mette i centri superiori in grado di svincolarsi dalla correzione fine del segnale per rivolgere la loro attività ad altre funzioni integrative. Ne risulta che il segnale stesso è in grado di agire più velocemente grazie al ridotto sviluppo del sistema di connessione.

Fin qui i segnali di input sono stati considerati indipendentemente, cioè come se l'azione dell'uno fosse svincolata dall'azione dell'altro; in realtà questi segnali possono agire e mutare contemporaneamente. Tralasciando la rappresentazione grafica di questo stato di cose e il calcolo dell'errore costante che ne deriva, le due operazioni fonda-

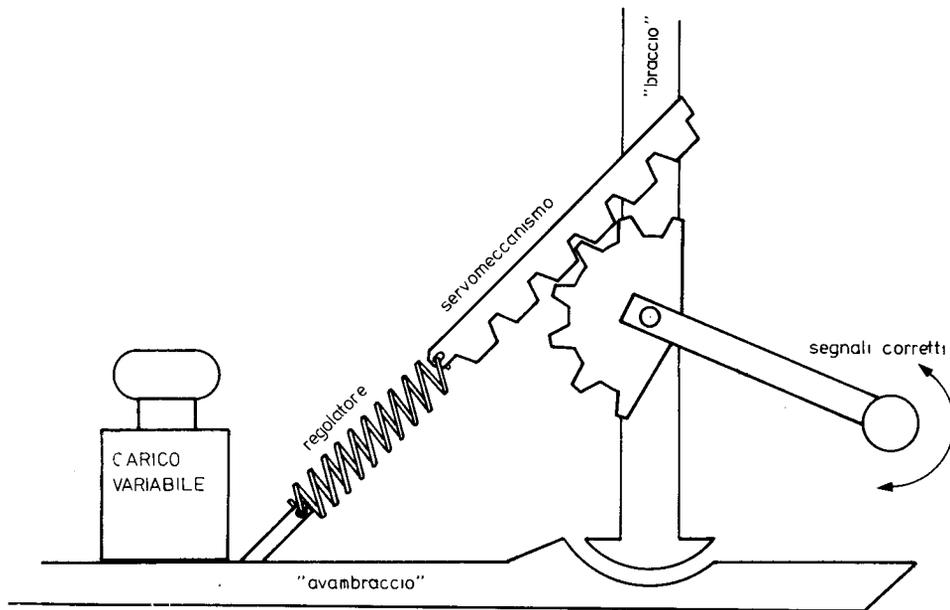


Fig. 4 - Analogo meccanico del sistema periferico di controllo della lunghezza. Vedi testo.

tali per il controllo della lunghezza di un muscolo possono essere riassunte mediante un sistema meccanico « analogo », si badi bene analogo non del muscolo in sé ma del sistema di controllo della lunghezza che ha sede a livello spinale. La fig. 4 rappresenta un sistema muscoloneurale in grado di mutare la posizione di un arto mediante delle variazioni di lunghezza della sua componente muscolare, in risposta ad un'elicitazione proveniente dai centri superiori. Ma, come abbiamo detto sopra, non sempre i mutamenti di posizione di un arto possono essere esattamente previsti e controllati dai centri superiori che li hanno elicitati poiché forze esterne di disturbo possono frenarne, accelerarne o comunque deviarne la traiettoria. Un esempio tipico di forza esterna non prevedibile è il mutamento dell'inerzia del carico. La variazione di inerzia può entrare in gioco così rapidamente ed in maniera così vistosa da necessitare un compenso automatico della traiettoria del carico. La fig. 4 illustra schematicamente come ciò può avvenire: la molla rappresenta l'analogo meccanico del comportamento del sistema in risposta alle forze esterne di disturbo, è, cioè, la rappresentazione del funzionamento del sistema a feed-back come regolatore della lunghezza. Le forze di disturbo esterne allungano la molla provocando una deviazione della « posizione reale » del carico dalla « posizione desiderata » o di « equilibrio ». Gli ingranaggi rappresentano il comportamento del sistema in risposta ai « segnali corretti » provenienti dal sistema a feed-back (ricordiamo che per « segnale corretto » si intende quel segnale che viene inviato all'effettore muscolare come risultato dell'inte-

grazione tra segnale di controllo centrale e segnale feed-back, integrazione che avviene a livello del blocco « error detector », vedi prima parte, cioè la sua funzione come servomeccanismo. Questi segnali corretti agiscono come se facessero ingranare la ruota con la sbarra spostando quest'ultima verso una nuova posizione prestabilita, in modo che le variazioni nel cambio di posizione dell'arto possano essere compensate automaticamente.

Lo schema di controllo della lunghezza muscolare qui proposto è molto semplificato, ad esempio non tiene conto della struttura e delle proprietà elastiche del muscolo che ne influenzano la contrattilità, ma serve efficacemente ad illustrare alcune proprietà fondamentali dei circuiti a feed-back spinali, la cui attività riveste un estremo interesse per l'importanza che hanno nella prestazione atletica.

Nel muscolo i sistemi a feed-back non controllano solo l'allungamento ma sono applicati anche nel controllo della tensione.

I recettori che regolano la tensione muscolare sono i corpuscoli tendinei del Golgi, ossia i mediatori del riflesso inverso da stiramento. La loro attività è volta ad impedire i possibili danni che una sollecitazione sovramassimale può arrecare al muscolo (danni che possono giungere fino alla rottura o al distacco dalle inserzioni).

Meccanicamente i corpuscoli del Golgi sono disposti in serie rispetto alle fibre muscolari (vedi fig. 5) mentre i fusi sono disposti in parallelo e sono collegati ai motoneuroni sempre indirettamente, cioè per il tramite di interneuroni.

Questi recettori, diversamente dai fusi, non scaricano per limitati allungamenti od accorciamenti del muscolo, ma solo quando una contrazione o un allungamento massimali esauriscono le riserve di assorbimento elastico che i mezzi di connessione connettivali forniscono loro. In altre parole essi scaricano solo quando il muscolo tende i suoi mezzi di connessione e la loro scarica è proporzionale alla tensione sviluppata.

La fig. 6 mostra la disposizione dei corpuscoli del Golgi, la loro connessione neurale ed il sistema di controllo a feed-back che essi determinano. In questo sistema le forze di disturbo non sono più rappresentate da condizioni esterne al muscolo (carico) ma da sue modificazioni interne (affaticamento, velocità di contrazione, lunghezza) che ne influenzano le proprietà contrattili. Nella fig. 7 si schematizza un circuito a feed-back in cui i corpuscoli tendinei del Golgi funzionano da trasduttore. In questo caso il segnale feed-back ha valore negativo perché, contrariamente a quanto accade nel circuito precedente, il suo effetto netto sul sistema equivalente tende a diminuire il valore assoluto (forza muscolare) dell'output.

Per quanto riguarda ulteriori notizie sulla struttura morfologica fine, l'innervazione completa e le modalità particolari di scarica dei recettori di stiramento e tensione rimandiamo ai testi citati in bibliografia; qui ci limitiamo a ricordare che questi recettori non contribuiscono alla propriocezione cosciente (come si riteneva fino a poco tempo fa), cioè essi non forniscono al cervello dati riguardanti la posizione spaziale di una giuntura o di un arto.

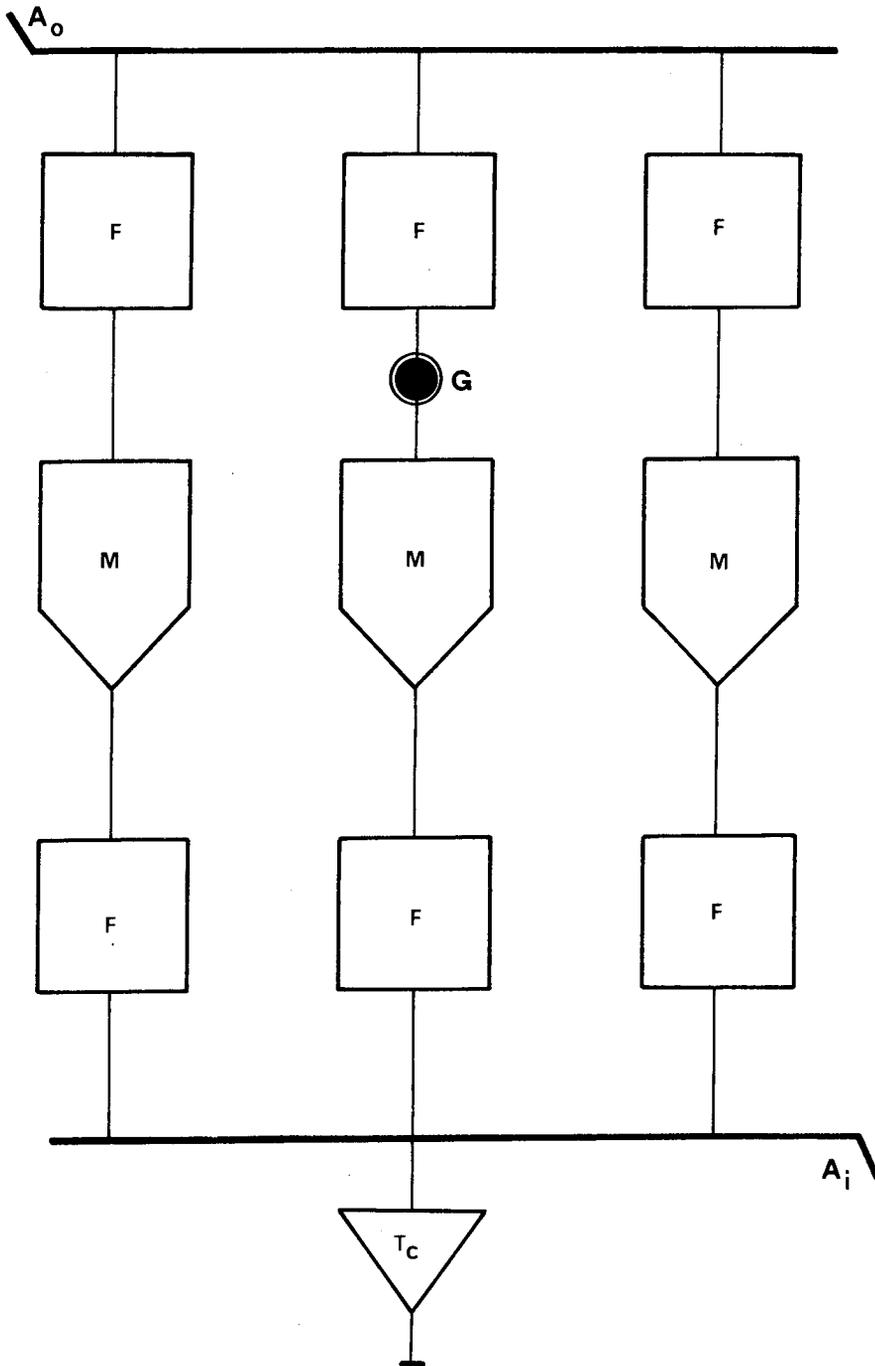


Fig. 5 - Connessione meccanica dei recettori del Golgi. A_o = aponeurosi d'inserzione; F = fascicoli tendinei; G = corpuscolo tendineo del Golgi; M_1 , M_2 , M_3 = gruppi di fibre muscolari disposte in serie (M_2) ed in parallelo rispetto al recettore del Golgi; A_i = aponeurosi d'inserzione; T_c = tendine comune.

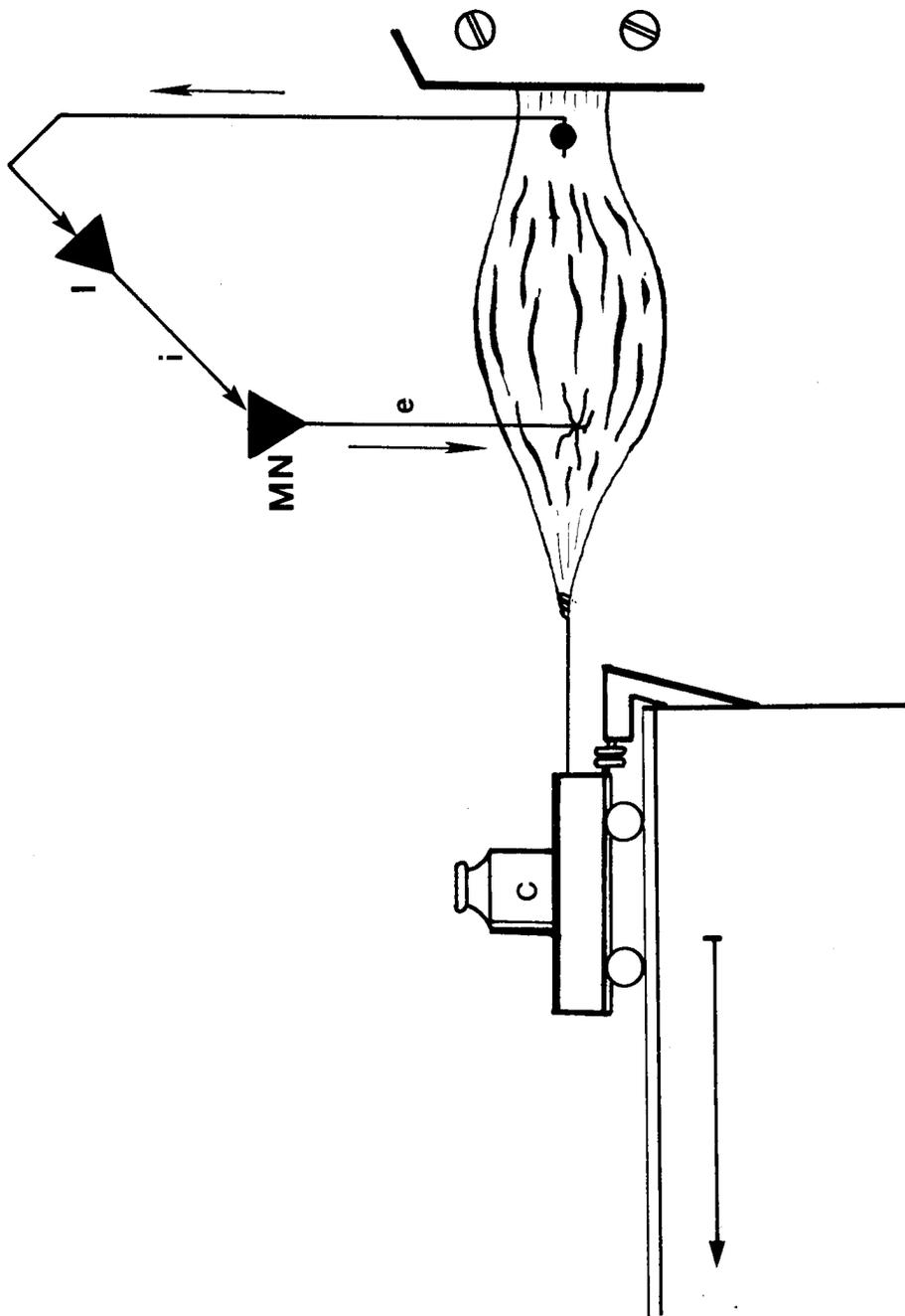


Fig. 6 - Connessione neurale dei recettori del Golgi. Vedi testo. MN = motoneurone; I = interneurone; C = carico.

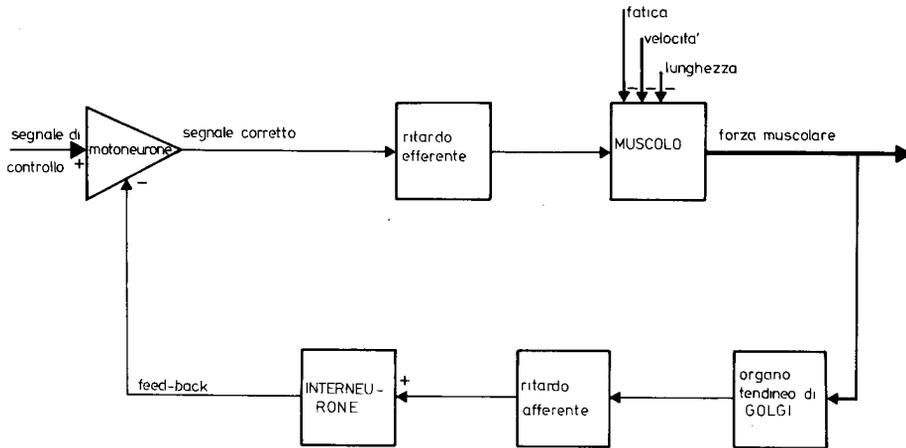


Fig. 7 - Circuito a feed-back in cui il trasduttore è rappresentato dai recettori tendinei del Golgi.

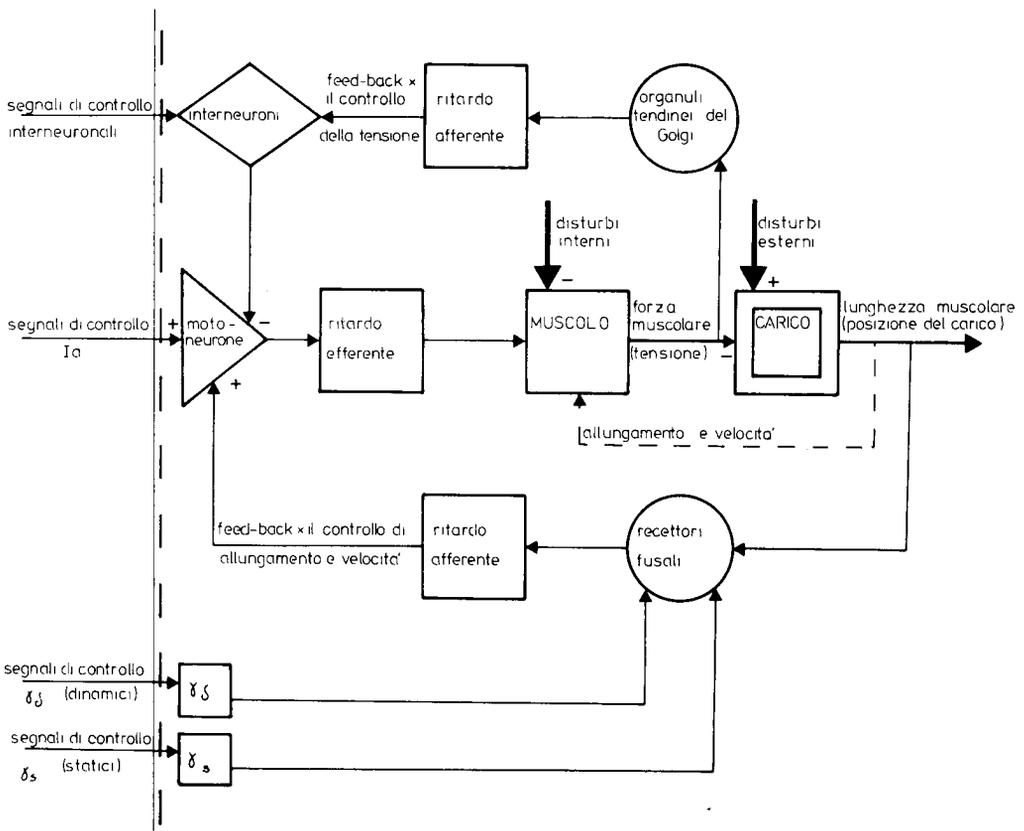


Fig. 8 - Schema a blocchi unitario del « sistema di controllo periferico di lunghezza e tensione ».

La loro funzione principale si limita al controllo subcosciente dei muscoli: infatti la deafferentizzazione di un arto compiuta mediante il taglio delle radici spinali dorsali (quelle contenenti le fibre provenienti da questi recettori) ne impedisce l'uso automatico ma non quello volontario.

Il problema del posizionamento relativo, cioè la posizione dell'animale o di un suo segmento rispetto a dei punti di riferimento, è risolto grazie all'integrazione dei segnali forniti da più recettori. Questi sono rappresentati dai recettori cutanei di dolore e pressione, i recettori di stimoli luminosi e visivi, di stimoli vestibolari ed uditivi.

Concludendo sono stati così brevemente passati in rassegna i sistemi di controllo automatico del movimento che stabiliscono, momento per momento, la coordinazione tra le parecchie centinaia di muscoli che compongono il corpo umano, come ne vengono regolate le proprietà meccaniche e compensate le variazioni rapide del carico. Il sistema che include tutte queste componenti può essere definito unitariamente come « sistema di controllo periferico ». Esso è formato da moduli autocontrollantesi a feed-back che possono essere composti tra loro anche schematicamente come nella fig. 8 che sintetizza tutta la nostra esposizione. La rigidità (stiffness) con cui il sistema di controllo periferico risponde alle variazioni di lunghezza di un muscolo ha origine nelle proprietà di allungamento e tensione proprie di quel muscolo ed è modulata da un circuito a feed-back proveniente dai fusi neuromuscolari e dagli organi tendinei del Golgi.

Il segnale feed-back proveniente dai recettori di allungamento incrementa la rigidità (e cioè la contrazione) mentre il segnale feed-back proveniente dai recettori di tensione la diminuisce.

I segnali di controllo della velocità, provenienti principalmente dai fusi, ed alcune proprietà meccaniche del muscolo servono a smorzare il sistema, diminuendo così la sua tendenza all'oscillazione.

I segnali feed-back che informano sulla lunghezza, la velocità e la tensione agiscono assieme in modo da compensare in parte il comportamento variabile e non lineare del sistema muscolare scheletrico.

I segnali corretti inviati dagli alfa e dai gamma-motoneuroni fanno sì che il sistema periferico di controllo si comporti come un servomeccanismo.

Il muscolo esercita delle forze sul carico che gli è imposto; tali forze conducono a delle variazioni nella posizione del carico e nella lunghezza del muscolo stesso.

La lunghezza, la velocità di contrazione e la tensione muscolare, grazie alla loro azione sui sistemi a feed-back, forniscono una sorgente continua di compensazione per i vari disturbi che possono interferire nel movimento.

I segnali di controllo inviati dal sistema nervoso centrale ai gamma-motoneuroni, o agli interneuroni che trasmettono i segnali provenienti dagli organi tendinei, servono probabilmente più a modulare il gioco dei circuiti regolatori riflessi che a variarlo o ad iniziarlo.

Essi inoltre possono fungere da meccanismo irrigidente o smorzatore del sistema di controllo periferico.