

Galvani, Volta e l'elettricità animale, due secoli dopo l'invenzione della pila

MARCO PICCOLINO

La storia è abbastanza conosciuta. Una preparazione sperimentale di rana, costituita dalla metà inferiore del corpo dell'animale, con i nervi messi a nudo e un filo metallico inserito nel canale vertebrale, si contrae vigorosamente allorché uno dei collaboratori di Galvani tocca i nervi crurali con un bisturi, e contemporaneamente una scintilla scoppia da una macchina elettrica distante (Fig. 1).



Fig. 1 La prima tavola del *Commentario* di Galvani *Sulle Forze dell'elettricità nel moto muscolare*. Si noti sulla sinistra la rana "preparata al modo di Galvani" e la macchina elettrica dalla quale viene estratta la scintilla.

Per comprendere il meccanismo di questo effetto meraviglioso, Galvani cerca di determinare le condizioni più appropriate per ottenere contrazioni con l'elettricità artificiale, utilizzando vari strumenti capaci di produrre o di accumulare elettricità (macchine elettriche, bottiglie di Leyda, "quadrati magici" di Franklin). Poi, per studiare gli effetti dell'elettricità "naturale" dell'atmosfera, in una sera di tempesta egli mette in contatto la rana con un lungo filo metallico puntato verso il cielo, ottenendo forti contrazioni in corrispondenza di tuoni e fulmini. In seguito, per stabilire se anche l'elettricità atmosferica "quieta" sia in grado di produrre contrazioni, in un giorno sereno, appende alcune preparazioni di rana all'inferriata del balcone della sua casa ed attende. Poiché nulla accade per un lungo tempo, Galvani, *stanco della vana attesa*, comincia a manipolare le rane, e con sua grande sorpresa, ottiene contrazioni vivaci al momento che egli spinge gli uncini metallici inseriti nel midollo spinale contro le barre di

ferro della ringhiera. Le contrazioni non mostrano comunque alcuna relazione con gli eventi atmosferici, e possono essere ottenute anche all'interno della casa, sostituendo una lastra di metallo alle barre della ringhiera. Basta connettere i nervi delle zampe ai muscoli attraverso conduttori metallici realizzando un circuito "simile a quello che si sviluppa in una bottiglia di Leyda" connettendo l'armatura interna a quella esterna. Le contrazioni mancano se per la connessione viene usato un corpo isolante, o se il circuito (o "arco") metallico viene interrotto da materiali non conduttivi. Sulla base di queste osservazioni, Galvani conclude che una elettricità intrinseca è presente nell'animale in stato di disequilibrio, e i conduttori esterni inducono le contrazioni permettendo il flusso di questa elettricità interna. Secondo Galvani questa *elettricità animale* è accumulata principalmente nel muscolo: ogni singola fibra muscolare corrisponderebbe a una piccola bottiglia di Leyda, con la fibra nervosa che penetrando al suo interno permetterebbe il flusso di elettricità tra interno ed esterno in modo simile a quello che si verifica nella bottiglia di Leyda con il "conduttore" che penetra nella bottiglia e stabilisce la connessione con l'armatura interna.

Volta e il potere dei metalli

Dopo aver letto nel marzo del 1792 l'opera principale di Galvani, *Sulle forze dell'elettricità nel moto muscolare*, apparsa nel volume settimo dei *Commentari* dell'Accademia delle Scienze di Bologna con la data del 1791 [Galvani, 1791], Alessandro Volta, professore all'Università di Pavia, espresse la sua ammirazione per la grande scoperta dell'elettricità animale (*una di quelle grandi e luminose scoperte, che meritano di far epoca negli annali delle scienze fisiche e mediche*, ritenendo che al confronto è *men originale e ammirabile la scoperta di FRANKLIN dell'identità del fluido elettrico e del fulmineo* [si veda in Volta, 1918]). Poi però con il progresso dei suoi studi sperimentali nel campo, la sua attitudine cambiò, soprattutto quando egli ottenne la contrazione nelle rane connettendo, attraverso un arco bimetallico, due punti dello stesso nervo, senza che vi fosse contatto alcuno col muscolo. Le contrazioni non sembravano dunque richiedere un flusso di elettricità tra muscolo e nervo, un dato che sembrava contraddire chiaramente la concezione gal-

vaniana delle fibre muscolari come luogo di accumulo dell'elettricità che scorreva lungo i nervi. Nel prosieguo dei suoi esperimenti poi, Volta si rese conto dell'estrema sensibilità delle rane alle influenze elettriche esterne, notando, ad esempio, che le contrazioni si potevano ottenere utilizzando una bottiglia di Leyda così poco carica da non dare alcun segno all'elettrometro più sensibile. Egli concepisce quindi la possibilità che le contrazioni, dovute secondo Galvani all'elettricità animale, potrebbero invece essere generate da una piccola quantità di elettricità esterna prodotta in modo invertito dalle manipolazioni sperimentali. Avendo poi notato la particolare efficacia degli archi costituiti da metalli diversi, Volta assume quindi che l'elettricità potrebbe essere prodotta dal contatto tra metalli dissimili, e che le rane reagirebbero a questa elettricità "dei metalli", come esse reagiscono ad altre forme di elettricità esterna (*è la differenza dei metalli che fa*). Egli verifica questa assunzione esplorando gli effetti di archi bimetallici sulla sua lingua, e interpreta il sapore acido prodotto da una coppia zinco-argento o rame-stagno come conseguenza della stimolazione gustativa (si veda il numero precedente di NATURALMENTE). Questi risultati costituiscono un ulteriore sostegno all'ipotesi che i muscoli non devono essere necessariamente inclusi nel circuito del flusso di corrente, perché si attivi la conduzione nervosa. Ad un certo punto Volta elabora la concezione secondo la quale metalli dissimili agiscono come "motori" di elettricità, producendo e mantenendo uno squilibrio elettrico artificiale, e formula poi la sua "teoria del contatto", ordinando i metalli secondo una scala basata sulla tendenza di ogni metallo "a dare" o "a prendere" elettricità allorché messo a contatto con un metallo diverso.

La controversia Galvani-Volta e gli esperimenti cruciali

Contro le obiezioni di Volta, Galvani notava come, sebbene archi costituiti da metalli diversi fossero particolarmente efficaci nel produrre contrazioni, queste potevano essere indotte anche con archi monometallici, e persino connettendo nervi e muscoli senza utilizzare alcun metallo (per esempio servendosi di pezzi di tessuto animale). Inoltre nel 1794 Galvani (e lo scienziato originario di Casciana Terme, in provincia di Pisa, Eusebio Valli) riuscivano ad ottenere contrazioni nelle rane connettendo direttamente nervo e muscolo, senza usare né metalli, né alcun altro materiale [Galvani, 1794 b; Valli, 1794] (Fig. 2 a).

Da parte sua Volta controbatteva all'esperimento delle *contrazioni senza metallo* (che apparve all'epoca come un *experimentum crucis* a favore dell'ipotesi dell'elettricità animale), osservando che, in linea di principio, oltre ai metalli, anche conduttori dissimili di altro tipo, come per esempio tessuti animali diversi, potevano produrre

elettricità al loro contatto, e sviluppando quindi l'idea che conduttori diversi di qualsiasi tipo (sia metallici che corpi umidi) potevano in realtà agire da elettromotori quando posti a contatto reciproco.

Quindi, secondo Volta, l'elettricità che era alla base

delle contrazioni senza metallo non poteva essere considerata come un'elettricità genuinamente animale, ma era solo un nuovo tipo di elettricità di contatto, quella sviluppata dal contatto di due conduttori diversi, il tessuto nervoso e quello muscolare. [Volta, 1918].

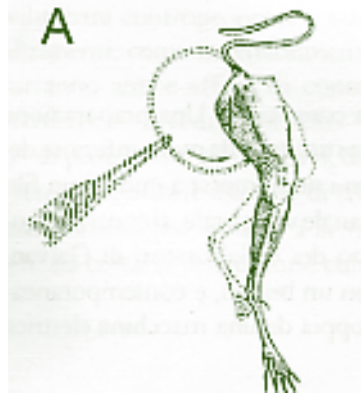
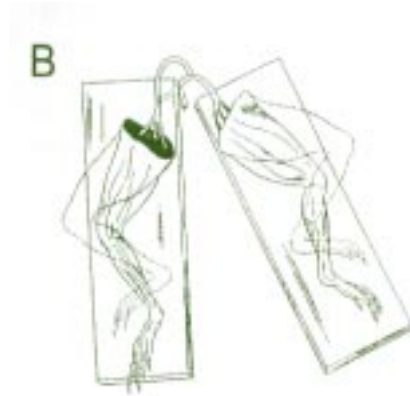


Fig. 2 a Gli esperimenti di Galvani delle contrazioni "senza metallo". L'esperimento del 1794: quando la superficie di sezione di un nervo viene posta a contatto con la superficie del muscolo la zampa si contrae.

Questa nuova concezione di Volta appariva evidentemente come un'ipotesi *ad hoc*. Di fatto essa poneva una difficoltà apparentemente insormontabile a Galvani, ed in particolare alla sua ipotesi della fibra muscolare come minuscola bottiglia di Leyda, di cui la fibra nervosa costituiva il "conduttore". Sembrava infatti impossibile forzare il movimento del fluido elettrico dall'interno all'esterno del muscolo per la via del nervo, se nervo e muscolo non dovevano essere connessi insieme (per evitare il contatto tra corpi dissimili). Galvani, però, convinto dell'importanza di fornire fatti nuovi nelle controversie scientifiche, si mise alla ricerca di un disegno sperimentale in grado di far fronte anche alle nuove obiezioni del suo competitore, e riuscì nel suo proposito in un esperimento pubblicato nel 1797, un esperimento che è stato considerato come "l'esperimento capitale dell'elettrofisiologia" [du Bois-Reymond, 1848], la vera fondazione di questa nuova scienza. Egli preparò e separò le due zampe di una rana con i rispettivi nervi sciatici sezionati vicino alla loro emergenza dal canale vertebrale, e le pose ad una certa distanza l'una dall'altra. Poi, con un bastoncino di vetro mosse il nervo corrispondente ad una delle due zampe così da porlo in contatto con due punti differenti dell'altro nervo, piegato a formare un *picciol arco*. Se, nel corso della manipolazione si poneva cura che una delle due parti del primo nervo usate per stabilire il contatto fosse la boccuccia del nervo tagliata, allora frequentemente la contrazione compariva nella prima zampa e spesso anche nella seconda [Galvani, 1797] (fig. 2b). Nonostante l'importanza di questo esperimento come prova obbiettiva dell'esistenza di un'elettricità intrinse-

ca all'animale, non dovuta ad una semplice differenza tra corpi diversi, lo sviluppo successivo della polemica fu segnato dal trionfo di Volta con l'invenzione della sua pila elettrica. All'epoca, questa sembrò essere non solo una prova "di fatto" della validità dell'ipotesi dello scienziato di Pavia sul potere elettro-motore dei metalli, ma apparve anche come una confutazione della teoria galvaniana dell'elettricità dei metalli (Piccolino, 2000).



(da Sirol, 1939).

Occorsero alcuni decenni dopo Galvani e Volta, prima che si arrivasse a dimostrare l'esistenza dell'elettricità animale con l'uso di uno strumento fisico. Fu Leopoldo Nobili a misurare per primo, nel 1828, una corrente elettrica nella rana, avvalendosi del suo sensibilissimo *galvanometro astatico* (cioè con un galvanometro nel quale, con un ingegnoso accorgimento, veniva ridotto l'influsso del campo magnetico terrestre sull'ago calamitato) [Nobili, 1828]. Comunque il merito reale della dimostrazione strumentale dell'elettricità animale va a Carlo Matteucci, scienziato di origine romagnola che fu professore di fisica a Pisa a partire dal 1839. Nobili aveva infatti supposto che la corrente misurata col suo strumento tra nervo e muscolo di rana (*corrente di rana*) non fosse di origine genuinamente animale, ma derivasse da un effetto termoelettrico dovuto alla diversa temperatura che si veniva a stabilire tra i due tessuti a causa di una diversa evaporazione.

Oltre a ripetere l'esperimento di Nobili e a interpretarlo correttamente nel 1838, Matteucci riuscì a misurare l'elettricità animale utilizzando il solo tessuto muscolare, e fece l'importante osservazione che la corrente animale si evidenziava unicamente nel caso che uno dei due elettrodi del galvanometro venisse posto su una superficie intatta del muscolo e l'altro su una superficie lesa. Ora noi sappiamo che questo è dovuto al fatto che la superficie di lesione rappresenta una zona di bassa resistenza verso l'interno della cellula, e attraverso di essa è possibile derivare quindi almeno in parte la differenza di potenziale che esiste tra interno ed esterno della cellula. Per dimostrare che la *corrente muscolare* così

Fig. 2b Gli esperimenti di Galvani delle contrazioni *senza metalli*. L'esperimento del 1797: quando la superficie di sezione del nervo sciatico di un lato tocca la superficie intatta del nervo sciatico dell'altro lato entrambe le zampe si contraggono.

registrata non era dovuta a fenomeni di contatto tra il metallo degli elettrodi del galvanometro e superfici del tessuto animale, Matteucci ricorse all'ingegnoso esperimento della "pila" di emi-cosce di rana disposte in serie in modo che la superficie lesa di una coscia fosse a contatto con la superficie integra della coscia successiva [Matteucci, 1844] (vedi Fig. 3). Aumentando il numero di cosce della "pila biologica" aumentava la deflessione del galvanometro, anche se il numero di contatti tra metallo degli elettrodi e superficie muscolare rimaneva sempre lo stesso, segno evidente dell'origine animale della corrente registrata.

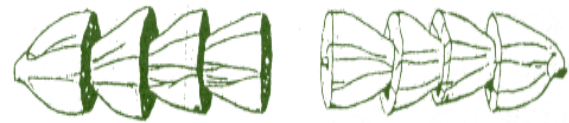


Fig. 3 L'esperimento di Matteucci della pila di emi-cosce di rana. (da Matteucci, 1844)

Riprese così il cammino dell'elettrofisiologia, che prima in Germania attraverso l'opera di du Bois-Reymond, von Helmholtz, Hermann e Bernstein, poi in Inghilterra, con gli studi di Gotch, Lucas e Adrian, sarebbe arrivata nel 1952, grazie alle ricerche di Hodgkin e collaboratori a stabilire nei dettagli il meccanismo del coinvolgimento dell'elettricità animale nella conduzione nervosa, aprendo il campo alla fase più moderna dell'elettrofisiologia e della neurofisiologia (si veda [Hodgkin, 1964], e Hille, 1992). Con Hodgkin, scomparso nel dicembre 1998, a quasi due secoli esatti di distanza da Galvani (che era morto nel dicembre del 1798), si concludeva in qualche modo il ciclo storico delle ricerche iniziate dallo scienziato di Bologna nella seconda metà del '700.

Dopo oltre due secoli di studi elettrofisiologici ora noi sappiamo che una genuina "elettricità animale" è presente in tutti gli esseri viventi, e che negli animali più complessi questa elettricità è implicata in processi fondamentali come l'eccitabilità muscolare e la conduzione nervosa. Come Galvani aveva supposto, l'elettricità animale è in uno stato di disequilibrio, ed è pronta a muoversi in risposta a stimoli interni o in seguito a sollecitazioni esterne. Secondo Galvani bisognava ammettere *...che nell'animale v'abbia macchina particolare atta a dar luogo a questo disequilibrio, e d'uopo sarà chiamar animale una tale elettricità per denotare, non una elettricità qualunque, ma una particolare, applicata ad una particolar macchina...* [Galvani, 1794 a]. Grazie al progresso della elettrofisiologia, della biochimica e della biologia molecolare, e per merito in particolare dell'introduzione da parte di Erwin Neher e Bert Sakmann della tecnica del "patch-clamp", tecnica che permette la registrazio-

ne della corrente elementare che attraversa un singolo canale ionico della membrana cellulare, grazie a tutto questo ora noi conosciamo fino nei dettagli molecolari quella macchina ipotizzata da Galvani che per lo scienziato di Bologna era *totalmente occulta allo sguardo più sagace*. Sappiamo che essa corrisponde alla membrana cellulare con la sua complessa organizzazione di pompe molecolari e di canali ionici. Le pompe creano concentrazioni diverse di ioni sodio e potassio ai lati della membrana, e i canali ionici convertono i gradienti di concentrazione in differenze di potenziale elettrico tra l'interno e l'esterno della cellula [si veda Hille, 1992]. Molto prima della nascita della teoria cellulare Galvani aveva concepito l'ipotesi secondo cui l'elettricità nella sua forma duplice, positiva e negativa, è accumulata in ogni fibra muscolare, perché, come egli diceva, ogni fibra è delimitata da due opposte superfici, una interna e l'altra esterna, che corrispondono alla superficie interna ed esterna della bottiglia di Leyda. In qualche modo Galvani ha anticipato di oltre un secolo l'ipotesi di membrana della genesi dei potenziali bioelettrici, formulata poi nel 1902 dallo scienziato tedesco Julius Bernstein. Inoltre, per rendere conto della possibilità di un flusso elettrico tra interno ed esterno della fibra nervosa (necessario a spiegare, nella sua concezione della "boccia di Leyda animale", la contrazione prodotta dagli archi metallici) Galvani arrivò a concepire l'esistenza di strutture simili ai canali ionici. Riferendosi al conduttore metallico, che, nel suo modello rappresenta l'equivalente del nervo, egli scrisse:

...questo stesso conduttore s'intonichi indi di qualche sostanza coibente, come di cera...e si facciano dei piccoli fori in qualche parte dell'intonicatura che riguarda il conduttore; indi si bagni d'acqua, o d'altro fluido deferente (cioè conduttore), tutta quanta la intonicatura, procurando che il fluido penetri nei detti fori, e vada a contatto immediato col conduttore medesimo. Certo, in questo caso, v'è comunicazione per mezzo di un tal fluido tra la superficie interna e l'esterna della boccia. [Galvani, 1794]

La natura elettrica dell'impulso nervoso

Le difficoltà che erano alla base della controversia tra Galvani e Volta dipendevano soprattutto dalla natura particolare del meccanismo secondo cui l'elettricità è coinvolta nella fisiologia del nervo e del muscolo, meccanismo che era difficile da concepire nei limiti della scienza del '700. Come sappiamo ora, sebbene un processo di tipo genuinamente elettrico sia alla base della propagazione del segnale lungo la fibra nervosa (e muscolare), questo processo differisce profondamente da una semplice propagazione elettrica passiva "via cavo". Il coinvolgimento dell'elettricità nella conduzione nervosa è duplice: all'interno dell'organismo esiste uno squilibrio elettrico che fornisce l'energia per il movimento di cariche elettriche responsabili per la generazione del segnale nervoso; le cariche però non si

mettono in movimento in condizioni normali, a meno che questa energia elettrica intrinseca non venga "liberata" da una influenza elettrica distinta, che non è essa stessa, si badi bene, la causa effettiva del movimento di cariche.

Storicamente, la natura complessa del segnale nervoso è emersa dagli studi di Hodgkin e collaboratori. In un famoso esperimento realizzato nel 1952, Hodgkin, Huxley e Katz utilizzarono una particolare metodica elettrofisiologica (la tecnica del *voltage-clamp* o "voltage imposto") per spostare verso la positività il potenziale intracellulare di un assone gigante di calamaro, nel quale erano stati introdotti sottili elettrodi metallici. In risposta alla loro manovra sperimentale essi osservarono un flusso di cariche positive verso l'interno dell'assone [Hodgkin *et al.*, 1952]. Tale corrente "entrante" era completamente inesplicabile come conseguenza passiva della modificazione del campo elettrico transmembranario indotta dallo stimolo, in quanto un cambio verso la positività del potenziale intracellulare avrebbe dovuto produrre un flusso di cariche elettriche diretto verso l'esterno della membrana (una corrente "uscente"). La corrente entrante era in effetti dovuta ad un movimento di ioni (soprattutto ioni sodio) che si muovevano sotto l'azione di un gradiente di energia preesistente, generato dall'attività metabolica cellulare, e quindi pienamente "animale"). Essa veniva attivata dallo stimolo perché la modificazione del potenziale da questo prodotta determinava un cambio della permeabilità di membrana capace di liberare l'energia del gradiente (a livello molecolare questo cambio consisteva nell'apertura dei canali della membrana selettivi per gli ioni sodio, come sarà poi definitivamente dimostrato in anni recenti con la tecnica del patch-clamp).

Volta aveva escluso il coinvolgimento di una forza elettrica intrinseca all'animale nell'esperimento delle contrazioni prodotte dagli archi bimetallici, sulla base di un ragionamento che sembrava, dal suo punto di vista, ineccepibile: se metalli diversi sono in grado di generare un disequilibrio elettrico, sono cioè *elettromotori* come egli amava dire, perché assumere l'esistenza di un disequilibrio elettrico intrinseco all'animale per rendere ragione del flusso di elettricità nei tessuti dell'organismo responsabile degli effetti indotti dall'arco bimetallico?

Sebbene apparentemente ispirata alla corretta logica del ragionamento scientifico, secondo cui, da Occam a Newton, nei fenomeni naturali non si dovrebbero inutilmente moltiplicare le cause, la conclusione di Volta era, nel caso particolare, non valida, perché l'elettricità prodotta dai metalli non era la causa, diremmo, "efficiente" del flusso di cariche responsabile dell'insorgenza e propagazione dell'impulso nervoso, ma agiva solo da sollecitazione esterna, da stimolo che

liberava una forza elettrica interna (l'elettricità animale di Galvani); era questa forza elettrica interna e non l'elettricità dei metalli realmente responsabile del flusso di corrente che è alla base del segnale nervoso.

Le ragioni della complessità del meccanismo implicato nella genesi dell'impulso elettrico nelle fibre nervose devono essere ricercate nelle enormi difficoltà fisiche incontrate dall'evoluzione nel tentativo di sviluppare una segnalazione elettrica efficace in fibre lunghe e sottili utilizzando materiali poco conduttivi, come le soluzioni ioniche che costituiscono l'ambiente intra ed extracellulare. Queste difficoltà sono state visualizzate in modo particolarmente espressivo da Hodgkin, il quale ha calcolato che la resistenza longitudinale di una fibra nervosa lunga e sottile può essere superiore a quella di un grosso cavo di rame che si estenda per distanze dell'ordine di quelle che separano la Terra da Saturno [Hodgkin, 1964]. Per capire come questo accada basti pensare che la resistenza specifica delle soluzioni intracellulari è circa 100 milioni di volte maggiore di quella del rame, e che, inoltre, la resistenza longitudinale di un cavo a sezione cilindrica aumenta al diminuire del raggio con una relazione quadratica, per cui, ad esempio, un cavo metallico di un 1 micron di diametro ha una resistenza 100 milioni di volte più grande di un cavo, dello stesso materiale, del diametro di 1 cm. Quindi, una fibra nervosa di un micron di diametro avrebbe una resistenza pari a 100 milioni di milioni di volte la resistenza di un cavo di rame di 1 centimetro di raggio.

Per superare l'attenuazione del segnale elettrico inerente alla propagazione passiva di un segnale elettrico lungo un cavo ad alta resistenza, il segnale nervoso deve essere rigenerato durante la sua propagazione, e, perché questo possa avvenire, una energia "locale" deve essere presente lungo la via di trasmissione, pronta ad essere utilizzata per "rilanciare" un segnale di grande ampiezza verso la zona a valle quando un segnale attenuato arriva dalla zona a monte. Non a caso la conduzione del segnale nervoso è stata paragonata alla progressione dell'accensione di una miccia, un processo che dipende anch'esso dalla energia locale presente lungo la via di propagazione, (energia chimica della polvere pirica nel caso della miccia) [Lucas, 1917]. Un paragone ancora più pertinente sarebbe forse quello con un sistema di telegrafia elettrica via cavo costituito da una serie di stazioni di rice-trasmissione collocate a distanze tali che un segnale sufficientemente rilevabile possa arrivare da una stazione a quella successiva. Alla stazione di partenza viene applicato un segnale di grande ampiezza che arriverà alla seconda stazione attenuato (per il consumo energetico e le dispersioni inerenti alla conduzione fisica "passiva" lungo il tratto di cavo che separa le due stazioni successive), ma, come abbiamo detto, ancora rilevabi-

le. Quando questo accade la stazione numero 2 lancia un segnale di grande ampiezza che arriverà alla stazione numero 3 e così via fino alla fine.

E' ovvio che, perché tutto questo possa avvenire, le diverse stazioni di "ripetizione" devono poter disporre di un'energia propria per "rilanciare" un segnale di grande ampiezza alla stazione successiva, allorché arriva un segnale appena rilevabile dalla stazione precedente. Il processo potrebbe essere automatizzato collocando in ogni stazione di ripetizione un congegno opportuno, un "relais" elettrico, che, all'arrivo di un segnale di ampiezza sufficiente, faccia partire un segnale di grande ampiezza utilizzando l'energia locale della stazione di ripetizione.

La conduzione del segnale nervoso, in particolare quella che opera nelle fibre nervose più grandi dei vertebrati, le cosiddette fibre mieliniche, somiglia in modo impressionante a questo processo di trasmissione automatizzato tra stazioni di rice-trasmissione successive.

Come è noto, le fibre mieliniche sono rivestite da una guaina isolante, o "mielinica" appunto, che si interrompe ad intervalli regolari nei cosiddetti nodi di Ranvier (dal nome dell'istologo francese che li mise in evidenza nell'Ottocento) [Ranvier, 1878]. In queste fibre il segnale si propaga secondo un meccanismo discontinuo, indicato come "conduzione saltatoria", dall'una all'altra delle "stazioni biologiche" costituite dai nodi di Ranvier. A livello del nodo di Ranvier il segnale viene rigenerato utilizzando l'energia locale della membrana della fibra nervosa, e viene poi rilanciato al nodo successivo al quale arriva per conduzione passiva. Nella membrana del nodo di Ranvier, oltre ad esserci un'energia locale dovuta allo "squilibrio" elettrochimico per gli ioni sodio esistente tra interno ed esterno della fibra, vi è anche un "relais" comandato dal segnale elettrico in arrivo (in particolare dal suo voltaggio), i canali ionici per il sodio e per il potassio, il cui meccanismo di apertura è comandato dal voltaggio (canali "voltaggio-dipendenti").

Questo relais, una volta attivato, libera l'energia locale e permette la rigenerazione automatizzata del segnale elettrico, rilanciando un potenziale di ampiezza grande che poi agirà sul nodo successivo. Nella fibra inattiva i canali ionici voltaggio-dipendenti sono chiusi, e non permettono il passaggio di ioni, e quindi di cariche elettriche, tra interno ed esterno della membrana, mantenendo così lo squilibrio elettrochimico tipico dello stato di riposo. All'arrivo del segnale elettrico (che proviene da un vicino nodo di Ranvier) i canali ionici si aprono e permettono il passaggio improvviso e rapido di ioni tra esterno ed interno della membrana. Si produce così localmente un nuovo impulso elettrico che poi agirà sul nodo di Ranvier successivo dove il processo si riprodurrà.

L'energia necessaria a permettere il processo di trasmissione è, lo ripetiamo, dislocata lungo la fibra nervosa. Quello che si propaga lungo la linea di conduzione, da un estremo all'altro della fibra è, si noti bene, non l'energia, ma l' "informazione". In conclusione, permettere la propagazione efficiente dell'informazione nervosa lungo distanze relativamente grandi è la vera ragione per cui la natura ha sviluppato la complessa macchina molecolare che è alla base della genesi e conduzione dell'impulso elettrico nelle fibre nervose.

Galvani, la scintilla e la dottrina dell'irritabilità

Come riuscì Galvani a scoprire l'elettricità animale e a concepire il ruolo che questa giocava nel processo della conduzione nervosa? La risposta a questa domanda può venire da una considerazione attenta dell'esperimento "della scintilla". Nonostante l'apparente casualità dell'osservazione, Galvani era in realtà interessato da tempo allo studio del ruolo dell'elettricità nei fenomeni fisiologici connessi alla eccitabilità nervosa e muscolare. La preparazione di rana nella quale si evidenziarono le contrazioni era stata messa a punto proprio per lo studio degli effetti dell'elettricità sulla funzione neuromuscolare, come si deduce da alcune considerazioni metodologiche che Galvani riportò in una Memoria non pubblicata scritta nel 1782 [si veda in Galvani, 1937]. Lo studio delle influenze elettriche sulla funzione nervosa, dice Galvani, dovrebbe aver per oggetto non la sensazione perché *...all'osservatore per altro ella è totalmente occulta, appartenendo non che al fisico de' nervi, anche al principio spirituale dell'animo...*, ma dovrebbe limitarsi all'analisi del movimento muscolare che *...si rende egli questi sensibile agli occhi dell'osservatore....* Inoltre per ridurre le possibili complicazioni dovute agli influssi della "volontà" e dell' "animo", preparazioni "semplificate", ottenute da animali da poco sacrificati, dovrebbero essere utilizzate a preferenza di animali vivi e interi (come appunto le preparazioni di rana che saranno poi indicate come "rane preparate alla maniera di Galvani").

L'eccitazione e la meraviglia di Galvani nel vedere le zampe della rana contrarsi nell'esperimento della scintilla è stata interpretata come evidenza che egli ignorava la corretta teoria delle "influenze elettriche", una teoria proposta qualche anno prima per spiegare il fenomeno del "colpo di ritorno": un'azione elettrica anche violenta può esercitarsi su un conduttore posto nella "zona di influenza", o "atmosfera elettrica", di un altro conduttore carico, quando quest'ultimo si scarica improvvisamente (un effetto che in termini moderni si indicherebbe come induzione elettrostatica, ma è possibile che in alcuni casi negli esperimenti di Galvani si trattasse invece di induzione elettromagnetica). Al "colpo di ritorno" era stata attribuita la morte di alcune persone che si erano venute a trovare in prossimità di

una grossa nube, quando un fulmine scoppiava a distanza dalla stessa nube [Stanhope, 1779].

E' stato anche detto che se Galvani fosse stato un fisico esperto, a conoscenza dei principi che sono alla base dei fenomeni elettrici, egli non sarebbe stato sorpreso dal fenomeno delle contrazioni allo scoppiar della scintilla, e non avrebbe iniziato le sue ricerche sul ruolo dell'elettricità nella funzione neuromuscolare. In altre parole la scoperta di Galvani sarebbe stata *...una di quelle scoperte, che a ragione, si dice, si debbono piuttosto all'ignoranza che s'agita che alla scienza che si riposa...* [Ganot, 1882].

Ragionamenti di questo tipo vengono soprattutto dai fisici (Volta, Arago, Ganot) e sono in parte ispirati ad un'idea della superiorità della "fisica" sulla "fisiologia", due settori della scienza che all'epoca di Galvani erano peraltro largamente interdipendenti. Essi non tengono conto di importanti osservazioni fatte da Galvani nello studio delle contrazioni nell'esperimento della scintilla. Galvani si avvide come le contrazioni fossero indotte in modo più efficace allo scoppiare della scintilla da una macchina elettrica distante, che se invece si connetteva direttamente la rana al conduttore della macchina elettrica, sebbene quest'ultima condizione fosse evidentemente più adatta al trasferimento di "fluido elettrico" al tessuto nervoso della rana. C'era quindi una particolare proprietà del modo in cui l'elettricità agiva sulla preparazione di rana che rendeva la scintilla particolarmente adatta ad eccitare le contrazioni. Per indicare il modo d'azione della scintilla Galvani utilizza spesso termini che evocano un'azione improvvisa, rapida, come *impulso, impeto, urto, vibrazione*. Inoltre egli notò che sebbene esistesse una relazione tra intensità dello stimolo elettrico e entità delle contrazioni, questa relazione era particolare nel senso, che aumentando l'intensità dello stimolo si raggiungeva rapidamente un livello oltre il quale le contrazioni non aumentavano d'ampiezza, e, d'altra parte, a misura che lo stimolo veniva reso più debole, si poteva raggiungere un punto in cui le contrazioni cessavano poi improvvisamente. Queste osservazioni fecero sorgere in Galvani il sospetto che le contrazioni non fossero il semplice risultato dell'azione elettrica esterna, ma fossero causate invece da una forza interna, propria dell'animale, messa in moto dall'agente elettrico esterno. Una delle nozioni che guidò Galvani nello sviluppo sperimentale e logico delle sue ricerche, fu la nozione di "irritabilità" proposta alla metà del '700 dal grande fisiologo svizzero Albrecht von Haller [Haller, 1753]. Secondo Haller il muscolo si contraeva in risposta ad uno stimolo esterno perché possedeva una forza ed una organizzazione interna, che egli indicava appunto come "irritabilità", che lo faceva contrarre in risposta a stimoli esterni di natura diversa (meccanici, elettrici, chimici). La dottrina dell'irritabilità halleriana era circolata ampiamente in Italia nella seconda metà del '700 ed

aveva avuto un'eco particolare a Bologna, dove per merito in particolare di Felice Fontana, fu elaborata la distinzione tra "causa eccitante" da una parte, e "causa efficiente" dall'altra. Su questa base lo stimolo esterno era considerato solo come causa eccitante o irritante della contrazione, la cui "causa efficiente!" risiedeva in una forza intrinseca al muscolo (*vis insita* o "irritabilità" appunto) [Fontana, 1760].

Il sospetto di Galvani che lo stimolo elettrico si limitava a mettere in azione una forza interna, un "principio estremamente mobile", proprio del preparato animale si rafforzò quando egli notò che uno stimolo elettrico estremamente debole era in grado di indurre la contrazione muscolare. Proseguendo nei suoi studi, Galvani giunse infine alla conclusione che questo principio interno era esso stesso di natura elettrica, una specifica forma di forza elettrica generata dai processi vitali. Questa idea si ricollegava alle teorie neuro-elettriche che avevano circolato nell'Europa scientifica negli anni della giovinezza di Galvani, ma erano state poi praticamente abbandonate sulla base di una serie di obiezioni, avanzate soprattutto dai sostenitori dell'irritabilità halleriana, che si rifacevano in particolare alla difficoltà di concepire come potesse esistere uno squilibrio elettrico nell'ambito dei tessuti animali, se questi erano, come erano, conduttori e quindi potenzialmente in grado di dissipare ogni forza elettrica che in essi venisse a generarsi.

La transizione concettuale di Galvani verso l'idea di un'elettricità intrinseca ai tessuti animali venne dall'esperimento con i metalli, dal momento che appariva chiaro che questi esperimenti implicavano la presenza di un agente di tipo elettrico (che fluiva appunto agevolmente lungo un arco metallico, ma veniva arrestato da materiali isolanti, come gli esperimenti di Galvani indicavano) e, d'altra parte, nulla nell'apparato usato sembrava in grado di generare uno squilibrio elettrico estrinseco, in grado di promuovere il flusso di fluido elettrico. L'importanza degli esperimenti con gli archi metallici nel cammino di Galvani verso l'elettricità animale, spiega perché lo scienziato di Bologna non potesse accettare poi l'ipotesi di Volta del potere elettromotore dei metalli, sebbene Galvani stesso si fosse reso conto, ben prima di Volta, della particolare efficacia dei metalli dissimili nell'indurre le contrazioni. C'erano comunque, come abbiamo detto, importanti ragioni a concepire l'esistenza di uno squilibrio elettrico nei tessuti animali, ritenuti essere buoni conduttori di elettricità e quindi in grado di disperdere l'elettricità impedendone l'accumulo predominante in una parte rispetto ad un'altra. Lo strumento fisico dell'epoca che per eccellenza era in grado di accumulare fluido elettrico in stato di disequilibrio per lungo tempo, la bottiglia di Leyda (il primo condensatore della storia), era fatta di un materiale isolante (il vetro) che separava due

superfici conduttive (le due armature metalliche, interna ed esterna). Sebbene all'epoca di Galvani non ci fosse una chiara nozione di una struttura cellulare dei tessuti dell'organismo, ciononostante sembrava plausibile a Galvani assegnare una speciale proprietà (cioè la capacità di isolante elettrico) a quella struttura, ancora non bene definita, che racchiudeva la sostanza della fibra muscolare. La tappa successiva fu per Galvani di pensare come, ammessa la proprietà di isolante elettrico della superficie di separazione tra interno ed esterno della fibra muscolare, fosse poi possibile che si potesse stabilire il flusso di elettricità necessario alla produzione della contrazione muscolare. L'evidenza che le fibre nervose penetrano profondamente e diffusamente nel tessuto muscolare portò Galvani ad assegnare alle fibre nervose il ruolo di elementi di comunicazione tra interno ed esterno della fibra muscolare, e questa con la fibra che penetrava al suo interno diveniva, nell'immagine mentale di Galvani, una minuscola bottiglia di Leyda animale. Il meccanismo responsabile della contrazione muscolare e quello alla base della conduzione nervosa venivano ad essere quindi strettamente correlati, sebbene il ruolo assegnato ai nervi di passivi conduttori dell'elettricità dei muscoli fu certamente un punto debole del modello di Galvani. Una ulteriore difficoltà venne per Galvani dall'esperimento in cui Volta provocava la contrazione mettendo a contatto, con un arco bimetallico, due punti di un nervo senza che si stabilisse alcun contatto con il muscolo (osservazione anche questa fatta, prima di Volta, dallo stesso Galvani, che aveva cercato di diminuirne il significato ipotizzando l'esistenza di un "arco occulto" che permettesse la comunicazione con il muscolo anche in questo esperimento).

Considerazioni finali: irritabilità, fisiologia e fisica, "macchine", dal secolo dei lumi ai nostri giorni

Abbiamo visto come la nozione di irritabilità sia stata importante per Galvani per arrivare a concepire l'esistenza di un'elettricità interna ai tessuti dell'organismo, elettricità che egli indicò con il termine di "elettricità animale" da un'espressione introdotta nella letteratura medica dal francese Pierre Bertholon. Sebbene, al nostro orecchio moderno, il termine "irritabilità" possa evocare un concetto desueto e ispirato ad un credo vitalistico fuori epoca, questa nozione rappresentò un importante elemento di comprensione dell'organizzazione funzionale degli esseri viventi. La reazione di un organismo ad uno stimolo esterno veniva ad essere non già una semplice conseguenza fisica della influenza che su di esso agiva, ma dipendeva dalla sua organizzazione interna. Implicita nel concetto di irritabilità era l'idea che l'organismo fosse preparato ("programmato" diremmo con linguaggio moderno) per risponde-

re in un modo specifico e che l'energia della reazione che egli sviluppava fosse accumulata al suo interno, e non dipendesse dall'energia esterna dello stimolo. La discrepanza tra energia dello stimolo e risposta è stata rappresentata in modo espressivo da Felice Fontana con una famosa analogia "scintilla-polvere da sparo", analogia che fu probabilmente presente alla mente di Galvani, quando egli si sforzò di interpretare il meccanismo della contrazione nel suo esperimento della scintilla:

L'energia contrattile del muscolo intero può sorpassare l'energia dello stimolo. E' così che una piccola scintilla dà fuoco a una grande massa di polvere esplosiva, l'energia della quale è prodigiosa. La scintilla potrebbe a malapena far muovere un ciottolo, mentre l'aria imprigionata in una infinità di grani di polvere, nello sviluppare i suoi poteri elastici, smuove i macigni. La scintilla non è la causa di questo enorme sforzo, che supera grandemente la sua forza, essa è solo la sua causa eccitante che libera l'energia di un agente che è rinchiuso in esso [Fontana, 1760].

Ora noi potremmo apprezzare in modo quantitativo questa discrepanza tra stimolo e risposta fisiologica notando per esempio che l'energia della risposta elettrica indotta in un bastoncino della retina dall'assorbimento di un singolo fotone supera di circa 100 mila volte l'energia del fotone. L'energia della risposta dipende evidentemente da un'energia interna, generata da processi metabolici e quindi "vitale". Noi conosciamo la complessa catena di eventi che, a seguito dell'assorbimento di un fotone, liberano l'energia accumulata sulla membrana del fotorecettore e producono così la risposta elettrica che dà inizio al processo della visione [vedi McNaughton 1990]. Il processo complessivo messo in moto dall'assorbimento del fotone è il modo specifico attraverso il quale il fotorecettore esprime quella che potremmo indicare come la sua "irritabilità". Si potrebbe forse dire che il concetto di organizzazione funzionale implicito nella nozione di irritabilità ha anticipato successivi sviluppi, non solo nelle scienze della vita, ma anche nelle scienze fisiche e nella tecnologia, e precede lo sviluppo di automatismi nelle moderne macchine, e anche, in qualche modo, il disegno strutturale a "blocchi logici" e alcuni paradigmi computazionali nella moderna ingegneria informatica. L'idea che differenti componenti di un sistema complesso possano interagire attraverso scambio di comandi (e quindi di informazione), piuttosto che di energie, precede importanti sviluppi concettuali della scienza moderna.

Sebbene la fisica sia stata di grande importanza nel promuovere il progresso generale delle scienze, in particolare nell'Ottocento, il pensiero scientifico si sviluppa ben al di là dei limiti delle scienze fisiche. La storia della scienza mostra come alcune nozioni fondamentali sull'organizzazione e sul funzionamento degli esseri viventi non siano derivate dalla applicazione alla

biologia delle leggi della fisica. La teoria dell'evoluzione, le leggi della genetica e dell'immunologia, i principi dell'azione enzimatica, la nozione di omeostasi e di regolazione sono concezioni eminentemente biologiche, derivate in primo luogo dallo studio degli organismi viventi, anche se ovviamente tutti i processi biologici che vi sono implicati devono sottostare in ultima analisi alle leggi della fisica. Le scienze naturali e biologiche, ed in particolare la fisiologia, hanno fornito importanti schemi concettuali utili per il progresso generale della scienza. Per fare un esempio basti ricordare come il concetto di regolazione a feed-back sia emerso prima nella ricerca biologica, e sia stato poi utilmente incorporato nelle scienze fisiche e nella tecnologia.

Come abbiamo visto nel precedente numero di NATURALMENTE [Piccolino, 2000], l'impatto di uno schema biologico su una scoperta della fisica è ben illustrato dall'invenzione della pila elettrica. Nel costruire questo straordinario strumento, Volta si ispirò all'organizzazione, sia strutturale che funzionale, dell'organo elettrico della torpedine e dell'anguilla elettrica, e non a caso indicò inizialmente la pila come *organo elettrico artificiale*". Dal canto suo, Galvani, attraverso il concetto di irritabilità, riuscì a vedere in profondità all'interno della macchina animale e riuscì *...come dire, a toccare con le mani e ad estrarre dai nervi l'elettricità nascosta in essi, e in qualche modo, a porla sotto gli occhi di tutti*. [Galvani, 1791]. Se, come Dostoevsky disse, tutte le storie della letteratura russa dell'Ottocento, sono derivate dal "Cappotto" di Gogol, forse potremmo dire che molta della elettrofisiologia di questi due secoli è venuta fuori dalle rane di Luigi Galvani.

Marco Piccolino

Bibliografia

- E. du Bois-Reymond 1848 *Untersuchungen über thierische Electricität* Reimer, Berlin
- F. Fontana 1760 *Dissertation epistolaire* In: A. von Haller *Mémoires sur les parties sensibles et irritables du corps animal*, Vol. 3, pp. 157-243. D'Arnay, Lausanne
- L. Galvani 1791 *De viribus electricitatis in motu musculari. Commentarius Bon. Sci. Art. Inst. Acad. Comm.* 7:363-418
- L. Galvani 1794 a *Dell'uso e dell'attività dell'arco conduttore* a S. Tommaso d'Aquino
- Galvani, L. 1794 b *Supplemento al trattato dell'arco conduttore*, a S. Tommaso d'Aquino, Bologna
- L. Galvani 1797 *Memorie sulla elettricità animale* a L. Spallanzani Sassi, Bologna
- L. Galvani *Opere edite ed inedite* a cura di S. Gherardi, Dall'Olmo, 1841
- L. Galvani 1937 In: *Memorie ed esperimenti inediti* Cappelli
- A. Ganot *Corso di Fisica* III ed. Italiana, Pagnoni, Milano, 1882
- A. Haller 1753 *De partibus corporis humani sensibilibus et irritabilibus*. *Comm.Soc.Reg.Scient.Gottingensis* 2:114-158
- Hille, B. 1992 *Ionic channels of the excitable membranes* Sinauer, Sunderland

A. L. Hodgkin, A. F. Huxley and B. Katz 1952 *Measurement of current-voltage relations in the membrane of the giant axon of Loligo J. Physiol. (Lond.)* 116:424-448
 A. L. Hodgkin 1964 *The conduction of the nervous impulse* Liverpool University Press
 Lucas, K. 1917 *The conduction of the nervous impulse*, Longmans Green, London
 C. Matteucci 1844 *Traité des phénomènes électro-physiologiques des animaux* Fortin, Masson et C.ie, Paris
 P. A. McNaughton 1990 *Light response of vertebrate photoreceptors Physiol. Rev.* 70:847-884
 L. Nobili 1828 *Comparaison entre les deux galvanometres les plus sensibles, la grenouille et le multiplicateur a deux aiguilles, suivie de quelques resultats nouveaux* Ann. Chim.Phys. 38:225-245

Piccolino, M. *Anno 2000: Volta elettrofisiologo due secoli dopo l'invenzione della pila* NATURALMENTE 13:6-15, 2000
 M. L. Ranvier 1878 *Leçons sur l'histologie du système nerveux recueillies par M. Ed. Weber* (2 voll.) Savy, Paris
 M. Sirol 1939 *Galvani et le galvanisme* Vigot Frères, Paris
 C. Stanhope 1779 *Principles of electricity, containing divers new theorems...* Elmsy, London
 E. Valli 1794 *Lettera XI sull'elettricità animale* Braglia, Mantova
 Volta *Le opere di Alessandro Volta* Edizione Nazionale, Vol. I, 1918, Vol. II, 1923, Hoepli, Milano
 A. Volta 1800 *On the electricity excited by the mere contact of conducting substances of different species* Letter to Sir Joseph Banks, March 20 1800. Phil.Trans.Royal Soc. 90:403-431



Fig. IV fuori testo. Ritratti d'epoca di Luigi Galvani e della moglie Lucia Galezzzi, con la pagina delle note di laboratorio relativa all'esperimento della scintilla, in cui Galvani fa accenno alla partecipazione della moglie ai suoi esperimenti (per gentile concessione della famiglia Ferretti di Ferrara e dell'Accademia delle Scienze di Bologna).

Tav II, in copertina, dal *Commentario* di Galvani *Sulle Forze dell'Elettricità nel Moto Muscolare* (edizione del 1791) relativa agli esperimenti sulla *elettricità atmosferica tempestosa*. Questi esperimenti di Galvani hanno ispirato le varie versioni cinematografiche sul mito di Frankenstein. Il racconto *Frankenstein, the new Prometheus* sarebbe stato scritto da Mary Wollstonecraft (poi Shelley) nel 1816, dopo un incubo notturno nel quale appariva la scena di uno studente che tentava di infondere la vita in una creatura mostruosa da lui plasmata. In questo

incubo prendeva forma la possibilità di dare vita ad un corpo inanimato utilizzando la corrente galvanica, possibilità di cui la giovane fidanzata di Shelley, aveva parlato la notte precedente in compagnia di Percy Bysshe, di Byron e di Polidori, nel corso di una conversazione nella quale si era tra l'altro fatto riferimento agli esperimenti condotti, all'inizio dell'800, dal nipote di Galvani, Aldini, sui corpi dei giustiziati, a Londra. Le tavole III e IV (in controcopertina) sono tratte dal *Commentario* di Galvani: gli esperimenti con gli archi metallici.