

Curvas de tensión — longitud del músculo aislado⁺

(con 14 figuras)

por

Virgilio Tedeschi⁺⁺ y Bruno Günther⁺⁺⁺

(Recibido por la Redacción el 19-V-41)

Los aparatos hasta ahora empleados para la inscripción de curvas de tensión-longitud de los músculos en general se basan en la acción de esta tensión sobre una palanca isométrica, mientras que la fuerza que determina las variaciones de longitud del músculo obra por intermedio de una palanca isotónica.

Dispositivos de esta especie los encontramos en los aparatos más antiguos como p. ej. el **indicador muscular** de BLIX (1) y el de SCHENCK (2) y en los más modernos como el **ergómetro** de LEVIN y WYMAN (3).

El uso de las palancas tiene múltiples inconvenientes: la trayectoria de todos los puntos de las mismas, comprendida la extremidad destinada a trazar la curva, no son rectas sino arcos de círculo; además, al desplazarse las palancas, varían los momentos, ya que los brazos son iguales al producto de la distancia que separa el eje del punto en el cual la fuerza obra normalmente por el coseno del ángulo de desviación de la palanca. Para obtener curvas representativas exactas de este fenómeno se requerirían largas y laboriosas correcciones, que raramente se efectúan. En estos aparatos se complican las correcciones cuando intervienen dos palancas que se desplazan normalmente una con respecto a la otra, sin contar las posibles deformaciones elásticas inherentes a la gran amplificación.

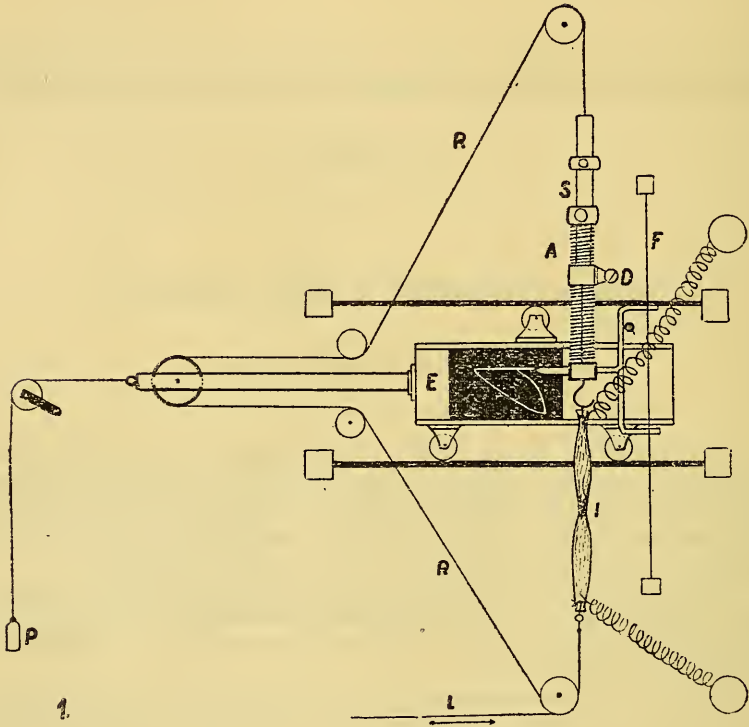
* Trabajo realizado en el Inst. de Fisiología de la Univ. de Chile.

** Prof. emerit. de Física Biológica de la Univ. de la Plata (Argentina).

*** Jefe de Trabajos Prácticos del Inst. de Fisiología de la Univ. de Concepción.

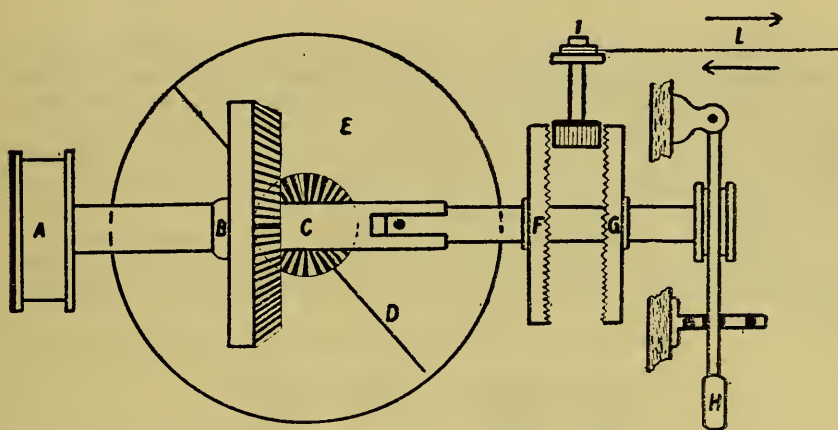
METODO

En el aparato que hemos usado en nuestras investigaciones las palancas están totalmente suprimidas. Los desplazamientos correspondientes a las variaciones de longitud del músculo y de la tensión son rigurosamente rectilíneos y ortogonales. La amplificación se obtiene ópticamente y sin deformación apreciable mediante la proyección de la curva trazada.



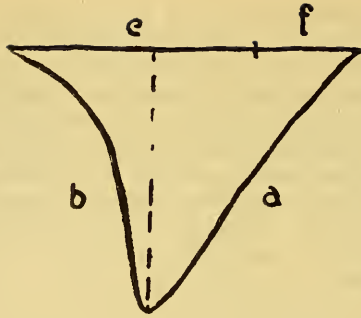
La fig. 1 algo esquemática hace superflua una larga descripción. La tensión del músculo obra sobre un resorte espiral cilíndrico A cuyo extremo lleva la punta inscriptora. Las deformaciones laterales del resorte son evitadas mediante la pieza Q guiada con un frotamiento mínimo por el alambre en tensión F. Las variaciones de longitud del músculo se traducen, por medio del hilo flexible y relativamente inextensible R conectado directa e indirectamente con sus dos extremos, en desplazamientos del plano E que lleva una tira de papel ahumado sobre el cual se traza la curva. El músculo I — ordinariamente hemos usado los dos sartorios de rana o de sapo unidos por medio de una pequeña porción del pubis y algunas veces el músculo gracilis — es excitado en toda su longitud mediante un transformador por una corriente alterna de 50 períodos por segundo. Para equilibrar

la tensión del resorte con la del músculo, o mejor dicho, que en la fase inicial de la curva el alargamiento del resorte equivalga al desplazamiento del plano E, en cuyo caso el trazo resulta con una inclinación de 45° (condición ideal ésta para el examen y análisis del trazado que sólo se consigue aproximadamente), se limita la porción libre del resorte, desplazando el tubito metálico hueco S colocado en su interior, y se aprisiona dicho resorte entre la extremidad del tubito y el anillo fijador D que se aprietta mediante un tornillo. El peso P, al mismo tiempo que mantiene en tensión el hilo R, transmite al músculo una pequeña tensión inicial equivalente a la mitad de ese peso. Las variaciones de longitud del músculo son provocadas por las modificaciones de tensión del hilo L, que está unido al hilo R y se enrolla en la polea I representada en la fig. 2 que muestra la otra parte del sistema visto desde arriba.



2.

El movimiento se origina por el descenso de un peso suspendido a un hilo que va enrollado en el cilindro A, y el movimiento mismo se transmite mediante las ruedas dentadas B y C a las aletas D sumergidas en un líquido viscoso contenido en el recipiente E y por medio de las ruedas F y G al eje que lleva las poleas I. La palanca H sirve para invertir la dirección del movimiento. La velocidad puede modificarse a voluntad sumergiendo más o menos las aletas D, cambiando la polea en la cual se enrolla el hilo L o bien cambiando el peso. En el trazado de las curvas ni la mínima extensibilidad del hilo R ni la inercia pueden ser causa de alteraciones sensibles como lo prueba el hecho de que una brusca contracción del músculo, con su extremo inferior inmovilizado, da un trazado aproximadamente rectilíneo (fig. 3 (a)) lo que se debe a una perfecta proporcionalidad entre la elongación del resorte y el desplazamiento del plano. En la misma fig. 3 (b) representa la curva obtenida en un acortamiento lento sucesivo, sin interrumpir la estimulación; (c) el alargamiento del músculo al cesar el estímulo, quedando un residuo de acortamiento o contractura de fatiga (f).

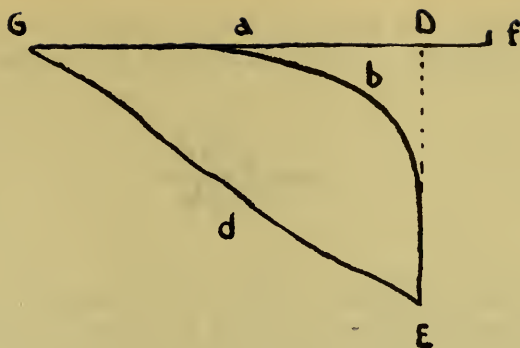


3

Observaremos además que es aún menos probable que en este fenómeno intervenga la inercia de un modo apreciable, sobre todo cuando las elongaciones y acortamientos del músculo son tan lentos como los que se obtienen con el aparato representado en la fig. 2. Por otro lado, la masa en movimiento, comprendida la equivalente de las poleas (momento de inercia $/r^2$), es muy pequeña. El frotamiento que puede medirse por el peso que lo equilibra es bastante reducido (0,5 gr.) en comparación con las tensiones desarrolladas por el músculo y no hay duda de que podría reducirse aún más mediante una construcción cuidadosa del aparato.

RESULTADO Y DISCUSION

La fig. 4 (aumento 4,3 veces) representa una curva obtenida con el doble sartorio tetanizado con excitación máxima, mediante una extensión y una relajación sucesiva e inmediata, y una velocidad constante de 0,602 cm/seg. El trazo horizontal corresponde al acortamiento del músculo sin tensión o más exactamente, con sólo la pequeña tensión inicial. El hilo tensor L representado en las figuras 1 y 2 se mantiene flojo en esta fase de la inscripción. La parte (d) de la curva representa la fase de alargamiento con aumento de tensión. El máximo de tensión está representado por la normal E-D, bajada a la línea de tensión nula, que al mismo tiempo representa las elongaciones, y puede tomarse como eje de las abscisas. Las ordenadas en los diversos puntos de este eje evidentemente representan las tensiones correspondientes a diferentes longitudes. En el caso de la curva que estamos examinando, el músculo contraído no fué extendido hasta la longitud de reposo que corresponde al punto (f). Claro está que el trabajo gastado en el alargamiento del músculo es proporcional al área G D E. En efecto, ese trabajo es igual a la suma de todos los trabajos elementales, cada uno representado por el área de un rectángulo cuya base equivale al aumento infinitesimal de longitud del músculo y la altura a la



4.

tensión del mismo. Indicando con T la tensión, con p un peso cualquiera suspendido al resorte, con L la elongación del mismo producida por el peso y con h la ordenada, tendremos:

$$T = \frac{p}{L} h$$

y el área de cada rectángulo elemental es igual a:

$$T d\lambda \quad \text{o sea} \quad \frac{p}{L} h d\lambda$$

representando λ la elongación del músculo. El área (A) comprendida entre las coordenadas y la curva multiplicada por $\frac{p}{L}$ nos daría pues el valor numérico del trabajo gastado o de la energía empleada, siempre que la traslación del plano fuera igual a la elongación del músculo; pero por la disposición del aparato, la primera es la mitad de la segunda, y por consiguiente esta área debe ser multiplicada por 2. Tenemos, pues:

$$\int_{\lambda_1}^{\lambda_2} T d\lambda = \frac{2pA}{L}$$

Dividiendo este resultado por el volumen V del músculo obtenemos el trabajo o la energía gastada por unidad de volumen:

$$e = 2 \frac{pA}{LV}$$

En el caso de la fig. 4 p. ej., el área resultó de 0,60 cm² y la elongación del resorte de 1,05 cm por 30 gr; el volumen puede calcularse dividiendo el peso de los sartorios (0,24 gr.) por su peso específico (1,06). El trabajo expresado en erg/cm³ es, pues:

$$\frac{2 \times 30 \times 0,60 \times 1,06 \times 981}{1,05 \times 0,24} = 148571 \text{ erg/cm}^3$$

La tensión máxima que, como luego veremos, no puede de ninguna manera identificarse con la fuerza contráctil del músculo, se expresa mediante la siguiente fórmula:

$$F = \frac{pH}{L}$$

en la cual H indica la longación máxima del resorte, representada por el segmento D E de la fig. 4, que en este caso es de 0,79 cm. La tensión máxima por unidad de sección se calcula dividiendo por la sección media del músculo, que es igual al volumen dividido por la longitud; en nuestro caso era de 6,5 cm. Por consiguiente:

$$F/\text{cm}^2 = \frac{pH}{LS} = \frac{30 \times 0,79 \times 1,06 \times 6,5}{1,05 \times 0,24} = 648 \text{ gr/cm}^2$$

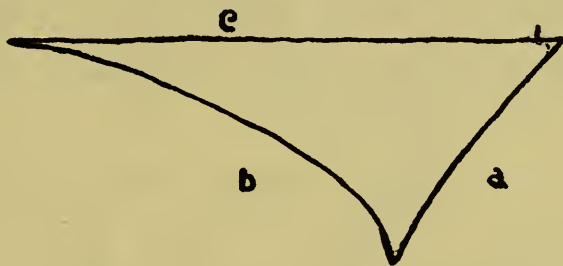
Una cuestión fundamental que se nos presenta es si el trabajo aplicado al músculo, trabajo que puede calcularse de la manera antes indicada, puede representar, a lo menos con aproximación (3,4,5), el trabajo máximo teórico que el músculo es capaz de efectuar al acostarse.

En las condiciones experimentales en que obramos (músculo aislado expuesto al aire, aunque humedecido constantemente con solución de Ringer) parece que como resultado del examen de las numerosas curvas obtenidas, la conclusión deba ser nega-

tiva. Hay que reconocer, que si fuera lícito considerar el músculo excitado como un cuerpo elástico, éste no devolvería sino una mínima parte de la energía que se ha empleado en deformarlo.

En la misma fig. 4 la otra parte de la curva indicada con (b), corresponde a la relajación. Es bien evidente que el área comprendida entre esta curva y las coordenadas es muy reducida con respecto al área que hemos considerado anteriormente. El acortamiento nulo o casi nulo del comienzo va en aumento con el descenso de la tensión, y adquiere valores notables solamente con tensiones muy bajas.

Si el trabajo máximo no está representado ni siquiera con aproximación por el área abarcada por la curva de extensión, y las tensiones elevadas que en ella se manifiestan como debidas a alguna causa perturbadora, podría suponerse que solamente el área abarcada por la curva de acortamiento, aunque reducida, representara exactamente ese trabajo que se calcularía tal como acabamos de indicar. Es poco probable que tal suposición corresponda a la realidad.



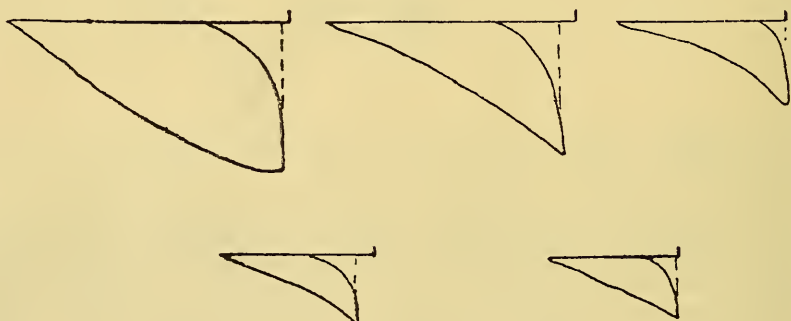
5.

Al observar el trazado de la fig 3 y el análogo de la fig. 5, en los cuales el acortamiento no fué precedido por una extensión, vemos que en la primera fase de acortamiento (a) contra una fuerza creciente que es la tensión del resorte, el músculo, contrariamente a la opinión corriente, según la cual hay gran pérdida por el trabajo interior en un acortamiento rápido — y en este caso debería haber también por inercia — ha cumplido un trabajo notable, representado por el área de un triángulo rectángulo cuya hipotenusa es (a). La curva (b) correspondiente al acortamiento lento sucesivo tiene características bien distintas de las de la curva (b) de la fig. 4 y abarca un área más extensa, lo que corresponde a mayor trabajo. El trabajo total efectuado por el músculo al acortarse está representado por el área circunscrita por (a), (b) y (c).

Como resultado del examen de los trazados nos inclinamos a creer que ninguna de las dos curvas, la de extensión o acortamiento, obtenidas con cualquier procedimiento, representa el trabajo máximo, noción en realidad muy teórica. Si en el músculo excitado hubiera una provisión persistente de energía potencial utilizable en cualquier momento, es claro que el trabajo teórico

máximo podría definirse como el que el músculo puede efectuar al acortarse estando su tensión, que va disminuyendo con la longitud, en constante equilibrio con la fuerza antagonista. Pero las cosas son aún más complicadas. La energía potencial que se manifiesta como tensión es lábil, y si no es utilizada instantáneamente degrada en calor. Por otro lado, la tensión correspondiente a cada longitud varía constantemente en el transcurso del tiempo después de la excitación y no hay posibilidad de que sea máxima en todo el recorrido del extremo tendinoso. Si el músculo se acorta muy rápidamente, los valores de las tensiones llegarían a su máximo al final del recorrido, o en un trecho en que esos valores máximos son bajos; si el acortamiento es lento, el espacio recorrido con valores elevados es exiguo y gran parte de la energía no será utilizada. La velocidad en los diversos puntos de la trayectoria debería ser tal, que la suma de los trabajos elementales sea máxima. Es evidente que no hay posibilidad de realizar un trabajo máximo, ni de determinarlo experimentalmente; por lo menos no de un modo directo.

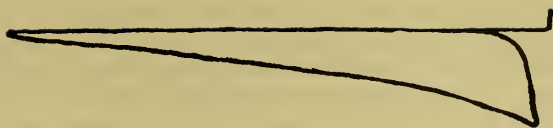
Todas las curvas con extensión y acortamiento sucesivo obtenidas en condiciones muy variadas y con distintas velocidades presentan características análogas a las de la fig. 4 y podría creerse que en este resultado influyera sobre todo la fatiga. Una serie de trazados obtenidos sucesivamente con el mismo músculo desmiente tal suposición.



6.

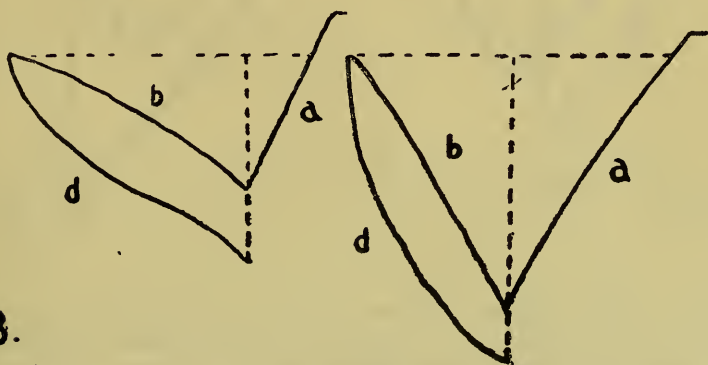
Las áreas correspondientes a las curvas de extensión son respectivamente de 0,44 — 0,21 — 0,08 — 0,06 — y 0,04 cm² y su disminución progresiva corresponde evidentemente a un fenómeno de fatiga; pero las características fundamentales de las curvas se conservan. Siempre las curvas de extensión abarcan una superficie mucho mayor que las de acortamiento.

Las características anotadas no se modifican cuando la extensión y el acortamiento se producen con velocidad mucho menor que en el caso de la fig. 4, como puede observarse en la fig. 7, obtenida con una velocidad 0,133 cm/seg. La fatiga, sin embargo, disminuye la tensión y la curva aparece como extendida horizontalmente.



7.

Si en los trazados se invierte el orden de las dos fases, o sea si se hace preceder el acortamiento a la extensión, cambian de una manera bastante fundamental las relaciones entre las dos curvas, lo que puede apreciarse en la fig. 8.



8.

Las curvas de acortamiento representadas aisladamente en la fig. 3 y 5 abarcan, como ya dijimos, una superficie notable y con frecuencia se acercan a la recta, lo que resulta de una proporcionalidad casi perfecta entre la elongación y la tensión. Las áreas abarcadas por las dos curvas, contrariamente al caso que acabamos de considerar, en las cuales la extensión precede al acortamiento, no difieren tanto. En conclusión, el comportamiento del músculo se acerca más al de un cuerpo elástico y como tal podría considerarse hasta cierto punto, si no existiera una completa disimetría en el caso de una acortamiento que sigue y en el que precede la extensión, disimetría que lo diferencia enormemente de los cuerpos elásticos y en los cuales a cada longitud determinada corresponde, en el proceso de alargamiento o acortamiento, una tensión idéntica.

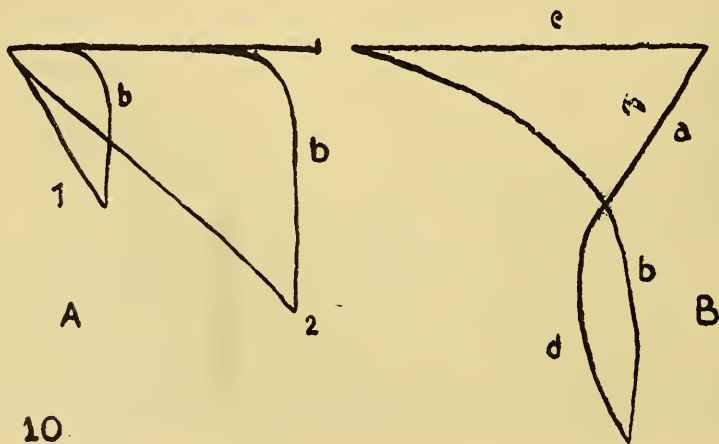
¿Debemos atribuir la diferencia de las curvas de acortamiento en los dos casos considerados a una alteración del músculo que se produciría al extenderlo? LEVIN y WYMAN (3) afirman precisamente que alargando un músculo de rana en contracción pueden producirse lesiones que impidan una registración exacta del diagrama de tensión-longitud. Esto parece confirmarse por la mayor irregularidad y discontinuidad de la curva de extensión. En todo caso la modificación — probablemente se trata de un cambio estructural momentáneo del músculo — cau-

sada por el alargamiento, no presenta un carácter de irreversibilidad, ya que al repetir las inscripciones en el mismo músculo, alternando los dos procedimientos, se obtienen indefinidamente, excluyendo la disminución de amplitud causada por la fatiga, los dos tipos de curvas que caracterizan a cada uno de los procedimientos.

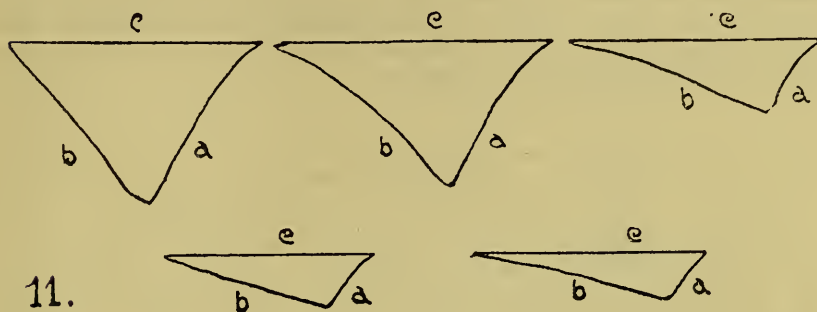
En la fig. 9 están representados los dos trazados obtenidos sucesivamente con ambos procedimientos; en A la curva de acortamiento precede a la de extensión; en B sucede lo contrario.



Es notable el hecho de que un alargamiento aún mínimo del músculo baste para que la curva de acortamiento adquiriera las características propias del primer tipo, lo que se evidencia al observar las curvas representadas en la fig. 10. En el trazado A, 1 indica la curva obtenida por alargamiento mínimo, 2 la que se obtuvo con un alargamiento que llega hasta la longitud de reposo; en la curva B el músculo ha sido extendido un poco (d) después de haberse producido un acortamiento (a) con tensión del resorte, representando (b) la curva obtenida con acortamiento lento sucesivo.



El efecto de la fatiga en las curvas de acortamiento, no precedidas por la extensión, es del todo análoga a la que ya se ha observado en las curvas del primer tipo: hay disminución del área sin cambio fundamental de la forma. Ese fenómeno se puede apreciar en la serie de curvas de la fig. 11 obtenidas sucesivamente con el mismo músculo.



Sólo se nota un aumento progresivo de inclinación de la segunda fase de la curva de acortamiento correspondiente a la disminución de la tensión inicial desarrollada por el músculo.

El área total abarcada por las curvas del segundo tipo en un músculo no fatigado corresponde siempre, como ya lo hemos dicho, a un trabajo enormemente mayor del que puede suministrar un músculo después de un alargamiento, aún parcial. La primera de las curvas de la fig. 11 p. ej., obtenida con doble sartorio de rana de 0.20 gr. abarca un área de 1,1 cm² aproximadamente, lo que representa un trabajo por cm³, que puede calcularse substituyendo los valores numéricos en la misma fórmula indicada anteriormente:

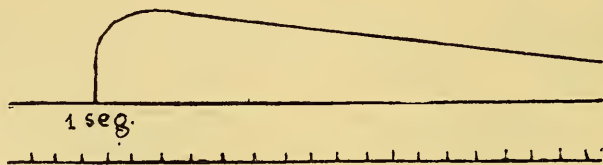
$$e = \frac{2 p A}{L V} = \frac{2 \times 30 \times 1,1 \times 1,06 \times 981}{1,05 \times 0,24} = 272.344 \text{ erg/cm}^3$$

Sí, como ya lo vimos, la fatiga no modifica mucho la relación recíproca de las curvas, interviene en forma evidente en la extensión de las áreas cuya disminución, tal vez mejor que las curvas isotónicas de fatiga, podría representar el progreso del fenómeno, ya que éste se manifiesta con una disminución simultánea de acortamiento y de tensión.

Nunca, como pretenden algunos autores, se puede excluir completamente la influencia de la fatiga en los diagramas de tensión-longitud, cualesquiera que sean las condiciones experimentales. Las curvas de contracción isotónica de un músculo que levanta un peso notable, muestran siempre un descenso casi uniforme, que se manifiesta desde el comienzo, lo que revela una precoz fatiga, y HANSEN, LINDHARD (6) y LUPTON (7) han

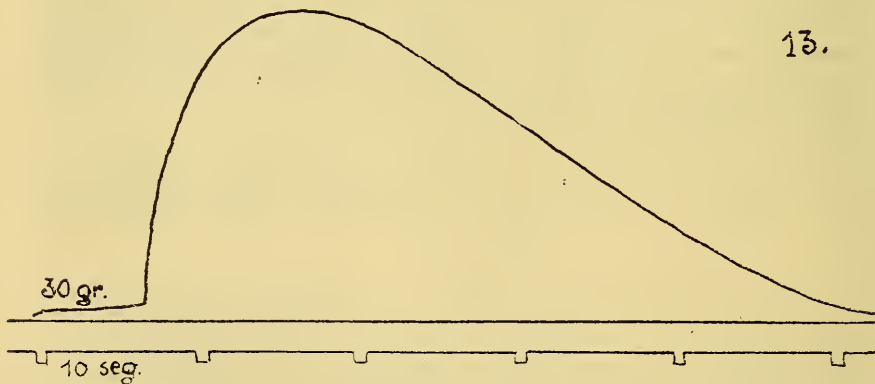
demostrado que un factor de fatiga actúa en períodos de una fracción de segundo. Por otro lado, EISENBERG (8), estudiando por separado la contractibilidad de las fibras, encontró que cada una, aún con estímulo continuado, no puede mantenerse en estado de contracción sino por brevísimos instantes.

A este propósito es interesante observar (fig. 12) una curva isométrica de fatiga obtenida en el sartorio tetanizado con estímulo máximo, esto es, en condiciones parecidas a aquellas en que se obtuvieron las curvas de tensión-longitud. El tiempo está registrado en segundos y el trazado constituye una confirmación de la aparición precoz de la fatiga.



12.

La otra curva representada en la fig. 13 es una curva isotónica de fatiga con tétano completo y carga de 30 gr. El tiempo está registrado con intervalos de 10 segundos.



Cualquiera que sea el efecto de la fatiga, difícilmente podría explicar la diferencia entre las curvas de extensión y acortamiento o la disimetría en los fenómenos de acortamiento y alargamiento, según cual de los dos preceda. Hay que considerar otro factor, que con razón o sin ella, ha sido llamado viscosidad.

En los últimos años han sido publicados muchos trabajos (9, 10) sobre las así llamadas propiedades viscoso-elásticas del músculo, denominación ésta que ha sido motivo de objeciones y

controversias. La llamada viscosidad se refiere al hecho notorio y confirmado por nuestras investigaciones de que el músculo, al ser alargado, presenta una resistencia mayor que la fuerza que ejerce a igualdad de longitud durante el acortamiento; la diferencia aumenta con la velocidad del alargamiento y del acortamiento. Ya en 1882 este hecho había sido comprobado por FICK (11) que lo atribuía a una mayor respuesta del músculo a un determinado estímulo aplicado durante el alargamiento.

Pero, ¿se trata realmente de viscosidad? En un sentido amplio, la propiedad a que nos referimos es común a muchísimos cuerpos. A un brusco aumento de tensión corresponde una rápida extensión seguida de una extensión lenta ulterior. Si hay un brusco aumento de longitud, se produce un aumento rápido de tensión que va seguido de uno lento. El fenómeno opuesto se produce al bajar bruscamente la tensión. El fenómeno que es notable sobre todo en sustancias como el caucho y otros cuerpos orgánicos como los geles, ha sido denominado viscoelasticidad, elasticidad retardada, "elastische Nachwirkung" o histéresis elástica, y ha sido considerado también propio del músculo. En este caso el área comprendida entre las dos curvas de extensión y acortamiento de nuestros trazados, a pesar de haber sido obtenidas con movimiento lento, debería representar el trabajo o la energía perdida por histéresis elástica.

Es de notar, sin embargo, que el músculo es un cuerpo de estructura demasiado heterogénea para que esta identificación sea posible. Las fibrillas, en las cuales se alternan las zonas oscuras o anisótropas con las zonas claras isotropas, son agrupadas en haces (cilindros primitivos envueltos en cierta cantidad de sarcoplasma que se insinúa probablemente entre las mismas fibrillas). Las fibras rodeadas por el sarcolema se reúnen en haces secundarios y éstos en terciarios. Los músculos, en su conjunto, son envueltos y trabados por aponeurosis que se continúan con los tendones. Las masas musculares en las fases de alargamiento y acortamiento se deslizan en estas vainas aponeuróticas que son provistas de haces de refuerzo en ciertos puntos y parecen poco extensibles. Una tracción que se ejerza sobre tales membranas tiende a disminuir su volumen interior, de lo que resulta una presión (12) que obra normalmente a la superficie. Claro está, pues, que por un lado la tracción pondrá en juego más bien la resistencia a la comprensión transversal de las fibras que su resistencia a la tracción y, por otro lado, la elasticidad propia de las membranas aponeuróticas cuya superficie aumenta. En el acortamiento de un músculo que se contrae, las fibras al ensancharse obran normalmente sobre las membranas cuya superficie sufre una disminución. En tales condiciones ¿qué valor tiene el concepto de visco-elasticidad muscular? Los diversos elementos que constituyen el músculo en los cambios de forma activos o pasivos sufren desplazamientos recíprocos que pueden ser muy notables. A cada tensión determinada corresponde un determinado estado de equilibrio (13, 14). Evidentemente, aparte de los escurrimientos de cuerpos en estado líquido o semi-líquido, hay verdaderos roces entre cuerpos heterogéneos en contacto.

Una interpretación interesante de los así llamados fenómenos viscoso-elásticos del músculo, que le debemos a HARTREE y HILL (15), es la interpretación energética. De la misma manera que en los gases existe una relación entre el volumen, la presión y la temperatura, en un cuerpo elástico puede existir una relación entre la tensión y una variable, que puede denominarse factor de intensidad, que en el músculo se manifiesta con un cambio de tensión y de longitud, y que podría ser un potencial eléctrico o una concentración iónica. Como en los gases pueden haber compresiones o expansiones isotérmicas o adiabáticas, según si hay o no intercambio de calor con el exterior que mantenga o no constante la temperatura; así un músculo puede acortarse con isointensidad o, en el caso contrario, "adiabáticamente". Si un músculo se acorta rápidamente, el factor de intensidad p. ej. durante un cierto tiempo no podría mantenerse al mismo nivel y la tensión para una determinada longitud será menor.

Un fenómeno de esta naturaleza puede muy bien existir en el músculo, como existe uno análogo en los cuerpos elásticos que sufren cambios de temperaturas al ser estirados o comprimidos, pero no hay duda de que resulta insignificante en comparación con los fenómenos groseros, diremos así, y puramente mecánicos que acabamos de indicar, y que en cierta manera lo encubren.

En general, aunque seductora, creemos que es ilusoria la aplicación al músculo de complicadas teorías, basadas en la concepción de modelos físicos y aún más ilusoria la idea de poder discriminar mediante ecuaciones igualmente complicadas, basadas en tales modelos y en el análisis de la curva de tensión-longitud, todas las constantes que caracterizan sus propiedades. Así p. ej. BOUCKAERT CAPELLEN y DE BLENDÉ (16) creen poder determinar de este modo el módulo de elasticidad de la parte amortiguada y de la no amortiguada en el fenómeno elástico, además, del módulo total y del coeficiente de frotamiento interno. Los mismos modelos elegidos (un plano que se desplaza normalmente a la superficie en un líquido viscoso, estando unido a un resorte; una tira de caucho de sección distinta en los varios puntos, sumergida en un líquido contenido en un recipiente cilíndrico) desmienten las conclusiones, ya que, en las condiciones supuestas no habría en el fenómeno elástico una parte amortiguada y una no amortiguada. Todo el fenómeno de extensión y acortamiento sería amortiguado, tratándose en realidad de una función en la cual la velocidad de variación disminuye asintóticamente, como p. ej. en la descarga de un condensador en un circuito de fuerte resistencia; en la salida de un líquido o de un gas por un pequeño orificio practicado en un recipiente.

Entre varios trabajos relativos a las constantes elásticas o viscoso-elásticas citaremos aún el PETIT (17), quien mediante un extensómetro óptico comprobó que estas constantes son muy distintas en el tétano y en el reposo; el de NAYER, y BOUCKAERT (18) y el de LIVANOV (19), quienes estudiaron las propiedades del músculo mediante las vibraciones de un resorte coligado con el mismo.

Una objeción de carácter fundamental que puede oponerse a todas las consideraciones basadas en el concepto de elasticidad o visco-elasticidad es la siguiente: el músculo en estado de con-

tracción no puede de ninguna manera considerarse como cuerpo elástico, ya que le falta el poder que caracteriza a esos cuerpos de almacenar bajo forma potencial la energía gastada en deformarlo y devolver la misma en cualquier momento al readquirir la forma primitiva, después de un intervalo que puede prolongarse indefinidamente. Un músculo activo en tensión es un sistema dinámico, que mantiene sus propiedades merced a una continua transformación de energía que degrada en calor. Cuando un músculo activo estirado se retrae, no devuelve la energía empleada en deformarlo, sino que manifiesta una energía puesta nuevamente en libertad y siempre renovada. Si para aclarar el concepto empleáramos excepcionalmente un modelo físico, podríamos imaginarnos una esfera liviana mantenida en suspensión a una cierta altura mediante una corriente de aire ascendente. Al obligar a la esfera a bajar y al dejarla libre nuevamente, recupera inmediatamente su altura primitiva, proceso durante el cual se ha efectuado un trabajo. Afirmar que un músculo en contracción es un cuerpo elástico capaz de devolver la energía gastada en deformarlo, equivale a afirmar que el trabajo gastado en bajar la esfera del modelo es devuelto cuando ésta sube, lo que evidentemente es absurdo. En nuestra opinión ningún concepto en el vasto campo de la Fisiología ha sido más perturbador y perjudicial para la recta interpretación de los fenómenos que la teoría de WEBER, aceptada todavía por muchos investigadores, según la cual el músculo, al ser excitado se transforma en un "nuevo cuerpo elástico".

Ideas análogas a las nuestras pero basadas en consideraciones distintas, han sostenido varios investigadores, entre los cuales citaremos a KOCZKAS (20), ERNST y PREIS (21). El primero encuentra, que el músculo excitado y alargado más allá de su punto de equilibrio, es incapaz de efectuar vibraciones de uno a otro lado de este punto. El argumento parece débil, ya que así se conducen precisamente los sistemas elásticos cuando hay una fuerte amortiguación. ERNST cree que la diversidad de las dos partes de la curva de extensión cuando el músculo se alarga más allá de la longitud de reposo, es una prueba de la ausencia de elasticidad en el músculo activo. El mismo autor en colaboración con PREIS y KOCZKAS, compara el trabajo realmente efectuado por el músculo, tendiendo un resorte con la energía potencial que el músculo mismo, considerado como cuerpo elástico, debería almacenar al ser extendido.

Es evidente que si el músculo en contracción no puede considerarse como cuerpo elástico, la comparación de las propiedades del músculo en reposo y del excitado pierde todo su sentido, y la afirmación de que el módulo de elasticidad de este último es menor queda desvirtuada. El concepto mismo de módulo de elasticidad debe considerarse como una simple analogía. Como tal puede calcularse mediante la siguiente fórmula:

$$E = F \frac{l - \lambda}{S \frac{l}{1 - \lambda}}$$

en la cual $l - \lambda$ es la longitud del músculo acortado, $S = \frac{l}{l - \lambda}$ la sección media del mismo músculo, siendo S la sección de reposo y F la tensión en condiciones isométricas.

Los valores que se pueden obtener al aplicar esta fórmula tienen escaso significado, y son susceptibles de variar según la magnitud del acortamiento, además de que difieren enormemente, según si se determinan por el alargamiento o por el acortamiento.

Como ya lo dijimos, el significado de una comparación con el módulo de elasticidad del músculo en reposo es aún menor, lo que se puede comprobar al observar una curva que obtuvimos con nuestro aparato en un músculo no excitado (fig. 14).



14.

Aquí el fenómeno es realmente una manifestación de elasticidad, siempre que sea lícito considerar como tal la extensibilidad y retractibilidad de los cuerpos de estructura coloidal. Las membranas que envuelven los haces de fibras son poco extensibles lo que obliga a acortar el resorte para aumentar las tensiones correspondientes a distintas elongaciones del mismo. Lo que en este caso se registra es sobre todo la extensibilidad de los tendones y aponeurosis, debiendo estos últimos, que en reposo ya poseen su longitud normal, adaptarse a la condición de un volumen constante del contenido (haces de fibras) con una sección menor.

En rigor sólo podemos hablar con relativa propiedad de un módulo de elasticidad al tratarse de un músculo en reposo, y aún así es siempre un módulo compuesto, en el cual intervienen propiedades mecánicas del tejido conjuntivo y muscular. Las dos curvas de aumento de tensión y de relajación, como se ve, son muy próximas y el área comprendida entre ambas, que representa la pérdida de energía por histéresis elástica, es reducida.

Después de haber examinado algunas de las propiedades del músculo aislado cabe preguntarse si éstas pueden hacerse extensivas al músculo in situ, con circulación e inervación normal; y si bajo el estímulo que parte de los centros nerviosos el músculo, siempre que el examen de sus condiciones mecánicas pudiera efectuarse con la misma facilidad que en el músculo aislado, revelaría igual comportamiento.

No queremos arriesgar una hipótesis al respecto. El músculo en condiciones estrictamente fisiológicas recibe una estimulación tónica constante cuyo significado no está aún dilucidado. Además parece que nunca hay una excitación simultánea de todas las fibras sino más bien existe alternancia en su trabajo fisiológico. Las condiciones difieren pues bastante de las del músculo aislado excitado artificialmente.

CONCLUSIONES

- 1.—Se describe un nuevo aparato miográfico para la registración de trazados de tensión-longitud en el cual se han suprimido las palancas y las curvas resultan de dos movimientos rectilíneos y ortogonales, con recorridos proporcionales, uno a la tensión aplicada al músculo, el otro a su elongación.
- 2.—Los trazados muestran una enorme diferencia entre la curva de extensión y la de acortamiento cuando la primera precede a la segunda; esta diferencia aparece cualesquiera que sea la velocidad con que la extensión o el acortamiento se efectúen.
- 3.—Cuando sólo hay acortamiento del músculo, la curva presenta caracteres distintos. En ese caso el área limitada por el trazado es notablemente mayor, lo que indica un mayor trabajo.
- 4.—Cuando la curva de acortamiento va seguida de una distensión, aún parcial, la curva de acortamiento que le sigue adquiere caracteres idénticos a los indicados en 2.
- 5.—Los dos tipos de curvas pueden obtenerse alternativamente, lo que demuestra la reversibilidad de los dos procesos.
- 6.—La fatiga no modifica las características esenciales de ambos tipos de curvas. Solamente se traduce por una disminución de las áreas.
- 7.—Es probable que ninguna de las curvas permita calcular el trabajo máximo del músculo, noción que por lo demás no corresponde a realidad experimental alguna.

- 8.—La disimetría de los procesos que determinan los dos tipos de curvas de acortamiento, la enorme diferencia de extensión de las áreas, y argumentos de orden teórico, impiden atribuir al músculo en contracción las propiedades inherentes a un cuerpo elástico.
- 9.—Solamente el músculo en reposo posee hasta cierto punto propiedades elásticas con manifestaciones de histéresis.
- 10.—No se formula ninguna hipótesis sobre las propiedades del músculo en condiciones estrictamente fisiológicas, con circulación e inervación intactas, en otras palabras, sobre las propiedades que manifiesta el músculo bajo la acción del estímulo proveniente de los centros nerviosos.

CONCLUSIONS

- 1.—A new graphic apparatus to obtain length - tension curves in the isolated muscle is described. In it the levers are suppressed and the records result in two movements strictly rectilinear and orthogonal, one of them proportional to the tension applied to the muscle, the other to its elongation.
- 2.—When the extension precedes the shortening, the records obtained show an enormous difference between the corresponding curves, being much smaller the area embraced by the shortening curve. This difference persists whatever the velocity is with which the changes of length are produced.
- 3.—When there is only shortening, or the shortening precedes the extension, the curve which represents it shows very different characteristics. In this case the area included is much greater, corresponding to a greater work.
- 4.—When the shortening is followed by an elongation, even partial, the curve representing a new following shortening assumes the same characteristics as indicated in 2.
- 5.—The two types of curves can be obtained alternatively, and this fact proves the reversibility of the two processes.
- 6.—The fatigue does not change the essential characteristics of the two types of curves. Its only effect is decreasing the areas.
- 7.—It is probable that no one of the curves permits the calculation of the maximal work, a concept, otherwise, purely theoretical, which does not correspond to any experimental reality.

- 8.—The dissymetry of the processes which determine the two types of curves of shortening, the enormous difference of the areas, and arguments of theoretical value, do not allow the consideration of the contracted muscle as an elastic body.
- 9.—Only to the resting muscle can be attributed, to a certain point, the properties of an elastic body with hysteresis manifestations.
- 10.—No hypothesis is formulated concerning the properties of a muscle in strictly physiological conditions or, better expressed, under the action of the stimulation arising in the nervous centers.

BIBLIOGRAFIA

- 1) BLIX: Skand. Arch. f. Physiol. 1892 p. 306.
- 2) SCHENK: Sitzungsbd. d. Verhandl. d. physiol. med. Ges. z. Wuerzburg, 37-42; Pflueger's Arch. 79, 333-359 - 1900.
- 3) LEVIN y WYMAN: Proc. Roy. Soc. B. 101, 218 - 1927.
- 4) HILL: J. of Physiol. 60, 237 - 1925.
- 5) HARTREE y HILL: Proc. Roy. Soc. B. 103, 207-234 - 1928.
- 6) HANSEN y LINDHARD: Der Skelettmuskel u. seine Funktion, Ergeb. Physiol. 33, 495 - 1931.
- 7) LUPTON: J. of Physiol. 57, 68-337 - 1923.
- 8) EISENBERG: Amer. J. of Physiol. 45, 44 - 1918.
- 9) GASSER y HILL: Proc. Roy. Soc. B. 96, 398 - 1924.
- 10) HILL: Ibid, 111, 106 - 1932.
- 11) FICK: Mechanische Arbeit u. Waermeentwicklung bei der Muskeltaetigkeit, 23-29, Leipzig 1882; Pflueger's Arch. 51, 541 - 1892.
- 12) TEDESCHI: Algunos Principios de Mecánica y de Energética Muscular, Prensa Médica Argentina 20 de Marzo de 1920.
- 13) HAGGQWIST: Zscht. mikrosk. anat. Forsch. 4, 605 - 1926.
- 14) LINDHARD y MOLLER: J. of Physiol. 61, 73 - 1926.
- 15) HARTREE y HILL: Proc. Roy. Soc. B. 107, 1 - 1929.

- 16) BOUCKAERT CAPELLEN, DE BLENDE: J. of. Physiol. 69, 473-491 - 1930.
 - 17) PETIT: Arch. Internat. Physiol. 34, 113-138 - 1931.
 - 18) NAYER y BOUKAERT: Ibid. 35, 9-38 - 1932.
 - 19) LIVANOV: Bull. Biol. et Méd. Exper. U. R. S. S. 4, 378 - 1937.
 - 20) KOCZCAS: Ber. Ges. Physiol. u. Exper. Pharm. 81, 569 - 1934.
 - 21) ERNST y PREIS: Ibid. 81, 578 - 1934; Zschrft. Biol. 96, 185-200 - 1935.
 - 22) ERNST y KOCZKAS: Zschrft. Biol. 96, 201 - 1935.
-