

FUNDAMENTOS DE NEUROCIENCIA CONDUCTUAL

UNIDAD 5. Sistemas Sensoriales y Motores

Objetivo

Esta unidad pretende que el alumnado aprenda las bases biológicas de la visión, audición, olfato, gusto y somestesia. Se estudiarán los mecanismos biológicos de codificación de la información correspondientes a cada sentido y se describirán sus vías y núcleos hacia la percepción de dicha señal, teniendo en cuenta los diferentes niveles de procesamiento y las distintas estructuras implicadas. Así mismo es objetivo de esta unidad que el alumnado comprenda las bases biológicas del sistema motor. Se estudiarán los conceptos de placa motora y unidad motora, así como el funcionamiento de los reflejos y el control consciente del movimiento.

Contenido

Tema 1. Introducción a los sistemas sensoriales. Somestesia: Estímulos y receptores. Vías somestésicas y proyección cortical.

Tema 2. Sistema auditivo y equilibrio. Descripción anatomofisiológica. Psicofísica de la audición. Vías y centros auditivos. Sistema vestibular. Actividad postural.

Tema 3. Sentidos químicos. El olfato: vías olfatorias y codificación de la información. El gusto: órganos receptores, vías y codificación de la información.

Tema 4. La visión: El ojo y las vías ópticas. Codificación de la información.

Tema 5. El sistema sensitivo-motor: Localización cerebral de los centros sensoriomotores.

Equipo docente

Garikoitz Azkona Mendoza

Garikoitz Beitia Oyarzabal

Maidier Muñoz Culla

Eider Pascual Sagastizabal

Oscar Vegas Moreno

Tema 1. Introducción a los sistemas sensoriales. Somestesia: Estímulos y receptores. Vías somestésicas y proyección cortical

La percepción es la función psíquica que nos permite, a través de los sentidos, recibir, elaborar e interpretar la información proveniente de nuestro entorno. La selección natural ha modelado unos cuantos mecanismos sensibles a diferentes tipos de energía que nos permiten mantener una relación con este entorno, esencial para nuestra supervivencia. Cualquiera que sea el tipo de energía recibida por estos mecanismos receptores (sonido, luz, calor...) será transformada en impulsos eléctricos neuronales (transducción) e interpretado así por el sistema nervioso central (SNC).

Aunque tradicionalmente se distinguen cinco sentidos (vista, oído, olfato, gusto y tacto), en el ser humano podemos llegar a establecer hasta nueve (vista, oído, equilibrio, olfato, gusto, tacto, termocepción, nociocepción y propiocepción). Para organizar su estudio, seguiremos el esquema clásico de los cinco sentidos, incluyendo el sentido del equilibrio y sustituyendo el tacto por el sentido somestésico que comprende el conjunto de sensaciones somáticas corporales (tacto, temperatura, dolor, posición de nuestras articulaciones..., etc.).

Introducción a los sistemas sensoriales

El SNC recibe información, tanto del medio externo como del medio interno, a través de los órganos de los sentidos que contienen "células receptoras". Estas células especializadas son capaces de convertir diferentes formas de energía del medio en potenciales de acción que transcurren por los nervios sensitivos; es decir, son estructuras anatómicas capaces de captar variaciones de energía y transducirlas en potenciales de acción.

La información que proporcionan estos potenciales de acción es analizada en diferentes grados por estructuras del SNC (médula espinal, tálamo, corteza cerebral...). De acuerdo con esta información, la parte eferente del SNC inicia respuestas que puedan ser adaptativas. Un esquema gráfico muy simplificado de este proceso podría ser el siguiente (Figura 1):

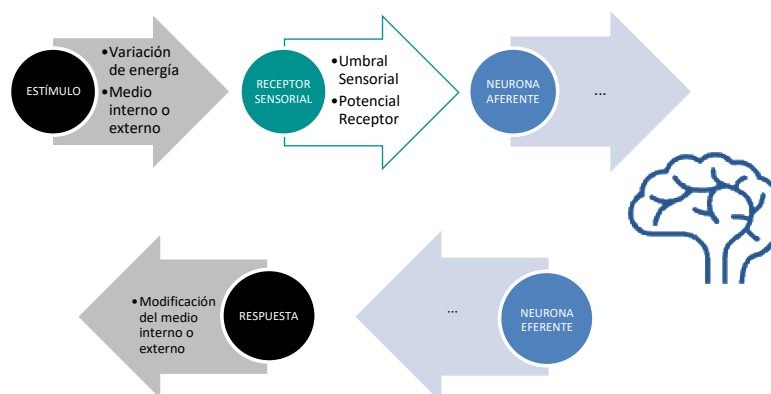


Figura 1. Sistema estímulo-respuesta. Imagen de los autores

Teniendo en cuenta la complejidad de la literatura neurofisiológica de los receptores, primero aclararemos una serie de conceptos fundamentales:

1. **Receptores sensoriales.** Son células que responden a formas particulares de energía (mecánica, química, eléctrica...). La detección de esta energía depende de las propiedades anatómo-fisiológicas de los receptores sensoriales, que inician la respuesta corporal a determinadas fuentes de energía o sustancias ambientales. Lo hacen mediante la conversión de distintos tipos de energía en señales biológicas.
2. **Transducción.** La transformación de la energía de un tipo en otro se denomina transducción. Los receptores son así los puntos de inicio de la actividad neural que lleva a las experiencias senso-perceptivas.
3. **Estímulo adecuado.** A la forma de energía a la cual un receptor es más sensible se le denomina estímulo adecuado. Así, mientras que el estímulo adecuado para el Corpúsculo de Pacini (receptor somático) es la deformación mecánica del mismo, para los conos y bastones (receptores visuales) del ojo el estímulo adecuado es la luz.
4. **Órganos de los sentidos vs receptores sensoriales.** El concepto de *Órgano de los sentidos* es más amplio que el de *Receptor Sensorial*, ya que el primero incluye al segundo. El ojo (órgano sensorial), incluye a sus receptores en la retina (conos y bastones).
5. **Lugar de transducción vs receptor sensorial.** Un receptor sensorial no siempre es una terminación nerviosa (neurona sensorial primaria). Las células ciliadas del oído interno no son células nerviosas, pero sí están en relación con terminales nerviosos. Por lo general la transducción suele darse en un lugar concreto de la célula sensorial (microvellosidades, cilios)
6. **Umbral de excitación.** Los receptores sensoriales poseen umbrales de excitación, que se definen como la mínima cantidad de energía necesaria para que se produzca la transducción de la señal. Estos umbrales no son fijos, ya que pueden verse influidos por la experiencia, la fatiga o el contexto en el que se presenta el estímulo. El umbral para el dolor, por ejemplo, puede elevarse durante la competición deportiva o el parto.
7. **Unidad sensorial.** Se denomina unidad sensorial al conjunto de receptores, neurales o no, relacionados con la misma fibra aferente.
8. **Campo receptor, receptivo o campo sensorial periférico.** La cantidad de tejido nervioso dedicado a la representación de un *campo sensorial periférico* mantiene una relación directa con la densidad de inervación periférica. Por ejemplo, en la yema de los dedos hay gran cantidad de fibras aferentes relacionadas con la mecanorrecepción y la representación central de los dedos en la circunvolución postcentral en la corteza cerebral es muy extensa. Esto significa que la agudeza táctil de los dedos está muy desarrollada.
9. **Receptores Tónicos vs Receptores Fásicos.** Los receptores sensoriales se clasifican en función de su capacidad de adaptación ante la estimulación continua en: *tónicos* y *fásicos*. Los receptores que se adaptan con gran rapidez a la estimulación continua reciben el nombre de *fásicos*, mientras que los que no se adaptan durante todo el

período que dura la estimulación se denominan *tónicos*. De esta manera cada uno de estos receptores ofrece diferente información al SNC.

10. Ley de la energía específica de los nervios. Müller, psicólogo alemán del siglo XIX, estableció la ley de la *energía específica de los nervios*, que establece que, la cualidad de la sensación depende del tipo de fibra que se excita y no del tipo de energía física que inicia la excitación del receptor. Una fibra nerviosa induce siempre la misma sensación cuando es estimulada, sin importar que el estímulo sea adecuado, natural o artificial. Hoy esta idea se conoce como “*El principio de la línea marcada*”.

11. Representación cerebral del campo sensorial periférico. Existe un área cerebral específica que permite la percepción de la información recogida en cada campo sensorial periférico. Así, por ejemplo, los dedos de la mano derecha encuentran su destino cortical en la circunvolución postcentral del hemisferio izquierdo.

a) Clasificación de los receptores sensoriales

Existen diversos criterios para la clasificación de los receptores sensoriales. Por ejemplo, en función del campo de análisis se clasifican en: *exteroceptores (piel y mucosas)*, *interoceptores (vísceras)*, *propioceptores (músculos, tendones y articulaciones)*, o *telereceptores (olfato, visión)*.

Sin embargo, la clasificación más habitual se realiza en función del estímulo que permite su adecuada transducción: *quimiorreceptores (gusto, olfato)*, *mecanorreceptores (tacto, audición, equilibrio)*, *termorreceptores (temperatura)*, *fotorreceptores (vista)* y *dentro de ellos también están los nociceptores (dolor)* (Tabla 1).

TIPO DE RECEPTOR	ENERGÍA ESTIMULAR	MODALIDAD SISTEMA SENSORIAL	RECEPTOR/ TRADUCTOR
Quimiorreceptores	Química	Sabor/Gusto Olor/Olfato O ₂ arterial Co ₂ sanguíneo pH Osmolaridad Glucosa Picor/Nocicepción Dolor/Nocicepción	Botones gustativos Neuronas mucosa olfatoria R. Cuerpo carotideo/aórtico R. Bulbo raquídeo y cuerpos carotideos/aórticos R. Tronco del encéfalo N. Órgano vascular lamina terminal del Hipotálamo R. Hipotálamo Terminaciones nerviosas libres Terminaciones nerviosas libres
Mecanorreceptores	Presión Contracción muscular Presión sobre articulaciones Ondas sonoras Presión arterial	Tacto/Somatosensorial Propiocepción Propiocepción Audición/Oído Barorrecepción	R. Cutáneos Husos musculares, órganos tendinosos de Golgi R. Articulares Células ciliadas del aparato vestibular/Órgano de Corti Barorreceptores de los senos carotideos y del cayado aórtico
Termorreceptores	Calor	Calor/Frío Dolor/Nocicepción	Terminaciones nerviosas libres
Fotorreceptores	Luz	Visión	Conos y bastones

Tabla 1. Tipos de receptores. Tabla de los autores.

b) Fisiología de los receptores sensoriales

Se puede afirmar que el proceso de excitación de una fibra aferente, y del receptor o receptores a ella asociados, presenta el siguiente orden de acontecimientos:



Imagen de los autores

Como este esquema descriptivo es válido para todos los receptores, vamos a abordarlo, tomando como ejemplo los estudios realizados en mecanorreceptores y concretamente en un receptor de presión que se encuentra en tejidos subcutáneos denominado “corpúsculo de Pacini” (ver Figura 2).

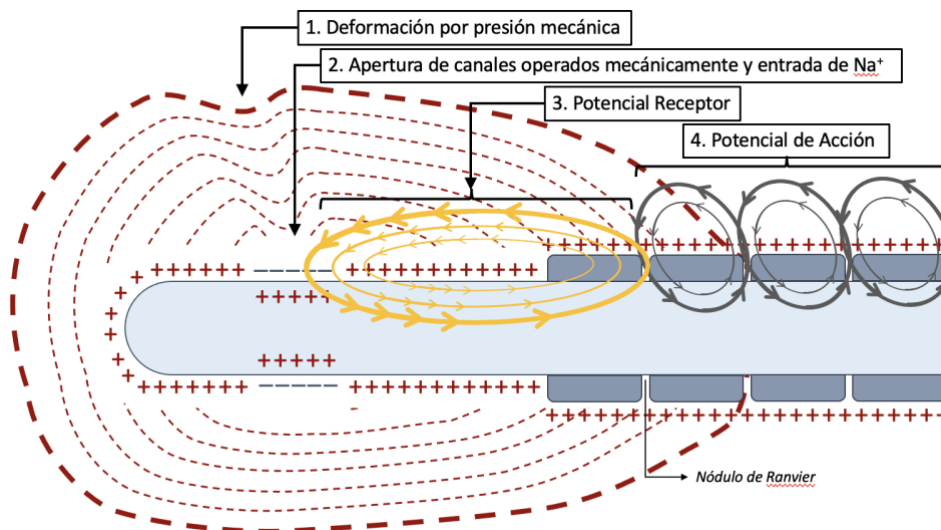


Figura 2. Representación esquemática del proceso de estimulación sensorial del corpúsculo de Pacini. Los corpúsculos de Pacini son cápsulas elipsoidales con una serie de laminillas concéntricas de tejido conjuntivo. La cápsula contiene una terminación nerviosa recta, no mielinizada, de la fibra nerviosa sensitiva. La vaina de mielina de la fibra sensitiva comienza dentro del propio corpúsculo de tal forma que el primer nódulo de Ranvier está situado dentro del corpúsculo y el segundo fuera de él. Imagen de los autores

Si colocamos un electrodo de registro en la fibra nerviosa que sale del corpúsculo de Pacini y presionamos gradualmente la cápsula, se registrará un potencial despolarizante no propagado al que denominamos: Potencial del receptor o Potencial generador. Si incrementamos la presión sobre el corpúsculo de Pacini, la magnitud del potencial generador también aumenta. Si el potencial generador alcanza una amplitud de 10 mV (umbral sensorial) se produce un potencial de acción en el nervio sensitivo. Conforme la presión se incrementa, el potencial generador se hace mayor y la fibra nerviosa descarga repetidamente. El proceso de transducción se completa porque el potencial generador despolariza la fibra nerviosa en el primer nódulo de Ranvier. De

esta forma la respuesta graduada del receptor se convierte en potenciales de acción cuya frecuencia es proporcional a la magnitud de la presión aplicada al corpúsculo.

Cuando se aplican estímulos de manera constante y duración similar, se observa que la frecuencia de los potenciales de acción de las fibras nerviosas decrece, este fenómeno se denomina “adaptación”. Sin embargo, esto no sucede en todos los tipos de receptores, ya que sabemos que los termorreceptores y los nociceptores no se adaptan o si lo hacen es de manera muy lenta.

c) Codificación de los Estímulos

La piedra angular sobre la que descansa la neurofisiología, es la “doctrina de las energías nerviosas específicas” postulada por Müller en el siglo XIX y que establece que la cualidad de una sensación no está en la energía específica del estímulo, sino en la vía o la fibra nerviosa estimulada. Además, con independencia del lugar donde sea estimulada una vía sensorial en su camino hacia la corteza cerebral, la sensación será referida al lugar del organismo donde se sitúa el receptor. A este fenómeno se le denomina ley de la proyección, la cual ha sido confirmada a partir de los trabajos de estimulación eléctrica de la corteza, en pacientes durante intervenciones neuroquirúrgicas.

Aunque aún queda mucho por descubrir respecto a cómo el cerebro codifica la información sensorial, conocemos las claves de la decodificación de los cuatro atributos básicos de los estímulos sensoriales: localización, intensidad, duración y cualidad.

- **Localización (código topográfico).** Con excepción del gusto y del olfato los sistemas sensoriales están organizados anatómicamente de modo que preservan la organización espacial de los mapas de superficies receptoras. Estos mapas neuronales son la clave de nuestra capacidad para localizar estímulos con precisión. La localización de un estímulo táctil o visual se codifica por lo tanto por la distribución de neuronas activas entre toda la población de neuronas sensoriales organizadas topográficamente.

- **Intensidad (código de frecuencias y código poblacional).** La información sobre la intensidad del estímulo se transmite por códigos de frecuencia de población. La frecuencia de descarga de una neurona sensorial primaria, es decir, el número de potenciales de acción por unidad de tiempo, aumenta con la intensidad del estímulo. Esta propiedad de las fibras sensoriales subyace al código neural para la intensidad del estímulo denominado código de frecuencia. La relación entre fuerza del estímulo y frecuencia de descarga, subyace a la relación entre la fuerza de un estímulo y la intensidad con la que es percibido.

No obstante, el rango de intensidad del estímulo a las que puede responder una neurona sensorial primaria está limitado por la capacidad de transducción de la célula (por ejemplo, el número de canales) y las propiedades conductoras del axón (por ejemplo, el período refractario). Aunque la respuesta de una fibra sensorial primaria tiene un límite superior por encima del cual la tasa de descarga no puede aumentar más, la intensidad máxima del estímulo que una neurona puede codificar es mucho más baja que la intensidad máxima que puede registrar el sistema sensorial en su totalidad o que ese organismo puede sentir. Esto es debido a que el estímulo activa más de un receptor, cuanto más fuerte es un estímulo, mayor es el número de receptores que se activan. Así, además de la frecuencia de descarga de las neuronas sensoriales individuales, el tamaño de la población de neuronas que responden proporciona también un código neural, denominado código

de población, para la intensidad del estímulo. Los códigos de frecuencia y de población los utilizan también los sistemas motores, en los que el tamaño de la población de motoneuronas activas y su frecuencia de descarga determina la fuerza de la contracción muscular.

- **Duración.** La información acerca de la duración del estímulo se codifica por los patrones de descarga de los receptores de adaptación lenta y de adaptación rápida. Puede medirse por tanto de dos modos: por la descarga de los receptores de adaptación rápida que definen el inicio y la terminación del estímulo, o por la respuesta de los receptores de adaptación lenta.

- **Cualidad o modalidad sensorial (código lineal o de la línea marcada).** La especificidad del receptor define la modalidad de toda la vía sensorial, desde el receptor al córtex, y subyace al mecanismo de codificación más importante para la modalidad del estímulo, el código de línea marcada. El que una persona sienta “dolor” o “tacto” depende de qué receptores ha excitado el estímulo y de las conexiones que el receptor establece en el sistema nervioso central. De este modo, la excitación de un receptor concreto por un estímulo evoca siempre la misma sensación (Ley de la energía específica de los nervios de Müller).

Somestesia

La Somestesia comprende cuatro modalidades sensoriales: tacto (estimulación mecánica de la piel), termocepción (temperatura), nocicepción (dolor) y cinestesia o propiocepción (información sobre la posición y movimiento del cuerpo). Sus receptores están distribuidos por todo el cuerpo y así ofrecen información al encéfalo tanto de su superficie (sentidos cutáneos), como del interior (sentidos orgánicos) y posición del mismo (kinestesia o cinestesia).

a) Receptores

La piel, que es el órgano sensorial más grande que tenemos, contiene fundamentalmente mecanorreceptores (sensibles a la deformación física) y terminaciones nerviosas libres a través de las que percibimos fundamentalmente dolor y temperatura. Son mecanorreceptores (Tabla 2):

- los receptores del *folículo piloso*. A través de ellos percibimos el desplazamiento del vello.

- los *corpúsculos de Meissner*. Sensibles a ligeras deformaciones de la piel, son receptores de adaptación rápida (responden al inicio y cese de la estimulación), a través de los cuales percibimos el contacto inicial de objetos y el desplazamiento ligero sobre la piel.

- los *discos de Merkel*. Sensibles a ligeras deformaciones de la piel, son receptores de adaptación lenta (producen una respuesta constante mientras dura la estimulación) y a través de ellos constatamos la presencia táctil de un objeto.

- los *corpúsculos de Pacini*. Son receptores de adaptación rápida y de gran tamaño, que se sitúan en capas profundas de la dermis y son especialmente sensibles a los cambios rápidos de presión.

- los *corpúsculos de Ruffini*. Situados también en capas profundas de la dermis, son receptores de adaptación muy lenta, y por lo tanto especialmente sensibles para indicar estados continuos de deformación de la piel (presión constante).

Mecanoreceptor	Ubicación	Función	Adaptación
Corpúsculos de Paccini	Nivel Profundo de hipodermis e intramuscular	Detecta presión y Vibración (Cambios rápidos del estímulo). Mala localización del estímulo.	Muy Rápida
Terminación libre	Debajo de Epidermis	Picor calor y dolor y frío.	Rápida y Lenta
Discos de Merkel (Órgano receptor de IGGO)	Debajo de Epidermis. Piel no vellosa	Deformación mecánica continua de la piel, textura	Lenta
Corpúsculo de Meissner	Papilas dérmicas. Punta de los dedos, lengua, labios. Piel no vellosa.	Tacto discriminativo, vibración de baja frecuencia, detecta movimiento de objetos en la piel. <u>Identifican textura.</u>	Rápida
Órgano de Ruffini	Profundos, Dermis. Piel Velloso	Presión continua, Peso, Tacto, Rotación de articulaciones.	Lenta
Receptor en Diana del Folículo Piloso	Folículo Piloso	Contacto inicial de los objetos con la piel. (velocidad y dirección)	Rápida

Tabla 2. Tipos de mecanoreceptores. Tabla de los autores

b) Transducción o transformación de la energía mecánica en potencial de acción.

La estimulación de estos receptores provoca la apertura de canales iónicos, de manera que la ramificación periférica de estas neuronas responde con un cambio en el potencial de reposo. Los somas de estas neuronas se localizan en los ganglios de la raíz dorsal de los nervios espinales. Cuando la amplitud del potencial alcanza el umbral de la zona de disparo se genera un potencial de acción que se transmite al SNC (Figura 3).

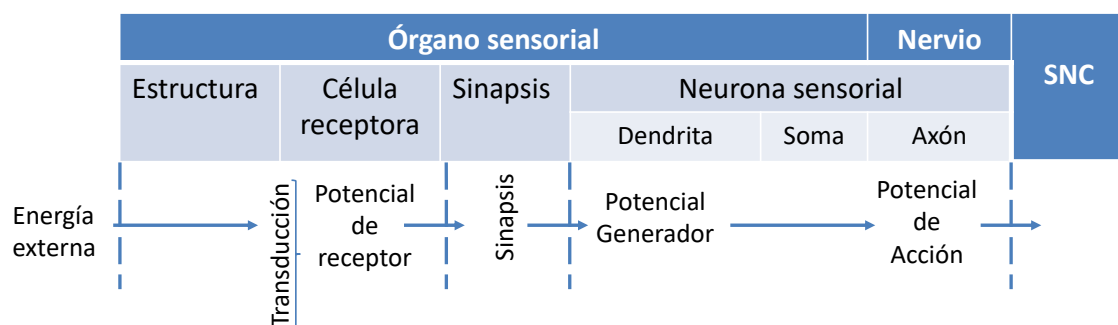


Figura 3. Representación esquemática de la transducción. Imagen de los autores

c) Vías Somatosensoriales

Por un lado, la información somatosensorial del tronco y extremidades se transmite desde los receptores hacia la médula espinal a través de las neuronas del ganglio de la raíz dorsal. Por otro lado, la información somatosensorial del rostro y de la cabeza se transmite desde los receptores correspondientes a través del nervio trigémino (par V), a los núcleos del trigémino. Finalmente, desde la médula espinal y los núcleos del trigémino, estos axones alcanzan ordenadamente la

corteza somatosensorial del encéfalo, representando con precisión el mapa de la superficie corporal (organización somatotópica).

La información somatosensorial del tronco y extremidades alcanza el encéfalo a través de dos sistemas:

- **El Sistema Lemniscal** que transmite información táctil precisa e información propioceptiva.

El axón de la neurona primaria (cuyo soma se localiza en los ganglios de la raíz dorsal) asciende por la columna dorsal y hace sinapsis en la sustancia gris ipsilateral de los núcleos del bulbo raquídeo (núcleos grácil y cuneado); el axón de la neurona de segundo orden decusa (en el bulbo pasa al otro lado) y sinapta en el tálamo; y la neurona de tercer orden llega a la corteza somatosensorial primaria.

- **El Sistema Anterolateral** que transmite información sobre dolor y temperatura.

El axón de la neurona primaria (cuyo soma se localiza en los ganglios de la raíz dorsal) hace sinapsis en la sustancia gris ipsilateral de la médula espinal; el axón de la neurona de segundo orden decusa (en la médula) y sinapta en diferentes lugares del tronco del encéfalo; y la neurona de tercer orden llega a la corteza somatosensorial.

Por otro lado, la información táctil del rostro y cabeza alcanza el encéfalo través del lemnisco trigeminal y los tractos trigeminotalámicos. El tálamo es el centro de relevo de esta información (núcleo ventral posteromedial), antes de alcanzar la corteza somatosensorial primaria.

d) Corteza Somatosensorial

La corteza somatosensorial refleja la densidad de las aferencias recibidas de la superficie de todo el cuerpo en el denominado homúnculo sensorial. Existe un lugar preciso en la corteza somatosensorial para la recepción de las señales nerviosas que llegan desde las diferentes partes del cuerpo (organización somatotópica). La corteza somatosensorial la forman dos áreas situadas en la región anterior del lóbulo parietal: la corteza somatosensorial primaria, y la corteza somatosensorial secundaria. Además, estas dos regiones envían proyecciones a la corteza parietal posterior (corteza de asociación somatosensorial), donde la información somatosensorial se elabora más, y se integra con información visual.

Tema 2. Sistema auditivo y equilibrio. Descripción anatomofisiológica. Psicofísica de la audición. Vías y centros auditivos. Sistema vestibular. Actividad postural.

El sonido se convierte en sensación (sensación auditiva) en el oído. En el oído se distinguen tres partes:

Oído externo. Está formado por el canal auditivo externo, que discurre desde las orejas hasta el tímpano.

Oído medio. Canal auditivo comprendido entre el tímpano y la cóclea, y que unen una cadena de tres huesecillos: el martillo, el yunque y el estribo.

Oído interno. Contiene el laberinto, formado por el aparato vestibular (equilibrio) y la cóclea (audición).

Audición

a) Receptores

Los receptores de la audición son mecanorreceptores localizados en el interior de la cavidad timpánica, dentro de una estructura en forma de caracol denominada cóclea. El hueco interior de la cóclea está dividido en tres canales (*vestibular y timpánico* y entre las dos, el canal *coclear*), separados por dos membranas, la *vestibular* y la *basilar*. El canal vestibular y timpánico están llenos de un líquido llamado perilinfa, mientras que el canal coclear está bañado por la endolinfa. Dentro del canal coclear se localiza otra membrana, la tectorial que sólo llega hasta la mitad del conducto y cubre el órgano de Corti. El órgano de Corti es el órgano receptor auditivo y lo forman la membrana basilar, las células ciliadas y la membrana tectorial. Las células ciliadas del órgano de Corti están ancladas en la membrana basilar y las terminaciones de algunos de los cilios se unen a la membrana tectorial. Las ondas sonoras mueven la membrana basilar con relación a la tectorial doblando los cilios de las células ciliadas, lo que genera la apertura de canales y la transducción de la energía mecánica en excitación eléctrica del nervio auditivo.

b) Vías neurales de la audición y codificación de la información

El órgano de Corti envía información al encéfalo a través de la rama coclear del par vestibulococlear (VIII). Esta información llega a núcleos cocleares (bulbo) y de ahí se transmite al complejo superior de la oliva (bulbo). Las neuronas de este complejo proyectan en los colículos inferiores del mesencéfalo a través del lemnisco lateral. Desde allí surgen proyecciones hasta el tálamo (cuerpos geniculados mediales) quienes a su vez proyectan en la corteza auditiva (lóbulo temporal), que permite el reconocimiento de la fuente de un sonido.

Equilibrio

a) Receptores

El aparato vestibular lo forman *tres canales semicirculares* y dos estructuras: *el sáculo y el utrículo*. Los canales terminan en una ampolla, dentro de la cual se localiza la cresta ampular, donde se encuentran algunos receptores vestibulares (giros de la cabeza). En el utrículo y en el sáculo se encuentra la mácula, donde también se ubican células receptoras (posición y aceleración de la cabeza). Los receptores vestibulares son células ciliadas en contacto sináptico con las ramificaciones de una neurona sensorial vestibular y con neuronas del tronco del encéfalo.

b) Vías neurales del equilibrio y codificación de la información

Las células ciliadas forman sinapsis con dendritas de neuronas bipolares de la rama vestibular del nervio vestibulococlear (par VIII). Desde aquí, la mayoría de la información llega a núcleos vestibulares del bulbo (algunos axones proyectan directamente en el cerebelo). Los núcleos vestibulares envían proyecciones al cerebelo, médula espinal, bulbo y protuberancia, además de algunos núcleos implicados en el movimiento ocular y a la corteza temporal.

Tema 3. Sentidos químicos. El olfato: vías olfatorias y codificación de la información. El gusto: órganos receptores, vías y codificación de la información

Olfato

a) Receptores

Son neuronas bipolares ubicadas en el epitelio olfatorio. Los cuerpos de estas neuronas se localizan en la mucosa olfatoria de la lámina cribiforme o cribosa (hueso de la base rostral del cerebro). Por un lado, una proyección dendrítica con múltiples cilios penetra en el moco, donde las moléculas olorosas se disuelven y estimulan los receptores. Por otro lado, los axones ascienden a través del hueso por pequeños agujeros de la lámina cribiforme.

b) Vías neurales del Olfato y codificación de la información

Cada célula receptora envía un único axón al bulbo olfatorio, donde hace sinapsis con las células mitrales. Los axones de las células mitrales viajan al resto del cerebro a través de los tractos olfatorios que proyectan sobre la corteza olfatoria primaria, situada en la corteza piriforme. Los axones de las neuronas de la corteza piriforme proyectan a su vez sobre el hipotálamo y la corteza orbitofrontal. La percepción de un olor particular por parte del cerebro se debe al reconocimiento de diferentes patrones de actividad.

Gusto

a) Receptores

Aunque existen receptores gustativos (*botones gustativos*) en el paladar, garganta, laringe y faringe, la mayor parte se localizan en las papilas gustativas de la lengua. En función de la forma que adoptan y de su ubicación, las papilas gustativas pueden ser: fungiformes (2/3 anteriores de la lengua), foliadas (porción lateral posterior de la lengua), o circunvaladas (1/3 posterior de la lengua). En el interior de las papilas se hallan los botones gustativos que contienen las microvellosidades que proyectan hacia la saliva las células gustativas.

b) Vías neurales del Gusto y codificación de la información

Las células gustativas hacen sinapsis con las neuronas sensoriales que transmiten información gustativa al encéfalo a través de los pares craneales VII, IX y X. La primera estación de relevo es el bulbo raquídeo (núcleo del tracto solitario) y más tarde el tálamo (núcleo ventral medial posterior), desde donde la información gustativa alcanza la corteza gustativa primaria (corteza frontal insular y opercular). Las neuronas de la corteza gustativa primaria proyectan en la secundaria, localizada en la corteza orbitofrontal lateral caudal.

Tema 4. La visión: El ojo y las vías ópticas. Codificación de la información

Visión

El sistema visual es probablemente el sistema sensorial más importante en los seres humanos y su pérdida supone una severa limitación. Quizá por ello ha sido el sistema sensorial que ha recibido mayor atención por parte de psicólogos, anatomistas y fisiólogos. Con ellos localizamos, enfocamos y seguimos los diferentes estímulos visuales.

a) Receptores

El procesamiento de la información visual comienza en la retina donde se encuentran unas células sensibles a la luz (fotorreceptores), denominadas conos y bastones.

Conos y bastones. Los conos son responsables de la visión en color y se concentran fundamentalmente en la fóvea, región de la retina con mayor agudeza visual. Los bastones, más sensibles a la luz, se localizan fundamentalmente en la periferia de la retina y son responsables de la visión acromática. En situación de oscuridad estos fotorreceptores liberan glutamato.

Células bipolares. Los conos y bastones sinaptan con una segunda capa celular: las células bipolares. Estas células tienen campos receptivos concéntricos, y se dividen en dos: las que responden al glutamato hiperpolarizándose (*Células de centro On*; en ausencia de luz están hiperpolarizadas) y aquellas que responden al glutamato despolarizándose (*Células de centro Off*; en ausencia de luz están despolarizadas).

Células ganglionares. Las células bipolares hacen sinapsis con las células ganglionares que forman el nervio óptico. Como en el caso de las células bipolares, las células ganglionares muestran también campos receptivos concéntricos, y se dividen en dos: de centro *on* y de centro *off*.

Además, existen un grupo de células que transmiten esta información en dirección paralela a la superficie de la retina, combinando así los mensajes de las células anteriores, son las células horizontales y amacrinas.

b) Vías neurales de la visión y codificación de la información (Figura 4).

El nervio óptico se cruza formando el quiasma óptico (la hemirretina nasal proyecta contralateralmente y la temporal ipsilateralmente), y las fibras del quiasma óptico proyectan en núcleos de relevo del tálamo: principalmente en el núcleo geniculado lateral (también en los colículos superiores del mesencéfalo).

El cuerpo geniculado lateral del Tálamo se organiza en 6 capas, tres de ellas reciben entradas del ojo contralateral (1, 4 y 6), y otras tres del ojo ipsilateral (2, 3 y 5). Finalmente, los axones de los cuerpos geniculados laterales forman la radiación óptica (parte de la corona radiada), proyectando a la corteza visual primaria (V1) en el lóbulo occipital. Además de la corteza visual primaria existen otras áreas visuales, las áreas visuales secundarias (V2, V3, V4 y V5) que procesan diferentes aspectos de la información visual, y la corteza de asociación que se encarga del

procesamiento superior de información visual (corteza parietal posterior y corteza temporal inferior).

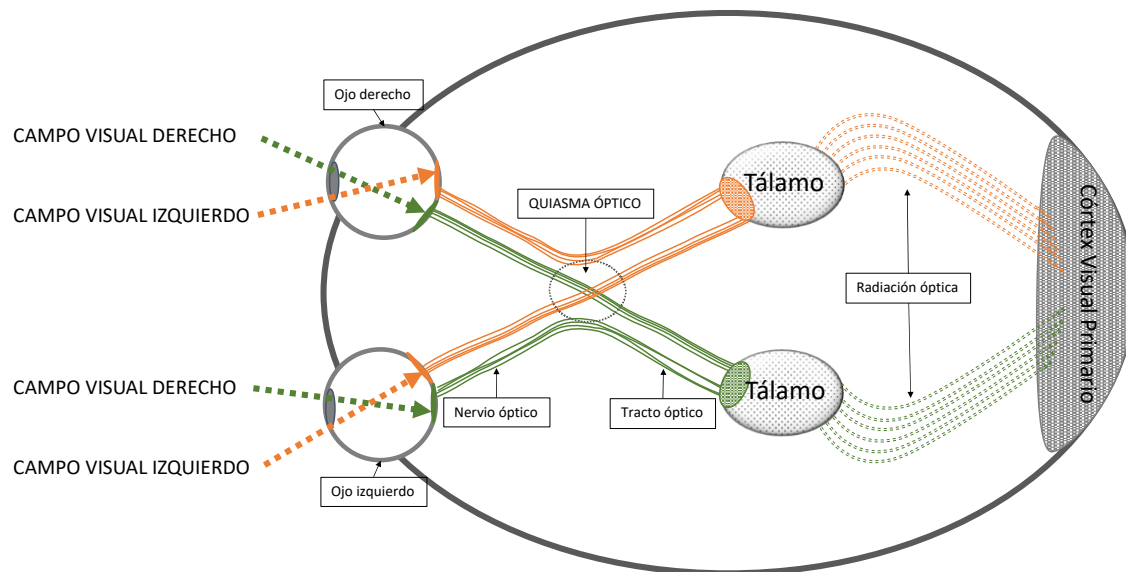


Figura 4. Representación de la vía visual. Imagen de los autores

Tema 5. El sistema motor: Localización cerebral de los centros motores

En el apartado anterior hemos visto como los distintos sistemas sensoriales transforman la energía física en señales químicas neurales que producirán los potenciales de acción. Ahora veremos como el sistema motor, traduce las señales químicas neurales en fuerzas contráctiles, con el fin de producir el movimiento. La médula y el encéfalo controlan los movimientos, la postura y el equilibrio. Para ello, la energía bioquímica (la energía procedente del metabolismo de los alimentos y de la respiración) se ha de transformar en energía mecánica. Esta transformación se debe a la facultad de ciertas proteínas musculares de alargarse y contraerse de modo reversible. Puesto que la contracción de dichas proteínas se inicia por un impulso nervioso, el sistema nervioso y el muscular se hallan íntimamente asociados, recibiendo en conjunto el nombre de **sistema neuromuscular**. En las siguientes páginas será descrito la estructura de los músculos, su sistema de contracción y la relación entre el sistema nervioso y los músculos.

Los Músculos

El tejido muscular está constituido por células especializadas en cambiar de forma. Este cambio se lleva a cabo acortando su longitud. Cuando las células musculares se unen entre sí, o a otros tejidos del cuerpo, se organizan en una estructura que denominamos músculo. Los músculos están formados por:

- (a) *células musculares* (las unidades contráctiles de los músculos),
- (b) *tejido conjuntivo* (envoltura denominada aponeurosis y que mantiene unidas las células musculares), y

(c) *tejido vascular* (proporciona los nutrientes necesarios para su funcionamiento, y elimina los residuos).

El modo en el que las células musculares se han especializado depende en gran medida de la contracción exigida, así como del grado de dependencia del sistema nervioso. De este modo es posible distinguir tres tipos de tejido muscular: *estriado, liso y cardíaco* (Figura 5).

- **Estriado, voluntario o esquelético:** tejido muscular insertado en huesos o aponeurosis (esquelético), con bandas transversales regulares (estriado), y compuesto por células multinucleadas largas y cilíndricas cuya acción depende de los impulsos recibidos desde el SNC (voluntario).
- **Músculo estriado, involuntario o cardíaco:** Se forma en las paredes del corazón y en las paredes de los vasos sanguíneos principales adyacentes. Las células forman uniones terminales altamente especializadas denominadas discos intercalados que facilitan la conducción del impulso nervioso.
- **Músculo liso involuntario:** Se encuentra en las paredes de las vísceras huecas y en la mayor parte de los vasos sanguíneos. Sus células son fusiformes y no presentan estriaciones, ni un sistema de túbulos T.

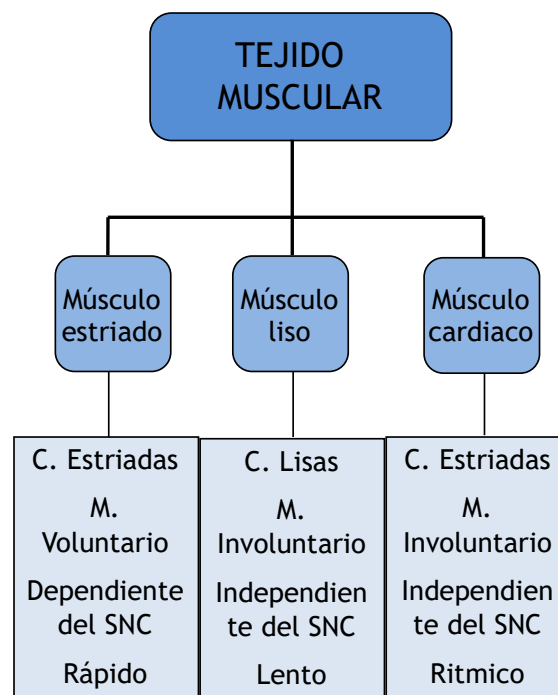


Figura 5. Tipos de tejido muscular. Imagen de los autores

Musculatura estriada

El músculo estriado, esquelético o somático es el que más rápidamente se contrae. Sin embargo, no puede mantener las contracciones durante largo tiempo, al contrario que la musculatura lisa o cardíaca. Su acción depende de los impulsos recibidos desde el SNC, a través de los nervios motores del sistema periférico.

Las células del músculo estriado están orientadas en el sentido del eje longitudinal y están unidas entre sí por tejido conjuntivo que conecta con los tendones en ambos extremos del músculo. Así, el acortamiento de las células individuales ejerce una tracción en los tendones y actúa acortando el músculo. Los tendones están fijados por sus dos extremos, lo cual permite flexionar o extender los brazos, las piernas..., etc. Veamos como ocurre esto.

Los músculos se disponen en parejas contrapuestas, que se denominan **extensores** (permiten la extensión de los miembros y del tronco, y se les denomina también *músculos antigravitatorios*) y **flexores**. Si un flexor es un músculo agonista para un movimiento en concreto (flexionar el brazo), el músculo extensor que realiza el movimiento opuesto (extensión del brazo), es un músculo antagonista con respecto al primer movimiento. Así, un músculo antagonista (el extensor del brazo, por ejemplo) debe relajarse para que el agonista (flexor del brazo) realice el movimiento. Estos dos tipos de músculos están inervados por el sistema nervioso a través de los nervios motores del sistema periférico. El SNC está dispuesto de tal modo que cuando un músculo agonista es excitado, su antagonista es inhibido: este fenómeno recibe el nombre de **Inervación Recíproca**.

En los músculos encontramos además dos tipos de fibras:

(a) **fibras musculares extrafusales**: que permiten la función motora del músculo al ser inervadas por neuronas motoras alfa, y

(b) **fibras musculares intrafusales**: que permiten la función sensorial del músculo (propiocepción), a través de receptores sensoriales (movimiento: *Corpúsculos de Ruffini* y *Pacini*; posición: *Corpúsculos de Ruffini*; tensión: *Órganos de Golgi*) cuyas terminaciones nerviosas proceden de las motoneuronas gamma y beta. Las fibras intrafusales se agrupan en husos en el interior de los músculos, en paralelo con las fibras musculares motoras (extrafusales).

a) *Estructura del músculo esquelético*

Los músculos esqueléticos están constituidos por células alargadas: las fibras musculares. La membrana celular de las fibras musculares se denomina *sarcolema*. Cada fibra muscular está compuesta de multitud de *miofibrillas*. El corte longitudinal de una miofibrilla, muestra bandas oscuras (A) y pálidas (I) alternas. En medio de la banda I se encuentra una zona más oscura, la *estría Z*. La región de una miofibrilla incluida entre dos *estrías Z* sucesivas representa un *sarcómero*, la unidad contráctil más pequeña de la fibra muscular.

Las miofibrillas están formadas por dos tipos de filamentos de proteína. Los filamentos gruesos formados por moléculas de miosina (de un tono más oscuro), y los filamentos finos por moléculas de actina. En estado de relajación, los filamentos de actina de un sarcómero apenas se superponen a los filamentos de actina del sarcómero vecino. Sin embargo, en estado contraído, los filamentos de actina se superponen mucho unos a otros. Es esta capacidad de los filamentos de actina para deslizarse hacia dentro, entre los filamentos de miosina, y, de superponerse unos a otros, lo que constituye la base del proceso de contracción.

Las miofibrillas están rodeadas por las estructuras que forman el denominado *sistema Sarcotubular*: el Sistema T y el Retículo Sarcoplásmico. El sistema T de túbulos transversales, forma una rejilla perforada por las miofibrillas. El espacio entre los dos estratos del sistema T, es

una extensión del espacio extracelular. El retículo sarcoplásmico forma una cortina irregular alrededor de cada una de las miofibrillas, llenando casi por completo el espacio entre las miofibrillas y puede concebirse como una gran red de canales interconectados. Este retículo mantiene contactos con el sistema T que, en el músculo esquelético de los mamíferos, está situado en la unión de las bandas A e I. En estas uniones, la aparición del sistema T, con retículo sarcoplásmico a cada lado, ha llevado a usar el término de Triadas musculares para describir el sistema de cisternas tubulares paralelas situadas en las uniones de las bandas A e I; una cisterna de retículo sarcoplásmico, una de sistema T, y otra de retículo sarcoplásmico. Por lo tanto, existen dos planos de estructuras tubulares en cada sarcomero. La función del sistema T es la transmisión rápida del potencial de acción desde la membrana celular, o sarcolema, a todas las fibrillas contenidas en el músculo. El retículo sarcoplásmico está relacionado con los movimientos del Ca^{2+} y el metabolismo muscular. Los túbulos T contienen líquido extracelular.

b) Mecanismo de acción del músculo esquelético (Figura 6)

Excitación de la fibra muscular. La unión neuromuscular es la zona de contacto entre una terminación axonal motora y una fibra muscular. Las fibras musculares están inervadas por fibras motoras α o motoneuronas α . Cada motoneurona inerva varias fibras musculares que activa de manera sincrónica.

Cuando un impulso nervioso llega a la unión neuromuscular, se libera acetilcolina, que actúa sobre la membrana plasmática haciéndola permeable a los iones Na^+ . La rápida entrada de Na^+ crea un potencial de acción en la unión neuromotriz llamado potencial de placa terminal o motora. Si este potencial es de intensidad suficiente, inicia un impulso que se desplaza en ambas direcciones a lo largo de toda la membrana de la fibra muscular, a una velocidad de 5 m/s.

Transmisión del impulso al interior de la fibra muscular. Cuando el potencial de acción se difunde sobre la superficie de una fibra muscular, la corriente eléctrica penetra por las estructuras tubulares especiales hacia las partes más internas de la fibra, ya que el líquido extracelular que circula por los túbulos del sistema T, permite la conducción iónica.

Liberación de los iones calcio por las cisternas. La corriente eléctrica que fluye a través de los túbulos T alcanza el interior de las cisternas de los tubos longitudinales. Esto provoca la liberación de iones Ca^{2+} desde las cisternas hacia las miofibrillas. Estos iones Ca^{2+} son los responsables de la contracción miofibrilar. La contracción de la fibra muscular esquelética tras un solo potencial de acción apenas dura una pequeña fracción de segundo, ya que después de la liberación de iones calcio hacia la miofibrilla, las paredes de los tubos longitudinales comienzan inmediatamente el transporte activo de dichos iones hacia el interior de las mismas, es decir, nuevamente hacia el líquido endoplásmico. Completar este proceso solo requiere unas milésimas de segundo en los músculos esqueléticos de acción rápida como los del ojo, y unas centésimas de segundo en los de acción lenta. Durante el tiempo en el que los iones calcio se hallan en cantidad suficiente en las miofibrillas es cuando la fibra muscular persiste contraída. Solo se requieren cantidades mínimas de iones calcio para causar contracción.

Proceso contráctil. Los filamentos de actina y miosina se deslizan a modo de pistones, penetrando los filamentos de actina entre los de miosina (sin cambiar de longitud). Aunque todavía no conocemos bien el mecanismo de la contracción muscular, sabemos que: (a) es desencadenada por la interacción de filamentos de actina y miosina, (b) que se necesita la intervención de iones

calcio para tal desencadenamiento y (c) que el ATP se desintegra en ADP durante el proceso, liberándose así la energía necesaria para provocar la contracción.



Figura 6. Esquema del proceso de contracción y relajación muscular. Imagen de los autores

La porción más pequeña de un músculo que es capaz de contraerse en respuesta a una sola motoneurona se denomina *Unidad Motriz (o unidad motora)*. Una unidad motora está formada por una motoneurona (neurona motora) situada en la médula espinal, su prolongación (axón) que avanza en el nervio periférico y el conjunto de las fibras musculares inervadas por la motoneurona. Es de especial importancia el hecho de que no todas las fibras musculares de una unidad motriz están juntas, sino que se diseminan en muchos fascículos, compuestos, cada uno, de algunas fibras de diferentes unidades motoras. A causa de ello la estimulación de una unidad motora causa una contracción general débil y no una contracción local intensa. Los músculos que deben regular movimientos muy finos suelen tener pocas fibras musculares en cada unidad motriz, lo que implica una ratio de fibras nerviosas/ fibras musculares muy alto. Así, mientras que los músculos oculares no tienen más de 10 fibras musculares por unidad motora. Los nervios posturales, que generalmente producen movimientos muy toscos, pueden inervar hasta 200 o más fibras musculares por unidad motriz. Existen dos tipos fundamentales de unidades motoras:

a) **Unidades motoras lentas:** que contienen fibras rojas de pequeño diámetro (fibras de tipo I), muy vascularizadas, con numerosas mitocondrias y poco glucógeno. Estas fibras se fatigan lentamente, por lo que se utilizan sobre todo en ejercicios poco enérgicos y prolongados.

b) **Unidades motoras rápidas:** que contienen fibras blancas de mayor diámetro (fibras de tipo II), poco vascularizadas, con pocas mitocondrias y mucho glucógeno. Estas fibras se fatigan rápidamente, por lo que se utilizan en ejercicios breves pero intensos.

A pesar de que ambos tipos de fibras musculares pueden coexistir (y habitualmente lo hacen) en un músculo determinado, cada unidad motora sólo tiene fibras musculares de un tipo.

La respuesta eléctrica de una fibra muscular a la estimulación repetida es como la del nervio. Sin embargo, debido a que el mecanismo contráctil no tiene periodo refractario, la estimulación repetida antes de que ocurra la relajación, provoca una activación adicional que se conoce como **suma de contracciones**. La estimulación rápidamente repetida antes de que aparezca relajación alguna provoca una contracción continua llamada **contracción tetánica**.

Los músculos esqueléticos pueden contraerse por un acto de voluntad. El estímulo procede entonces de los centros superiores del SNC y llega al músculo a través de los nervios motores. Si una lesión de estas estructuras impide la propagación de los impulsos desde la corteza cerebral al músculo, éste no se puede contraer voluntariamente y se dice que está paralizado. Mientras que un músculo paralizado o inmovilizado sufre *atrofia*, un músculo que se somete a un ejercicio vigoroso y continuado sufre *hipertrofia*.

Musculatura cardíaca

a) Estructura del músculo cardíaco

Las estrías en el músculo cardíaco son similares a las del músculo estriado. Aunque sus fibras están separadas como las fibras del músculo esquelético, las membranas de las fibras contiguas se funden a menudo, lo que facilita la transmisión del impulso de una fibra a otra. Las membranas forman una serie de pliegues paralelos entre sí, que se denominan discos intercalares (siempre se dan en las bandas Z). Estas estructuras proporcionan una fuerte unión entre las fibras, manteniendo la cohesión célula a célula, de manera que la acción de una unidad contráctil puede ser transmitida a lo largo de su eje a la siguiente. Debido a esto, el músculo cardíaco se comporta como si de una estructura única se tratara, aun no siéndolo. En resumen, cuando el músculo cardíaco es estimulado, todas las fibras responden en lugar de hacerlo solamente la que ha sido estimulada, como sucede en el músculo estriado.

b) Mecanismo de acción del músculo cardíaco

El mecanismo de la contracción del músculo cardíaco, es el mismo que el del esquelético. Sin embargo, el potencial de acción asociado a la contracción del músculo cardíaco es bastante distinto, ya que, en vez de llevarse a cabo en unos pocos milisegundos, el músculo cardíaco tarda por lo menos 200 ms. En el músculo cardíaco, el tiempo de repolarización decrece cuando crece la frecuencia cardíaca. Puesto que el músculo cardíaco es absolutamente refractario durante la mayor parte del potencial de acción, la respuesta contráctil está más allá de la mitad de su curso antes de que una nueva respuesta pueda ser iniciada. Por lo tanto, no puede presentarse tétanos del tipo que se observa en el músculo estriado.

El músculo cardíaco no está controlado por la voluntad, y aunque recibe fibras nerviosas que regulan su actividad, continúa contrayéndose rítmicamente si se denerva. La ritmicidad inherente por la que el músculo cardíaco se contrae espontáneamente se debe a la inestabilidad de su potencial de reposo. En lugar de permanecer fijo a -80 mV, la negatividad desciende lentamente hasta que llega un momento en el que la permeabilidad a los iones de Na⁺ ha aumentado tanto que se produce un flujo rápido que genera el potencial de acción. A la disminución lenta de la negatividad del potencial de reposo, entre dos potenciales de acción, se le denomina Prepotencial.

El músculo cardiaco se hipertrofia a consecuencia de un trabajo excesivo, pero a diferencia del esquelético y del liso, no se regenera cuando es lesionado. El área afectada por lesión se convierte en una cicatriz formada por tejido conjuntivo, que recibe el nombre de Infarto, y que nunca más podrá contribuir a la fuerza de la contracción.

Musculatura lisa

a) Estructura del músculo liso

El músculo liso se llama así debido a que las estrías transversales, tan patentes en los músculos cardiaco y estriado, no son tan marcadas. Sin embargo, existen también filamentos de actina y miosina (aunque desorganizados), y un retículo sarcoplásmico.

El músculo liso tiene la propiedad de no oponerse a la distensión contrayéndose, sino que es entonces cuando se relaja. Así, por ejemplo, cuanto más orina se acumula en la vejiga, tanto más se relaja la pared muscular lisa. Esta propiedad del músculo liso de relajarse en respuesta al estiramiento se denomina Acomodación o Plasticidad.

En general, el músculo liso se divide en: (a) *Músculo liso visceral*, que se encuentra principalmente en las paredes de las vísceras huecas, como los intestinos, el útero y los uréteres; y (b) *Músculo liso multiunitario*, que se encuentra en estructuras como el iris del ojo, donde ocurren contracciones graduadas y finas, y en las paredes de los vasos sanguíneos.

b) Mecanismo de acción del músculo liso

Tanto el potencial de acción como el potencial de reposo que acompaña la contracción del músculo liso son muy variables. Como en el caso del músculo cardiaco, después de la repolarización hay una lenta despolarización (prepotencial), que culmina con el disparo del potencial de acción. Así, el músculo liso también se contrae espontáneamente, y puede continuar contrayéndose y relajándose después de haber sido denervado completamente.

En muchos lugares del organismo el músculo liso está doblemente innervado por las dos divisiones del sistema nervioso autónomo: las fibras simpáticas postganglionares liberan noradrenalina y las parasimpáticas, acetilcolina. Estas sustancias alteran la ritmicidad inherente al músculo liso, pero de manera variable; así, mientras que en el músculo liso de los intestinos es la acetilcolina la que aumenta la contracción, (y la noradrenalina la disminuye), en el músculo liso de las arteriolas es la noradrenalina la que permite la contracción.

Por último, si bien el sujeto no suele tener control sobre el movimiento de la musculatura lisa (movimientos peristálticos intestinales), todos los animales aprenden a controlar algunos de sus músculos viscerales, como los del control de la vejiga o el recto.