

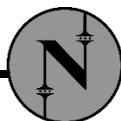
NEUROFISIOLOGÍA

CAT. 2

PROF. DR. ALBERTO IORIO

Primer Parcial

Bibliografía Obligatoria



CONTENIDOS

- Temas de Neurociencias Módulo 1.
- Temas de Neurociencias Módulo 2
(Parte 1).
- Temas de Neurociencias Módulo 2
(Parte 2).



TEMAS DE NEUROCIENCIAS
MÓDULO I: BASES GENERALES DE ORGANIZACIÓN
DEL SISTEMA NERVIOSO

ALBERTO YORIO

TEMAS DE NEUROCIENCIAS
MÓDULO I: BASES GENERALES
DE ORGANIZACIÓN DEL SISTEMA NERVIOSO

ALBERTO YORIO

Colección Psicología • Eudeba

 *Eudeba*

De Lellis, Martín

El proceso salud/enfermedad y sus emergentes desde una perspectiva compleja / Martín De Lellis y Schelica Mozobancyk. - 1a ed. - Buenos Aires : Eudeba, 2013.

96 p. ; 20x14 cm. - (Psicología - Eudeba)

ISBN 978-950-23-2134-9

1. Psicología. I. Mozobancyk, Schelica
CDD 150



Eudeba
Universidad de Buenos Aires

1º edición: septiembre de 2013

© 2013 Eudeba / Colección Psicología • Eudeba

Editorial Universitaria de Buenos Aires
Sociedad de Economía Mixta
Av. Rivadavia 1571/73 (1033) Ciudad de Buenos Aires
Tel: 4383-8025 / Fax: 4383-2202
www.eudeba.com.ar

Diseño de interior y cubierta: *Alessandrini & Salzman*

Impreso en la Argentina
Hecho el depósito que establece la ley 11.723



No se permite la reproducción total o parcial de este libro, ni su almacenamiento en un sistema informático, ni su transmisión en cualquier forma o por cualquier medio, electrónico, mecánico, fotocopia u otros métodos, sin el permiso previo del editor.

Índice

Prólogo	XX
Capítulo 1. Introducción a las neurociencias, por Alberto Yorio	XX
1. El papel de las neurociencias dentro del campo de la psicología	XX
1.1 Las neurociencias	XX
1.2 La cuestión mente - cerebro	XX
2. Hechos fundamentales de la historia de las neurociencias y sus relaciones con las grandes revoluciones científicas	XX
2.1 Breve historia de las neurociencias	XX
2.1.1 Antecedentes remotos y próximos de las neurociencias	XX
2.2 Aportes de otras ciencias al desarrollo de la psicología y las neurociencias	XX
3. El objeto de la Neuro-fisiología y su relación otras ciencias	XX
3.1 Neuro-fisiología	XX
4. La neuro-fisiología y el papel de la investigación animal	XX
4.1 Método y técnicas de la neuro-fisiología	XX
4.2 Importancia de la investigación con animales	XX
Capítulo 2. Filogenia del sistema nervioso, por Andrés J. Lemoine	XX
1. El sistema nervioso como parte de los sistemas de control del organismo	XX

2. Origen del sistema nervioso	XX
3. Características generales de organización del sistema nervioso en vertebrados e invertebrados y concepto de continuidad	XX
3.1 Evolución del sistema nervioso en invertebrados	XX
3.2 Evolución del sistema nervioso en vertebrados	XX
4. Semejanzas y diferencias de organización del sistema nervioso entre vertebrados. Conceptos de analogía y homología	XX
4.1 Organización del sistema nervioso en vertebrados no mamíferos y mamíferos	XX
4.2 La organización del sistema nervioso en primates y otros mamíferos	XX
4.3 La organización del sistema nervioso en primates no humanos y humanos	XX
5. Formas de evolución del sistema nervioso y sus relaciones con la evolución del comportamiento	XX
 Capítulo 3. Ontogenia del sistema nervioso, por Pilar Kufa	 XX
1. Etapas del desarrollo del sistema nervioso central (SNC)	XX
1.1 Estadio pre-natal	XX
1.2 Estadio post-natal	XX
2. Procesos de desarrollo del sistema nervioso	XX
2.1 Procesos de la etapa temprana del estadio pre-natal	XX
2.2 Procesos de las etapas intermedia y tardía del estadio pre-natal	XX
2.3 Procesos del desarrollo post-natal del SNC	XX
3. Concepto de interacción genética y ambiental	XX
3.1 Influencia de la experiencia sobre el desarrollo de estructura y función del sistema nervioso. Concepto de plasticidad	XX
4. Alteraciones del desarrollo del SNC: genéticas y adquiridas	XX
4.1 Trastornos del desarrollo del SNC	XX

Capítulo 4. Anatomía del sistema nervioso, por Alfredo Chaves	XX
1. Centros y vías nerviosas	XX
1.2 Divisiones del sistema nervioso	XX
2. Eje neuro-encefálico	XX
2.1 Médula espinal	XX
2.2 Tronco cerebral	XX
2.3 Cerebelo	XX
2.4 Diencefalo	XX
2.5 Cerebro	XX
3. Cavidades del sistema nervioso	XX
4. Cubiertas del sistema nervioso	XX
4.1 Espacios externos del sistema nervioso	XX

Capítulo 5. Compartimentos y metabolismo cerebral, por Alberto Yorío	XX
1. Los compartimentos del cerebro	XX
2. El líquido cefalorraquídeo	XX
3. Naturaleza y función de la barrera hemato-encefálica	XX
4. Características de la circulación cerebral y su regulación	XX
4.1 Sistema de las arterias carótidas	XX
4.2 Sistema de las arterias vertebrales	XX
5. Metabolismo cerebral, consumo de oxígeno y flujo sanguíneo cerebral	XX
5.1 Regulación de la circulación cerebral	XX
5.2 Técnicas de imágenes del funcionamiento cerebral	XX

Capítulo 6. Histología del sistema nervioso, por Viviana Mandich	XX
1. Las células del sistema nervioso	XX
2. La neurona	XX
2.1 La neuroglía	XX
3. Modos de agrupación	XX
4. Modos de conexión	XX

Capítulo 7. Neurotransmisión sináptica, por Viviana Mandich	XX
1. Concepto de sinapsis	XX
2. Tipos de sinapsis	XX
3. Sinapsis químicas	XX
3.1 Estructura de la sinapsis química	XX
3.2 Clasificación funcional de las sinapsis químicas	XX
3.3 Clasificación morfológica de las sinapsis químicas	XX
4. Etapas de la neurotransmisión sináptica	
4.1 Síntesis de los neurotransmisores	XX
4.2 Liberación de los neuro-transmisores	XX
4.3 Unión del neuro-transmisor a los receptores post-sinápticos	XX
4.4 Acción generadora de potenciales post-sinápticos por la neuro-transmisión	XX
4.5 Mecanismos de inactivación del neuro-transmisor	XX
 Capítulo 8. Fisiología neuronal, por Jorge Brun	 XX
1. Introducción	XX
2. Potenciales eléctricos en las células nerviosas	XX
3. Movimientos iónicos	XX
4. Predicciones	XX
5. Potenciales de acción	XX
6. Una cuestión de voltaje	XX
7. Reconstruyendo el potencial	XX
8. Larga distancia	XX

Capítulo 1

Introducción a las neurociencias

Alberto Yorio

1. El papel de las neurociencias dentro del campo de la psicología

1.1 Las neurociencias

Las neurociencias forman parte de la psicología. Esta inclusión se pone en evidencia de varias maneras: algunas corrientes fundadoras de la psicología tuvieron un origen común con las neurociencias (ver abajo). Además, los psicólogos han tenido y tienen en la actualidad un rol relevante en el desarrollo de las neurociencias, que se manifiesta en la dirección de institutos y programas de investigación en neurociencias de la mayoría de los países. Diversas materias relacionadas con neurociencias se incluyen en la formación de grado de los psicólogos y son exigidas para su acreditación por instituciones y asociaciones de psicología nacionales e internacionales. Finalmente, algunas disciplinas, como la neuro-psicología, constituyen una incumbencia especial del psicólogo profesional.

Las neurociencias del comportamiento son un conjunto de disciplinas que comparten un objetivo común: el estudio de los mecanismos biológicos del comportamiento. La psicología no encuentra en las observaciones y enunciados de las neurociencias argumentos reduccionistas, sino instrumentos de teoría e intervención.

Algunas de las disciplinas científicas que conforman las neurociencias informan sobre el carácter inter-disciplinario de las

mismas: la biología del comportamiento es la ciencia de las bases biológicas del comportamiento animal y humano. Tradicionalmente se distinguen dos tipos de bases biológicas: *las causas próximas*, o mecanismos orgánicos por los que opera el sistema nervioso, y *las causas últimas*, o variantes (mecanismos adaptativos) por los cuales las funciones orgánicas que influyen sobre el comportamiento han sido establecidas por la selección natural.

La psicología comparada y la etología son ciencias del comportamiento animal (el comportamiento humano incluido) en la perspectiva de la teoría de la evolución. La psicología fisiológica o psico-fisiología es la ciencia de las correlaciones entre los hechos psicológicos, los fenómenos fisiológicos y de sus posibles determinantes. La neuro-psicología es el estudio y la práctica asistencial de las relaciones anatomo-clínicas entre el cerebro y el comportamiento, en especial de las habilidades cognitivas humanas. La neurología de la conducta y la psico-fisiopatología son disciplinas dedicadas al estudio y práctica asistencial de los trastornos del comportamiento humano en los cuales existen evidencias de sus determinantes biológicos, que posibilitan intervenciones racionales con procedimientos médicos. La psico-farmacología es el estudio y práctica de las acciones y efectos de las sustancias sobre el sistema nervioso y el comportamiento. Las neurociencias incluyen además de las mencionadas, otras disciplinas que se encuentran en el campo de la biología y que no tratan directamente sobre temas del comportamiento animal o humano, sino de los fenómenos neurales propiamente dichos.

1.2 La cuestión mente - cerebro

La cuestión de la relación mente-cerebro, como dos entidades distintas (postura conocida como *dualismo*, tiene sus orígenes en la filosofía clásica. En ciencia, se alude al *principio de parsimonia*: la preferencia de la explicación más simple de los fenómenos naturales, lo que equivale a plantear la cuestión desde la perspectiva del *monismo ontológico*, que considera a la mente

y al cerebro como aspectos diferentes de una misma entidad. Si se consideran los fenómenos mentales como aspectos del comportamiento, el *monismo metodológico* considera que el estudio de los aspectos mentales y cerebrales reconoce de la existencia de distintos niveles de organización, pasibles de ser investigados con el mismo método científico aunque con distintas técnicas de observación.

2. Hechos fundamentales de la historia de las neurociencias y sus relaciones con las grandes revoluciones científicas

2.1 Breve historia de las neurociencias

2.1.1 Antecedentes remotos y próximos de las neurociencias

Desde la antigüedad existen creencias y sistemas filosóficos que relacionan el comportamiento y las funciones mentales con el cerebro, constituyendo estos conocimientos antecedentes que se remontan a varios siglos antes de nuestra era. Con el desarrollo de la tecnología, en las edades moderna y contemporánea, se acumularon datos provenientes de estudios de anatomía y de fisiología del sistema nervioso que conformaron los antecedentes más cercanos de las neurociencias.

2.1.2 Orígenes de la psicología fisiológica

La psicología científica y experimental surge a mediados del siglo XIX, a partir de dos vertientes. Por un lado la psicología identificada o vinculada con la fisiología (J. Müller), y por otro lado la psicología desprendida de la escuela filosófica empírica (J. Locke, J. Stuart Mill). Casi la mitad del tratado publicado en 1840 por J. Müller (*Handbook of Human Physiology*) desarrolla temas propios de la psicología. En el terreno de la fisiología nerviosa, este autor propuso al impulso nervioso como señal general del sistema nervioso, y a las diferentes vías nerviosas como

conductoras de las *energías nerviosas específicas*. El tratado publicado en 1874 por W. Wundt (*Foundations of Physiological Psychology*) abunda en consideraciones sobre las relaciones entre el sistema nervioso y el comportamiento. W. James, representante de la segunda vertiente antes señalada, dedica una parte importante de su tratado publicado en 1890 (*Principles of Psychology*), a las relaciones cerebro-mente. Establece además leyes o generalizaciones empíricas, y relaciones causales entre variables dependientes e independientes de la biología y el comportamiento. Considerado fundador de la psicología científica, dedica un estudio especial a las correlaciones entre estados psíquicos y estados del cerebro.

La vertiente originada de la psicología fisiológica en Alemania, se fundió posteriormente con la vertiente de la psicología empírica pragmática a través del intercambio de investigadores. En particular, E. Thorndike, en los EE.UU., ha sido considerado un representante de la reunión de las dos tradiciones psicológicas. De la psicología fisiológica surge una psicología clínica con marcada tendencia médica (S. Freud, discípulo de H. von Hmholtz y de J. M. Charcot). A pesar de los vínculos originales entre psicología y fisiología, antes de finalizar el siglo XIX cada una de las diferentes ramas de la psicología (experimental, fisiológica y clínica) tomaron rumbos independientes. Motivos de índole ideológica y técnica influyeron en este giro de la historia de la psicología. Con todo, psicólogos eminentes (Lashley, Hebb) continuaron desde el campo de la psicología fisiológica efectuando aportes a la psicología como ciencia integrativa. Lashley realizó trabajos acerca de los efectos de cirugía experimental en el sistema nervioso central sobre el aprendizaje animal. Desde mediados del siglo XX existe una convergencia creciente entre la psicología experimental (particularmente, Broadbent, Hillyard) y la psicología fisiológica tanto en sus versiones cognitivistas como conductistas. Este desarrollo se ha acelerado en las últimas décadas del siglo XX y en la actualidad.

2.2 Aportes de otras ciencias al desarrollo de la psicología y las neurociencias

Tres grandes movimientos científicos han sido considerados *revoluciones científicas* por el carácter innovador respecto a los paradigmas anteriores. Estos movimientos científicos ejercieron impacto sobre las ciencias en general, y en neurociencias y psicología en particular, en las cuales se desarrollaron varias nociones derivadas y áreas de aplicación:

- a) Movimiento evolutivo-genético-molecular. Las principales nociones derivadas son las de diferencias entre estados y procesos, emergentismo, **ántropo-génesis**. Las áreas de aplicación son en biología molecular y en bio-tecnología (manejo genético), medicina (diagnóstico y tratamiento de enfermedades genéticas y congénitas), psicopatología (aspectos genéticos y epigenéticos de rasgos normales y patológicos, adicciones, trastornos depresivos, defectos intelectuales y atípicos), psicología del desarrollo (programas de maduración y envejecimiento, psicología evolutiva y de la tercera edad).
- b) Movimiento sistémico-cibernético-informático-termodinámico. Norbert Wiener publica “Cibernética. El control de los animales y de las máquinas”, trabajo en el que introduce los conceptos de control y re-alimentación. La definición de organismo allí contenida es posteriormente utilizada por diversas disciplinas (*sistema meta-estable cuyo estado estable es la muerte*). El libro incluye varios capítulos dedicados a psicología y psicopatología. Las principales nociones derivadas en neurociencias son las de sistemas, modelos formales, redes neurales, crono-biología, homeostasis y homeodinamia. Las áreas de aplicación en psicología son el abordaje sistémico, técnicas grupales, psicología institucional, cronopsico-farmacología.
- c) Movimiento etológico-ecológico-ambiental: Las principales nociones derivadas son las de relaciones sujeto-ambiente,

selección parental, selección sexual, biología de la agresión, explotación de recursos, territorialidad. Las áreas de aplicación son psicología ambiental, gestión ambiental, psicología ocupacional y laboral, psicología transcultural, eco-etología humana.

3. El objeto de la Neurofisiología y su relación otras ciencias

3.1 Neuro-fisiología

La neuro-fisiología es la rama de las neurociencias que estudia la fisiología del sistema nervioso, entendiendo por fisiología el estudio de las funciones de los sistemas corporales en sus interacciones con el comportamiento y el ambiente. La neuro-fisiología se nutre de otras disciplinas afines del campo de la biología y la medicina. Algunas de estas disciplinas son la neuroanatomía, la electro-neuro-fisiología clínica, la neuro-endocrinología, la neuro-química, la neuro-farmacología y la neuro-genética. Como se dijo inicialmente, la aparente separación entre disciplinas se integra en un tratamiento interdisciplinario, por lo que cabe utilizar los términos de neuro-fisiología y neurociencias en forma indistinta.

4. La neuro-fisiología y el papel de la investigación animal

4.1 Método y técnicas de la neuro-fisiología

El método de la neuro-fisiología y las neurociencias es el llamado método científico. En forma sintética, éste consiste no solamente en el conocimiento sistemático y coherente de su campo de conocimiento, sino de la capacidad de realizar predicciones en base a ese conocimiento y el modelo producido en consecuencia. Las observaciones dirigidas por esas predicciones o preguntas,

deben ser replicables por otros observadores independientes. Los resultados de las observaciones pueden modificar en conocimiento previo y formular nuevas preguntas.

Las técnicas de la neuro-fisiología, o la tecnología de las neurociencias constituyen un conjunto de procedimientos en constante evolución. Son las herramientas con las cuales se realizan las observaciones científicas. El desarrollo actual de las técnicas de las neurociencias debe ser objeto de revisión permanente.

4.2 Importancia de la investigación con animales

La investigación con animales puede ser considerada indispensable. Pero aún en ése caso existen normas éticas y disposiciones legales que regulan la actividad. Comisiones especiales deben aprobar los proyectos de investigación para que éstos se puedan realizar.

Uno de los motivos por los cuales la investigación con animales es útil, es el carácter evolutivo de los organismos y su comportamiento, por lo cual existe gran continuidad en los mecanismos biológicos entre distintas especies, incluyendo los seres humanos. Otro motivo es el beneficio real y potencial de los resultados de esas investigaciones en áreas como salud y protección del ambiente.

Bibliografía

- Bear, M. F., Connors, B. W. & Paradiso, M. A. (1998): *Neurociencia. Explorando el cerebro*, Barcelona, Masson, 1998, capítulo 1.
- Bridgman, B. (1991): *Biología del comportamiento y de la mente*, Madrid, Alianza Editorial, 1991, capítulo 1.
- Carlson, N. R. (1996): *Fundamentos de psicología fisiológica*, México, Prentice Hall, 1996, capítulo 5.

Kandell, E. R., Jessel, T. M. & Schwartz, J. H. (1997): *Neurociencia y conducta*, Madrid, Prentice Hall, 1997, capítulos 2 y 5.

Rosenzweig, M. R. & Leiman, A. I. (1992): *Psicología fisiológica*, Madrid, McGraw-Hill, 1992, capítulos 1 y 2.

Capítulo 2

Filogenia del sistema nervioso

Andrés P. Lemoine

1. El sistema nervioso como parte de los sistemas de control del organismo

El concepto de control proviene de la ingeniería de sistemas y se refiere a los mecanismos de gobierno de las máquinas u organismos. El concepto de regulación se refiere al mantenimiento de las variaciones de los componentes de un sistema dentro de ciertos márgenes. En los organismos biológicos existen varios sistemas que controlan y regulan distintas variables orgánicas.

El sistema endocrino controla varias funciones corporales a través de sustancias activas (hormonas), que circulan por los tejidos.

El sistema inmunitario es un conjunto de componentes celulares y químicos que está sujeto a control a través de múltiples mecanismos.

El sistema nervioso controla la actividad de los órganos y el comportamiento general del organismo en relación con el ambiente.

Cada uno de estos sistemas de control orgánico tiene particularidades que los diferencian entre sí. Estos tres sistemas de control tienen también varias analogías. Además, los tres sistemas están vinculados a distintos niveles y por lo tanto tienen influencias mutuas.

2. Origen del sistema nervioso

Existen organismos multicelulares (por ejemplo vegetales y algunos animales) que no poseen sistema nervioso. Las relaciones

entre células, el control general de sus funciones fisiológicas y el comportamiento global ante el entorno ambiental se producen por sistemas de mensajeros químicos hormonales. El sistema nervioso es un sistema de mensajeros químicos que se ha especializado y que mantiene relaciones de distinto orden con los otros sistemas de control corporal.

Un conjunto de células especializadas (neuronas), se relacionan entre sí con capacidades de recibir estímulos del ambiente a través de órganos sensitivos y de actuar sobre células efectoras (musculares o glandulares). El sistema nervioso es un tejido diferenciado de los otros tejidos del organismo y de otros sistemas de control), por sus características morfológicas y funcionales: la existencia de neuronas. Las neuronas son células especializadas en el *procesamiento de la información*. Sobre la base de la propiedad de *excitabilidad* (capacidad de responder a estímulos con cambios bio-eléctricos del potencial de membrana), las neuronas tienen la capacidad de:

- a) recibir información (por medio de potenciales post-sinápticos);
- b) integrar información (por la sumatoria de los potenciales post-sinápticos excitatorios e inhibitorios a nivel del cono axonal);
- c) conducir información a lo largo del axón (por medio de los potenciales de acción);
- d) transmitir información (por medio de la neuro-transmisión sináptica), y
- e) finalmente acumular información (por medio de cambios en las propiedades de respuesta por estimulación previa, como es el caso de la *potenciación post-sináptica*).

Aún en su conformación más simple (por ejemplo en la hidra, animal acuático de estructura y comportamientos relativamente rudimentarios), el sistema nervioso tiene la función de controlar varios procesos fisiológicos y el comportamiento global

del organismo. A diferencia del sistema endocrino, que actúa a través de la secreción de hormonas a la sangre, y produce acciones relativamente lentas y masivas, el sistema nervioso es capaz de provocar acciones rápidas y discretas.

3. Características generales de organización del sistema nervioso en vertebrados e invertebrados y concepto de continuidad

La evolución del sistema nervioso puede ser inferida, aunque en forma parcial e incompleta, de la neuro-anatomía comparada de las especies existentes en la actualidad. Aunque los objetivos específicos de la neuro-anatomía comparada son el conocimiento de las semejanzas y diferencias de la anatomía del sistema nervioso entre las distintas especies, desde una perspectiva evolutiva es aceptable considerar una secuencia evolutiva del sistema nervioso referida al de los ancestros de las especies actuales.

3.1 Evolución del sistema nervioso en invertebrados

Las formas más primitivas de sistema nervioso tienen una organización muy variable, desde la simple interposición de una red de neuronas más o menos interconectadas entre las células receptoras sensoriales y las células efectoras (por ejemplo en el caso de la hidra antes mencionado). Tempranamente en la evolución, los invertebrados adquieren características generales de organización del sistema nervioso que se encuentran también en la mayoría de los vertebrados, incluido el hombre. Estas características son:

- 1) la simetría bilateral (relacionada con los cambios corporales vinculados con la mayor capacidad de desplazamiento espacial en el ambiente);

- 2) encefalización (incremento progresivo del agrupamiento neuronal situado en la *cabeza*, donde se encuentra la entrada del aparato digestivo y se desarrollan órganos de sentidos especiales);
- 3) metamerización (segmentación longitudinal de los circuitos sensorio-motores de adelante hacia atrás en correspondencia con los segmentos del cuerpo);
- 4) decusaciones (cambios de lateralidad de aferencias y eferencias relacionadas con la coordinación sensorio-motora entre segmentos, para movimientos de orientación y aversión); y
- 5) somato-topía (correspondencia entre la topografía de la distribución de receptores sensoriales y de fibras musculares en el cuerpo con la topografía de distribución de los circuitos neuronales en el sistema nervioso).

El concepto de continuidad se refiere a la preservación de aspectos estructurales y funcionales de la organización del sistema nervioso a lo largo de la evolución y entre las especies existentes en la actualidad. Las evidencias de continuidades (anatómicas fisiológicas y moleculares), en la organización del sistema nervioso en diferentes especies justifica la perspectiva funcionalista, que afirma que las características de organización del sistema nervioso de los organismos actuales se han desarrollado en función de la adaptación al entorno ambiental.

3.2 Evolución del sistema nervioso en vertebrados

Las diferencias evolutivas del sistema nervioso central entre vertebrados pueden ser generales, en el sentido de estar relacionadas con las diferencias de complejidad corporal y comportamental entre las diferentes especies, o pueden ser especie específica de aspectos parciales de la organización anatómica y funcional del SNC, como adaptaciones especiales de las especies a aspectos particulares de su nicho ecológico.

La comparación entre el sistema nervioso de los vertebrados (peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos, incluido el hombre), muestra dos características salientes. En primer lugar las principales divisiones del sistema nervioso central (telencéfalo, diencefalo, mesencéfalo, protuberancia, cerebelo, bulbo y médula espinal) son las mismas en todos ellos. En segundo lugar, el tamaño relativo y estructura anatómica de las divisiones más caudales (médula, bulbo y protuberancia) guardan la mayor semejanza. En mesencéfalo y diencefalo las regiones ventrales (piso e hipotálamo respectivamente) guardan también grandes similitudes, presentando mayores diferencias las regiones dorsales (tectum y tálamo). En el telencéfalo, el sistema olfatorio presenta diferencias relativamente menores. Estas semejanzas han sido relacionadas con las funciones de estas estructuras (control visceral y sensorio-motor automático y reflejo), relativamente estabilizadas por el éxito adaptativo de la eficiencia funcional adquirida en el curso de la evolución natural.

El telencéfalo es la división del sistema nervioso central que presenta las mayores diferencias entre vertebrados. Las estructuras con mayores diferencias dentro del telencéfalo son principalmente la corteza cerebral y secundariamente el cuerpo estriado y el sistema límbico. La corteza cerebral, ausente o rudimentaria (archi-corteza o corteza antigua, de 3 capas) en vertebrados no mamíferos, en los mamíferos aumenta de extensión y complejidad (neo-corteza, o corteza nueva, de 6 capas) y conexiones con otras estructuras del sistema nervioso central. Esta corteza cerebral *nueva* tiene además diferencias entre mamíferos: principalmente sensorio-motora en la mayoría de los mamíferos, tiene en algunos primates predominio de regiones de *asociación* vinculadas a función cognitiva, y en los humanos una gran expansión de estas áreas de corteza que llegan a ser más del 200 por ciento del tamaño relativo de los primates antropomorfos. Estas diferencias en la corteza cerebral y otras estructuras telencefálicas relacionadas, han sido relacionadas con diferencias en comportamientos de percepción, producción de objetivos, estrategias,

planes de comportamiento y con aspectos cognitivos por los cuales el comportamiento adquiere mayor flexibilidad y adecuación contextual.

4. Semejanzas y diferencias de organización del sistema nervioso entre vertebrados. Conceptos de analogía y homología

Las formas de evolución del sistema nervioso de vertebrados que se pueden observar entre distintas especies pueden ser establecidas en diferentes niveles:

- 1) cambios en organización externa,
- 2) tamaño relativo y ubicación de grupos neuronales (núcleos, cortezas) y conjuntos de axones (fascículos),
- 3) emergencia de nuevos tipos de neuronas,
- 4) reagrupamiento de neuronas o conexiones sinápticas,
- 5) aparición de especificación química distintiva, y
- 6) re-estructuración de las relaciones entre células de la glía y neuronas.

El concepto de homología de las estructuras del sistema nervioso entre especies es el de a), las semejanzas entre los grupos neuronales (núcleos, cortezas) y agrupamientos de axones (fascículos) que tienen en forma, tamaño relativo, localización, tipos de células y conexiones, y b) en referencia a la estructura de un ancestro común. La función de las estructuras homólogas del sistema nervioso central entre especies puede o no ser semejante, pudiendo haber cambios de funciones en el curso de la evolución.

4.1 La organización del sistema nervioso en vertebrados no mamíferos y mamíferos

Las divisiones homólogas del sistema nervioso de todos los vertebrados incluidas las del ser humano son: prosencéfalo,

diencéfalo, mesencéfalo, protuberancia-cerebelo, bulbo raquídeo y médula espinal. Las divisiones que exhiben mayor desarrollo en los mamíferos son el proscencéfalo, el diencéfalo y el cerebelo. La neo-corteza es una estructura cerebral ubicada en el proscencéfalo que se encuentra sólo en mamíferos. Esta estructura tiene conexiones con otras estructuras en todas las divisiones del sistema nervioso. En correspondencia con las diferencias señaladas en la organización del sistema nervioso, en los no mamíferos predominan los *patrones fijos de acción* sobre los comportamientos aprendidos, mientras que en los mamíferos, los patrones fijos de acción se subordinan frecuentemente a los cambios de comportamientos por la experiencia individual.

4.2 La organización del sistema nervioso en primates y otros mamíferos

La neo-corteza presenta divisiones funcionales en relación a los mecanismos sensoriales y motores del comportamiento. En los primates una división de la corteza cerebral denominada *corteza de asociación*, exhibe mayor desarrollo que las divisiones primariamente sensoriales y motoras en la proporción relativa que se observa en otros mamíferos. En correspondencia con el mayor desarrollo de la corteza de asociación, el comportamiento de los primates incluye formas complejas de aprendizaje que no se han verificado en otros mamíferos.

4.3 La organización del sistema nervioso en primates no humanos y humanos

Existen por lo menos tres diferencias marcadas en la organización del sistema nervioso de los humanos respecto a los no humanos:

- a) La existencia de conexiones especiales entre la corteza cerebral y las estructuras del sistema nervioso vinculadas al control de las vocalizaciones;
- b) un predominio en la *subdivisión pre-frontal* de la corteza de asociación, respecto a las subdivisiones *témporo-parieto-occipital* y *témporo-límbica*, y
- c) una mayor proporción de conexiones entre la corteza cerebral y los sistemas de neuro-transmisores moduladores del tronco cerebral.

En correspondencia con estas diferencias, los seres humanos se caracterizan por habilidades cognitivas especiales, particularmente en las áreas de la comunicación lingüística y los denominados *procesos ejecutivos*.

5. Formas de evolución del sistema nervioso y sus relaciones con la evolución del comportamiento

El estudio de la *filogenia* del sistema nervioso central importa para comprender cómo el ambiente natural imprimió restricciones a las posibilidades de estructuración y funcionamiento del sistema nervioso. A través de la *presión* por la *selección natural*, el diseño del sistema nervioso de los organismos se fue conformando por sus ventajas adaptativas, de acuerdo a las diferentes modalidades de control de las funciones corporales y a las formas especiales de comportamiento que las distintas especies exhibieron a lo largo de la evolución. De esta forma, el estudio de la filogenia del sistema nervioso central sirve además de fundamento al estudio comparativo de las bases neurobiológicas del comportamiento diferencial entre especies. Constituye también una introducción al estudio de la anatomía funcional del sistema nervioso.

Bibliografía

- Bear, M.F., Connors, B.W. & Paradiso, M.A. (1998): *Neurociencia. Explorando el cerebro*, Barcelona, Masson, 1998, capítulo 1.
- Bridgman, B. (1991): *Biología del comportamiento y de la mente*, Madrid, Alianza Editorial, 1991, capítulo 1.
- House, E.L. & Pansky, B. (1962): *Neuroanatomía. Un enfoque funcional*, Buenos Aires, López Libreros Editores, capítulo 1.

Capítulo 3

Ontogenia del sistema nervioso

Pilar Kufa

1. Etapas del desarrollo del sistema nervioso central (SNC)

El desarrollo del SNC puede ser separado en dos estadios: pre-natal y post-natal. A su vez, cada uno de estos pueden ser divididos en tres etapas:

1.1 Estadio pre-natal

1.1.1 Etapa temprana (de la 2da. a la 6ta. semanas de edad gestacional). Procesos principales: formación del tubo neural y de las vesículas encefálicas.

1.1.2 Etapa intermedia (del 2do. al 6to. mes de edad gestacional). Procesos principales: Proliferación, migración y diferenciación celular.

1.1.3 Etapa tardía (del 6to. al 9no. mes de edad gestacional). Procesos principales: Organización, parcelación y mielinización.

1.2 Estadio post-natal

1.2.1 Etapa temprana (del nacimiento al 7mo. u 8vo. mes de edad). Características principales: Peso del cerebro de 450 a 1000 gramos. Algunas regiones cerebrales tienen relativamente bajo consumo metabólico.

1.2.2 Etapa intermedia (del 2do. año a la adolescencia).

Características principales: Peso del cerebro de 1000 a 1200-1400 gramos. No existen áreas cerebrales con bajo consumo metabólico. Predominio de la excitabilidad neuro-química y de la actividad eléctrica cerebral.

1.1.3 Etapa tardía (en la adolescencia y la juventud). Características principales: Peso del cerebro de 1200 a 1400 gramos. Predominio de la inhibición neuro-química y eléctrica cerebral.

2. Procesos de desarrollo del sistema nervioso

En cada una de los estadios y etapas de desarrollo del SNC se producen diferentes procesos en la conformación macroscópica (nivel anatómico o estructural) y microscópica (nivel histológico o celular). *Existe cierta continuidad en los procesos de desarrollo del SNC entre los estadios pre y post-natales.* Las características definitivas de organización y funcionamiento del SNC se establecen dentro de una ventana temporal post-natal muy amplia, que incluye la adolescencia y la juventud. Aunque el desarrollo del SNC se establece fundamentalmente en el estadio y en las etapas tempranas, algunos procesos de desarrollo continúan durante toda la vida del individuo.

2.1 *Procesos de la etapa temprana del estadio pre-natal*

2.1.1 **Formación del tubo neural**

Entre la segunda y tercera semanas a partir de la concepción, una franja longitudinal de la superficie dorsal del embrión (ectodermo) aumenta de espesor formando la *placa neural*. Los bordes de esta placa se elevan formando en el medio un *surco neural* y a cada lado dos *crestas neurales*. Finalmente los bordes se unen entre sí formando el *tubo neural*. La porción anterior del tubo neural dará origen al encéfalo, mientras que la porción posterior dará origen a la médula espinal.

2.1.2 Formación de las vesículas cerebrales

En el tubo neural, el extremo cefálico se dilata y se divide inicialmente en tres vesículas, el cerebro anterior (prosencefalo), el cerebro medio (mesencefalo) y el cerebro posterior (rombencefalo). Posteriormente, el prosencefalo y el rombencefalo se subdividen. El resultado de estas dilataciones y divisiones son las vesículas cerebrales, de adelante a atrás: dos vesículas tele-encefálicas a cada lado unidas al diencefalo y éste unido al mesencefalo; el metencefalo y el mielencefalo. Estas vesículas cerebrales representan la forma embrionaria de las principales estructuras del encéfalo. Las cavidades de las vesículas cerebrales constituyen los ventrículos cerebrales y están llenos de líquido cefalorraquídeo.

2.1.3 Proliferación celular

Las células del tubo neural se dividen originando a nuevas células que se disponen inicialmente en la zona vecina a la luz del tubo neural (zona ventricular). La multiplicación celular determina un aumento del tamaño del tubo neural.

2.2 Procesos de las etapas intermedia y tardía del estadio pre-natal

Algunos de estos procesos comienzan en la etapa temprana del estadio pre-natal y alcanzan su máxima actividad en los estadios intermedio y tardío del estadio post-natal. Algunos de estos procesos continúan en el estadio post-natal.

2.2.1 Diferenciación celular

Al comienzo del desarrollo, las células del tubo neural son indiferenciadas, es decir semejantes a las de la capa de ectodermo que las origina. Posteriormente estas células se diferencian en dos sentidos: por un lado en *neuroblastos* (es decir, neuronas inmaduras), por el otro en *glioblastos*, o sea células de interposición entre los neuroblastos, también inmaduras. De estos dos tipos o series celulares originales surgen los distintos tipos de

neuronas y células de la glía, las cuales van adquiriendo las características morfológicas y funcionales específicas a las estructuras y funciones del sistema nervioso del individuo adulto. Los factores que determinan esta diferenciación son en parte genéticos y en parte resultantes de interacciones con factores del microambiente de las células en diferenciación.

2.2.2 Migración celular

Inicialmente el tubo neural está formado por una sola capa de células. Cuando los neuroblastos esbozan y proyectan sus prolongaciones, el tubo neural adquiere de afuera hacia adentro tres zonas: marginal, intermedia y ventricular. Al principio del desarrollo, los neuroblastos se localizan en la zona ventricular del tubo neural; posteriormente, algunas neuronas desplazan el cuerpo celular alejándose de la pared interna del tubo neural y se ubican en la zona intermedia, aunque mantienen sus prolongaciones dentro de la zona ventricular, sin perder relación con la pared interna del tubo neural. Luego, los neuroblastos pierden relación con la pared interna del tubo neural, y este queda formado en consecuencia por varias capas de neuroblastos superpuestas de adentro hacia afuera.

Los neuroblastos y los glioblastos se desplazan luego hacia sitios específicos de destino. Una de las formas en que efectúan esta migración es a través de una red de células gliales de disposición *radial* respecto al tubo neural, sobre las cuales se apoyan los neuroblastos, y desplazándose hasta alcanzar su localización definitiva.

2.2.3 Formación de sinapsis

Luego de migrar, los neuroblastos localizados en regiones definitivas se aproximan y se orientan entre sí. Este fenómeno de agregación neuronal dará lugar a los agrupamientos de neuronas en los núcleos o áreas de la corteza cerebral del individuo adulto. Algunos procesos de agregación neuronal están inducidos por sustancias químicas ubicadas en la superficie de las neuronas,

denominadas *moléculas de adhesión celular*, las que tendrían la propiedad de reconocer algunos neuroblastos para su adhesión entre sí con determinadas orientaciones. Las neuronas en formación extienden su prolongación axonal y finalmente se establecen contactos sinápticos entre neuronas que se consolidan en función de su actividad sináptica.

2.2.4 Muerte neuronal programada (apoptosis) y reordenamiento sináptico

La apoptosis neuronal es el proceso de desarrollo por el cual un número importante de neuronas (varios millones) desaparece. La apoptosis ocurre ya sea porque no se han establecido relaciones funcionales entre neuronas o porque éstas han perdido su relación con otros factores de supervivencia celular. Durante el proceso de apoptosis y reordenamiento sináptico se produce una disminución del número de proyecciones axonales entre neuronas. El lugar que dejan las prolongaciones de las neuronas apoptóticas es ocupado por ramificaciones de los axones de las neuronas supervivientes, que de esta manera determinan un reordenamiento masivo de las conexiones sinápticas.

Sobre esta base, las conexiones sinápticas, inicialmente establecidas en forma difusa, se focalizan sobre blancos de mayor especificidad, en función de la actividad neural durante el desarrollo de cada individuo.

2.2.5 Parcelación cerebral

En el período pre-natal tardío se han producido tanto un exceso en el número de neuronas, como en el de prolongaciones axonales y de conexiones entre neuronas. Esta superabundancia neuronal y de conexiones actúa, por un lado, como un factor de seguridad ante eventuales lesiones o daños en el sistema nervioso. Por otro lado, sirve como recurso adicional para la conformación final del sistema nervioso que es específica de cada individuo. De este modo, la organización cerebral se va estableciendo según las interacciones existentes entre las influencias internas

y externas al organismo; por ejemplo, las formas particulares de estimulación sensorial en cada individuo.

Entre las neuronas y conexiones superabundantes se produce una competencia cuyo resultado depende fundamentalmente del nivel de actividad nerviosa y del número de los sitios de origen de las neuronas interconectadas. Las conexiones no favorecidas se remueven y las prolongaciones correspondientes se retraen. Las conexiones exitosas en la competencia de actividad neural ocupan el lugar de las conexiones removidas (se habla incluso de un darwinismo neuronal). El resultado de este proceso es la formación de circuitos y agrupamientos celulares por los cuales grandes estructuras se subdividen en sub-estructuras. En el ser humano el proceso de parcelación no es uniforme (especialmente entre niveles de corteza cerebral y sub-corteza), sino que existe una tendencia genéticamente determinada que favorece las conexiones de áreas de corteza de asociación, respecto a áreas motoras o sensoriales.

Los procesos de muerte cerebral, retracción y parcelación de las proyecciones forman parte de la propiedad de *plasticidad* cerebral y configuran, junto con determinantes genéticos, algunas de las causas de las variaciones individuales.

2.2.6 Mielinización

Algunos axones de las neuronas son recubiertos por células especiales de la glía. Este proceso ocurre tanto en el sistema nervioso central (por medio de los oligodendrocitos), como en el sistema nervioso periférico (por medio de las células de Schwann). Estas células gliales son ricas en mielina, y envuelven al axón enrollándose varias veces alrededor del mismo, por lo que finalmente el axón queda envuelto en varias capas del citoplasma de las células gliales rico en mielina. De esta forma, algunos axones quedan recubiertos por capas de mielina. De esta manera, en un mismo axón distintas células gliales van mielinizando segmentos sucesivos del mismo, y entre cada una de las células gliales van quedando segmentos del axón no recubiertos; éstos segmentos

se denominan *nódulos de Ranvier*. La mielinización le confiere a la conducción axonal un aumento en la velocidad del impulso nervioso a lo largo del axón, lo que representa una mayor eficiencia funcional especialmente en la conducción en vías largas dentro del SN.

2.3 Procesos del desarrollo post-natal del SNC

En el momento del nacimiento, el cerebro pesa alrededor de 350 gramos. Alrededor del 8vo. mes, áreas cerebrales que no presentaban actividad se acercan al grado de actividad del cerebro del adulto. Alrededor del 12vo. mes el peso del cerebro alcanza los 1000 gramos aproximadamente.

La forma en que se produce el desarrollo post-natal es fundamentalmente por la proliferación y crecimiento de las células gliales, y por la multiplicación y expansión de circuitos neuronales. Ejemplo de esto es el desarrollo post-natal de la corteza cerebral, la cual posee una organización en sub-unidades o módulos denominados *columnas*, porque están formadas por circuitos de neuronas que se encuentran próximas y superpuestas en las distintas capas de la corteza. A lo largo del desarrollo post-natal se incrementa el número de columnas de la corteza cerebral. El número de columnas neuronales es menor en la infancia y alcanza un número definitivo en la edad adulta.

3. Concepto de interacción genética y ambiental.

3.1 Influencia de la experiencia sobre el desarrollo de estructura y función del sistema nervioso.

Concepto de plasticidad.

3.1.1 Genoma

La herencia codifica el plan general de organización del SNC de cada individuo a través de la secuencia de procesos referidos previamente. Tanto la diferenciación final como la ubicación fi-

nal de las diferentes células cerebrales y los contactos establecidos con otras células, dependen de interacciones químicas en su ambiente inmediato. Algunos de estos factores, denominados por ello *factores tróficos*, tienen una influencia principal en estos cambios.

3.1.2 Epigénesis

El término *epigenética* (del griego *epi*: sobre; *génesis*: generación, origen, creación) fue acuñado por el científico escocés C. H. Waddington en 1942, para designar a la rama de la biología que estudia las interacciones entre los genes y sus productos, y que dan lugar al fenotipo. Los genes no actúan como identidades independientes, sino que interactúan con el micro-ambiente que rodea a las células de manera retro-alimentada. La epigénesis se refiere a un conjunto de procesos de adecuación de la información contenida en el genoma que hace que los genes se expresen o no en función de condiciones exteriores. Mediante la epigénesis cada individuo se desarrolla de forma eficiente en función de factores de su entorno.

La epigénesis representa también, en cierto sentido, cambios de los organismos, que se producen hasta cierto punto en forma independientemente del genoma (como ejemplo de epi-genoma, el líquido que rodea los espermatozoides), y que actúa no sólo en la formación ontogenética pre-natal, sino a lo largo de toda la vida del individuo.

3.1.3 Modificación de la organización cerebral por la experiencia

Luego del nacimiento, la interacción organismo en desarrollo con el entorno provee fuentes de estimulación que inducen, modulan y mantienen la organización del SNC. Algunos ejemplos son:

- a) Animales criados en ambientes enriquecidos presentan (en comparación con animales en ambiente neutro): aumentos en el espesor de la corteza cerebral, número de conexio-

nes sinápticas, número de células gliales y concentración de neuro-transmisores.

b) La impronta es una forma de aprendizaje de habilidades genéticamente determinadas, en las que existe un período crítico para la interacción entre el individuo en desarrollo con determinados factores ambientales. Si tal interacción no se produce, esta forma de aprendizaje no se establece adecuadamente. En correlación con el aprendizaje de impronta se establecen conexiones entre neuronas que son específicas, que no se producen de no mediar la interacción en el período crítico considerado.

c) La privación sensorial temprana, aunque transitoria, (por ejemplo auditiva o visual) determina un re-ordenamiento en la organización de conexiones neurales (por ejemplo en la corteza auditiva o visual), que se traduce en desórdenes de la función perceptiva (por ejemplo sordera o ceguera).

4. Alteraciones del desarrollo del SNC: genéticas y adquiridas

4.1 Trastornos del desarrollo del SNC

Causas genéticas y ambientales pueden determinar cambios de mayor o menor importancia en la organización del SNC. Estos cambios se pueden traducir en malformaciones anatómicas cerebrales, en alteraciones de la histología cerebral o solamente en trastornos de los mecanismos bioquímicos de las funciones del sistema nervioso. Con frecuencia estos cambios se relacionan con defectos o atipias de las funciones motoras, sensoriales, cognitivas y/o afectivas de distinta magnitud. Ejemplos frecuentes son, entre las formas de retardo mental de origen genético, el síndrome de Down, originado en alteraciones en el cromosoma 21, y el síndrome del cromosoma *X-lábil*, provocado por defecto del cromosoma X. Algunos desórdenes del comportamiento, tipificados

en la psicopatología infanto-juvenil y de la edad adulta (dislexia, síndrome de inatención/hiperactividad, autismo, esquizofrenia), se relacionan con anomalías en la cito-arquitectura cerebral por alteraciones de la migración, agrupamiento u orientación celular, de causas genéticas o epi-genéticas.

Bibliografía

- Bear, M.F., Connors, B.W. & Paradiso, M.A. (1998): *Neurociencia. Explorando el cerebro*, Barcelona, Masson, 1998, capítulo 7.
- Bridgman, B. (1991): *Biología del comportamiento y de la mente*, Madrid, Alianza Editorial, 1991, capítulo 1.
- Kandell, E.R., Jessel, T.M. & Schwartz, J.H. (1997): *Neurociencia y conducta*, Madrid, Prentice Hall, capítulos 7.

Capítulo 4

Anatomía del sistema nervioso

Alfredo Chaves

1. Centros y vías nerviosas

El estudio de la anatomía del sistema nervioso se basa fundamentalmente en el conocimiento de la localización de los cuerpos neuronales que forman los centros nerviosos, formando parte de lo que genéricamente recibe el nombre de sustancia gris, y en el del agrupamiento de las prolongaciones axonales que forman las fibras nerviosas que constituyen la sustancia blanca. Habitualmente se denomina núcleo o ganglio a un agrupamiento de cuerpos neuronales. El agrupamiento de neuronas puede también tener la forma de capas denominadas cortezas. Las fibras nerviosas reciben también distinto nombre. Habitualmente se denomina fascículo al conjunto de fibras nerviosas de composición funcional heterogénea y como tracto o haz al conjunto de fibras de composición funcional homogénea.

Las fibras nerviosas se extienden dentro y fuera del sistema nervioso para establecer, por lo general, conexiones con otras neuronas. Se denomina sinapsis, a las conexiones entre neuronas y uniones neuro-musculares a las conexiones entre las neuronas motoras y las fibras musculares. Algunas fibras nerviosas no tienen conexiones con células: dos ejemplos son las terminaciones libres del sistema somato-sensorial y las prolongaciones de algunas neuronas del sistema nervioso autónomo en el intersticio celular, para liberar mensajeros químicos en forma neuro-hormonal (a través del torrente circulatorio) o en forma autócrina y parácrina.

El estudio morfológico del sistema nervioso tiene, en general, menos interés que el estudio funcional, pero es requisito necesario para comprender cómo es su naturaleza funcional. De allí la conveniencia de conocer la anatomía general del sistema nervioso y los nombres de las estructuras que lo conforman.

1.2 Divisiones del sistema nervioso

Es habitual dividir al sistema nervioso en partes. Esto se hace por motivos didácticos, pero las divisiones del sistema nervioso son relativas, ya que tienen escasa relación con principios funcionales (y aún morfológicos) de la organización del sistema nervioso. En realidad, ninguna de las partes del sistema nervioso puede ser separada en forma rigurosa, ya que todas sus partes funcionan de manera conjunta, integrando varias de las funciones del organismo y su comportamiento.

Uno de los criterios anatómicos de división del sistema nervioso destaca por un lado al sistema nervioso central (SNC) y, por otro, al sistema nervioso periférico (SNP). El SNC está constituido por el eje neuro-encefálico o neuro-eje. El neuro-eje, a su vez, está conformado por la médula espinal, el tronco encefálico, el cerebelo, el diencefalo, y los hemisferios cerebrales situados dentro del conducto vertebral y de la cavidad craneana, respectivamente. El SNC contiene la mayor parte de las neuronas, prolongaciones neuronales y conexiones sinápticas, y constituye la parte más notable del sistema nervioso. El sistema nervioso periférico (SNP) está constituido por los nervios craneales y los nervios raquídeos, que se distribuyen fuera del SNC. El SNP incluye además, un conjunto de ganglios nerviosos situados fuera del SNC: los ganglios raquídeos y los ganglios viscerales. El SNP constituye enlaces entre el SNC y el resto del organismo. La mayor parte de enlaces se establecen entre el SNC y a) los receptores sensoriales, encargados de recibir estímulos tanto del ambiente como de partes del propio organismo y b) los efectores tanto musculares como glandulares. Como se mencionó antes,

estas divisiones son arbitrarias. Por ejemplo, los cuerpos de las neuronas motoras de los músculos esqueléticos y de las neuronas motoras viscerales se encuentran dentro del SNC, mientras que sus prolongaciones axonales se encuentran en el SNP; al ser los nervios raquídeos y craneales los lazos que vinculan al SNC y al SNP.

Otro criterio de división del sistema nervioso se basa en aspectos funcionales, separando por un lado al sistema nervioso somático, y por otro al sistema nervioso autónomo, y al sistema neuro-endócrino: El sistema nervioso somático (SNS) se refiere fundamentalmente a las estructuras relacionadas con el aparato músculo esquelético y los órganos somato-sensoriales. El sistema nervioso autónomo (SNA), se refiere fundamentalmente a las estructuras relacionadas con la regulación visceral. El sistema neuro-endócrino (SNE) incluye además de numerosas estructuras localizadas dentro del SNC, a un órgano neuro-hemático especial denominado eje hipotálamo-hipofisario y a formas de liberación directa de hormonas a la circulación sanguínea, como la neuro-hipófisis y la médula adrenal.

2. Eje neuro-encefálico

Como antes se dijo, siguiendo un sentido de caudal (inferior en los humanos) a cefálico, el neuro-eje está conformado por la médula espinal, el bulbo raquídeo, la protuberancia, el cerebelo, el mesencéfalo, el diencéfalo y los hemisferios cerebrales. La médula espinal está alojada en el conducto raquídeo de la columna vertebral; el resto de las estructuras mencionadas, está dentro de la cavidad craneana. La parte del neuro-eje que está dentro de la cabeza se la denomina, por este motivo, encéfalo.

2.1 Médula espinal

La médula espinal (ME) está constituida por la porción caudal del neuro-eje. De la médula espinal parten en dirección aferente y

eferente las raíces de los nervios raquídeos o espinales. Por medio de estos nervios, el SNC ejerce el control motor y recibe la información sensitiva que llega hasta los niveles más elevados del neuro-eje. La ME tiene, en comparación a otras secciones del neuro-eje, una anatomía relativamente simple: En lo fundamental controla amplios mecanismos reflejos que forman parte del control somático y visceral. La relativa simplicidad anatómica de la ME constituye una ventaja para el estudio de algunos aspectos morfológicos y funcionales básicos del sistema nervioso. La ME deriva de la porción caudal del tubo neural embrionario.

2.1.1 Anatomía externa de la médula espinal

La ME tiene forma cilíndrica, aplanada en el sentido antero-posterior y con un tamaño no uniforme, ya que presenta un aumento del diámetro a nivel de los llamados engrosamiento braquial y lumbar, debido a la mayor relación de inervación destinada a los miembros superiores e inferiores. La ME tiene una longitud promedio de 45 cm. en el hombre y 43 cm. en la mujer, y representa el 2% del peso total del SNC (30 gramos).

Los distintos segmentos de la ME tienen cierta correspondencia topográfica con los diferentes niveles de la columna vertebral donde se halla alojada. En el individuo adulto el límite inferior de la ME se encuentra por lo general entre la primera y la segunda vértebra lumbar. El límite superior, o cefálico, está dado por el lugar donde emergen la raíces del primer nervio raquídeo cervical, donde continúa con el bulbo raquídeo ya dentro del cráneo. La ME no tiene una movilidad independiente y acompaña los desplazamientos de la columna vertebral.

En la superficie anterior de la ME se encuentra un surco longitudinal denominado surco medio anterior, y en la superficie dorsal, el surco medio posterior. El primero es profundo y bien notable, mientras que el segundo es menos marcado, constituyendo más un tabique que un surco. A ambos lados del surco medio anterior emergen las raíces ventrales de los nervios

espinales y lateralmente al surco medio dorsal, las raíces dorsales. A nivel de los cuerpos vertebrales, por fuera de la ME, pero unidos con ella a través de las raíces posteriores, se encuentran los ganglios de las raíces dorsales. Los ganglios para-vertebrales se encuentran próximos a la ME unidos con ella a través de las raíces anteriores.

Como en la descripción de la columna vertebral, la ME se divide en cuatro niveles: cervical, torácica y lumbar y sacra. Cada nivel está formado por distintos segmentos espinales. Existen por lo tanto, ocho segmentos cervicales, doce segmentos torácicos, cinco lumbares, cinco sacros, y entre uno y tres segmentos coccígeos. Desde la emergencia de las raíces espinales en la ME, éstas se dirigen a los cuerpos vertebrales de la columna vertebral correspondientes, y desde allí al resto del cuerpo.

Un conjunto de raíces espinales, debe recorrer una distancia variable dentro del conducto vertebral a partir de la tercera vértebra lumbar desde el límite inferior de la ME hasta su emergencia a través de los orificios raquídeos. Este conjunto de raíces espinales constituye la llamada cola de caballo, alojada en el saco de duramadre.

2.1.2 Configuración interna de la médula espinal

La ME presenta una zona de sustancia blanca periférica y una zona de sustancia gris central, y un conducto tapizado por células endimarias, que corresponden a la luz primitiva del tubo neural, denominado en el adulto, conducto endimario.

La sustancia gris de la ME, examinada en una sección transversal, tiene la forma de una mariposa desplegada, en la que se reconocen a las astas ventrales (o cuernos anteriores) y las astas dorsales (o cuernos posteriores). Las astas de cada lado de la ME se encuentran unidas por las comisuras grises anteriores y posteriores.

La sustancia gris de la ME se caracteriza por estar constituida fundamentalmente por los cuerpos celulares y dendritas de las neuronas, aunque también existen en ella axones y células de la glía. Su coloración grisácea es debida a la gran riqueza vascular

y a la concentración de cuerpos celulares antes descripta. Aquí ocurren las sinapsis de la médula espinal. Los cuerpos neuronales de la sustancia gris se disponen en forma de columnas, cuando se los observa en secciones longitudinales.

Tal como se describió antes, en una sección transversal de la ME las regiones de la sustancia gris tienen forma de astas:

- a) En las astas dorsales se encuentran los núcleos formados por inter-neuronas, que reciben las sinapsis de los ganglios de las raíces dorsales de la médula espinal (donde se localizan las neuronas sensitivas);
- b) en las astas ventrales se encuentran los núcleos motores formados por las moto-neuronas, y
- c) los niveles torácico, lumbar y sacro de la ME se encuentran a cada lado dos astas laterales, donde se encuentra los núcleos motores viscerales, formados por inter-neuronas y las neuronas pre-ganglionares del SNA.

La sustancia blanca de cada hemi-médula (derecha e izquierda), se divide en tres cordones: el cordón anterior, cuyo límite constituye el surco medio anterior y la emergencia de las raíces anteriores, el cordón lateral, comprendido entre las raíces anteriores y las posteriores, y el cordón posterior, limitado por el surco medio posterior y el ingreso de las raíces posteriores.

Las raíces anteriores a los nervios espinales se clasifican, desde el punto de vista funcional, en dos categorías: eferentes somáticos, destinados a la inervación motora de los músculos esqueléticos; y eferentes viscerales, destinados a la inervación motora de los músculos lisos, el músculo cardíaco y de las glándulas. Cualquiera sea el destino periférico, todas las fibras de las raíces ventrales son axones de neuronas cuyos cuerpos se encuentran en la sustancia gris de la ME; se las denomina neuronas radiculares. Las raíces anteriores de la ME están formadas, por lo tanto, por los axones de las neuronas radiculares (moto-neuronas y neuronas pre-ganglionares).

Las raíces posteriores de los nervios espinales representan los axones de las células nerviosas cuyos cuerpos celulares se encuentran en los ganglios raquídeos o espinales, anexos a las citadas raíces posteriores. Estas fibras tendrán las categorías de aferentes somáticos y viscerales, extero y propioceptivos.

La sustancia blanca de la ME está formada por conjuntos de axones mielinizados. Ya se mencionó que la sustancia blanca de la médula espinal se divide en tres cordones: anterior, lateral y posterior. Las fibras de estos cordones tienen distintos orígenes:

- a) De las raíces posteriores. Estas son las fibras aferentes que provienen de la prolongación central de los cuerpos neuronales ubicados en los ganglios de las raíces dorsales antes mencionados. Estas neuronas, llamadas neuronas sensitivas primarias, tienen una prolongación periférica, que presenta en su extremo distal algún tipo de especialización anatómico-funcional, conformando los receptores para los distintos tipos de modalidades sensitivas. Por otro lado, posee una prolongación central, que es la que ingresa por las raíces posteriores. Prácticamente todas las vías sensitivas tienen en estas neuronas sensitivas primarias a su primer neurona.
- b) De las neuronas cordonales de la sustancia gris del mismo segmento medular.
- c) De los niveles espinales y caudales a cada segmento espinal.
- d) De los niveles supra-espinales.

Dentro de los distintos cordones hay una distribución topográfica sistematizada, donde algunas fibras tienen una dirección ascendente, sensitivas, a niveles superiores, y otras descendentes, motoras, a niveles inferiores.

2.2 *Tronco cerebral*

El tronco cerebral (TC), también denominado tronco del encefalo o tallo encefálico, continúa en sentido cefálico a la ME. El TC está dividido en bulbo raquídeo, protuberancia y mesencéfalo. En su cara posterior está conectado al cerebelo, que lo cubre ampliamente. Algunos autores incluyen al diencéfalo como la porción rostral del TC, aunque claramente presentan orígenes embriológicos de vesículas primarias diferentes.

El TC contiene numerosos tractos de fibras ascendentes y descendentes, entre la ME, el mismo TC y el cerebelo, y los hemisferios cerebrales, que lo atraviesan en toda su extensión. Otros tienen su origen o terminación en los núcleos que se encuentran a este nivel. Algunos de estos núcleos, llamados núcleos de los nervios craneales, van a conformar los componentes funcionales, sensitivos, motores, somáticos o viscerales, de los llamados nervios craneales. Los nervios craneales son los equivalentes, a nivel del tronco encefálico, de los nervios raquídeos de la médula espinal. Los llamados nervios craneales son doce (del I al XII, en números romanos), aunque sólo son nervios en sentido estricto los que van del IIIro. al XIIdo., y que tienen su origen real y aparente a este nivel. El llamado nervio olfatorio (Ier. par) y el nervio óptico (IIdo. par) son, en realidad, tractos de fibras del mismo encefalo, de la vía olfatoria y de la vía visual, respectivamente. El TC deriva de la vesícula primaria embrionaria rombo-encefálica o posterior.

2.2.1 **Configuración externa del tronco cerebral**

En la cara anterior del TC, a nivel del bulbo raquídeo, y como continuación del surco medio anterior medular, se encuentra el surco medio anterior bulbar. A cada lado, unas columnas longitudinales prominentes, se encuentran las pirámides bulbares. Su nombre toma origen por el trayecto, a ese nivel, de haces de fibras descendentes motoras córtico-espinales, tradicionalmente llamadas haces piramidales. Inmediatamente por debajo, el 90%

de estas fibras cruzan la línea media formando la decusación de las pirámides bulbares. Los haces de estas fibras se ubican a nivel del cordón lateral medular, formando el tracto córtico-espinal lateral. El 10% restante de fibras continúa a nivel del cordón medular anterior, formando el tracto córtico-espinal ventro-medial. En cada hemi-bulbo, en una situación lateral a las pirámides bulbares, se encuentra una formación gris alargada, denominada oliva bulbar. Esta estructura constituye un complejo nuclear que tiene conexiones con el cerebelo, y está relacionado al control del movimiento.

A nivel del bulbo, los tractos delgado y cuneiforme constituyen haces de fibras nerviosas ascendentes de primer orden, es decir cuyos cuerpos celulares se encuentran localizados en los ganglios de las raíces posteriores de la ME y transcurren dentro de ella, situados en el cordón medular posterior de la ME. Estos haces terminan haciendo sinapsis en los núcleos de igual nombre a nivel bulbar (núcleos delgado y cuneiforme). La información que conducen estas fibras corresponde a la sensibilidad propioceptiva.

Siguiendo en forma ascendente, el TC presenta un brusco cambio en su conformación externa. La presencia de un importante manojo de fibras transversales, que se agregan a las fibras longitudinales antes mencionadas, le confiere a esta subdivisión del TC un importante engrosamiento en su parte anterior. Por este motivo, esta porción del TC se denomina protuberancia ó puente. Las fibras transversales de la protuberancia o fibras ponto-cerebelosas conectan los núcleos del puente con el cerebelo, con el nombre de pedúnculos cerebelosos medios. Existe otro grupo de fibras que conectan al cerebelo con la ME, los pedúnculos cerebelosos inferiores, y con el resto del encéfalo, los pedúnculos cerebelosos superiores.

Continuando en el sentido rostral, en la cara anterior del TC a nivel del mesencéfalo, se observan los denominados pedúnculos cerebrales, separados entre sí por la fosa inter-peduncular. Esta porción del TC posee un grupo de fibras descendentes que provienen de la corteza cerebral, formando los tractos córtico-nuclear

y córtico-espinal, luego de pasar por la denominada cápsula interna a nivel de la sustancia blanca de los hemisferios cerebrales.

La cara posterior del el TC puede verse si uno retira el cerebelo que se acuesta sobre él. Para esto se debería cortar los tres pares de manojos de fibras que lo unen al cerebelo, los ya mencionados pedúnculos cerebelosos superior, medio e inferior.

En el mesencéfalo la cara dorsal del TC está dominada por la presencia de una estructura gris, que recibe el nombre de techo o *tectum*, y está conformada por dos pares de núcleos, los tubérculos cuadrigéminos (o colículos), superior e inferior. Núcleos relacionados con las vías subcorticales visual y auditiva respectivamente.

2.2.2 Configuración interna del tronco cerebral

El TC contiene una compleja y heterogénea matriz de neuronas, filogenéticamente muy antigua, conocida como formación reticulada. De la formación reticulada dependen funciones como el control del nivel de conciencia, la percepción del dolor y la regulación del sistema cardiovascular y respiratorio. Tiene amplias conexiones con los núcleos de los pares craneanos, con el cerebelo y con los mecanismos motores de la médula espinal, a través de los cuales influye en el movimiento, la postura y el tono muscular. Estructuralmente, está conformada por un grupo heterogéneo de neuronas que pueden o no estar agrupadas en núcleos, conformando una verdadera red sináptica, de allí su nombre. Dentro de la formación reticulada se reconocen varios núcleos individuales. No obstante, algunas funciones están favorecidas por redes más dispersas, que no se corresponden exactamente a núcleos anatómicamente identificados, como sucede con los denominados centros respiratorio y cardiovascular. Estos centros están compuestos por redes neuronales difusas, localizadas dentro de la formación reticular del bulbo y de la porción inferior de la protuberancia, que controlan los movimientos respiratorios y la función cardiovascular.

Los tractos retículo-espinales descendentes se originan en la formación reticular del bulbo raquídeo y de la protuberancia. Influyen principalmente sobre el tono muscular y la postura. Algunas de las fibras ascendentes de la formación reticular constituyen el sistema reticular activador. Estas neuronas reciben información, directa o indirecta, de múltiples fuentes sensitivas. A través de determinados núcleos del tálamo, provocan la activación de la corteza cerebral y estimulan el estado de vigilia.

Los llamados núcleos del rafe son un grupo de núcleos, ubicados en la línea media, que se extienden a lo largo de todo el encéfalo. Muchas de las neuronas de estos núcleos son serotoninérgicas, es decir que utilizan serotonina (5-hidroxi-triptamina) como neuro-transmisor. Sus axones se distribuyen ampliamente por todo el sistema nervioso central. En particular, las fibras que ascienden hacia estructuras rostrales están implicadas en los mecanismos nerviosos del sueño, mientras que las fibras que descienden hacia la médula espinal están involucradas en la modulación de los mecanismos del dolor.

El llamado *locus* cerúleo es un grupo de neuronas pigmentadas que se sitúan en el tronco del encéfalo, tegmento de la porción caudal del mesencéfalo y porción superior de la protuberancia. Es el principal núcleo de células noradrenérgicas (productoras de noradrenalina) del encéfalo. Sus fibras proyectan en forma ascendente hacia el cerebelo, hipotálamo, tálamo, estructuras límbicas y corteza cerebral. Las fibras descendentes proyectan ampliamente a lo largo del tronco del encéfalo y médula espinal. El *locus* cerúleo, al igual que los núcleos del rafe, está implicado en mecanismos nerviosos que regulan la llamada etapa del sueño paradójal o de movimientos oculares rápidos.

2.3 Cerebelo

Las funciones del cerebelo (Cb) son por un lado motoras, regulando de manera no consciente el mantenimiento del equilibrio, influyendo en la postura, el tono muscular y la coordinación de

los movimientos. Al mismo tiempo, algunos estudios sugieren que participa en habilidades cognitivas y en fenómenos emocionales.

El Cb tiene dos hemisferios laterales, unidos, medialmente, por el vermis del cerebelo. La superficie del Cb está conformada por la corteza cerebelosa, donde se sitúan los cuerpos celulares, dendritas y la mayor parte de las conexiones sinápticas de las neuronas cerebelosas. En el centro se encuentra la sustancia blanca, una importante red de fibras, irregularmente ramificadas de dirección aferente y eferente, que se dirigen de y hacia la corteza cerebelosa. Dentro de la sustancia blanca de los hemisferios cerebelosos se distribuyen, a cada lado, cuatro pares de núcleos cerebelosos; de medial a lateral: núcleos fastigio, globoso, emboliforme y dentado.

La mayor parte de las fibras aferentes del Cb, que en su mayoría terminan en la corteza cerebelosa, provienen de la ME, fibras espino-cerebelosas y del TC: del complejo olivar inferior, las fibras olivo-cerebelosas, de los núcleos vestibulares, las fibras vestibulo-cerebelosas, y de la protuberancia, las fibras ponto-cerebelosas.

Desde el punto de vista funcional, el Cb se subdivide en:

- a) arquicerebelo: anatómicamente corresponde al lóbulo flóculo-nodular y al núcleo fastigio; filogenéticamente es la parte más antigua, y funcionalmente está relacionado con el sistema vestibular, por lo que se relaciona principalmente con el mantenimiento del equilibrio;
- b) paleocerebelo: anatómicamente se corresponde con el vermis cerebeloso y los núcleos para-vermianos globoso y emboliforme, y participa en el control de la postura y el tono muscular, y
- c) neocerebelo: de aparición filogenética más tardía, y que comprende a las estructuras del resto de los hemisferios cerebelosos y el núcleo más lateral, el núcleo dentado. Está relacionado con la coordinación de los movimientos.

Las lesiones cerebelosas causan incoordinación de los miembros superiores, de los miembros inferiores, del habla y de los ojos. El síndrome cerebeloso se caracteriza por presentar: hipotonía muscular, disimetría de las extremidades, ataxia de postura, y la deambulación y nistagmo ocular. También se observan cambios en un tipo de memoria denominada procedural.

2.4 Diencefalo

El diencefalo es la continuación del neuro-eje en dirección rostral al mesencéfalo y es una formación medial a los dos hemisferios cerebrales. El núcleo del tálamo predomina anatómicamente por su tamaño. Rodeando al tálamo se encuentran el epítálamo, el hipotálamo y el subtálamo.

2.4.1 Tálamo

El tálamo es una masa gris, ovoidea, que incluye numerosos núcleos, varios de los cuales poseen importantes conexiones recíprocas con la corteza cerebral. Los núcleos talámicos pueden ser agrupados en:

- a) núcleos que transmiten información sensitiva general y especial, hacia las correspondientes regiones de la corteza sensitiva primaria;
- b) núcleos que reciben información desde el cerebelo y sus núcleos basales y se conectan con las regiones motoras correspondientes del lóbulo frontal, y
- c) núcleos que tienen conexiones con las áreas de asociación y áreas del llamado circuito límbico de la corteza cerebral.

En la mayoría de los humanos, los dos núcleos del tálamo están unidos por la masa inter-talámica. Un fascículo de fibras, la estría medular, pasa a lo largo del borde dorso-medial del tálamo. En el interior del tálamo, en un corte transversal, se observa una lámina de fibras nerviosas con conexiones aferentes

y eferentes, en forma de Y reclinada, la lámina medular medial. Esta lámina divide la parte principal del tálamo en tres masas nucleares: anterior, medial y lateral. A su vez, cada una de estas masas nucleares se subdividen en varios sub-núcleos con nombres específicos. Lo mismo sucede en el interior de la lámina medular medial donde se encuentran varios grupos celulares denominados núcleos intra-laminares. Lateral a la masa principal de los núcleos del tálamo **se encuentra otra lámina de fibras nerviosas tálamo-corticales y cortico-talámicas**, la lámina medular lateral. En una situación aún mas lateral, se encuentra el núcleo reticular del tálamo.

Todos los núcleos del tálamo, con excepción del núcleo reticular, proyectan sus fibras hacia la corteza cerebral del mismo lado. De esta forma toda la corteza cerebral recibe información desde el tálamo y, al mismo tiempo, el tálamo recibe de forma recíproca fibras cortico-talámicas desde la corteza cerebral.

Se llaman núcleos específicos a aquellos núcleos del tálamo que, ubicados en la fila ventral del grupo lateral, tienen conexiones punto a punto con áreas corticales sensitivas o motoras bien definidas. Estos núcleos incluyen:

- a) el núcleo ventral posterior, que recibe fibras aferentes sensitivas del lemnisco medio, tracto espino-talámico y lemnisco trigeminal, y envía fibras eferentes a la corteza somato-sensorial primaria en el lóbulo parietal,
- b) el núcleo dorsal del cuerpo geniculado lateral, que recibe fibras aferentes visuales del tracto óptico y proyecta sus fibras a la corteza visual primaria en el lóbulo occipital,
- c) los núcleos del cuerpo geniculado medial, que reciben fibras aferentes auditivas desde el colículo inferior y envían sus fibras a la corteza auditiva primaria en el lóbulo temporal, y
- d) los núcleos ventral anterior y ventral lateral, que reciben aferencias desde el cerebelo y núcleos de la base del cerebro, y envían sus fibras hacia áreas de la corteza motora en el lóbulo frontal.

Por otro lado se encuentran los núcleos no específicos, de la fila dorsal de la masa nuclear lateral, y la totalidad de la masa anterior y medial, que reciben información aferente funcionalmente menos específica (en el sentido de constituir vías de información sensitiva o motora). Estos núcleos proyectan sus fibras hacia áreas más extensas de la corteza cerebral, que han sido relacionadas con funciones corticales asociativas o límbicas.

2.4.2 Epitálamo

Es la región ubicada en la porción dorsal y posterior del diencefalo. Comprende el cuerpo pineal, el trigono habenular, la estría medular y la comisura de la habénula. Tiene un origen embriológico relacionado con el área pretectal.

2.4.3 Hipotálamo

El hipotálamo forma parte de la porción ventral del diencefalo, separado del tálamo por el surco hipotalámico. Regula varios comportamientos esenciales para la homeostasis y la reproducción. El hipotálamo se divide en tres porciones:

- a) hipotálamo peri-ventricular, capa delgada adyacente al tercer ventrículo,
- b) hipotálamo medial, conjunto de núcleos distribuidos en las subdivisiones anterior, posterior y región mamilar, y
- c) hipotálamo lateral, zona sin agrupamiento nuclear que incluye el tracto de fibras haz telencefálico medial.

El hipotálamo está involucrado en varias funciones:

- a) ritmos biológicos, por medio de núcleos específicos como el núcleo supra-quiasmático, para la sincronización de variables orgánicas,
- b) regulación endocrina, especialmente por la denominada formación hipotálamo-hipofisaria,
- c) regulación visceral a través del control del SNA, y

d) homeostasis, mediante la existencia en el hipotálamo medial de receptores para numerosas señales del medio interno (glucosa, temperatura, osmolaridad, niveles hormonales).

2.4.4 Subtálamo

El subtálamo está ubicado en una situación caudal del diencefalo, en transición con el mesencéfalo, y participa fundamentalmente en funciones de control motor.

2.5 Cerebro

El cerebro está constituido por dos grandes hemisferios de compleja anatomía, divididos por la cisura inter-hemisférica. En los hechos, ambas mitades hemisféricas no son tales. Sólo al juntarlas podemos constituir algo parecido a un hemisferio. Quizás el término hemisferio fue utilizado originariamente en singular, pero el uso del plural, aún siendo inadecuado, es hoy el usual. Cada hemisferio es, en realidad, el equivalente aproximado a un cuarto de esfera, y contiene una cavidad ventricular en forma de medialuna, que posee comunicación medial con el tercer ventrículo. Ambos hemisferios están unidos y conectados por un manojo de más de 200 millones de fibras, el cuerpo calloso. Cada hemisferio tiene una capa externa de sustancia gris de unos 25 milímetros de espesor, la corteza cerebral, y una sustancia blanca de fibras, interna, en la que encontramos algunos núcleos de sustancia gris, los núcleos de la base. Los hemisferios derivan de las vesículas secundarias telencefálicas, y son la parte más grande y rostral del neuro-eje. Cubren al diencefalo en su parte medial. Alcanza su mayor grado de complejidad en el encéfalo humano.

El gran incremento de la superficie cerebral, necesaria por el desarrollo evolutivo de la corteza en el hombre, ocurre sin el incremento proporcional del volumen del cráneo. Esto fue posible debido al plegamiento de más de las 2/3 partes de la superficie cortical en la profundidad de los surcos y las cisuras, dando esto como resultado la complicada apariencia de las circunvoluciones

cerebrales. La superficie cortical total es de unos 2200 cm², y sólo la tercera parte es de apariencia superficial, las dos terceras partes están escondidas en la profundidad de los surcos.

Limitado por hendiduras profundas llamadas cisuras, cada hemisferio cerebral, está dividido en cuatro lóbulos cerebrales: frontal, temporal, parietal y occipital.

La cisura más profunda en la cara externa del hemisferio es la cisura lateral, o de Silvio, que limita el lóbulo temporal de los lóbulos frontal y parietal. En la profundidad de la cisura lateral se encuentra una porción de corteza llamada ínsula. La corteza replegada, que cubre y esconde a la ínsula, recibe el nombre de opérculo frontal, temporal y parietal, respectivamente. La cisura central, o de Rolando, une la cisura lateral con la inter-hemisférica, y marca el límite entre el lóbulo frontal en la parte anterior y el lóbulo parietal, en la parte posterior. La cisura parieto-occipital limita el lóbulo occipital, que ocupa la parte posterior de cada hemisferio cerebral, del lóbulo parietal, en la cara medial cerebral.

En la cara externa este límite no es tan claro y se determina por una proyección imaginaria de esta cisura parieto-occipital sobre la cara externa del hemisferio, marcando el límite entre lóbulo occipital del temporal y parietal. En el desarrollo embrionario, parte de la sustancia gris que formaba las paredes internas de las vesículas telencefálicas migra a la superficie, formando la corteza cerebral. Un proceso similar al que ocurre para la formación de la corteza del cerebelo. Por debajo de la corteza de los hemisferios cerebrales se encuentran tractos de sustancia blanca, que son predominantes, y un conjunto de núcleos grises subcorticales.

2.5.1 Corteza cerebral

La corteza cerebral se divide desde el punto de vista cito-arquitectónico y filogenético en:

- a) neocorteza o isocortex (*iso*, del griego “igual”), constituida por de seis capas superpuestas. Evolutivamente más tardía, representa el 90% de la corteza,

b) allocorteza (*allo*, del griego “distinto”), evolutivamente más antigua, representa el 10% de la corteza en humanos; está constituida por tres o más capas. Comprende a su vez la archi-corteza o corteza límbica, la paleo-corteza o corteza olfatoria y la meso-corteza o yuxtallocortex, constituida por una corteza de transición, que separa la neo-corteza y la paleo-corteza a nivel del cíngulo, y que presenta características cito-arquitectónicas intermedias a las antes descritas. De todos modos, como fue dicho, la mayor superficie cortical corresponde a la neo-corteza, que, si bien presenta variaciones cito-arquitectónicas en las distintas regiones corticales, tiene un conformación básica de seis capas:

- a) capa I molecular; es la más superficial, predominan las prolongaciones dendríticas y axonales, alternadas con cuerpos celulares más aislados,
- b) capa II granular externa; conexiones intra-corticales a través de pequeñas células neuronales,
- c) capa III piramidal externa; las neuronas piramidales de tamaño medio dan origen a fibras de asociación y comisurales,
- d) capa IV granular interna; a este nivel terminan las fibras aferentes tálamo-corticales específicas,
- e) capa V piramidal interna; desde aquí parten las fibras de proyección eferente hacia el tálamo, los núcleos de la base, el tronco encefálico y la médula espinal. Aquí encontramos las características neuronas piramidales gigantes de Betz, y
- f) capa VI multiforme; gran cantidad de neuronas de proyección y asociación.

Desde el punto de vista funcional, la neo-corteza comprende:

- a) áreas sensoriales primarias (somato-sensorial, visual y auditiva),
- b) áreas sensoriales secundarias,
- c) área motora primaria,

- d) áreas motoras secundarias y pre-motora, y
- e) áreas de asociación.

Las áreas de asociación, son básicamente tres: el área asociativa témporo-parieto-occipital ubicada en la convergencia de estos tres lóbulos; el área asociativa pre-frontal en el lóbulo frontal y el área asociativa medial límbica, corteza que rodea al cuerpo calloso e incluye la circunvolución del cíngulo, la circunvolución del hipocampo y la circunvolución para-hipocámpica. Las áreas primarias, tanto sensitivas como motoras, representan sólo el 10% de la corteza cerebral, siendo el 90% restante destinado a corteza asociativa. Las áreas de funciones sensoriales y motoras se definen, entre otras cosas, por el tipo de respuestas que se obtienen por estimulación, mientras que las áreas de asociación no son silentes a la estimulación, sino que la respuesta es dependiente del patrón temporal y espacial de la estimulación. Estas distintas subdivisiones de la neo-corteza poseen además diferencias en su cito-arquitectura:

- a) Las áreas sensoriales presentan la capa IV o granular interna de mayor espesor (capa principal de aferencias corticales),
- b) las áreas motoras presentan las capas III y V, o de células piramidales de mayor espesor (capas principales de eferencias corticales), y
- c) las áreas de asociación presentan estas capas de dimensiones similares (sugiriendo que presentan una proporción similar de aferencias y eferencias).

2.5.2 Sustancia blanca de los hemisferios cerebrales

La región central de cada hemisferio cerebral está formada por fibras axonales mielinizadas, arterias y venas. La mielina es una sustancia grasa semifluida cuya presencia da el color característico a la sustancia blanca. Las fibras nerviosas constituyen la sustancia blanca de los hemisferios cerebrales. Cuando las

observamos en detalle vemos que toman distinta dirección. Se dividen en:

a) fibras de asociación, largas y cortas, según conecten el área cortical de un lóbulo con la de otro lóbulo de un mismo hemisferio o conecten una circunvolución con otra vecina. Por ejemplo: el fascículo longitudinal superior conecta al lóbulo occipital con el frontal, el fascículo arqueado conecta áreas del lóbulo temporal con el frontal, y el fascículo longitudinal inferior hace lo propio desde el lóbulo occipital con el temporal,

b) fibras de proyección aferente y eferente, son aquellas fibras que ascienden o descienden de y hacia la corteza, hacia o desde niveles inferiores. Este grupo de fibras converge en forma compacta pasando entre los núcleos del tálamo y caudado en forma medial, y del núcleo lenticular lateralmente, formando la cápsula interna. Dentro de estas fibras están las proyecciones eferentes, que van desde la corteza motora a los núcleos de los nervios craneales a nivel del tronco encefálico, y a la médula espinal y las fibras ascendentes, con información sensitiva, que van a la corteza cerebral, y

c) fibras comisurales, son aquellas fibras que efectúan conexión de una región de un hemisferio con otra equivalente del hemisferio contra-lateral. Las principales son el cuerpo calloso, la comisura blanca anterior y la comisura del hipocampo.

2.5.3 Núcleos grises subcorticales

En el interior de los hemisferios cerebrales se encuentran varias masas nucleares, este conjunto recibe el nombre de núcleos de la base o ganglios basales. Los componentes principales de los núcleos de la base son:

a) el cuerpo estriado, una gran masa nuclear atravesada por las fibras de proyección de la cápsula interna, que le dan el aspecto de un núcleo con estrías blancas. Estas fibras dividen

al cuerpo estriado en los núcleos caudado y putamen; este último, a su vez dividido, toma contacto con otro núcleo más externo, el globo pálido. Putamen y globo pálido, juntos conforman un núcleo en forma de lente biconvexa, el núcleo lenticular. Estas estructuras están funcionalmente implicadas en el control del movimiento, la conducta y la postura, facilitando los movimientos voluntarios por vía directa e inhibiendo en forma indirecta a los movimientos no deseados, y

b) el núcleo amigdalino, localizado dentro del polo del lóbulo temporal, posee características funcionales diferentes, relacionadas con respuestas corporales autonómicas a los cambios ambientales y a fenómenos emocionales.

2.5.4 Sistema olfatorio

El epitelio olfatorio, donde se encuentran los receptores para el olfato, tapiza la cavidad nasal en la parte pósterio-superior del tabique nasal. Fibras extremadamente finas, desde este epitelio olfatorio, penetran la base de cráneo, en una estructura ósea con múltiples perforaciones, la lámina cribosa, para entrar a la cavidad craneana donde entran, a cada lado, en el bulbo olfatorio, estructuras del SNC que se extienden bajo la superficie inferior de los lóbulos frontales. Este conjunto de delgados nervios representan el verdadero nervio olfatorio, primer nervio craneano. El sistema olfatorio se encuentra en la cara inferior u orbitaria del lóbulo frontal, constituido por los bulbos, pedúnculos, trígonos olfatorios, y con porciones de la corteza cerebral fronto-temporal. Presenta conexiones con la corteza olfatoria propiamente dicha denominada área entorinal del lóbulo piriforme, y con estructuras córtico-subcorticales de asociación (hipocampo, septum, amígdala). Además de sus funciones sensoriales, está directamente implicado en las funciones del sistema límbico.

2.5.5 Sistema límbico

El concepto de sistema límbico se basa en que un conjunto de estructuras corticales y subcorticales, que se encuentran

conectadas entre sí por medio de haces de fibras nerviosas, forman circuitos que tienen conexiones íntimas y multi-sinápticas con el hipotálamo y partes del mesencéfalo. Las estructuras corticales incluyen:

- a) áreas de la neo-corteza fronto-temporal y de las circunvoluciones hipocampal, entorinal, pre-piriforme, peri-amígdala, del cíngulo y sub-callosa,
- b) estructuras sub-corticales que se encuentran a nivel de los hemisferios cerebrales y el diencéfalo, tales como el complejo amigdalino, septum, núcleo accumbens, el área pre-óptica, cuerpos mamilares del hipotálamo y núcleos anterior, central y dorso-mediano del tálamo, y
- c) el área límbica mesencefálica, localizada a nivel del mesencéfalo, que incluye grupos nucleares que pertenecen a la formación reticular e incluyen al área tegmental central, la sustancia gris central, el núcleo del rafe dorsal y el núcleo tegmental dorsal.

Las principales vías de enlace incluyen: el fórnix, la estría terminal y el haz telencefálico medial. Los circuitos del sistema límbico clásicamente descritos son dos: el circuito medial (o de Papez), formado por el hipocampo, el hipotálamo, el núcleo talámico anterior, el cíngulo y nuevamente el hipocampo. El circuito lateral (o de Mc Lean), formado por el hipocampo la amígdala, el núcleo talámico dorso-mediano, la corteza orbito-frontal y nuevamente el hipocampo.

Durante un tiempo se consideró que las estructuras del llamado sistema límbico están involucradas en varias funciones de la conducta como la memoria, los comportamientos motivacionales y los fenómenos emocionales. Sin embargo, no existe consenso acerca de las estructuras que lo componen, ni de sus propiedades funcionales. Algunos autores consideran que se trata de un constructo teórico especulativo, que se usa para referirse a un grupo de estructuras anatómicas inter-conectadas

que se localizan especialmente en la región límbica o del borde entre los hemisferios cerebrales y el tronco cerebral. El origen del término proviene de una descripción de Broca en 1878, que denominó como lóbulo límbico a la porción de corteza medial que bordea al diencéfalo, y que incluía el bulbo y nervio olfatorios, y las circunvoluciones del hipocampo, para-hipocámpica y del cíngulo. En 1937, Papez propuso que algunas de estas estructuras estaban relacionados con procesos emocionales. En 1952, Mc Lean amplió el concepto de sistema límbico en términos anatómicos y funcionales. En la actualidad no existen pruebas concluyentes que confirmen las propuestas de estos autores.

3. Cavidades del sistema nervioso

A partir de las cavidades originales del tubo neural primitivo, se originan las cuatro cavidades ventriculares y sus espacios de conexión:

- a) dos ventrículos laterales que corresponden a las cavidades de los dos hemisferios cerebrales, con sus prolongaciones frontal, temporal y occipital,
- b) un tercer ventrículo medial a los ventrículos laterales, y conectado con ellos a través de los agujeros inter-ventriculares (o de Monro), y que corresponde a la cavidad del diencéfalo. El diencéfalo forma las paredes superior, inferior y laterales del tercer ventrículo,
- c) el acueducto cerebral (o de Silvio), es un delgado conducto, a nivel del mesencéfalo, que comunica al tercer ventrículo con la cavidad siguiente, el cuarto ventrículo,
- d) el cuarto ventrículo, es un ensanchamiento del sistema ventricular a nivel de la protuberancia y el bulbo, corresponde a las cavidades originales del rombo-encéfalo, que dieron origen a la protuberancia y el bulbo raquídeo. El piso del

cuarto ventrículo forma una depresión romboidal de escasa profundidad, cuyo ancho máximo se presenta en la transición entre la protuberancia y el bulbo. Las paredes superior, inferior y laterales del cuarto ventrículo están dadas por los pedúnculos cerebelosos, superior e inferior, respectivamente. A nivel del ensanchamiento del cuarto ventrículo se presentan los recesos laterales, donde se encuentran a cada lado pequeños orificios, los agujeros de Luschka. A través de estos orificios el sistema ventricular comunica con el espacio sub-aracnoideo, que rodea al neuro-eje por fuera de él. El conducto endependimario, central en la ME, es un espacio casi virtual que puede dilatarse y hacerse real solamente en condiciones patológicas.

4. Cubiertas del sistema nervioso

La superficie externa del cerebro está cubierta por un conjunto de tres membranas o meninges. La más externa es la duramadre o meninge dura, está formada por tejido denso y fibroso. A nivel de la cabeza, la duramadre contacta directamente con el hueso del cráneo; a nivel de columna vertebral está separada del hueso por tejido adiposo. Por dentro de la duramadre se encuentran dos cubiertas de meninges blandas, la aracnoides y la piamadre. La aracnoides está aplicada estrechamente a la superficie interna de la duramadre, por lo que constituye una cubierta intermedia, mientras que la piamadre es una membrana interna que recubre íntimamente la superficie del tejido nervioso. Entre la piamadre y la aracnoides se encuentra el espacio sub-aracnoideo ocupado por el líquido cefalorraquídeo.

4.1 Espacios externos del sistema nervioso

Entre las tres capas de cubiertas meníngeas quedan conformados dos espacios:

a) un espacio virtual entre la duramadre y la aracnoides, denominado espacio sub-dural, que normalmente no contiene un volumen significativo de sustancia interpuesta, y
b) un espacio real, entre la aracnoides y la piamadre, denominado espacio sub-aracnoideo, por donde circula el líquido cefalorraquídeo. Este espacio presenta varias dilataciones a nivel del cráneo, denominadas cisternas, y se continúa rodeando a la médula espinal en el sentido caudal.

Bibliografía

- Brodal, A. (1981): *Neurological Anatomy, in Relation to Clinical Medicine*, Londres, Oxford University Press, 1981.
- Mascitti, T. A. (1975): *Neuroanatomía*, Buenos Aires, Editorial Panamericana, 1975.
- Ranson, S. W. & Clark, S. L. (1974): *Anatomía del sistema nervioso*, Buenos Aires, Editorial Interamericana, 1974.

Capítulo 5

Compartimentos y metabolismo cerebral

Alberto Yorio

1. Los compartimentos del cerebro

Se denomina *compartimentos* del sistema nervioso a las partes de mismo que tienen diferente composición química. Como en la mayoría de los tejidos corporales, los principales compartimentos del sistema nervioso central son el *intra-celular* y el *extra-celular*.

El compartimento extra-celular del sistema nervioso presenta, a su vez, tres subdivisiones:

- a) el líquido intersticial, que es el que existe entre las células en el tejido nervioso,
- b) el contenido intra-vascular, que es el que existe dentro de los vasos dentro del tejido nervioso, y
- c) el líquido cefalorraquídeo, cuya composición química es similar al del espacio intersticial, pero que se encuentra por fuera del tejido nervioso, dentro del sistema ventricular y el espacio.

Existe comunicación entre los sub-compartimentos de líquido intersticial y el del líquido cefalorraquídeo, por lo que las sustancias extra-celulares del tejido cerebral fluyen de un sub-compartimento a otro. Por el contrario, existen barreras estructurales y funcionales para el pasaje de ciertas sustancias entre los vasos sanguíneos y subcomponente del líquido intersticial del sistema nervioso, y el sub-compartimento del líquido cefalorraquídeo.

Esto puede demostrarse a través de un antiguo experimento: Si se inyecta una tintura azul en el torrente sanguíneo de un animal (por ejemplo a través de una vena), todos los tejidos excepto el cerebro y la médula espinal se tiñen; por el contrario si la tintura se inyecta en el líquido cefalorraquídeo (por ejemplo en uno de los ventrículos), el tejido del cerebro y la médula espinal se tiñen.

2. El líquido cefalorraquídeo

El sistema nervioso central se encuentra contenido en las cavidades óseas del cráneo y de la columna vertebral. El líquido cefalorraquídeo (LCR), se origina dentro de las cavidades ventriculares por las que circula, y pasa al espacio sub-aracnoideo donde se reabsorbe. Por consiguiente, el sistema nervioso central está bañado internamente y externamente por el LCR. La alteración de esta circulación puede resultar de una acumulación de LCR en las cavidades y compresión del tejido cerebral, trastorno que se denomina *hidrocefalia*.

El tejido cerebral está separado del LCR externamente por la capa de células de la membrana meníngea denominada piamadre. Internamente, a nivel de las cavidades ventriculares, el tejido cerebral está separado del LCR por una capa de células llamadas *ependimarias*, o del *epéndimo*, que son células ciliadas derivadas de la glía. La superficie de contacto del cerebro con la piamadre por fuera y con el epéndimo por dentro está compuesta de una capa de células gliales de tipo astrocitario.

La circulación del LCR desde su origen en los ventrículos, se efectúa primero entre las comunicaciones del sistema ventricular en sentido céfalo caudal, para pasar luego al espacio sub-aracnoideo a través de orificios a cada lado del tronco cerebral, desde donde se dirige finalmente al sitio donde es reabsorbido. La producción del LCR se realiza en un ovillo de vasos capilares denominados *plexos coroideos*, que se localizan en los ventrículos; en menor proporción se origina también de los capilares presentes en el intersticio del sistema nervioso central, pasando

luego desde allí al espacio ventricular. La reabsorción del LCR se efectúa en la porción del espacio sub-aracnoideo que se encuentra sobre la convexidad de los hemisferios cerebrales, a nivel de unas formaciones vasculares denominadas *vellosidades sub-aracnoideas*.

Dado que el LCR se origina en un segmento capilar de sangre arterial, tiene una circulación propia y se reabsorbe en un segmento vascular que es derivado al sistema venoso, puede considerarse al sistema de circulación de LCR como un sistema de circulación paralelo al sistema de circulación sanguínea cerebral. El sistema nervioso contiene alrededor de 75 ml de sangre y 75 ml de líquido cefalorraquídeo que, como se dijo, circulan a través de él.

El LCR tiene una composición química diferente a la del que el plasma sanguíneo. Suele denominarse *ultrafiltrado del plasma*, porque es una solución menos concentrada que el plasma. Existen evidencias de que algunas sustancias pasan de la sangre al LCR por *transporte activo*. Las numerosas mitocondrias que se observan en el citoplasma de las células del plexo coroideo, y de los capilares en el intersticio cerebral donde se origina el LCR, indican la existencia de estos procesos de transporte activo de sustancias, por los cuales los capilares cerebrales se comportan como órganos secretores de sustancias hacia las cavidades ventriculares, y por su intermedio al líquido intersticial del sistema nervioso.

El LCR tiene importantes funciones:

- a) constituye un soporte flexible para el mantenimiento de la estructura y funcionamiento del sistema nervioso central, pues lo protege de traumatismos mecánicos y aceleraciones,
- b) mantiene la presión ventricular,
- c) regula los electrolitos y proteínas de los sub-compartimientos ventricular e intersticial,
- d) sirve de canal de conducción para productos de secreción neuronal, como algunos neuro-transmisores de tipo

neuro-péptido, los cuales son de esta manera transportados hacia distintos sitios del sistema nervioso central.

3. Naturaleza y función de la barrera hemato-encefálica

Las células endoteliales de los capilares cerebrales difieren de las que se encuentran en otros órganos, por presentar *uniones estrechas* entre sí, que impiden el movimiento de moléculas a través de las *fenestraciones* (aberturas) que existen en los capilares de otros tejidos. En consecuencia, las células endoteliales de los capilares del cerebro forman una barrera celular continua entre la sangre y el líquido del intersticio intercelular. Esta barrera se denomina *barrera hemato-encefálica* (BHE). Una matriz extracelular que contiene colágeno (fibras de proteína) rodea a las células endoteliales alrededor de los capilares sanguíneos. Esta membrana basal está a su vez rodeada por los llamados *pies chupadores* de los astrocitos.

La BHE es selectivamente permeable a algunas sustancias, lo que significa que algunas sustancias la atraviesan y otras no. Las sustancias liposolubles –es decir que pueden disolverse en los lípidos que constituyen las membranas celulares– pasan de esta manera a través de los capilares hacia el espacio intersticial del tejido nervioso. Otras sustancias deben ser transportadas activamente por *transportadores químicos* ubicados en las membranas celulares, y con gasto de energía por parte de las células endoteliales.

Sin embargo, no todas las regiones del cerebro tienen BHE: En estas regiones sin barrera, las uniones estrechas de las células endoteliales de los capilares son discontinuas, como lo son en los otros tejidos corporales. Algunas de las regiones que no presentan BHE son: La neuro-hipófisis, la glándula pineal, la eminencia media del hipotálamo, el receso pre-óptico, el órgano sub-fornical, el órgano sub-comisural, el órgano vasculoso de la lámina terminal (en el diencefalo) y el área postrema (en el bulbo

raquídeo). El conjunto de estas estructuras nerviosas se denominan *órganos circumventriculares*, por su proximidad con el sistema ventricular. El pasaje de sustancias entre el sub-compartimento vascular y el sub-compartimento intersticial a este nivel del sistema nervioso, tiene importancia para el control hormonal y la regulación visceral. Por ejemplo, en el *área postrema*, una estructura localizada en el tronco cerebral, se encuentra el *centro del vómito*, así llamado por poseer *quimiorreceptores* que, estimulados por cambios en la composición química de la sangre, provoca el *reflejo del vómito*.

El LCR se forma en los plexos coroideos por transporte activo de sustancia a través de las células epiteliales, las que también presentan uniones estrechas. En consecuencia, las concentraciones de sustancias son, como se dijo, diferentes en el LCR respecto de las existentes en el plasma.

4. Características de la circulación cerebral y su regulación

La provisión de sangre al cerebro se cumple por medio de dos pares de arterias: a) las arterias *carótidas internas*, y b) las *arterias vertebrales*. Ambos sistemas de circulación cerebral están comunicados a nivel de la base del cerebro, a través de arterias comunicantes que adquieren, en determinado nivel, la forma de un polígono (*polígono de Willis*).

4.1 Sistema de las arterias carótidas

Existen dos *arterias carótidas* comunes, a derecha e izquierda. La del lado derecho nace del tronco braquiocefálico, que es una rama del cayado de la aorta, y la izquierda lo hace directamente de la aorta. Las arterias carótidas comunes ascienden por el cuello a ambos lados de la tráquea junto a la vena yugular y el nervio craneal denominado neumogástrico o *vago* (Xmo. par craneal). A nivel de la laringe las arterias carótidas comunes se

bifurcan en las *carótidas internas* que irrigan al cerebro y las *carótidas externas* que irrigan la cara y el cuello. En la raíz de la carótida interna se encuentra un engrosamiento de la pared arterial, el *seno carotídeo*, órgano sensible a las variaciones de presión arterial, elemento fundamental para la regulación nerviosa de la presión arterial. Las arterias carótidas internas de cada lado, se bifurcan originando las dos *arterias cerebrales anteriores* y las dos *arterias medias*. Estas arterias irrigan a cada lado, la parte medial del lóbulo frontal, y la parte lateral de los lóbulos temporales y parietales, respectivamente.

4.2 Sistema de las arterias vertebrales

Las *arterias vertebrales* nacen en la superficie dorsal de la parte inicial de las arterias subclavias. De allí se dirigen hacia la primera vértebra cervical en posición lateral y posterior a la carótida común correspondiente. Ascenden pasando a través de los agujeros transversos de las siete vértebras cervicales y penetran en la cavidad craneana por el agujero occipital. Ambas arterias vertebrales derecha e izquierda, se unen en la línea media dando origen a la *arteria basilar*. La arteria basilar se bifurca luego en las dos *arterias cerebrales posteriores*. Estas arterias irrigan a cada lado, la parte medial del lóbulo occipital y de los lóbulos parietales. Por vía de las arterias comunicantes posteriores, el sistema arterial *vertebro-basilar* se comunica con el sistema carotídeo.

5. Metabolismo cerebral, consumo de oxígeno y flujo sanguíneo cerebral

El cerebro humano adulto pesa alrededor de 1350 gramos. Para mantener su vitalidad y funcionamiento normal, en condiciones de reposo el metabolismo del encéfalo constituye alrededor del 15% del metabolismo total del cuerpo, a pesar de que constituye apenas el 2% del peso corporal total. Es decir,

aproximadamente 7.5 veces el metabolismo promedio del resto del organismo. Esto da idea de su intenso metabolismo.

La mayor parte de este metabolismo ocurre en las neuronas. Casi toda la energía utilizada por las neuronas es aportada por la glucosa proveniente de la circulación sanguínea. El cerebro requiere además, 750 ml de oxígeno por minuto, lo que representa el 20% del consumo total del organismo.

El aporte de glucosa y oxígeno del encéfalo se provee por el *flujo sanguíneo cerebral*, que es aproximadamente el 17% del volumen minuto; es decir, de la cantidad de sangre expulsada por el corazón en un minuto hacia todo el organismo.

En condiciones normales, la suspensión del flujo arterial al cerebro durante apenas 5 a 10 segundos resulta en cambios en la actividad neuronal y del funcionamiento cerebral, lo que ocasiona síntomas claramente notables. Una interrupción del flujo de 5 a 10 minutos puede producir daños neuronales irreversibles.

5.1 Regulación de la circulación cerebral

La regulación de la circulación cerebral se efectúa a nivel de mecanismos locales y generales. Ejemplo de mecanismos locales son las modificaciones de la contracción de las arteriolas del tejido nervioso, provocadas por cambios del metabolismo local en áreas discretas del sistema nervioso, por efecto de la actividad neuronal, produciendo vasodilatación y aumento del flujo regional cerebral. Ejemplo de mecanismos generales son los reflejos viscerales que aseguran la provisión adecuada de flujo sanguíneo cerebral en condiciones de cambios de la posición del cuerpo respecto a la fuerza de gravedad, del volumen sanguíneo, etc.

5.2 Técnicas de imágenes del funcionamiento cerebral

Existen varias técnicas que se basan en imágenes, para proveer información sobre aspectos morfológicos o funcionales del

sistema nervioso. Estas técnicas se han desarrollado para diagnosticar posibles enfermedades, por lo que son denominadas usualmente *diagnóstico por imágenes*. En algunos casos se utilizan también en voluntarios sanos, con el propósito de investigar sobre relaciones entre aspectos del comportamiento y la actividad del sistema nervioso.

Algunos elementos comunes de estas técnicas son:

- a) dispositivos de administración de una forma determinada de energía (radiaciones, ultra-sonido, ondas electro-magnéticas o radio-isótopos),
- b) dispositivos de recuperación de energía mediante detectores, y
- c) dispositivos de formación de imágenes, mediante el agregado de un computador que permite el procesamiento de la información recuperada y la construcción de imágenes en distintos cortes *tomográficos*, y en distintos planos. Una cualidad de estos métodos es la gran *resolución espacial*, que depende del número de pixeles con que se construyen las imágenes, que presentan la gama de tonalidades grises o de colores correspondientes al valor de los parámetros ponderados.

Algunos de estas técnicas son:

- a) la *resonancia magnética nuclear*, donde el fundamento físico de la técnica consiste en la capacidad *resonante* de ciertos átomos, como los de hidrógeno. Esta técnica se puede utilizar para investigar cambios regionales del flujo cerebral, denominándose en este caso *resonancia magnética funcional*, y
- b) las técnicas de flujo sanguíneo cerebral regional, que utilizan la administración de radio-isótopos, constituyentes de moléculas inertes cuya distribución es paralela al flujo sanguíneo cerebral, como la *tomografía simple por emisión simple de fotones* y la *tomografía por emisión de positrones*,

en las cuales la adición de átomos radio-activos a tales moléculas no modifica su comportamiento bioquímico ni los mecanismos fisiológicos en los que participa, debido a la corta vida media de los radionúclidos.

Bibliografía

- Guyton, A. C. (1994): *Anatomía y fisiología del sistema nervioso central*, Buenos Aires, Panamericana, 1994, caps. 1 y 14, y 5 y 23.
- Carpenter, M. B. (1991): *Neuroanatomía. Fundamentos*, Buenos Aires, El Ateneo, 1992.

Capítulo 6

Histología del sistema nervioso

Viviana Mandich

1. Las células del sistema nervioso

Podemos definir a la histología como la disciplina de la biología que estudia a los tejidos del organismo. Gracias a los varios avances tecnológicos (microscopio óptico, electrónico, distintos tipos de tinciones, etc.) se puede estudiar el tejido celular, no solamente en sus aspectos morfológicos sino también funcionales. En la histología del sistema nervioso, se deben diferenciar distintos tipos de células; en primer lugar, *las neuronas o células nerviosas*, de *las células de la neuroglía o células de la glía*. Estas células se distribuyen de distinta manera en las denominadas *sustancia gris y sustancia blanca* del sistema nervioso, y distinguen entre sí en los preparados y cortes histológicos.

En relación a la cantidad, las células neuroglía son mucho más abundantes que las células nerviosas. En relación a estas últimas, en el sistema nervioso encontramos alrededor de 10^{11} (aproximadamente 100.000 millones) de neuronas, y de 10 a 50 veces más de células gliales. Igualmente, siguiendo a Kandel, lo importante para tratar de comprender el funcionamiento del sistema nervioso, no radica en la diversidad de células, sino en el número y las conexiones específicas que las células establezcan.

2. La neurona

La neurona es la unidad funcional y anatómica del sistema nervioso, como lo aseveró Ramón y Cajal. Es una célula

especializada para la recepción, procesamiento y envío de señales. Posee un altísimo metabolismo y se ha comprobado la neuro-génesis (reproducción de neuronas) en algunas partes del sistema nervioso adulto, como en el hipocampo, a pesar de que durante mucho tiempo se afirmó que las células nerviosas no se reproducían. A su vez, no sólo poseemos neuronas en el sistema nervioso central (SNC) sino en todo el cuerpo.

Las neuronas, a través de los impulsos nerviosos, desempeñan todas las actividades sensorio-motoras, como las funciones mentales (memoria, pensamiento, razonamiento, lenguaje, cálculo) Sin embargo, sus características generales, no difieren demasiado de otras células no neurales.

Ramón y Cajal clasificó a las neuronas según su morfología y el tipo de prolongaciones que poseían. De allí que podemos describir tres grandes tipos de células nerviosas: *unipolares*, *bipolares* y *multipolares*.

Las neuronas *unipolares*, poseen soma y solamente una prolongación, el axón. Generalmente se encuentran en invertebrados, y en vertebrados en células del sistema nervioso autónomo.

Las neuronas *bipolares* tienen la particularidad de poseer un soma y dos prolongaciones; una funciona como dendrita y otra como axón. Éstas se encuentran en la retina y en el bulbo olfatorio. Pero salvo estas excepciones, las neuronas sensoriales son *pseudo-unipolares*; es decir, poseen un soma y sólo una prolongación que luego se bifurca. Una prolongación ingresa a la médula y otra hacia la periferia.

Las neuronas *multipolares*, poseen un soma, por el que emergen dendritas y un axón. Varían enormemente en el número de dendritas. Son las más abundantes en el sistema nervioso central. Ejemplo de este tipo de células son las células piramidales de la corteza cerebral, las células de Purkinje cerebelosas y las moto-neuronas de la médula.

También podemos clasificar a las neuronas, según el tipo de información que procesan, en neuronas motoras o moto-neuronas

(eferentes), sensoriales (aférentes), e inter-neuronas o de proyección.

Otra clasificación posible es, según la longitud del axón, en *células tipo Golgi I*, o de axón largo, y *células de axón corto*, o *Golgi II*. Las células Golgi I son generalmente inter-neuronas que median información entre distintas áreas del sistema nervioso central, o proveen el tono basal de excitatorio (neuronas mono-aminérgicas). Las células Golgi II, son inter-neuronas en circuitos locales.

La neurona típica, morfológicamente, posee un *soma* o *cuerpo celular*, *dendritas* y *axón*.

El *cuerpo* o *soma neuronal*, posee dos componentes básicos, el núcleo y el citoplasma. El *citoplasma* está constituido por moléculas de proteínas y una sustancia acuosa, rodeado por la membrana plasmática. En él, se encuentran muchas organelas, que incluyen estructuras como neuro-fibrillas, mitocondrias, ribosomas, lisosomas, cuerpos de Nissl y complejo de Golgi, entre otros. La función básica es metabolizar las proteínas esenciales para el mantenimiento y el crecimiento de la célula. Tiene un altísimo metabolismo que depende del oxígeno y de la glucosa. Sintetiza sus propias proteínas, que se incorporan a la membrana celular o se exportan. Las proteínas son transportadas a través de micro-túbulos cilíndricos que circulan por todo el axón y les proporcionan apoyo metabólico y estructural. También se produce un transporte retrógrado, del axón al cuerpo. El *núcleo*, en el centro de control y responsable de todas las actividades. Contiene al ADN (ácido desoxirribonucleico).

Las *dendritas*, del griego *dendrón*, que significa árbol. Tienen la función de captar los estímulos y transmitirlos al soma. Tienden a ser más cortas que el axón y poseen numerosas arborizaciones.

El *axón* es la unidad de conducción de la célula, transmite el impulso nervioso a largas distancias. El segmento inicial, que contacta con el soma se denomina *cono de arranque*, donde se inicia el potencial de acción. El segmento final o botón terminal, pueden ramificarse y hace contacto con otras células en el

proceso sináptico. En el cono de arranque, también se observan mitocondrias, ya que se sintetizan algunos neuro-transmisores.

2.1 La neuroglía

Las células de la neuroglía (*glía* significa ‘pegamento’) tienen diversas funciones: soporte, remoción de productos de desechos del metabolismo neuronal o restos de células, sintetizan la vaina de mielina, son *buffer* espacial y captación de neuro-transmisores, guía para la migración neuronal, participan en la barrera hemato-encefálica, la nutrición neuronal, y carecen de propiedades para generar señales eléctricas.

Encontramos distintos tipos de células neurogliales: La *macroglía*, compuesta por los *astrocitos*, *oligodendrocitos*, *células de Schwann* y *células endodimales*, de origen ectodérmico. Y la *microglía*, compuesta por los *fagocitos*, parte del sistema inmune.

Los *astrocitos* median todas las funciones antes mencionadas, salvo la de sintetizar mielina. Esta función la realizan los oligodendrocitos en el SNC y las células de Schwann en el sistema nervioso periférico (SNP). Sin embargo, los astrocitos regulan la síntesis de mielina en forma indirecta, bajo una interacción de tipo parácrino (Cardinali, 1997:5).

Los *oligodendrocitos* y las *células de Schwann* sintetizan mielina, vaina de grasa que envuelve al axón, aislándolo y aumentando la velocidad de conducción del potencial de axón. La vaina de mielina está interrumpida, no es continua; este sitio se denomina *Nodo de Ranvier*, donde se encuentran una alta concentración de receptores ionotrópicos voltaje-dependientes Na⁺K⁺.

La diferencia entre ambas células, más allá de su localización (SNC/SNP), es que en el caso de los oligodendrocitos, la síntesis de mielina es inducida por los astrocitos. En cambio en las células de Schwann, la inducción de síntesis de mielina se debe a la presencia de los propios axones. Otra diferencia es que el axón dentro del SNC es envuelto por varios oligodendrocitos; en

el SNP, el axón es envuelto por una única célula de Schwann. Una tercera diferencia es que las células de Schwann envuelven al axón junto con tejido conectivo, lo que favorece la regeneración de las fibras axónicas lesionadas en el SNP.

Las células *ependimales* forman principalmente la superficie interna de los ventrículos, y junto con los astrocitos forman la membrana limitante interna. A su vez, forman parte de los plexos coroides, donde se sintetiza el líquido cefalorraquídeo.

Los *fagocitos*, *microglía*, son las células depuradoras del SNC, su función principal es absorber, fagocitar, el tejido necrosado y eliminarlo del lugar de la lesión.

3. Modos de agrupación

Dependiendo de la localización, los conjuntos de las distintas células neurales reciben diferente denominación. El conjunto de neuronas dentro del SNC, recibe el nombre de *núcleo*; en el SNP, se denomina *ganglio*. Si el conjunto de neuronas se ubican en la médula espinal, se denominan *asta*; en corteza, *lámina*.

El conjunto de axones en el SNP se denomina *nervio*, en el SNC, en médula, *columna*; en el resto del SNC, *tracto*, *haz*, *fascículo*.

4. Modos de conexión

El conocimiento del tipo de las células que se encuentran en el sistema nervioso, su funcionamiento y morfología, es básico para comprender las complejas funciones que desempeña nuestro cerebro, y así aumentar nuestro conocimiento sobre este órgano.

El sistema nervioso central –y el cerebro en particular– es fundamentalmente un conjunto de inter-neuronas interconectadas, y con diversas interacciones con las células de la glía.

La diversidad de estructuras del sistema nervioso central se encuentra en relación con la diversidad de subtipos de neuronas,

y con las propiedades funcionales que éstas le confieren a los diferentes circuitos neurales.

Las neuronas tienen la propiedad funcional especial de comunicarse rápidamente a través de sus conexiones sinápticas, en ocasiones, a gran distancia una de otra. Cada neurona establece un promedio de 1.000 conexiones sinápticas, y recibe aproximadamente 10.000 conexiones sinápticas de otras neuronas. Dado que se considera que el cerebro humano alcanza un número aproximado a las 10^{14} neuronas, esto significa que existen aproximadamente unas 10^{14} conexiones sinápticas. A nivel de las conexiones sinápticas, la neurotransmisión química tiene, además, una forma diversa de comunicación inter-neural, dada por la diversidad de los neuro-transmisores químicos y la diversidad de los receptores para esos neuro-transmisores.

Bibliografía

Bear M. F., Connors B. W. & Paradiso M. A. (2007): *Neurociencia. Explorando el cerebro*, Barcelona, Masson, 2007, pp. 22-45.

Cardinali, D. (1997): *Manual de neurofisiología*, Madrid, Editores Díaz Santos, 1997, pp. 3-10.

Carlson N. R. (1996): *Fundamentos de psicología fisiológica*, México, Prentice Hall, 1996, 3ra. edición, pp. 24-35.

Gross, C. G. (2000): "Neurogenesis in the Adult Brain: Death of a Dogma", en *Nature. Review Neuroscience*, vol. 1, pp. 67-73.

Kandel, Eric R., Jessel, Thomas. M. & Schwartz, James H. (1996): *Neurociencias y conducta*. México, Prentice Hall, 1996, pp. 21-29.

Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Katz, L. C.; LaMantia, A. S. & McNamara, J. O. (2007): *Invitación a la neurociencia*, Madrid, Panamericana, pp. 1-10.

Snell, Richard S. (1991): *Neuroanatomía clínica*, Buenos Aires, Panamericana. pp. 58-69 y 84-106.

Subhash, C. B. & Orlando, J. A. (1995): *Neurociencia para el estudio de las alteraciones de la comunicación*, Barcelona, Masson, 1997, pp. 117-134.

Capítulo 7

Transmisión sináptica

Viviana Mandich

1. Concepto de sinapsis

El término *sinapsis* designa un sitio de unión entre neuronas. Las neuronas contactan no sólo con otras neuronas dentro del sistema nervioso central o periférico, sino también con otras células del organismo, tales como células glandulares, fibras de músculo liso y fibras miocárdicas. La unión de las moto-neuronas de la médula espinal con las fibras del músculo esquelético se denomina *unión neuromuscular*.

2. Tipos de sinapsis

Desde el punto de vista estructural y funcional, se distinguen dos grandes tipos de sinapsis: químicas y eléctricas.

La interconexión entre células a través de sinapsis eléctricas se establece en espacios denominados *conexones*, donde la primer neurona está separada de la otra por 3 nanómetros. Este espacio está recubierto por proteínas y se constituyen canales que permiten que los iones pasen directamente del citoplasma de una célula a la otra. De esta manera, en este tipo de sinapsis la transmisión de la corriente iónica de una célula a otra es directa, rápida, y bi-direccional. Dado que la corriente atraviesa los canales, se dice que las células conectadas por espacios de interconexión están acopladas electrotónicamente.

Las sinapsis eléctricas son filogenéticamente más antiguas que las sinapsis químicas, y en invertebrados se localizan en neuronas sensoriales y motoras de circuitos reflejos.

Las sinapsis eléctricas persisten en los animales vertebrados, aunque su importancia en la comunicación neural es marcadamente inferior que las sinapsis químicas. En los mamíferos, las sinapsis eléctricas entre neuronas se encuentran casi exclusivamente durante el estadio embrionario: durante el desarrollo del sistema nervioso, los espacios de interconexión que constituyen las sinapsis eléctricas, permiten que células vecinas compartan señales eléctricas y químicas, contribuyendo de esta manera a la coordinación del desarrollo y maduración. En el sistema nervioso de los mamíferos adultos las sinapsis eléctricas se encuentran fundamentalmente en células de la glía. En otras partes del organismo este tipo de sinapsis se encuentra entre células epiteliales, células musculares lisas y cardíacas, células hepáticas y células glandulares.

En las sinapsis químicas, el terminal axónico generalmente contacta con una porción de otra neurona, denominándose *pre-sinapsis* a la terminal del axón y *post-sinapsis* al sitio de la membrana de la otra neurona, donde el axón establece el contacto. La dirección normal del flujo de información es desde la pre-sinapsis a la post-sinapsis.

La sinapsis química es uni-direccional, desde la membrana pre a la post-sináptica, y es también más lenta que la sinapsis eléctrica, ya que utiliza un mensajero químico que se libera en el espacio sináptico y actúa a través de varios mecanismos.

3. Sinapsis químicas

3.1 Estructura de la sinapsis química

Entre las membranas pre y post-sinápticas existe un espacio denominado *hendidura sináptica*, que es de aproximadamente 20 a 50 nanómetros. La hendidura sináptica posee además una

matriz, conformada con proteínas extracelulares fibrosas que unen las membranas pre y post-sinápticas. La estructura y composición proteica de las membranas pre y post-sinápticas es diferente, lo que se denomina *diferenciaciones sinápticas*.

La membrana pre-sináptica, *pre-sinapsis* o *elemento pre-sináptico*, contiene docenas de vesículas sinápticas, donde se acumulan sustancias denominadas *neuro-transmisores*, o *mensajeros químicos*, por constituir sustancias que transmiten información para la comunicación entre las neuronas. También se encuentran las llamadas *pirámides* de estructura proteica, *zonas activas*, porque constituyen la zona de liberación de los neurotransmisores.

En la post-sinapsis, la diferenciación sináptica se denomina *densidad post-sináptica*, y constituye el sitio donde se encuentran los llamados *receptores* de los neuro-transmisores, que transforman la señal *química inter-celular* en una *señal intra-celular* en la célula post-sináptica.

3.2 Clasificación funcional de las sinapsis químicas

En las diferentes formas de contactos sinápticos, la comunicación entre la pre-sinapsis y la post-sinapsis puede adoptar, desde el punto de vista funcional, dos formas: *excitadora*, si la sustancia mensajera liberada en la pre-sinapsis estimula a la región de la post-sinapsis, o *inhibidora*, si la sustancia mensajera disminuye la posibilidad de des-polarizar la post-sinapsis.

Algunos autores han descrito características estructurales propias para cada tipo de sinapsis, excitadora o inhibidora. Así, se designa a las *excitadoras* como *sinapsis de tipo I*, donde el mensajero químico es generalmente glutamato (sinapsis glutamatérgicas). En ellas se encuentran vesículas sinápticas de tipo circular y mayor número de cuerpos densos (sinapsis asimétrica). Las sinapsis *inhibidoras* se designan como *sinapsis de tipo II*, donde el mensajero químico es generalmente el ácido gaba-amino-butírico (sinapsis gabaérgicas). En ellas se encuentran

vesículas sinápticas aplanadas y menor número de densidades pre-sinápticas (sinapsis simétrica).

3.3 Clasificación morfológica de las sinapsis químicas

Las sinapsis químicas también pueden ser clasificadas en forma morfológica, según la zona contacto entre la pre y post-sinapsis.

Membrana Pre-sináptica	Membrana Post-sináptica	Tipo de Sinapsis
Axón	Soma	<i>Axosomática</i>
Axón	Dendrita	<i>Axodendrítica</i>
Axón	Axón	<i>Axoaxónica</i>
Dendrita	Dendrita	<i>Dendrodendrítica</i>

4. Etapas de la neuro-transmisión sináptica

4.1 Síntesis de los neuro-transmisores

Los neuro-transmisores (NT) son mensajeros químicos secretados por la membrana pre-sináptica. Son los encargados de llevar el mensaje a la membrana post-sináptica, modificando transitoriamente las propiedades de ésta.

Para que una sustancia sea considerada neuro-transmisor debe cumplir con algunos requisitos:

- a) la sustancia debe estar presente en el elemento pre-sináptico,
- b) debe ser liberado en respuesta a la des-polarización del botón terminal y la consecuente entrada de calcio, y
- c) la membrana post-sináptica debe poseer receptores específicos para ésta.

Desde el punto de vista físico-químico, se pueden distinguir cuatro tipos principales de neuro-transmisores: las aminas biógenas, los aminoácidos neuro-transmisores, neuro-péptidos y gases.

Las aminas son sintetizadas en el botón terminal a partir de precursores, y son almacenadas en vesículas **sinápticas**, en la cercanía de las zonas activas.

La *tirosina* es el aminoácido precursor de las llamadas *catecolaminas*: La dopamina (DA), la noradrenalina (NA) y la adrenalina (A). El *triptófano* es el aminoácido precursor de la serotonina (5HT). La *colina* es una sustancia precursora de la acetilcolina (Ach).

Los aminoácidos también son sintetizados en el botón terminal, y almacenados en vesículas. En el sistema nervioso central, el glutamato (Glu) es el neuro-transmisor excitatorio más común, mientras que el ácido gamma-amino-butírico (Gaba) es considerado el neuro-transmisor inhibitorio más frecuente. La glicina (Gli) también es un neuro-transmisor inhibitorio dentro del sistema nervioso central.

El glutamato y la glicina son sintetizados a partir de la glucosa y de otros precursores existentes en las neuronas. El Gaba es sintetizado a partir del glutamato, su precursor.

Los neuro-péptidos son sintetizados en el soma, llegan al botón terminal a través del transporte axoplasmático y son almacenados en Gránulos de Secreción. Estos se encuentran en zonas más distantes a las zonas activas, y necesitan mayor corriente des-polarizante para su liberación.

Los péptidos más conocidos, sustancia P (presente en altas concentraciones en el hipocampo y corteza), péptidos opioides (endorfinas, encefalinas y dinorfinas) –ampliamente distribuidos en todo el encéfalo y generalmente con efecto depresor–, el neuro-péptido Y, que participa en la regulación del comportamiento alimentario, y el péptido vasoactivo intestinal.

Los gases no cumplen todos los criterios para ser considerados neuro-transmisores, de allí que son considerados

neuro-transmisores putativos. Los más distinguidos son el óxido nítrico (ON) y el dióxido de carbono.

El óxido nítrico se sintetiza a partir de enzimas; es un radical de corta vida que interactúa con las células vecinas, por difusión. Esta implicado en la dilatación de los vasos sanguíneos en el sistema nervioso central y en el aprendizaje.

También los neuro-transmisores, especialmente las aminas, funcionan como *neuro-moduladores*; son moléculas que actúan en tiempo y espacio prolongado, liberados en el elemento pre-sináptico y generalmente asociados a receptores metabotrópicos.

4.2 Liberación de los neuro-transmisores

La liberación de los neuro-transmisores se produce en la pre-sinapsis debido a dos eventos. La des-polarización del botón terminal y la consecuente entrada de calcio al terminal pre-sináptico.

Cuando el potencial de acción des-polariza el botón terminal, esto produce la apertura de canales voltaje-dependientes de calcio, y éste ingresa a la pre-sinapsis, dado que posee mayor concentración afuera de la membrana. El calcio, en el elemento pre-sináptico, produce que las vesículas sinápticas –que contienen los neuro-transmisores– se acerquen a la zona activa, se fusionen a la membrana pre-sináptica y liberen por exocitosis los neuro-transmisores al espacio sináptico.

En el caso de los gránulos de secreción, también liberan su contenido por exocitosis dependiente de calcio, pero necesitan mayor concentración de este ión, ya que se encuentran alejados de las zonas activas. De allí que, para que se fusionen a la membrana, necesiten trenes de potenciales de acción de alta frecuencia, que permiten mayor entrada de calcio, y así lograr fusionarse a la membrana y liberar su contenido al espacio sináptico.

También encontramos en el elemento pre-sináptico *auto-receptores* que regulan la cantidad de neuro-transmisor sintetizado y liberado.

4.3 Unión del neuro-transmisor a los receptores post-sinápticos

En la densidad post-sináptica se localizan receptores que captan los neuro-transmisores. Básicamente encontramos *receptores ionotrópicos neuro-transmisor dependientes* y *receptores metabotrópicos*.

La unión del neuro-transmisor al receptor es específica, “como llave cerradura”. Por ejemplo, la acetilcolina sólo activa a su familia de receptores y no a receptores gabaérgicos.

Los receptores ionotrópicos neuro-transmisor dependientes, son proteínas por las que van a ingresar iones, a través de la apertura o cierre de un canal, que es activado por la unión del neuro-transmisor a un sitio específico de éste. En ausencia de neuro-transmisor, el poro está cerrado.

El efecto de la activación de este tipo de receptores es el cambio en el potencial de la membrana post-sináptica. Si por el canal ingresa un catión (Ca^+ , K^+ , Na^+) se va a producir una despolarización local de la membrana, que denominamos *potencial graduado* o *potencial post-sináptico excitatorio* (PPSE). Si por el receptor activado ingresa un anión (Cl^-) se va a producir un hiperpolarización local o *potencial post-sináptico inhibitorio* (PPSI)

Los *potenciales graduados* o *post-sinápticos* poseen determinadas propiedades, dadas las características de la membrana. Acercan o alejan el potencial de membrana del umbral para que se dispare el potencial de acción. Son graduados, electrotonicos o proporcionales a la intensidad del estímulo. Presentan una conducción decreciente; es decir, bajan su amplitud a lo largo de la distancia (al igual que disminuye el tamaño de una onda en el agua con la distancia a partir del origen) a lo largo del axón. Provocan un cambio cuantitativo en la membrana, cambiando su electronegatividad/positividad.

Ha de tenerse en cuenta que el efecto que se produzca en la post-sinapsis (potenciales post-sinápticos excitatorios o inhibitorios), va

a depender del ion que ingrese; es decir, del receptor que se active, y no del neuro-transmisor. Ya que el mismo neuro-transmisor puede producir distintos efectos según el receptor que active. Por ejemplo, la acetilcolina a nivel cardíaco hiper-polariza la membrana (disminuye la contracción), y a nivel de la musculatura esquelética la des-polariza (aumenta la contracción)

Los *receptores metabotrópicos*, son también proteínas, que se encuentran en la densidad post-sináptica y se activan por la unión del neuro-transmisor al sitio específico. Pero el efecto de la activación no produce la apertura o cierre de un canal iónico, sino la activación de la proteína G y posterior activación de efectores. Los efectores pueden ser enzimas que producen segundos mensajeros, produciéndose una cascada química en el citosol, o activando canales iónicos asociados a la proteína G. Son receptores que regulan el funcionamiento de la célula, el metabolismo celular, y modulan la eficacia de los potenciales post-sinápticos. Es decir, como su nombre lo indica, no modifican en forma directa el potencial de membrana. Hablamos entonces de *modulación*.

4.4 Acción generadora de potenciales post-sinápticos por la neuro-transmisión

Como expresa Bear, la neurona recibe miles de estímulos (potenciales post-sinápticos) que son integrados en una única aferencia, el potencial de acción. El proceso a partir del cual esto se lleva a cabo se denomina *cálculo neural* o *sumación*.

Tengamos en cuenta que las dendritas y el soma, donde se producen los potenciales post-sinápticos, poseen propiedades distintivas, tal como lo indicamos en el párrafo anterior. Una de las propiedades que destacaremos en este párrafo es la *suma-ción espacial y temporal*, que contribuye a la integración de las señales.

Sumación espacial: si se estimula la densidad post-sináptica en dos puntos próximos, los potenciales se sumarán. Si los dos potenciales son iguales, el potencial graduado será el doble que

el que tendría lugar con un solo estímulo. Si se producen a mayor distancia, se disipan, dado que disminuye su intensidad con la distancia. Cuando un potencial hiper-polariza y otro des-polariza, se restan (en rigor, anulándose).

Sumación temporal: El potencial graduado o post-sináptico decae con el tiempo, después de que el estímulo haya finalizado. Un segundo potencial, dado un tiempo más tarde en el mismo lugar, producirá una respuesta similar. Si el segundo potencial se produce poco después del primero, los potenciales se sumarán, aumentando así la intensidad del potencial. La intensidad del potencial vendrá determinada por la fuerza de los dos estímulos y del intervalo de tiempo que los separa. Al igual que en la suma espacial, si un potencial des-polariza y otro hiper-polariza en una secuencia de breve de tiempo, se restarán.

La integración de todos los potenciales graduados por suma espacio-temporal determinará el disparo o no del potencial de acción. Si predominan los potenciales post-sinápticos excitatorios, y logran des-polarizar hasta el cono de arranque (donde se encuentra la mayor concentración de receptores ionotrópicos voltaje-dependientes Na⁺ K⁺) hasta -50mv (el umbral) se producirá el potencial de acción. Si predominan los potenciales post-sinápticos inhibitorios no se disparará. De allí que las sinapsis mas efectivas son aquellas cercanas al cono de arranque.

4.5 *Mecanismos de inactivación del neuro-transmisor*

Una vez obtenido el efecto en la post-sinapsis, es necesario desactivar el neuro-transmisor; de lo contrario, seguiría estimulando a la membrana. Los mecanismos de terminación de la sinapsis son *difusión, recaptación y degradación*. El mecanismo utilizado dependerá de cada tipo de neuro-transmisor. Generalmente se utiliza una combinación de los distintos mecanismos.

Los neuro-transmisores pueden ser desactivados por difusión, y así sacados del espacio sináptico, por transportadores o células gliales. También pueden ser recaptados por transportadores, que

los entregan nuevamente a la membrana pre-sináptica, o degradados (modificados en su composición química, generalmente separando sus componentes) en la hendidura sináptica, o luego de ser re-captados. La enzima más frecuente que degrada a las aminas es la monoaminooxidasa (MAO).

Como hemos desarrollado, la transmisión sináptica es un proceso vital, que llevan a cabo las células, y que consiste en el envío de mensajes para coordinar actividades. Parafraseando a Bear, comprender el proceso de transmisión sináptica es de suma importancia, ya que su conocimiento permite entender cualquier operación que realice el sistema nervioso, como las bases del aprendizaje y la memoria, los mecanismos de acción de las drogas, y las causas de los trastornos mentales, entre otros.

Bibliografía

- Bear, M. F., Connors, B. W. & Paradiso, M. A. (2002): *Neurociencia. Explorando el cerebro*, Barcelona, Masson, 2007, pp. 93-149.
- Kandel, E. R., Jessel, T. M. & Schwartz, J. H. (1996): *Neurociencias y conducta*, México, Prentice Hall, 1996, pp. 199-212.
- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Katz, L. C., Laman-tia, A. S. & McNamara, J. O. (2006): *Invitación a la neurociencia*, Madrid, Panamericana, 2006, pp. 38-158.
- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Hall, W. C., Laman-tia, A. S., McNamara, J. O. & Williams, S. M. (2007): *Neurociencia*, Madrid, Panamericana, 2007, pp. 101- 201.
- Snell, Richard S. (1990): *Neuroanatomía Clínica*, Buenos Aires, Panamericana, 1991, pp. 69-80.
- Subhash, C. B. y Orlando, J. A. (1995): *Neurociencia para el estudio de las alteraciones de la comunicación*, Barcelona, Masson, 1997, pp. 117-134.

Capítulo 8

Fisiología neuronal

Jorge Brun

1. Introducción

La función básica de las células del sistema nervioso consiste en recibir, procesar y transmitir información. Para esto, las neuronas disponen de varios mecanismos sumamente ingeniosos y eficientes que fueron modelados a lo largo de la evolución.

2. Potenciales eléctricos en las células nerviosas

Es muy tentador hacer una analogía entre un cable eléctrico y el axón de las neuronas. Como sabemos, si se intenta transmitir una señal en un cable eléctrico común, sucede que una pequeña señal inyectada en un extremo irá disminuyendo su amplitud a medida que se transporta por el cable. Esto se debe a que el conductor del cable ofrece resistencia al paso de los electrones (corriente eléctrica).

Es sorprendente lo que sucede en un axón, ya que una señal producida en un extremo del mismo recorre toda la longitud del axón sin disminuir su amplitud, contrariamente a lo que se observa en un cable eléctrico. Si bien existe la conducción pasiva en los axones, ésta es superada por la eficiencia del potencial de acción. Uno podría hacer una analogía, como si el axón fuese una manguera llena de agujeros que transporta agua, la corriente de agua se iría perdiendo por los agujeros.

Estas señales transitorias, que recorren los axones desde el cono axónico (o zona de activación) hacia los botones terminales,

se denominan *potenciales de acción*. Son transitorias debido a su corta duración y a su capacidad de regenerarse continuamente.

En primer lugar para poder evidenciar estos potenciales deberíamos hacer una preparación experimental relativamente simple: si colocamos un micro-electrodo (que no es otra cosa que un tubo de vidrio estirado hasta un diámetro muy pequeño lleno de una solución salina conductora de la electricidad) dentro del citoplasma de la célula nerviosa y lo conectamos a un voltímetro, obtendremos una lectura de voltaje de alrededor de -65mV ($1\text{mV}=0.001\text{V}$). El signo sólo indica que el interior de la célula es negativo respecto del exterior. A esta medición se la denomina *potencial de membrana en reposo*. Siempre y cuando nuestra neurona esté en condiciones apropiadas (viva) verificaremos este valor de potencial de reposo.

Los potenciales de acción representan cambios transitorios y reversibles del potencial de reposo. Para obtener un potencial de acción debemos hacer pasar una corriente eléctrica a través de la membrana. En condiciones normales esta corriente sería generada por otra neurona en la sinapsis entre ellas, o por la transducción de un estímulo por parte de receptores o neuronas sensoriales.

En el laboratorio podemos simular esta condición insertando un segundo *micro-electrodo* en la neurona, conectado a una fuente de corriente (una batería). Si la corriente entregada vuelve al potencial de membrana más negativo (*hiper-polarización*) no ocurre nada significativo, el potencial varía proporcionalmente con la corriente inyectada. Estas se denominan *respuestas pasivas*. Por el contrario, si la corriente inyectada vuelve al potencial más positivo, decimos que *des-polariza* la membrana. Este fenómeno ocurre hasta que llegamos al *umbral* del potencial luego del cual se dispara un potencial de acción.

Este potencial de acción es una respuesta bio-eléctrica de la neurona, y en el osciloscopio se observa como una inversión breve del potencial, de alrededor de 2 ó 3 ms. Es importante destacar que la amplitud del potencial de acción es independiente

de la magnitud de la corriente empleada en generarlo; es decir, que corrientes mayores no producirán potenciales más grandes. Por esta razón decimos que los potenciales de acción son *todo o nada*; es decir, que se desarrollan por completo o no lo hacen. Si aumentamos la amplitud o la duración del estímulo, se producirán múltiples potenciales de acción. En consecuencia, la intensidad del estímulo se codifica por la frecuencia de disparos de los potenciales de acción (FM) y no por su amplitud (AM).

3. Movimientos iónicos

Los distintos potenciales eléctricos de las células son producidos debido a:

- 1) diferencia de concentración de distintos iones a través de las membranas, en este caso la membrana neuronal, y 2) dichas membranas son selectivamente permeables a algunos de estos iones.

A su vez, estas dos características dependen de dos proteínas de membrana. Por un lado, el gradiente de concentración de los iones se establece gracias al funcionamiento de las bombas iónicas: estas bombas mueven activamente iones hacia el interior o el exterior de la célula en contra del gradiente de concentración. Por otro lado, la permeabilidad selectiva de la membrana neuronal se debe a la presencia en la misma de canales iónicos; éstas, en tanto proteínas intrínsecas de membrana, permiten el paso de iones específicos a favor del gradiente de concentración por difusión simple. Canales y bombas trabajan en forma contrapuesta, permitiendo de esta manera la generación de potenciales celulares.

Consideremos un modelo simplificado que permite comprender la generación del potencial de reposo en una neurona. Dos compartimentos con soluciones acuosas de iones, separados por una membrana imaginaria. Supongamos ahora que dicha

membrana es sólo permeable al potasio (la membrana posee canales específicos que sólo dejan pasar potasio), si la concentración de K^+ (ion potasio) fuese igual en ambos compartimentos, no observaremos ningún fenómeno. Ahora, si hacemos que la concentración de K^+ sea diez veces mayor en un compartimento, veremos la generación de un potencial de membrana en reposo. Este potencial es negativo en donde hay menos concentración K^+ en el equilibrio, respecto del otro compartimento. Si medimos la diferencia de potencial entre ambos compartimentos verificamos una tensión de -58mV . Dicho de otro modo el potencial de reposo de nuestra membrana imaginaria sería de -58mV .

Veamos ahora como se llega a dicho estado estacionario. En el instante en que los canales de K^+ de nuestra membrana imaginaria se abran, el gradiente de concentración producirá un movimiento de iones hacia el compartimento donde hay menor concentración de K^+ . A medida que el K^+ va entrando, este compartimento se vuelve cada vez más positivo; esto genera un potencial eléctrico que se opone a la entrada del ion. En este estado se frena el movimiento iónico y se llega al equilibrio. En este estado, podemos asegurar que son dos las fuerzas involucradas en este equilibrio: por un lado la difusión simple que permite el flujo iónico desde el compartimento de mayor concentración hacia el de menor concentración y, por otro y en contraposición, la generación de un gradiente eléctrico que se opone a la entrada de iones. El resultado de esto es que se llega a una diferencia de potencial de equilibrio para ese ion en particular (E_x), expresada en milésimas de V (mV).

Este mismo modelo simplificado lo podríamos aplicar con otros iones involucrados en el potencial de reposo de las neuronas, se considera que estos son el K^+ y el Na^+ (existen otros iones como el Cl^- y el Ca^{2+} , pero sólo con K^+ y Na^+ podemos explicar el potencial de reposo).

4. Predicciones

Es posible mediante una simple fórmula predecir el valor del potencial de reposo de un sistema en equilibrio electro-químico. Mediante la llamada ecuación de Nernst, y conociendo las concentraciones a un lado y otro de la membrana, es posible obtener el valor de dicho potencial.

$$E_x = 61.54 \text{ mV} \log [X]_2/[X]_1$$

En donde E_x es el potencial de equilibrio del ion, 61.54 es el resultado de simplificar constantes físicas, y el último término se refiere al logaritmo en base 10 del cociente de la concentración (indicada por corchetes) del ion a un lado y otro de la membrana.

Para el caso concreto del K^+ , y considerando que dicho ion está 20 veces más concentrado en el interior del axón que en el exterior, tendríamos:

$$\begin{aligned} E_K &= 61.54 \text{ mV} \log [1]_{\text{ext}}/[20]_{\text{int}} \\ E_K &= 61.54 \text{ mV} \log 1/20 \\ E_K &= 61.54 \text{ mV} -1.3 \approx -80 \text{ mV} \end{aligned}$$

Si hacemos lo mismo para el caso del Na^+ , sabiendo que dicho ion está concentrado 10 veces más en el exterior que en el interior del axón, tenemos:

$$\begin{aligned} E_{Na} &= 61.54 \text{ mV} \log [10]_{\text{ext}}/[1]_{\text{int}} \\ E_{Na} &= 61.54 \text{ mV} \log 10/1 \\ E_{Na} &= 61.54 \text{ mV} 1 \approx +62 \text{ mV} \end{aligned}$$

De esta manera, podríamos calcular para distintos iones y para distintos valores de concentración el valor de E_x . Si hacemos un gráfico en donde el eje X represente el logaritmo del cociente de concentración de un ion, y en el eje Y el valor del potencial de membrana, obtendríamos una recta ascendente con una

pendiente de 58mV por cada aumento o disminución de 10 veces en el gradiente de concentración, para el caso del K^+ .

Ya podemos ir observando que en un potencial de acción los valores máximos y mínimos oscilan entre el E_{Na} del Na^+ y el E_K del K^+ , al menos en un axón gigante de calamar, de acuerdo al modelo generado por Hodgkin y Huxley. Además dijimos que bastan los iones K^+ y Na^+ para explicar el fenómeno. Deberíamos poder calcular qué ocurre en un sistema donde tenemos una membrana permeable (con canales) al Na^+ y al K^+ , una mayor concentración de Na^+ en el compartimento extra-celular y una mayor concentración de K^+ en el compartimento intra-celular. Con una ecuación derivada de la de Nernst, la ecuación de Goldman, podemos predecir el valor del potencial de reposo de una neurona (V_m), conociendo los valores de concentración de los iones y la permeabilidad de la membrana a dichos iones:

$$V_m = 61.54mV \log \frac{P_K [K^+]_{ext} + P_{Na} [Na^+]_{ext}}{P_K [K^+]_{int} + P_{Na} [Na^+]_{int}}$$

Donde V_m es el potencial de reposo de la neurona, $[Na^+]$ y $[K^+]$ son las concentraciones de los iones en el interior y el exterior de la neurona, y P_{Na} y P_K son las permeabilidades relativas de la membrana para el sodio y el potasio respectivamente. Para un caso experimental en un axón gigante de calamar, los valores podrían ser: 5 mM de K^+ en el exterior y 100 mM en el interior, 150 mM de Na^+ en el exterior y 15 mM en el interior. El otro factor es la permeabilidad de la membrana, que sabemos es 40 veces más permeable al K^+ que al Na^+ ; es decir, que en reposo la membrana tiene más canales de K^+ abiertos que de Na^+ . Sustituyendo los valores obtendremos:

$$\begin{aligned} V_m &= 61.54mV \log \frac{40[5]_{ext} + 1[150]_{ext}}{40[100]_{int} + 1[15]_{int}} \\ V_m &= 61.54mV \log 350 / 4015 \\ V_m &\approx -65mV \end{aligned}$$

Como se observa, en reposo el equilibrio está más cercano al valor de E_K que al de E_{Na} , debido a la gran permeabilidad al K^+ de la membrana en reposo; casi podríamos asegurar que el responsable del V_m es el K^+ .

5. Potenciales de acción

Aunque ya adelantamos algo de esto, deberíamos preguntarnos la razón por la cual la membrana de una neurona se despolariza durante un potencial de acción. De acuerdo con los datos que usamos anteriormente, sabemos que podemos calcular el potencial de equilibrio para un ion mediante la ecuación de Nernst. En el caso del Na^+ , este valor es casi siempre positivo; por lo tanto, si la membrana se volviese súbitamente muy permeable al Na^+ , el potencial de membrana se aproximaría al valor del E_{Na} . Este dato es el que usaron Hodgkin y Katz para postular la hipótesis de que el potencial de acción surge debido a que la membrana se hace transitoriamente permeable al Na^+ .

Aunque la membrana en reposo es poco permeable al Na^+ , se vuelve rápidamente muy permeable durante las fases de ascenso y supra-descarga del potencial de acción. Este incremento transitorio de la permeabilidad se debe a la apertura de canales exclusivos para el Na^+ que están normalmente cerrados durante el estado de reposo. Además, recordemos que el Na^+ está más concentrado en el exterior de la neurona, y que el interior es negativo respecto del exterior de la misma. Esto resulta en una gran fuerza dinámica sobre el Na^+ ; en cuanto se abren estos canales, dicho ion entra en la neurona des-polarizándola, aproximándose al valor del E_{Na} . Este evento es de corta duración, ya que estos canales de Na^+ se inactivan rápidamente, siguiendo con la *re-polarización*, y luego de esta fase una *hiper-polarización* transitoria. Esto último (tal y como veremos más adelante) es el producto de un aumento de la permeabilidad de la membrana al K^+ . En estas circunstancias, se produce el flujo de K^+ de manera tal que el voltaje de membrana se aproxima al valor del E_K . Más tarde, este

exceso de K^+ se recompone por el funcionamiento de la bomba de Na^+ / K^+ , volviendo el V_m a su valor normal de reposo.

Los experimentos de sustitución de iones llevados a cabo por Hodgkin y Katz brindan indicios reales de que el potencial de reposo se produce debido a la alta permeabilidad de la membrana en reposo al K^+ , mientras que la des-polarización durante el potencial de acción es el resultado de un aumento transitorio en la permeabilidad de la membrana al Na^+ . Sin embargo, estos datos no dan indicios acerca de la manera en que la membrana modifica su permeabilidad a estos iones. Lo sorprendente es que hoy sabemos que es el propio potencial de membrana de la neurona el que permite los cambios de permeabilidad de la membrana, como veremos más adelante.

6. Una cuestión de voltaje

En la gran mayoría de las neuronas, los cambios en la membrana que posibilitan los potenciales de acción consisten en una elevación rápida y transitoria de la permeabilidad de la membrana al sodio, seguida por una elevación más lenta, pero persistente, de la permeabilidad al potasio. Estos cambios de permeabilidad de la membrana son voltaje-dependientes, y aumentan a medida que la membrana se des-polariza. Esta dependencia de la permeabilidad al voltaje explica la generación de los potenciales de acción.

La des-polarización de la membrana hasta el nivel del umbral produce un aumento rápido y auto-sostenido de la permeabilidad al Na^+ ; en consecuencia, se produce la fase de elevación del potencial de acción, seguido de un breve aumento de la permeabilidad al K^+ , aunque mucho más lento. Esto último restablece, en la fase de descenso del potencial de acción, los valores del potencial de reposo negativo de la membrana axonal.

Para comprender estos fenómenos, debemos recordar que el origen de los potenciales en las células nerviosas se debe a que la membrana es diferencialmente permeable a los distintos

iones involucrados. Un fenómeno clave en este proceso se basa en la observación de que los potenciales de acción sólo se generan cuando el potencial de membrana se torna más positivo que determinado umbral. Esto estaría indicando que el mecanismo responsable del incremento de la permeabilidad al Na^+ es sensible al potencial de membrana. Esta cuestión presentaba obstáculos prácticos para el estudio de los potenciales de acción. No fue sino hasta el desarrollo de las técnicas de *pinzamiento* o *control del voltaje* de la membrana, por parte de Hodgkin y Huxley en el año 1940, que se pudieron estudiar estos fenómenos. Esta técnica permite colocar el potencial de membrana en el valor necesario, y al mismo tiempo medir los cambios en la permeabilidad de la misma.

En experimentos utilizando axones gigantes de calamar (*Loligo spp.*), llevaron el potencial de membrana a -65mV , y observaron que no había flujo iónico; por ende, no observaron flujo de corriente, sólo una re-distribución de cargas a través de la membrana, que producía una corriente muy rápida de capacitancia. Lograron otro resultado mucho más espectacular, cuando llevaron el voltaje de membrana a 0mV . En esta situación, se vuelve a producir la corriente de capacitancia por la re-distribución de cargas, pero en sentido inverso al caso anterior (hacia el exterior). Pero lo más interesante es que el axón produce una corriente iónica hacia el interior (cargas positivas ingresando al axón), que crece rápidamente y deja lugar a una corriente hacia el exterior, tardía y mucho más lenta. El hecho que la des-polarización de la membrana produzca estas corrientes iónicas demuestra que la permeabilidad de la membrana de los axones es, en efecto, voltaje-dependiente. El aspecto que no muestran estos experimentos tiene que ver con cuáles son los iones involucrados en este fenómeno y cuántas formas de permeabilidad existen.

Para poder demostrar qué iones y qué formas de permeabilidad están involucradas en el potencial de acción, Hodgkin y Huxley idearon experimentos en donde eliminaban el Na^+ externo. Por la ecuación de Nernst podemos calcular que en estas

condiciones el E_{Na} se vuelve negativo; por lo tanto, si aumenta la permeabilidad al Na^+ , la corriente debe fluir hacia el exterior del axón (debido a la inversión del gradiente de concentración). Por lo tanto, la corriente temprana de Na^+ hacia el interior invierte su polaridad, y se convierte en una corriente hacia el exterior. Esto demuestra que la corriente temprana de Na^+ hacia el interior se debe al ingreso de Na^+ al interior del axón. De todos modos, esto no tiene casi ningún efecto sobre la corriente tardía hacia el exterior, que fluye cada vez que se mantenga la membrana des-polarizada durante algunos milisegundos, de modo que este flujo sería producto de un ion diferente del Na^+ . Varios experimentos utilizando K^+ marcado radioactivamente muestran que efectivamente es este ion el causante de la corriente tardía hacia el exterior.

Con estudios farmacológicos se puede comprobar la existencia de dos mecanismos distintos sobre los elementos que producen estas corrientes. Utilizando *tetrodotoxina* (neurotoxina del pez globo japonés) se logra bloquear selectivamente la corriente temprana de Na^+ , sin afectar la tardía de K^+ . Por el contrario utilizando *tetraetilamonio* se bloquea la corriente de K^+ , dejando intacta la corriente de Na^+ . Hoy conocemos que los elementos involucrados en estos fenómenos son los canales iónicos voltaje-dependientes, selectivamente permeables al Na^+ o al K^+ .

7. Reconstruyendo el potencial

Recordemos que con estos estudios experimentales, Hodgkin y Huxley pudieron formular un modelo matemático para determinar si los cambios en la conductancia al Na^+ y K^+ eran suficientes para explicar los potenciales de acción. Para que el modelo funcionara, asumieron que las corrientes iónicas se deben a un cambio en la permeabilidad de la membrana, definida como la recíproca de la resistencia; por lo tanto, la conductancia está íntimamente relacionada con la permeabilidad de la membrana axonal. Utilizando la ley de Ohm, la corriente que fluye durante un aumento de la conductancia de la membrana esta dada por:

$$I_{\text{ion}} = g_{\text{ion}} (V_m - E_{\text{ion}}) \quad g_{\text{ion}} = 1 / R_{\text{ion}} \quad I_{\text{ion}} = (V_m - E_{\text{ion}}) / R_{\text{ion}}$$

Donde I_{ion} es la corriente iónica, g_{ion} es la conductancia de la membrana para ese ion, V_m es el potencial de reposo de la membrana, y E_{ion} es el potencial de equilibrio para el ion. La diferencia entre V_m y E_{ion} es la fuerza electro-química que impulsa el movimiento del ión.

El aumento inicial de la conductancia al Na^+ coincide temporalmente con la fase de ascenso del potencial de acción; esto conduce al ingreso de Na^+ en la neurona produciendo una des-polarización que lleva el potencial cerca del E_{Na^+} . Luego, la velocidad de des-polarización disminuye, debido a que la fuerza electroquímica sobre el Na^+ disminuye y los canales de Na^+ voltaje-dependientes se inactivan. Simultáneamente, la des-polarización activa más lentamente la conductancia al K^+ voltaje-dependiente, de manera tal que el K^+ abandona la neurona re-polarizando el potencial de membrana hacia el E_{K} (fase de descenso). Dado que la conductancia al K^+ es transitoriamente aún mayor que durante el potencial de reposo, el potencial de membrana se vuelve más negativo en la fase denominada *hiper-polarización*. Esto produce la inactivación de la conductancia voltaje-dependiente al K^+ , permitiendo que el potencial retorne a su valor normal de reposo.

El mecanismo de generación del potencial de acción se puede representar como dos circuitos re-alimentados. El primero, un ciclo rápido realimentado positivamente: el aumento de la conductancia voltaje-dependiente al Na^+ , produce un mayor ingreso de Na^+ a la neurona, por lo que se des-polariza más la membrana, lo que a su vez aumenta la conductancia y continúa el ciclo hasta la inactivación de los canales de Na^+ . Mientras esto ocurre, se activa el segundo ciclo más lento, de re-alimentación negativa. El ciclo anterior también produce el aumento de la conductancia voltaje-dependiente al K^+ , lo que trae aparejado el restablecimiento del potencial de membrana, debido a la salida de K^+ de la célula. El circuito de realimentación positiva rápida, una vez iniciado es auto-sostenido por las propiedades intrínsecas de la

membrana neuronal, principalmente la dependencia del voltaje de las conductancias iónicas. Esta propiedad regenerativa explica el comportamiento “todo o nada” de los potenciales de acción, una vez superado o alcanzado un umbral definido.

8. Larga distancia

Los mismos mecanismos vistos anteriormente permiten explicar también la transmisión de señales a larga distancia. Al comienzo de este capítulo mencionamos las malas propiedades conductoras de las células nerviosas. La conducción de corriente a lo largo de los axones en ausencia de potenciales de acción se denomina *flujo pasivo de corriente*. Si en un axón largo inyectamos un pulso de corriente, de una magnitud tal que no llegue al umbral de estimulación, y luego registramos con micro-electrodos colocados a lo largo de dicho axón, observaremos que la magnitud del potencial producido disminuye exponencialmente a medida que nos alejamos del lugar de inyección del pulso. Esta transmisión decremental de la corriente se debe a que la corriente del *potencial gradual* producido se escapa por la membrana del axón. La analogía de la manguera que transporta agua es útil para entender este último fenómeno. Si nuestra manguera está llena de agujeros la cantidad de agua que saldrá por su extremo será proporcional a la cantidad de agujeros que posea. Cuantos más agujeros presente, menos agua saldrá. Este fenómeno de conducción pasiva sólo puede explicar el transporte de corriente en neuronas con axones menores de 1 mm de largo.

Si repetimos el experimento anterior, pero inyectando una corriente de estímulo de una magnitud tal que sobrepase el umbral, veremos un resultado increíblemente diferente del anterior. Se observa la generación de un potencial de acción que no disminuye su amplitud a lo largo del axón, sino que por el contrario la mantiene constante. Recordemos también que la distancia que puede recorrer un potencial de acción puede llegar a ser de un

metro o más, y que la velocidad a la que lo recorre es mensurable y se denomina *velocidad de conducción*.

Un estímulo des-polarizante, por ejemplo una señal sináptica, o un potencial generado por un receptor, o en última instancia un pulso de corriente inyectada en forma experimental, des-polarizará localmente el axón, produciendo la apertura de los canales de Na^+ voltaje-dependientes. Esto produce el influjo de iones Na^+ al interior del axón, que de sobrepasar el umbral generara un potencial de acción en el lugar. Algo de la corriente local generada por el potencial de acción fluirá por el axón en forma pasiva, de manera de facilitar la des-polarización de la membrana adyacente, abriendo de esta manera más canales de Na^+ , produciendo la propagación activa del potencial de acción en un ciclo continuo a lo largo del axón. Las propiedades regenerativas de los canales de Na^+ permiten que los potenciales de acción se propaguen a todo o nada, asegurando así la transmisión de señales a larga distancia.

A lo largo del axón, el paso del potencial de acción deja por un breve tiempo inactivados los canales de Na^+ y abiertos los canales de K^+ que permiten la re-polarización. De este modo la membrana queda imposibilitada de regenerar potenciales de acción inmediatamente por detrás del frente por donde avanza; este intervalo o período se denomina *período refractario*. Éste, si se ubica en el tiempo en que los canales de Na^+ están inactivados, se denomina *período refractario absoluto*. Durante el mismo no existe posibilidad alguna de generar un nuevo potencial de acción. Si el período refractario se ubica o coincide con el período de hiper-polarización de la membrana, habrá posibilidad de producir otro potencial de acción, pero esto dependerá de la capacidad de des-polarización del estímulo; éste se denomina *período refractario relativo*. La existencia de estos períodos refractarios limita la frecuencia de disparo de una neurona, debido a que los canales voltaje-dependientes de la membrana deben volver a su condición de reposo para generar entonces un nuevo potencial de acción. Experimentalmente se observó que la frecuencia máxima

de disparo de las neuronas es de alrededor de 1 kHz (1000 Hz o ciclos por segundo). La refractariedad de la membrana luego de un potencial de acción explica por qué los mismos no se propagan en forma retrógrada.

Para la propagación del potencial de acción se requiere la acción coordinada de dos flujos de corriente: el pasivo y las corrientes activas que dependen de los canales iónicos voltaje-dependientes. La velocidad de propagación de los potenciales de acción depende de ambos fenómenos. Una forma de mejorar el flujo pasivo de corriente consiste en aumentar el diámetro de los axones, con lo que se logra disminuir la resistencia interna. Muestra de esto es la existencia de axones gigantes en invertebrados como los calamares.

La otra estrategia para mejorar la velocidad de conducción de las señales en los axones consiste en aislar los axones, de manera a limitar la fuga de corriente en los axones desnudos. Esta estrategia es posible gracias al proceso de mielinización, por el cual los oligodendrocitos en el sistema nervioso central y las células de Schwann en el sistema nervioso periférico producen mielina, una sustancia formada por lípidos y proteínas, que envuelve en capas a los axones. La razón de la aceleración de la conducción de las señales se debe a que la generación de los potenciales no se da en todo el axón, sino que se produce sólo en las discontinuidades entre una vaina de mielina y la siguiente, estructura conocida como *nodo de Ranvier*. En estas zonas se encuentra una mayor densidad de canales de Na y K⁺ voltaje-dependientes. De esta manera, una parte de la corriente pasiva fluye por el interior del axón entre un nodo y el siguiente, mientras que la corriente activa se genera con la apertura de los canales voltaje-dependientes, únicamente en los nodos de Ranvier, produciendo el potencial de acción en el segmento siguiente. Esta forma de conducción se la denomina *saltatoria*, que indica que el potencial de acción salta de nodo en nodo hasta alcanzar el botón terminal de la neurona.

Bibliografía

- Bear, M. F., Connors, B. W. & Paradiso, M. A. (1998): *Neurociencia. Explorando el cerebro*, Barcelona, Masson, 1998, capítulos 3 y 4.
- Carlson, N. R. (1996): *Fundamentos de psicología fisiológica*, México, Prentice Hall, 1996, capítulo 2, pp. 35-46.
- Hodgkin, A. L. & Huxley, A. F. (1952): "The components of membrane conductance in the giant axon of Loligo", en *J. Physiol.*, 116(4): 413-196.
- Hodgkin, A. L. & Huxley, A. F. (1952): "Currents carried by sodium and potassium ions through the membrane of the giant axon of Loligo", en *J. Physiol.* , 116(4): 449-472.
- Kandell, E. R., Jessel, T. M. & Schwartz, J. H. (1997): *Neurociencia y conducta*, Madrid, Prentice Hall, 1997, sección III, 7-10, pp. 119-175.
- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Katz, L. C., Laman-tia, A. S. y McNamara, J. O. (2001): *Invitación a la neurociencia*, Madrid, Panamericana, capítulos 2 y 4.

Este libro se terminó de imprimir
en el mes de septiembre de 2013,
en Imprenta Dorrego
Av. Dorrego 1102, CABA, ARGENTINA
Tirada parcial: 300 ejemplares

Temas de Neurociencias

Módulo II

Aspectos funcionales de la actividad del sistema nervioso

Materia Neurofisiología II (código 123)

Prof. tit. Alberto Yorio

Indice

Prefacio al módulo II	Página 3
Primera parte	
Capítulo 1. El sistema neuro-endócrino	Página 5
Gabriela Sánchez Negrete	
1. Generalidades del sistema endócrino	
2. Clasificaciones de las distintas hormonas	
3. Modos de acción de las hormonas	
4. Funciones hormonales del hipotálamo	
5. Sistema hipotálamo-hipofisario	
Capítulo 2. Integración víscero-somática	Página 12
Alberto Yorio	
1. El sistema nervioso autónomo y el control visceral	
2. Mecanismos de control visceral	
3. Homeostasis	
4. Ritmos biológicos y homeostasis	
5. Comportamientos motivacionales y la homeostasis	
6. El estrés como interacción individuo – ambiente	

Capítulo 3. Los sistemas sensitivos Página 23

Ingrid Mailing y Manuel Pando

1. Características generales de los sistemas sensoriales
2. Los estímulos sensoriales
3. Los receptores sensoriales
4. Propiedades de la información sensorial
5. Las vías sensoriales
6. Organización jerárquica de los sistemas sensoriales
7. Segregación funcional de los sistemas sensoriales
8. Áreas sensoriales de la corteza cerebral

Capítulo 4. El sistema somatosensorial Página 34

Federico Sánchez

1. Características del sistema somatosensorial
2. Divisiones del sistema somatosensorial
3. Las vías somatosensoriales
4. Las áreas somatosensoriales de la corteza cerebral
5. Afecciones somatosensoriales

Prefacio

En este módulo se presentan algunos temas referidos a diferentes aspectos funcionales del sistema nervioso. Algunos capítulos llevan por título el de un sistema funcional particular. La separación en tales sistemas sigue el esquema tradicional de considerarlos en forma distinta fundamentalmente con fines didácticos. Es deseable no obstante, que el estudiante y el docente, identifiquen y señalen las relaciones entre los sistemas en todos los casos que fuera posible, con el propósito de considerarlos subsistemas de un organismo único, que se encuentra además vinculado a su entorno ambiental.

En el presente módulo se enfatizan dos principios aparentemente antagónicos de la organización funcional del sistema nervioso: por un lado la segregación en estructuras separadas, y por otro lado la integración de los procesos por los cuales esos sistemas controlan las funciones orgánicas y la conducta individual. Un tercer principio que se ha intentado señalar en este módulo es el carácter emergente de algunas funciones que se tratarán de manera más específica en los módulos siguientes. Con el término emergente se quiere decir que algunas propiedades de la fisiología y del comportamiento, tales como las que se relacionan con los procesos cognitivos y las experiencias emocionales, resultan de la combinación de funciones más básicas, como las que se describen en el presente módulo. Se reiteran a continuación dos aspectos que se han señalado en el prólogo del primer módulo.

Como corresponde a una disciplina de ciencias, es deseable que estudiantes y docentes puedan articular en forma práctica sus esquemas conceptuales a fin de lograr un aprendizaje significativo en todas las instancias del dictado de la materia. Por consiguiente, los temas no hacen diferencias entre los que son dictados en clases teóricas o trabajos prácticos, sino que se han reunido de acuerdo a la secuencia de presentación durante la cursada de la materia. El propósito principal de estos textos es que sean de utilidad para el estudio y las prácticas de la materia.

La intención de reunir aquí una serie de temas no es el de reemplazar la lectura de otros textos, sino para indicar en forma unitaria qué contenidos deben ser necesariamente explicitados, y algunas de las vinculaciones entre los contenidos descritos en los distintos módulos. Por eso es que las referencias bibliográficas se han formulado en base a su accesibilidad para el estudiante de nivel introductorio en la carrera de Psicología. Corresponde a las actividades de aprendizaje efectuar las

revisiones bibliográficas que en forma continua permitan acceder a información de mayor nivel y actualización.

Capítulo 1

El sistema neuro-endócrino

Gabriela Sánchez Negrete

1. Generalidades del sistema endócrino

El *sistema endocrino* es el conjunto de órganos y tejidos del organismo, que segregan sustancias denominadas *hormonas*. A los órganos del sistema endócrino, se los denomina *glándulas endócrinas*. Las mismas carecen de conductos y sus productos son vertidos directamente al torrente sanguíneo. Las hormonas son moléculas orgánicas, producidas por células especializadas y secretorias presentes en las glándulas endócrinas. En los vertebrados, las hormonas son vertidas en la sangre y transportadas hacia otros órganos (órganos blancos), sobre los que actúan.

Las hormonas endócrinas, regulan diversas funciones en los organismos, tales como la regulación de los procesos metabólicos, del crecimiento y desarrollo, y del estado de ánimo.

Las hormonas son activas, en bajas concentraciones. Algunas circulan por el torrente sanguíneo, unidas a proteínas transportadoras. Suelen actuar sobre órganos o tejidos que se encuentran alejados de donde se produjeron. Las hormonas, para poder ejercer sus funciones, requieren de receptores específicos, es decir, una hormona podrá ejercer sus funciones en aquellos órganos, *órganos blanco*, que tienen receptores específicos para la misma. Además, otro aspecto importante, es que la producción hormonal, se encuentra bajo un estricto control, dado por mecanismos de retroalimentación negativo. Otra característica fundamental, es que su vida media es corta; algunas hormonas se degradan en el hígado, y otras por la acción de enzimas que se encuentran en la sangre.

2. Clasificaciones de las distintas hormonas

Las hormonas pueden clasificarse de acuerdo a la composición química:

1.1. *Hormonas esteroideas*

Son derivadas del colesterol. Son solubles en lípidos y por ello pueden atravesar las membranas plasmáticas y difundir fácilmente hacia el interior de la célula. Se unen a receptores intracelulares, y actúan sobre el ADN nuclear, modificando la transcripción de los genes. La gran mayoría de estas hormonas, viaja unida a moléculas transportadoras presentes en el torrente sanguíneo.

1.2. *Hormonas peptídicas*

Están formadas por cadenas cortas de aminoácidos hidrosolubles, por lo que pueden circular por la sangre libremente, es decir sin transportadores. Dada esta característica, poseen una vida media muy corta, ya que son fácilmente degradadas. Se unen a receptores que se encuentran en las membranas plasmáticas y ejercen sus efectos a través de segundos mensajeros.

1.3. *Hormonas proteicas o glucoproteicas*

Están compuestas por cadenas de aminoácidos más largas que las del grupo 1.2. Las mismas, son además, químicamente más complejas respecto al grupo referido anteriormente. Las cadenas peptídicas suelen contener glúcidos unidos, por lo que muchas son en realidad, glucoproteínas.

1.4. *Aminas: aminoácidos modificados*

La rama de la medicina, que estudia tanto las glándulas, como las hormonas y sus efectos, así como también los trastornos que se producen por alteraciones funcionales en este sistema, se llama Endocrinología.

Además, órganos como el riñón, corazón, hígado y páncreas producen hormonas, tales como: eritropoyetina y renina (riñón) o la insulina (páncreas). Más aún, el cerebro puede ser considerado un órgano endócrino, en tanto ha sido demostrado que las neuronas pueden tener funciones secretorias. Estas neuronas secretorias, producen y liberan sus productos o mediadores químicos (péptidos, aminas) en los espacios intercelulares o directamente en los capilares sanguíneos.

Por otra parte, organismos muy simples como las levaduras, sintetizan y liberan hormonas esteroides como estrógenos y andrógenos; dichos organismos poseen también los receptores sobre los cuales actúan estos mediadores. Algunos protozoarios, pueden producir tanto hormonas como neurotransmisores (ej: endorfinas, insulina, somatostatina). Es por ello, que podemos decir, que estos mediadores químicos (hormonas y neurotransmisores), preceden la aparición de los sistemas endócrino y nervioso.

3. Modos de acción de las hormonas

Algunos de estos mensajeros químicos (hormonas), pueden actuar a distancia sobre otros individuos, a la manera de las feromonas o incluso, sobre la propia célula que lo ha producido. Sobre esta base, es que se pueden describir los siguientes modos de acción que pueden tener los mismos:

- a) *Secreción autócrina*: el mensajero químico actúa localmente, es decir sobre la célula que lo produjo.
- b) *Secreción parácrina*: el mensajero químico actúa sobre células vecinas, mediante difusión en el espacio intersticial.
- c) *Secreción endócrina*: el mensajero es vertido al torrente sanguíneo y actúa sobre las células blancas o efectoras, que se encuentran, generalmente, alejadas del órgano productor.
- d) *Neurotransmisión*: el neurotransmisor (nt) es liberado en el terminal presináptico y actúa sobre el receptor postsináptico.
- e) *Secreción neuroendócrina*: el producto de la neurona secretora, es liberado del terminal axónico y a través de la sangre, alcanza el órgano blanco.

4. Funciones hormonales del hipotálamo

El hipotálamo es una estructura nerviosa localizada por debajo del tálamo, a lo largo del tercer ventrículo. A pesar de que representa menos del 1% de la masa cerebral, ejerce funciones indispensables para la vida. Entre las funciones que posee, pueden mencionarse la regulación del medio interno, siendo el centro principal de control de las

funciones homeostáticas. Además participa en diversas conductas: defensa, apetitiva, termoregulatoria y sexual, e integra las señales ambientales y endógenas que determinan los ritmos biológicos y controla el sistema autonómico. En este capítulo, se expondrá sobre su función neurosecretora.

Estructuralmente, el hipotálamo puede dividirse en tres zonas, la zona lateral, la medial y la periventricular. Las dos primeras, están conectadas con el tronco cerebral y el telencéfalo, regulando diferentes conductas, y proyectando a la zona periventricular.

Dentro de esta última zona, existen diferentes núcleos que cumplen con diferentes funciones, el supra-quiasmático, que sincroniza los ritmos circadianos, otro grupo de neuronas que se encarga de la regulación del sistema nervioso autonómico, y otro grupo, que está conformado por neuronas secretoras. Estas neuronas secretoras, extienden sus axones al tallo de la glándula endócrina hipófisis, y de esta forma el hipotálamo controla al sistema endócrino.

La hipófisis es una glándula de secreción interna que se encuentra pendiendo de la base del cerebro, pero sujeta en la llamada silla turca del hueso esfenoides, y como se expuso, está conectada con el hipotálamo a través del tallo hipofisario o pituitario. Esta glándula es considerada la glándula rectora o maestra del sistema endócrino, ya que las hormonas que produce, actúan regulando las funciones de otras glándulas. *Sin embargo, es importante recalcar, que la producción de las hormonas hipofisarias, se encuentra bajo el estricto control hipotalámico.*

5. Sistema hipotálamo-hipofisario

Esta estructura posee dos lóbulos: a).- lóbulo anterior o adenohipófisis, y b).- lóbulo posterior o neurohipófisis. El hipotálamo controla a los dos lóbulos, de un modo diferente. El hipotálamo y la adenohipófisis se conectan entre sí, a través de un sistema capilar denominado *porta - hipofisario*, proveniente de la arteria carótida interna y del polígono de Willis. La adenohipófisis, es una glándula de secreción endócrina propiamente dicha, que produce diferentes hormonas que se vierten al torrente sanguíneo, y que actúan sobre diferentes órganos blancos.

Entre las hormonas que produce la adenohipófisis podemos citar:

a) *Hormona adrenocorticotrofina, o corticotrofina (ACTH)*: actúa sobre la corteza suprarrenal, produciendo la síntesis y liberación de cortisol.

b) *Hormona somatotrofina o del Crecimiento (GH)*: actúa sobre todas las células del cuerpo, estimulando la síntesis proteica.

c) *Hormona tirotrófina (TSH)*: actúa sobre la glándula tiroides, para que esta, a su vez, sintetice y libere las hormonas tiroideas.

d) *Prolactina (PRL)*: actúa sobre las glándulas mamarias, estimulando la secreción láctea.

e) *Hormona gonadotrófica (estimulante de las gónadas) o Gonadotropina Luteinizante (LH)*: Actúa sobre las gónadas (ovario y testículo), estimula la ovulación en las mujeres, y la maduración espermática en los varones.

f) *Hormona gonadotrófica (estimulante de las gónadas) o Gonadotropina Folículo estimulante (FSH)*: Actúa sobre las gónadas (ovario y testículo), estimula el crecimiento y maduración del folículo en las mujeres, y la espermatogénesis en el hombre.

La adenohipófisis se encuentra bajo el control de las células de la zona periventricular del hipotálamo, llamadas neuronas secretoras parvocelulares. Estas neuronas peptidérgicas, sintetizan los péptidos en el cuerpo celular y las vesículas de neurosecreción son transportadas desde el soma hasta el axón, donde se almacenan, esperando ser liberadas por exocitosis cuando se estimula la neurona. Estas moléculas, llamadas *factores liberadores*, son vertidas en el sistema porta – hipofisario y actúan sobre los receptores de membrana de las células de la adenohipófisis. La activación de estos receptores, estimula o inhibe la secreción de las hormonas hipofisarias al torrente sanguíneo.

Entre los factores u hormonas hipotalámicas, se pueden mencionar: *CRH o factor / hormona de liberación de corticotrofina (ACTH)*, que actúa sobre la

adenohipófisis, estimulando la liberación de ACTH; el *TRH* o *factor / hormona de liberación de tirotrófina*, que estimula a la adenohipófisis para que libere TSH; *Factor u hormona liberadora de gonadotrofinas*, que actúa estimulando la síntesis y liberación de LH y FSH; *factor u hormona liberadora de hormona de crecimiento (GH)*, estimula la liberación de GH, y *dopamina o factor inhibidor de la síntesis de Prolactina (PRL)*, que actúa inhibiendo la síntesis de Prolactina, entre otros.

Es decir, que las hormonas de la adenohipófisis están bajo el control indirecto del hipotálamo, a través de la conexión vascular (sistema porta – hipofisario) entre ambas estructuras.

Todos estos ejes neuroendócrinos, como el eje tiroideo por ejemplo, se encuentran autorregulados por mecanismos de retroalimentación o *feedbacks* negativos. Las hormonas liberadas por los órganos blancos (ej. hormonas tiroideas), actúan sobre el propio órgano que las produjo (tiroides) inhibiendo la producción de las mismas (feedback de retroalimentación negativo corto), actúan además, sobre la adenohipófisis frenando la liberación de la hormona tirotrófina o TSH, y sobre los núcleos hipotalámicos, inhibiendo la liberación del factor u hormona liberadora de tirotrófina o TRH (feedback de retroalimentación negativo largo).

Por otra parte, el hipotálamo ejerce un control directo, sobre la función endócrina, ya que posee neuronas neurosecretoras, que tienen la propiedad de transformar la información eléctrica en información hormonal. Este grupo de neuronas secretoras magnocelulares, tienen un mayor tamaño que las parvocelulares, extienden sus axones alrededor del quiasma óptico, hacia el tallo de la hipófisis y la hipófisis posterior. Ernest y Berta Scharrer, fueron los que propusieron que estas neuronas liberaban mensajeros a la sangre y desarrollaron en consecuencia el concepto de neurosecreción. A estas moléculas orgánicas, producidas por las neuronas y que son liberadas a la sangre se las denomina neurohormonas. Es decir, que una neurona puede actuar como una célula glandular, y un neurotransmisor comportarse como una hormona.

Las células magnocelulares del hipotálamo, secretan dos neurohormonas: la *oxitocina* y la *vasopresina*. Ambas hormonas son vertidas directamente a los vasos sanguíneos de la circulación general del cuerpo, a través de los capilares sanguíneos de la neurohipófisis. La secreción de oxitocina, se da en el estadio final del parto, ayuda a la expulsión del bebé al provocar las contracciones del útero. Además, esta hormona

interviene en la eyección de leche durante la lactancia. La vasopresina u hormona antidiurética (ADH), interviene en la regulación del volumen sanguíneo y la concentración del sodio, ya que actúa sobre los receptores presentes en el riñón y regula así, la producción y o liberación de la orina.

Para finalizar, es importante señalar, que el hipotálamo recibe múltiples in-puts de diferentes neurotransmisores, es decir que su secreción se encuentra también regulada por estructuras subcorticales, como las límbicas y también corticales.

Bibliografía

- Bear, M.F.; Connors, B.W.; Paradiso, M.A. Control químico del cerebro y la conducta. En M. Bear, B. Connors, y M. Paradiso, Neurociencia. Explorando el Cerebro. México. Ed. Masson.1998.
- Curtis, H. Integración y Control II: El sistema Endócrino. En H. Curtis. Biología. México. Ed. Médica Panamericana. 1988.
- Kandel, E.R., Jessell, T.M., Scharz, J.H. Estados Emocionales. En E. Kandel, T. Jessell, J. Scharz, Neurociencia y Conducta. Madrid. Prentice Hall. 1997.
- López-Mato, A. Psiconeuroinmunoendocrinología. Buenos Aires. Ed. Polemos. 2000.
- Rosenzweig, M.R.; Leiman, A.I. Hormonas: Un sistema de comunicación química. En M. Rosenzweig, A. Leiman, Psicología Fisiológica. Madrid. Mc Graw Hill. 1992.
- Scharrer, E.; Scharrer, B. Neuroendocrinology. New York. Columbia University Press. 1963.

Capítulo 2

Integración visceros-somática

Alberto Yorio

1. El sistema nervioso autónomo y el control visceral

El sistema nervioso autónomo (SNA) es un componente *eferente*, que se proyecta principalmente sobre las vísceras (miocardio, vasos sanguíneos, glándulas de secreción, músculo liso, glándulas sudoríparas, músculos erectores de los pelos de la piel, músculos del iris, etc.). Las acciones del SNA son *generalmente involuntarias*, aunque se pueden controlar hasta cierto punto con entrenamiento.

En el SNA se reconocen tres divisiones: a) el sistema simpático, b) el parasimpático y c) el gastro-entérico. Los sistemas simpático y parasimpático tienen varias semejanzas entre sí que lo diferencian del sistema nervioso somático que inerva a los músculos esqueléticos. Por ejemplo, en la médula espinal las motoneuronas viscerales se encuentran en el asta intermedio lateral, no en el asta anterior, como en el caso del sistema nervioso somático. Otra semejanza entre las divisiones simpática y parasimpática del SNA, también a diferencia del sistema nervioso somático, es: que las motoneuronas viscerales no proyectan en forma directa al músculo esquelético, el efector, sino que tienen una sinapsis intermedia en ganglios autonómicos periféricos. Se distinguen por lo tanto una neurona pre-ganglionar, localizada en la médula espinal que proyecta sobre el ganglio autonómico, y otra neurona ganglionar o post-ganglionar que proyecta sobre el efector visceral. En el caso de la división gastro-entérica del SNA, un conjunto numeroso de neuronas se ubican en la pared de tracto gastro-intestinal.

Las divisiones simpática y parasimpática del SNA, también tienen además, varias diferencias entre sí, de las que se mencionan tres: a) La localización de la neurona pre-ganglionar de la división simpática se ubica en los segmentos tóraco-lumbares de la médula espinal, mientras que en la división parasimpática, la neurona pre-ganglionar se ubica en segmentos craneales del tronco cerebral y niveles sacros de la médula espinal. b) La ubicación del ganglio autonómico de la división simpática es proximal a la médula espinal, mientras que en la división parasimpática es distal, cercano al efector. c) El neurotransmisor de la neurona pos-ganglionar de la división simpática es la noradrenalina, mientras que en la división parasimpática es la acetilcolina.

Las influencias de las divisiones simpática y parasimpática del SNA convergen frecuentemente sobre un mismo efector produciendo en ocasiones efectos contrapuestos. Por ejemplo, la división simpática produce aumento de la frecuencia de contracción del músculo cardíaco (taquicardia), contracción del músculo del iris (midriasis) y disminución de secreción de la saliva por la glándula parótida. Por el contrario, la división parasimpática produce disminución de la frecuencia de contracción cardíaca (bradicardia), relajación del iris (miosis) y aumento de secreción salival. En otros casos actúan en forma independiente o incluso sinérgica. Por lo general, el SNA simpático actúa produciendo respuestas masivas, mientras que el SNA parasimpático actúa produciendo respuestas discretas y separadas para cada sistema visceral.

2. Mecanismos de control visceral

2.1. Control encefálico del SNA

El SNA es controlado principalmente por núcleos ubicados en el hipotálamo, y través de las conexiones del hipotálamo con otras estructuras encefálicas, el sistema visceral se integra a formas más complejas de funcionamiento.

2.2. Contribución sensorial al control del sistema nervioso autónomo

Aunque no forman parte del sistema autónomo, los axones aferentes provenientes de los receptores viscerales (en especial los *interoceptores*), tienen el cuerpo neuronal, ubicadas en los ganglios de las raíces dorsales de la médula espinal (o de los equivalentes de los nervios craneanos). Los axones de estas neuronas proyectan por un lado hacia los receptores viscerales, y por el otro hacia el neuro-eje. Estas aferencias forman parte de mecanismos reflejos viscerales segmentarios. De esta manera, los mecanismos del SNA pueden funcionar en forma reactiva, es decir produciendo respuestas fisiológicas a través de reflejos viscerales. Las aferencias viscerales pueden proyectar también hacia otras estructuras del SNC para formar parte de mecanismos de mayor complejidad.

El SNA no sólo funciona entonces en forma reactiva, sino que puede funcionar en forma activa, ya sea como variaciones circadianas, o acompañando a los *comportamientos motivacionales*, para proveer a la supervivencia del individuo o la continuidad de la especie. Se integra además con el sistema neuro-endócrino a través de varios mecanismos, como la médula de la *glándula suprarrenal*, por ejemplo. De esta

manera, los mecanismos del sistema nervioso autónomo se integran normalmente con otras formas de regulación corporal, como las respuestas endócrinas e inmunológicas.

El SNA es un componente fundamental no sólo del control visceral propiamente dicho sino también de los aspectos viscerales del sistema somático (músculo-esquelética), que por su ubicación de nexo entre los sistemas nervioso, endócrino e inmunológico, y por su influencia sobre las vísceras, es considerado uno de los principales mecanismos de adaptación a las perturbaciones provenientes desde dentro y fuera del cuerpo. Por lo tanto, el SNA participa de los mecanismos homeostáticos por los que establece la adaptación del organismo a las variaciones de los ambientes externo e interno del mismo. Estos mecanismos tienden a mantener la fijeza del medio interno, condición necesaria para la vida.

3. Homeostasis

Claude Bernard (1813–1878) introdujo el concepto de la constancia del medio interno en el que se encuentran las células del organismo como una condición necesaria para la vida. La homeostasis es el mantenimiento de las variaciones de un conjunto de variables corporales dentro de cierto rango, fuera del cual no es posible el mantenimiento del funcionamiento corporal y el sostén de las funciones vitales, y que le confiere al organismo cierta autonomía respecto al medio externo ambiental. El término homeostasis fué propuesto por Walter B. Cannon (1871–1945), para hacer referencia además a los mecanismos por los que se produce la regulación del medio interno. Norbert Wiener (1894–1964) utilizó el término cibernética (del griego *kubernetes: steersman*), para describir, entre otros fenómenos, varios de estos mecanismos.

El concepto de estabilidad del medio interno refiere al de la regulación de las variables fisiológicas y bioquímicas. Sin embargo, la idea de constancia del medio interno no describe adecuadamente la fisiología normal (frecuencia cardiaca, presión arterial, etc), cuyos parámetros suelen variar en función de cambios externos e internos del organismo, como por ejemplo los ciclos de sueño, vigilia y actividad. El término *homeodinamia* refiere mejor a los cambios corporales que acompañan las variaciones del estado corporal que se asocian a las demandas conductuales durante los diferentes estados del comportamiento. El término *alostasis* (estabilidad a través del cambio), refiere a las mecanismos de estabilización del medio interno a través de mecanismos anticipatorios, que permiten asegurar la adaptación de los organismos prediciendo los

cambios ambientales que pudieran afectar la supervivencia. Sin embargo, el término homeostasis suele utilizarse para designar todos fenómenos relacionados con la regulación del medio interno.

3.1. Mecanismos homeostáticos

La homeostasis se efectúa a través de un conjunto de mecanismos homeostáticos, dentro de los cuales el SNA juega un rol principal. Una de los mecanismos por los cuales el SNA puede controlar la homeostasis a través de reflejos autonómicos o viscerales. En los reflejos autonómicos, el receptor puede encontrarse en el interior del organismo, como órganos interoceptores, o hacia el entorno ambiental, formando parte de los exteroceptores. Desde los receptores la vía aferente se dirige hacia el centro reflejo visceral, frecuentemente en el neuroeje espinal o encefálico, y desde allí a la neurona motora visceral pre-ganglionar del SNA, localizada en el tronco cerebral o la columna intermedio-lateral de la médula espinal. Como es propio del SNA, las neuronas pre-ganglionares proyectan hacia las neuronas pos-ganglionares en los ganglios periféricos del SNA, y finalmente la vía eferente del arco reflejo visceral proyecta hacia los efectores, que normalmente son células glandulares, fibras de músculo liso o fibras de músculo cardíaco. El SNA puede participar de la homeostasis del organismo a través de o mecanismos activos, como son los ritmos circadianos y los comportamientos motivacionales, o incluso a través de mecanismos vinculados a la toma de decisiones, para lo cual los estados emocionales y las habilidades cognitivas son de la mayor importancia.

3.2. Estructuras relacionadas con el control de la homeostasis

En un sentido general, se podría afirmar que prácticamente todo el SNC participa del control de la homeostasis. No obstante, el hipotálamo, en la base del diencefalo, es una estructura del SNC que cumple una función centralizadora del funcionamiento del SNA. El hipotálamo es además, una estructura integradora de varias de otras funciones otras vinculadas al control de la homeostasis como son los ritmos circadianos, los comportamientos motivacionales y los estados emocionales. El hipotálamo se encuentra dividido en diferentes regiones citoarquitectónicas: lateral, medial, periventricular, infundibular, y rostral o preóptica.

Los principios anatómicos que subyacen a la organización de los sistemas visceral y somático son similares. No obstante, ambos sistemas presentan algunas

diferencias entre sí.

Las aferencias viscerales proyectan desde los receptores hacia los ganglios de de las raíces dorsales o sus equivalentes de los nervios craneales para luego acceder a la médula espinal o el tronco cerebral. El núcleo del tracto solitario es un grupo celular localizado en el tronco cerebral que recibe aferencias viscerales desde un amplio dominio de órganos. Se lo considera una estación importante hacia las estructuras más rostrales en el neuroeje. Este núcleo proyecta hacia el hipotálamo y hacia otras estructuras encefálicas. Las áreas de la corteza cerebral asociadas a la representación visceral incluyen regiones localizadas en el lóbulo de la ínsula y en la parte posterior de la circunvolución pericallosa.

Se considera que estructuras ubicadas en niveles más rostrales en el neuroeje, particularmente las que forman parte del denominado *sistema límbico*, que se describe más adelante, ejercen control sobre el hipotálamo. Estas estructuras reciben también información del medio interno y ejercen acciones a través de la regulación de la secreción hormonal y el control del sistema nervioso autónomo a través del hipotálamo. A través de estas estructuras los comportamientos motivacionales y emocionales son regulados por el medio interno y por las influencias ambientales.

Los circuitos neurales que controlan los comportamientos de ingesta, predación o recolección de alimentos, y los que controlan el cese de la ingesta o saciedad incluyen también núcleos hipotalámicos que están interconectados entre sí.

Alrededor de 1850 Paul Broca popularizó el concepto de *lóbulo límbico* para referirse a la parte de la corteza cerebral que forma un borde alrededor del cuerpo calloso en la cara medial de los hemisferios. Dos componentes sobresalientes del lóbulo límbico son la circunvolución del cíngulo, ubicada arriba del cuerpo calloso y la formación del hipocampo que está en el lóbulo temporal medial. Durante muchos años las estructuras del lóbulo límbico junto con los bulbos olfatorios se consideraban que estaban dedicadas solamente al sentido del olfato, por lo que se las consideró propias del rinencéfalo. En 1937, James Papez propuso por primera vez que varias estructuras vinculadas al lóbulo límbico forman parte de un sistema, conocido como sistema límbico por los circuitos cerebrales que conectan estas estructuras entre sí. El sistema límbico incluye, las regiones olfatorias, el área entorinal, la amígdala, el hipotálamo y la formación del hipocampo. Papez propuso además, que la función del lóbulo límbico podría no ser exclusivamente olfatoria, sino que pudiera estar también vinculada con la experiencia y la expresión emocionales. Sus argumentos se basaron principalmente en la

neuroanatomía, en la neuropatología de animales afectados con el virus de la rabia y de pacientes psiquiátricos. Este autor conocía los estudios de Bard y Hess, que mostraban la forma en que el hipotálamo influye en la expresión de las emociones. Además, entendía que las emociones se perciben en forma consciente y que pueden afectar las funciones cognitivas. A partir de estas consideraciones propuso que la neo-corteza y el hipotálamo están interconectados a través de vías que describió en forma de un circuito, al que se lo denominó circuito de Papez. En este circuito, partes del hipotálamo, específicamente los cuerpos mamilares, proyectan axones hacia el núcleo anterior del tálamo dorsal, el cual a su vez se proyecta a la corteza del cíngulo. A su vez, la corteza del cíngulo proyecta al hipocampo. Por último, el hipocampo proyecta nuevamente hacia el hipotálamo a través de un haz de fibras que se denomina fórnix. Papez postuló que estas vías proporcionaban las conexiones necesarias para el control cerebral de la expresión emocional. Con el tiempo, el circuito adquirió algunos elementos nuevos y llegó a llamarse sistema límbico. Uno de las estructuras más importante es la amígdala, que está constituida por un conjunto de núcleos incluidos en la sustancia blanca del lóbulo temporal, por delante del hipocampo. Alrededor de los años 1970 Paul Mc Lean formuló una hipótesis de las emociones según la cual los seres humanos y algunos mamíferos modernos, en los cuales existe bien desarrollada la neo-corteza y conservan las estructuras del sistema nervioso presentes en especies más antiguas, como la paleo-corteza y la archi-corteza, existiría una cierta independencia entre estos tres niveles de control neural en el control funcional del comportamiento emocional. Denominó a esta hipótesis la del cerebro tri-conformado, con lo que pretendía explicar la relativa dificultad que existe en algunos seres humanos para el manejo de los estados emocionales. Hoy se considera que las estructuras que forman parte del sistema límbico están vinculadas además de las funciones motivacionales y emocionales, al procesamiento de la memoria.

En 1953, J. Olds y P. Milner hicieron dieron a conocer el hallazgo de que la estimulación de determinados sitios del encéfalo, como el *septum* y el hipotálamo podía producir un estado de satisfacción o placer en animales de experimentación. La replicación de estos hallazgos en varias especies, incluyendo a los seres humanos, dio lugar a que se considerasen a estas estructuras como parte de un circuito vinculado al concepto de recompensa o placer, entendido como los estímulos incondicionados que en la psicología experimental movilizan la conducta y refuerzan de manera apetitiva el aprendizaje. Hoy se considera que estructuras consideradas antes como centros de

placer participan de varias formas de regulación del comportamiento normal y patológico, como es el caso de la adicción a sustancias de abuso.

El control somático corporal, ejercido principalmente por el sistema de control motor, tiene además una importante integración con los sistemas sensorio-perceptivos por los cuales es procesada la información del entorno ambiental. Merece ser destacado que todos los sentidos que están representados en la neo-corteza, como la visión, la audición y el sentido somático corporal, dirigen su información hacia regiones de la corteza de asociación. Estas proyecciones alcanzan principalmente una o ambas áreas de la corteza de asociación de la corteza temporal inferior y/o prefrontal. Estas áreas corticales están interconectadas por una importante proyección axonal denominada fascículo uncinado. La corteza temporal inferior proyecta también hacia el área entorrinal. A su vez, el área entorrinal proyecta hacia la amígdala. Esta proyección es recíproca, es decir, la amígdala dirige sus proyecciones corticales hacia la corteza temporal inferior temporal y hacia la corteza prefrontal, específicamente su región orbitaria.

3.3. Integración neuro-inmuno-endócrina

Una red de múltiples interacciones relacionan los componentes del organismo integrando distintos sistemas de regulación: nervioso, hormonal e inmunológico. Estas interacciones ejercen funciones de regulación y control mediante las cuales se mantiene la homeostasis. En gran parte de estas relaciones existe una cierta jerarquía, en el sentido de que las estructuras encefálicas ejercen control sobre niveles inferiores: como podría considerarse a los efectores corporales.

Algunas de estas interacciones se ejercen a través de la circulación y por medio de vías nerviosas aferentes y eferentes que intercomunican a los componentes de los distintos sistemas.

3.4. Integración viscerosomática

El sistema nervioso autónomo y el somático, a pesar de su segregación, actúan en forma combinada para realizar los ajustes necesarios del organismo a los cambios del ambiente. Aunque sus mecanismos pueden ser considerados en forma separada, actúan en forma paralela y convergen en diferentes manifestaciones de la fisiología y la conducta, como son la homeostasis, los comportamientos motivacionales y los ritmos biológicos.

3.5. Integración neuro-endócrina

A partir del modelo fisiológico del control de la glucosa, uno de los nutrientes fundamentales del organismo, Claude Bernard contribuyó a la idea de la secreción interna de sustancias activas u hormonas, una idea inseparable del concepto de regulación del medio interno. Otro ejemplo de integración de los mecanismos de regulación la homeostasis lo constituye el control de los líquidos y sales del medio interno. Es sabido que a mayor concentración de sales en los líquidos corporales, mayor es la presión osmótica. Si por alguna razón, un organismo perdiese agua, produciéndose deshidratación, la presión osmótica de los líquidos corporales se incrementa por el aumento de concentración de las sales en el medio interno. Considerando entonces a la presión osmótica una variable a ser regulada por los mecanismos homeostáticos, puede entenderse que en tales condiciones estos mecanismos actúen disminuyendo la salida de agua y/o aumentando su incorporación de agua al organismo. La salida de agua puede ser disminuida retardando la eliminación de orina por los riñones. La vasopresina, también conocida como hormona anti-diurética, es secretada por el hipotálamo, para cumplir esta función. Los niveles circulantes en sangre de la hormona anti-diurética, constituye entonces una variable controlada que actúa ante cualquier incremento de la presión osmótica del medio interno. Este es un ejemplo de regulación de secreción hormonal controlada por el sistema nervioso. Una forma de incrementar el ingreso de agua es a través de la ingesta de agua bebida. El incremento de la presión osmótica, o la reducción del volumen de líquidos corporales se asocian a la sensación de sed y la urgencia conductual de beber. En este ejemplo se muestra cómo los diferentes mecanismos de regulación del medio interno actúan en forma integrada, por regulación hormonal y por cambios conductuales.

4. Ritmos biológicos y homeostasis

Los ritmos biológicos son cambios cíclicos endógenos de la composición bioquímica corporal, la fisiología y los estados conductuales que están generalmente sincronizados entre sí y con el entorno ambiental. Los ritmos biológicos están genéticamente determinados y se han originado por adaptación al medio a través de la selección natural. Estos mecanismos están presentes en todos los organismos eucariotas y varios prokariotas. Las características principales de los ritmos biológicos son el período, o duración del ciclo y la fase o inicio y el fin de cada ciclo. Normalmente varios procesos biológicos y conductuales cambian en forma cíclica en fase unos con

otros. De acuerdo a la frecuencia o período o duración del ciclo, los ritmos pueden ser clasificados en: a) circadianos, cuando las variaciones son similares a la duración del día, b) infradianos, si los períodos de variación son inferiores a la duración del día, y c) ultradianos, si los períodos de variación son inferiores a la duración del día. Ejemplos de ritmos biológicos circadianos en los seres humanos son el ciclo de sueño-vigilia, los cambios periódicos de la temperatura corporal, de la secreción de hormona de crecimiento, del cortisol y de la excreción urinaria de potasio. Ejemplos de ritmos infradianos son la frecuencia respiratoria, cardíaca, o de la actividad eléctrica cerebral. Ejemplos de ritmos ultradianos son los cambios hormonales asociados al ciclo menstrual y la ovulación.

Los ritmos biológicos proveen organización temporal y coordinación para variaciones fisiológicas, bioquímicas y comportamentales, contribuyendo a la homeostasis del organismo. A diferencia de los mecanismos reflejos, actúan de una manera predictiva, es decir, no reactiva. Por medio de estos mecanismos, la regulación homeostática anticipatoria se inicia antes que se produzcan deficiencias fisiológicas, facilitando la adaptación a cambios estacionales y en función de los períodos reproductivos.

El carácter endógeno de los ritmos biológicos se demuestra por el hecho que los cambios periódicos continúan produciéndose cuando el organismo es aislado del entorno natural.

En condiciones de aislamiento ambiental se producen cambios del período de los ritmos endógenos e incluso la desincronización de algunos de los cambios fisiológicos. Existen otras formas de perturbación de los ritmos biológicos, como por ejemplo los cambios en los horarios ocupacionales o el cambio geográfico respecto a la zona horaria habitual como el llamado *jet-lag*. Otros desórdenes de los ritmos biológicos se producen por alteraciones de las estructuras que regulan los ritmos biológicos. Varios estudios han demostrado la utilidad de realizar intervenciones en los ritmos biológicos, por ejemplo iluminación ambiental como forma de atender desórdenes del sueño o de los estados de ánimo en algunos pacientes.

4.1. Control neuro-humoral de los ritmos circadianos

Para generar los cambios periódicos característicos de los ritmos circadianos existen marcapasos naturales, que pueden ser influidos por estímulos ambientales, como la luz o el sonido del ambiente. Un marcapasos de los ritmos circadianos reside en el

núcleo *supra-quiasmático* del hipotálamo. Por medio de experimentos se ha demostrado que esta estructura tiene además la capacidad de sincronizar la actividad de marcapasos con los estímulos ambientales.

El circuito neural por el cual efectúa estas acciones incluye conexiones de entrada desde la retina, tálamo visual y el encéfalo basal. Las conexiones de salida, a través de varias proyecciones axonales, incluyen núcleos del tálamo, porciones del septum, del hipotálamo, entre otras. Una de estas estructuras, a las que llegan las proyecciones del núcleo supra-quiasmático, el núcleo *preóptico* del hipotálamo, es de particular importancia ya que está vinculada con la regulación de los ciclos de sueño-vigilia, la reproducción, la regulación de la temperatura corporal y la homeostasis de los líquidos corporales. Otras conductas que presentan variaciones circadianas son la alimentación y la actividad locomotora. Además, el núcleo supra-quiasmático del hipotálamo controla los ritmos circadianos a través de secreciones rítmicas de neuropeptidos neuro-hormonales. La *melatonina* es secretada por la glándula pineal.

5. Comportamientos motivacionales y la homeostasis

Los comportamientos motivacionales, en referencia a las llamadas motivaciones primarias, son un conjunto de patrones fijos de acción, innatos, y genéticamente determinados. La percepción en forma subjetiva de una necesidad primaria y la satisfacción de una necesidad orgánica, a partir de la consumación de un comportamiento motivacional contribuyen a la homeostasis del organismo.

Los estados emocionales se caracterizan por incluir: a) manifestaciones conductuales, como expresiones faciales, actitudes corporales, etc, b) manifestaciones viscerales, como la activación fisiológica y hormonal, c) la percepción subjetiva de esas manifestaciones y d) la expresión del estado emocional a otros individuos. Aunque la experiencia individual puede modificar los estados emocionales, la naturaleza innata y genéticamente determinada, le confieren a los comportamientos emocionales un sentido universal que no es sólo propia de nuestra especie. Los estados emocionales suelen asociarse a los comportamientos motivacionales, especialmente cuando se trata de situaciones relevantes para la supervivencia individual o de la especie.

6. El estrés como interacción individuo - ambiente

A lo largo de toda la vida los mecanismos homeostáticos permanecen activos y los estresores fisiológicos continúan produciendo respuestas adaptativas. En situaciones

normales, las perturbaciones del medio externo / interno se acompañan de procesos compensatorios que ayudan a establecer un nuevo equilibrio. El término *estrés* se utiliza habitualmente para hacer referencia a estas situaciones. En ocasiones extremas, las respuestas homeostáticas pueden no ser suficientes para asegurar la competencia biológica. La intensidad o persistencia de estas perturbaciones puede ocasionar entonces defectos funcionales o incluso alteraciones en el organismo. En otras ocasiones, la ineficacia de las capacidades adaptativas del organismo pueden ser resultado de alteraciones del sistema nervioso autónomo, de los sistemas neuro-endócrinos e inmunológicos. El término *distrés* se utiliza frecuentemente para hacer referencia a estos estados de trastorno o desorden del organismo.

Bibliografía

- Carlson N.R. *Fundamentos de Psicología Fisiológica*. Prentice Hall. Mexico. 1996.
- Bear M.F., Connors B W, Paradiso M.A. *Neurociencia. Explorando el Cerebro*. Masson. Williams & Wilkins. Barcelona. 1998.
- Guyton, A.C. *Anatomía y Fisiología del Sistema Nervioso*. Editorial Panamericana. Madrid.1995.
- Pinel, J.P.J. *Biopsicología*. Prentice Hall. Madrid. 2001.
- Purves, D. Augustine G.J., Fitzpatrick D., Katz L.C. LaMantia A.S. McNamara J.O. *Invitación a la Neurociencia*. Editorial Panamericana. Buenos Aires. 2001.
- Rosenzweig M.R, Leiman A.I. *Psicología Fisiológica*. Mc Graw Hill. Madrid. 1992.

Capítulo 3

Los sistemas sensitivos

Ingrid Mailing y Manuel Pando

1. Características generales de los sistemas sensoriales

Los *sistemas sensoriales* pueden ser definidos a como los que incluyen *receptores sensoriales* y una o más neuronas que los vinculan con el resto del organismo y en algunos casos, particularmente con el sistema nervioso central. Los sistemas sensoriales tienen por función principal la de permitir el contacto y la interacción con los estímulos provenientes de los medios externo e interno al organismo, a fin de favorecer la supervivencia en un medio cambiante.

Algunas características generales de la mayor parte de los sistemas sensoriales son:

- a) Los receptores sensoriales, que pueden ser *exteroceptores* (receptores para los estímulos periféricos o externos al organismo), o *interoceptores* (receptores para los estímulos internos del organismo).
- b) Los sistemas sensoriales están compuestos de al menos tres partes (como por ejemplo, receptor sensorial, vía aferente neuronal y estructuras neurales del sistema nervioso central). Las neuronas de las vías sensoriales forman frecuentemente series o *vías sensoriales* que en algunos casos llevan la información sensorial hacia el sistema nervioso central, para el control y regulación de diversas funciones orgánicas.
- c) Aunque los sistemas sensoriales intervienen en varias funciones corporales, tales como la regulación de los órganos internos, la activación emocional, y el control motor, una parte importante de los sistemas sensoriales conducen la información sensorial hacia la corteza cerebral para una función que ha devenido especialmente relevante en los seres humanos, que es la función senso-perceptiva consciente. Una parte significativa de la información sensorial no es percibida en forma consciente, especialmente, como se dijo, la comprometida con algunos mecanismos reflejos, el control motor, y la regulación visceral, la sincronización de ritmos biológicos con funciones orgánicas, etc.
- d) En la medida que los sistemas sensoriales ponen en contacto al sistema nervioso central tanto con el mundo exterior como con lo que ocurre en el propio cuerpo, se

pueden considerar diferentes formas de senso-percepción: la *exterocepción consciente*, que resulta del procesamiento de la información que proveen los exteroceptores, y la *interocepción consciente*, que resulta del procesamiento de la información que proveen los interoceptores.

Por lo general, en los vertebrados se describen cinco sistemas sensoriales principales: el sistema olfatorio, el sistema del gusto, el sistema auditivo, el sistema somatosensorial, y el sistema visual. Todos estos sistemas comparten las características generales descritas previamente. En este capítulo se tratarán otras características que son generalmente comunes a los sistemas sensoriales mencionados. En los capítulos siguientes se tratarán en forma separada, dos sistemas sensoriales que ejemplifican la forma en que se estructuran y funcionan los sistemas sensoriales en general: el sistema somatosensorial, que además de proveer información del entorno provee también información del propio organismo, y el sistema visual, uno de los principales sistemas sensoriales que permiten la interacción con el medio externo en los seres humanos.

2. Los estímulos sensoriales

Los estímulos sensoriales que perciben los organismos, son diferentes tipos de energía física o de sustancias químicas. Por ejemplo, el sistema visual, recibe un tipo de energía electromagnética, el sistema somatosensorial y el auditivo son sensibles frecuentemente a la energía mecánica, el sistema olfatorio y el gustativo son sensibles principalmente a sustancias químicas. Algunos estímulos no son efectivos para los seres humanos, aunque pueden serlo para otras especies, porque han desarrollado los receptores y sistemas sensoriales para ello. Por ejemplo, algunas aves pueden percibir la energía generada por los polos magnéticos de la tierra y de esta manera guiarse durante las migraciones.

3. Los receptores sensoriales

Los *receptores sensoriales* son células especializadas u órganos sensoriales formadas por distintos tipos de células. En algunos casos son neuronas especializadas en detectar estímulos, o una porción de una neurona especializada: tal es el caso de las *terminaciones libres* de algunas neuronas somatosensoriales. La estructura de un receptor determina el tipo de estímulo sensorial (la forma o tipo de energía, a la que responderá de manera más específica).

Según el tipo de energía o sustancias que actúan sobre los receptores sensoriales, éstos pueden ser denominados de la siguiente forma, por ejemplo:

- a) Fotorreceptores, receptores de la energía luminosa en forma de radiación electromagnética, principalmente localizados en el sistema visual.
- b) Mecanorreceptores, receptores de energía mecánica, como los que pueden encontrarse en el sistema somatosensorial, el sistema auditivo y el sistema vestibular.
- c) Termorreceptores, receptores de temperatura, como los que pueden encontrarse en el sistema somatosensorial, o para la detección de variaciones de la temperatura del medio interno.
- d) Quimiorreceptores, receptores de sustancias químicas, como los que pueden encontrarse en el sistema olfatorio, el sistema gustativo y en vías sensoriales para la regulación visceral u homeostática.

Algunos receptores sensoriales pueden ser denominados según la modalidad sensorial, como es el caso de los *nociceptores*, o receptores de dolor, que pueden detectar tanto sustancias químicas como estímulos térmicos y mecánicos, y encontrarse en distintas partes del organismo.

Los receptores sensoriales son específicos para cada tipo de estímulo, pero si el receptor es estimulado por un estímulo no adecuado puede provocar una respuesta del receptor. Por ejemplo, una compresión en un ojo (energía mecánica), puede provocar la falsa percepción de luces o imágenes.

La acción fundamental de los receptores sensoriales es la transducción de los estímulos sensoriales. La transducción es la transformación de un tipo de energía a otro tipo de energía, denominada energía bio-eléctrica, por ser la forma de energía propia de los sistemas biológicos.

Los receptores sensoriales, a diferencia de otros tipos celulares, poseen la propiedad de excitabilidad celular, por la cual los estímulos sensoriales son convertidos en cambios de polaridad de las membranas celulares, ya sea en la forma de

despolarización (disminución del potencial de membrana) o hiperpolarización (incremento del potencial de membrana). Los cambios de polaridad de la membrana de la célula receptora sensorial se denominan *potenciales sensoriales*, y se caracterizan por ser locales y graduados, es decir, proporcionales a la intensidad del estímulo.

Por ejemplo, un estímulo mecánico que actúe sobre un mecanoreceptor puede producir una deformación mecánica del mismo. En tal caso, por mecanismos propios de cada célula receptora, el estímulo es transducido a energía bio-eléctrica en la forma de un cambio local en el potencial de la membrana. Este cambio del potencial receptor se produce por la apertura o cierre de canales iónicos. Si se tratase de la apertura de canales de sodio (Na^+) o calcio (Ca^{++}), cuya concentración en el medio extracelular es mayor a la concentración en el medio intracelular, se produce una entrada de iones hacia el interior de la célula receptora, lo que genera una despolarización de la membrana celular. Si se tratase de la apertura de canales de cloro (Cl^-), cuya concentración en el medio extracelular es mayor a la concentración en el medio intracelular, o de canales de potasio (K^+), cuya concentración en el medio intracelular es mayor a la concentración en el medio extracelular, se genera una hiperpolarización de la membrana de la célula receptora, en un caso por la migración de iones negativos hacia el interior de la célula, en el otro caso por la migración de iones positivos hacia el exterior.

Se puede hacer una analogía entre los potenciales receptores y los potenciales post-sinápticos positivos (PEPS) o negativos (PIPS) ya descritos en capítulos anteriores (módulo I). Estos potenciales se generan por mecanismos similares: apertura o cierre de diferentes canales iónicos con el consiguiente cambio del potencial de membrana. Otras similitudes entre los potenciales post-sinápticos y los potenciales receptores es el ser locales en la membrana celular y graduales, esto es, proporcionales a la intensidad o duración del estímulo. En consecuencia, todo estímulo adecuado, que actúe sobre un receptor sensorial especializado provoca un cambio en el potencial de membrana codificando la intensidad del estímulo: a mayor intensidad del estímulo, mayor es el número de canales abiertos (o cerrados) y de mayor magnitud el cambio de potencial de membrana, sea ésta una despolarización o una hiperpolarización. En cualquier caso se trata de respuestas graduadas cuyas amplitudes son proporcionales a la intensidad o duración del estímulo.

4. Propiedades de las información sensorial

Se pueden distinguir cuatro propiedades de la sensación que le otorgarán sus características particulares: a) modalidad, b) intensidad, c) duración, y d) localización.

4.1. Codificación de la modalidad de la estimulación sensorial

La modalidad hace referencia a que distintas formas de energía se transformarán en distintas sensaciones. Por ejemplo, las vibraciones del aire se transformarán en sonidos, en la modalidad auditiva, y las radiaciones electromagnéticas (en una longitud de onda entre los 380 y 760 nanómetros) se transformarán en imágenes visuales, en la modalidad visual. Las submodalidades hacen referencia a variaciones dentro de una modalidad. Por ejemplo, para la modalidad gustativa, una submodalidad sería el sabor amargo.

4.2. Codificación de la intensidad de la estimulación sensorial

La intensidad del estímulo hace referencia a la magnitud del estímulo. Los receptores sensoriales tienen umbrales específicos por encima de los cuales un estímulo deja de ser percibido. Las diferencias de intensidades de la estimulación sensorial se puede transmitir usando un número creciente de fibras paralelas o un código de población: Esto es, cuanto más intenso es un estímulo mayor será el número de receptores que activen y por consecuencia mayor la cantidad de neuronas que disparen potenciales de acción. Otra forma de codificación de la intensidad de la estimulación es que las neuronas modifiquen la tasa de disparos de potenciales de acción a lo largo del axón. Esta forma de codificación se denomina *código de frecuencia*: cuanto más intenso el estímulo mayores son los potenciales receptores y mayor la cantidad de potenciales de acción que se generaran.

4.3. Codificación de la duración de la estimulación sensorial

La duración de un estímulo hace referencia al tiempo en el que determinado estímulo es efectivo. A mayor tiempo de duración de un estímulo, mayor será la actividad del sistema sensorial. Existe varias formas de modificar la relación entre duración del estímulo y duración de la actividad del sistema sensorial. Una de estas formas es la existencia de diferente tipo de receptores sensoriales, de acuerdo a su adaptación a la estimulación. El término adaptación del receptor significa que algunos

receptores dejan de producir potenciales receptores (y por consiguiente potenciales de acción en la neurona sensorial), luego de cierto tiempo.

Los receptores de adaptación rápida (fásicos), están mayormente relacionados con la detección de cambios en la estimulación. Por otro lado, los receptores de adaptación lenta (tónicos), tienden a presentar actividad constante, según la duración de la estimulación. Estas variedades de los receptores sensoriales son importantes para detectar propiedades de las estimulación sensorial, como por ejemplo la influencia de estímulos externos que actúan brevemente sobre el cuerpo (lo que resulta en una descarga de potenciales de acción en la neurona sensorial al inicio y en la terminación del estímulo, pero que cesan rápidamente en su actividad), o estímulos que actúan en forma persistente, lo que resulta en la descarga continua de potenciales de acción en la neurona sensorial.

4.4. Codificación de la localización de la estimulación sensorial

La localización de un estímulo provee información acerca de si el estímulo es interior o exterior al propio cuerpo, si los estímulos externos son próximos o se encuentran a distancia del cuerpo y sobre el sitio de origen de la estimulación en el espacio exterior. De la percepción de la localización de la estimulación sensorial dependerá también la capacidad para distinguir estímulos próximos o distantes espacialmente.

El *campo receptivo* es el área de información sensorial que existe en cada nivel del sistema sensorial. El campo receptivo va aumentando progresivamente de tamaño desde los receptores (campo receptor) hasta los niveles de mayor jerarquía de la vía sensorial.

En el caso de la sensibilidad somatosensorial, cuando mayor cantidad de receptores haya en un área de la piel, mayor será el nivel de discriminación sensorial. En otras palabras cuanto menor sea el campo receptivo del receptor mayor será la capacidad de discriminación sensorial: Un campo receptivo de la piel con gran cantidad de receptores sensoriales tendrá su correlato a nivel de la corteza sensitiva primaria con un mayor tamaño de representación corporal (por ejemplo la de la yema de los dedos o los labios). Otras áreas de la piel (por ejemplo en la espalda y pantorrillas), con menor número de receptores táctiles, les corresponden áreas corticales más pequeñas. Por lo tanto, la capacidad de discriminación estará dada por la cantidad de receptores y el tamaño de los campos receptivos. Usualmente los campos receptivos presentan mayor

cantidad de terminaciones en el centro del área que inervan que en la periferia del mismo.

5. Las vías sensoriales

Los cambios de los potenciales receptores son transmitidos neuronas especializadas que se encuentran en contacto con la célula receptora. Por tal motivo esta primera neurona sensorial se denomina *neurona sensorial primaria*, y constituye la primera etapa de la vía que conduce la información hacia otras partes del organismo. Se denomina *unidad sensorial* al conjunto formado por el receptor, la neurona sensorial primaria y las interneuronas que en forma aferente llevan la información sensorial al sistema nervioso central o a otra parte del organismo. Se denomina *vía aferente* al conjunto de neuronas que conducen esa información.

En las estructuras que conforman las vías sensoriales existen neuronas con funciones tanto excitatorias como inhibitorias. Se pueden distinguir dos tipos fundamentales de inhibición de la información sensorial: la *inhibición lateral* y la *inhibición descendente*.

5.1. Inhibición lateral

La inhibición lateral es un proceso de interacción entre las interneuronas de las vías sensoriales. Por lo general la inhibición lateral actúa sobre la actividad de las neuronas sensoriales próximas. La inhibición lateral proporciona un incremento en el contraste entre las zonas donde la intensidad de la estimulación cambia, lo que permite una mayor precisión en la detección de los estímulos, para facilitar su discriminación. Otro efecto de la inhibición lateral es el de disminuir la tendencia a excitación divergente. Las neuronas más activas limitan la actividad de neuronas próximas menos activas.

5.2. Inhibición descendente

La inhibición descendente es el mecanismo por el cual las neuronas de los centros superiores, tales como la corteza cerebral y estructuras del tronco cerebral, influyen por medio de *vías descendentes* sobre las neuronas aferentes todo a lo largo de las vías sensoriales. Los centros superiores controlan de esta manera el flujo de información sensorial. Por ejemplo para el control del dolor en situaciones fisiológicas (por ejemplo el parto), o conductuales (por ejemplo competencias deportiva).

5.3. Codificación sensorial en las vías aferentes sensoriales

La señal producida por el estímulo sobre la célula receptora, de alcanzar el umbral de descarga para generar potenciales de acción en la neurona sensorial primaria, activa de esta forma a esta neurona y a las neuronas conectadas en la vía aferente sensorial. De esta manera la información sensorial es conducida en forma aferente.

Se denomina *codificación neural* de la información sensorial al conjunto de mecanismos que ocurren en las vías aferentes sensoriales para convertir las señales sensoriales en información sensorial. En otras palabras, luego de producida la transducción sensorial deben existir mecanismos por los cuales las señales bio-eléctricas sean convertidas en un código (cambios en la descarga de potenciales de acción), para poder ser procesadas por los sistemas sensoriales.

En realidad, la codificación sensorial ocurre desde los mismos receptores sensoriales. Por ejemplo, para determinar la modalidad del estímulo, existe la denominada *ley de especificidad de la energía nerviosa* (ley de Müller), que afirma que la excitación de un receptor siempre provoca una sensación específica. Para determinar la intensidad de la estimulación, los receptores sensoriales pueden tener diferencias de umbral, de manera tal que en algún caso la intensidad del estímulo tiene que ser lo suficientemente fuerte para poder generar un potencial receptor. Otra forma de hacerlo es por el número de receptores sensoriales que disparan en paralelo. Por otra parte, en los sistemas sensoriales es tan importante detectar estímulos como atenuarlos (o suprimirlos). Esto permite realizar una selección de niveles de activación sensorial que pudieran producir una sobrecarga en el sistema sensorial, o reducir información que pudiera ser irrelevante. La información sensorial puede ser atenuada o suprimida al menos de dos maneras: a) ciertas estructuras de la vía sensorial pueden reducir el nivel de entrada de la vía sensorial, b) existen además vías descendentes hacia los niveles distales de la vía sensorial, llegando en algunos casos incluso a actuar sobre los receptores sensoriales (por ejemplo para atenuar la sensibilidad de dolor). En síntesis, los parámetros principales de la codificación sensorial son: a) la especificidad del receptor y vía sensorial, que es característico de la modalidad y submodalidad sensorial, y b) la frecuencia y duración de la descarga neuronal a lo largo de la vía sensorial, que es proporcional a la intensidad y duración del estímulo.

En resumen, los estímulos que inciden sobre los receptores sensoriales pueden originar por transducción sensorial los potenciales receptores, que a su vez generan en

las neuronas sensoriales, a lo largo de sus fibras aferentes, cambios en la frecuencia de descarga de los potenciales de acción que es la forma de codificación neural de la información sensorial. Una parte significativa de las vías aferentes sensoriales proyectan sobre estructuras del sistema nervioso central (por ejemplo en médula espinal, tronco encefálico, tálamo y corteza cerebral), para la sensopercepción consciente.

6. Organización jerárquica de los sistemas sensoriales

En la mayoría de los sistemas sensoriales que proyectan hacia la corteza cerebral las vías sensoriales están dispuestas en series de neuronas. Desde los receptores sensoriales hasta su arribo a la corteza cerebral, las neuronas se denominan neuronas de primero, segundo, tercero y cuarto orden. Las neuronas de primer orden son en algunos casos interneuronas que contactan con los receptores sensoriales (como por ejemplo las neuronas ganglionares de la retina). En otros casos las neuronas de primer orden son neuronas sensoriales (como por ejemplo las que inervan *los husos musculares*, o las que extienden su segmento sensorial en forma de *terminales libres*). Las neuronas de segundo orden, son las interneuronas que conducen la información sensorial hacia el encéfalo. Las neuronas de tercer orden se ubican en núcleos particulares del tálamo, donde (excepto en la vía olfatoria), hacen sinapsis todas las vías sensoriales que se dirigen a la corteza cerebral. Finalmente las neuronas de cuarto orden se ubican en las cortezas cerebrales primarias, correspondiente a cada modalidad sensorial. En cada nivel de la vía sensorial existe un procesamiento progresivo de la información de complejidad creciente de la información sensorial, entendiendo por complejidad en este caso, a procesos de influencia recíproca entre las vías ascendentes, descendentes y laterales que procesan la información sensorial. A la organización jerárquica de las vías sensoriales se corresponde por tanto el *procesamiento jerárquico* de la información sensorial.

Una de las manifestaciones de la organización jerárquica de los sistemas sensoriales puede hacerse evidente por la comparación de los efectos diferentes que se producen por lesión o disfunción en los distintos niveles jerárquicos: cuanto más alto se el nivel afectado, mas específico y complejo será el déficit. Por ejemplo, la destrucción de los receptores del sistema sensorial produce una pérdida completa de la percepción de ese sistema sensorial (por ejemplo sordera o ceguera). En cambio, la destrucción de una región de asociación o de la corteza sensorial secundaria produce trastornos de la

percepción aunque las capacidades sensoriales básicas permanecen inalteradas (por ejemplo agnosias).

7. Segregación funcional de los sistemas sensoriales

Una misma modalidad sensorial puede estar compuesta por varias submodalidades sensoriales. Por ejemplo, en el sistema visual se procesa el color y forma por una vía y el movimiento por otra. Esta segregación se corresponde estructuralmente con la existencia de vías sensoriales paralelas, desde los mismos receptores hasta áreas de la corteza cerebral. Además de la disposición *en serie* de las vías sensoriales antes descrita, la información sensorial es también procesada *en paralelo*, lo que ocurre en casi todas las instancias de las vías sensoriales, desde los órganos sensoriales hasta las estructuras de mayor jerarquía, como la corteza cerebral. Esto da lugar a que la información sensorial fluya a través de múltiples vías. Cada una de estas vías paralelas, conducen en forma segregada sub-modalidades sensoriales, o características especiales de la información sensorial.

8. Áreas sensoriales de la corteza cerebral

A nivel de la corteza cerebral, las formas segregadas que conducen en paralelo, continúan un análisis independiente de la información sensorial. Como se verá en otros capítulos, las llamadas *cortezas sensoriales primaria, secundaria y de asociación sensorial modal* son estructuras funcionalmente distintas que se especializan en distintos tipos de análisis. En cada una de estas áreas de la corteza sensorial el procesamiento de la información sensorial para cada modalidad sensorial es progresivamente de mayor complejidad, entendiendo por complejidad la combinación de atributos o características de los estímulos sensoriales, y la participación en funciones especiales en las que están involucradas (como el control motor, o la sensopercepción).

Estas áreas sensoriales de la corteza cerebral se integran entre sí a través de proyecciones axonales recíprocas, y se interconectan de la misma forma con las denominadas *cortezas de asociación polimodal* (por ejemplo de los lóbulos parietal y frontal). De esta manera, las distintas submodalidades y modalidades sensoriales se integran estructural y funcionalmente. El resultado de esta integración es la posibilidad de componer una percepción global del individuo, su entorno y su conducta.

Bibliografía

- Bear, M., Connors, B., & Paradiso, M. *Neurociencias, Explorando el Cerebro*. Masson-Williams & Wilkins España. 1998.
- Cardinali, D. P. *Manual de Neurofisiología*. Díaz de Santos. Madrid. 1992.
- Carlson, N.R. *Fundamentos de psicología fisiológica*. Prentice Hall. México. 1996.
- Carlson, N.R. *Fisiología de la conducta*. (8va Edición) España, Editorial Addison-Wesley. 2005.
- Pinel, J.P. *Biopsicología*. Cuarta Edición, Editorial Pearson Educación. Madrid. 2001.
- Haines, D.E. *Principios de Neurociencia. Aplicaciones básicas y clínicas*. Elsevier – España. Madrid. 2014.
- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Katzz, L.C., Lamantia, A-L., McNamara, J. O. *Invitación a la Neurociencia*. Editorial Panamericana. Buenos. Aires. 2004.

Capítulo 4

El sistema somatosensorial

Federico Sánchez

1. Características del sistema somatosensorial

El sistema somatosensorial es el que provee la *sensibilidad somática* del cuerpo. La sensibilidad visceral también puede considerarse parte del sistema somatosensorial (aunque ocasionalmente se considera con tal denominación a la sensibilidad de la piel y el sistema músculo esquelético). Para ejercer estas funciones, sistema somatosensorial incluye varios tipos de receptores que se distribuyen por todo el organismo, tanto en la superficie del cuerpo como en su interior (sistema músculo-esquelético, visceral, etc.). Esta información es utilizada para el control y regulación de varias funciones corporales. También provee a la *senso-percepción*, que es la percepción consciente de la sensibilidad corporal.

A diferencia de otros sistemas sensoriales, como el sistema visual o el auditivo, en los cuales los receptores se encuentran concentrados en partes específicas del cuerpo, el sistema somato-sensorial tiene una amplia distribución de los receptores sensoriales, por lo que puede considerarse uno de los sistemas sensoriales más grandes del organismo.

Otra diferencia con otros sistemas sensoriales que detectan estímulos ubicados distalmente al cuerpo por medio de *telereceptores sensoriales*, el sistema somato-sensorial detecta estímulos ubicados proximalmente (al cuerpo). Finalmente, por la gran variedad de tipos de receptores somato-sensoriales, se puede considerar que esta modalidad sensorial está formada por varias sub-modalidades sensoriales, como la del tacto, la temperatura, la posición corporal, el dolor, entre otras.

En forma esquemática el sistema somato-sensorial puede ser dividido en tres sub-sistemas diferentes:

- a) El *subsistema exteroceptivo* que detecta los estímulos aplicados en la superficie de la piel (el tacto).
- b) El *subsistema propioceptivo* que registra la posición y movimiento del cuerpo, a través de información proveniente de músculos, articulaciones y órganos del equilibrio.

c) El *subsistema interoceptivo*, que proporciona información visceral y sobre las condiciones del medio interno del organismo.

Parte de la información propioceptiva y visceral, (como por ejemplo, el grado de contracción del músculo esquelético o la presión de la sangre arterial), no es percibida en forma consciente. Otra parte de la información propioceptiva y visceral, (como por ejemplo, la presión ejercida por el peso corporal, el grado de distensión de los órganos digestivos o de la vejiga), puede ser percibida en forma consciente.

2. Divisiones del sistema somatosensorial

2.1. El sistema somatosensorial exteroceptivo

El sistema somatosensorial exteroceptivo puede a su vez ser dividido en tres partes: a) el tacto (sensibilidad a estímulos mecánicos aplicados a la piel), b) la sensibilidad térmica (sensibilidad a la temperatura externa), y c) la sensibilidad a estímulos nociceptivos (sensibilidad al dolor). Los receptores cutáneos del sistema sensorial se pueden clasificar en función de la tipo de estímulo a los que responden con mayor eficiencia como *mecanorreceptores*, *termorreceptores* y *nociorreceptores*. Cuando estos estímulos alcanzan cierta intensidad, informa al organismo de situaciones que pueden ser perjudiciales para la integridad de los tejidos o el cuerpo.

Los receptores subsistema somatosensorial exteroceptivo pueden ser *receptores de adaptación rápida* o *receptores de adaptación lenta*. Para apreciar el significado funcional de la adaptación rápida y lenta de los receptores somatosensoriales hay que considerar lo que ocurre cuando se aplica una presión constante a la piel. La presión pone en funcionamiento todos los receptores que responden a la sensación de tacto. Sin embargo, luego de cierto tiempo (por ejemplo algunos cientos de milisegundos), solo los receptores de adaptación lenta permanecen activos y la calidad de la sensación cambia. Esto se puede manifestar en el hecho de que cierta información sensitiva, por ejemplo una presión continua en la piel, que puede ser inicialmente consciente, luego de un tiempo deje de serlo. Por este motivo a menudo se es inconsciente de la presión de la ropa, a menos que se centre la atención en ello.

2.1.1. Los mecanorreceptores de la piel

Los mecanorreceptores de la piel son los que poseen sensibilidad para detectar cambios en la deformación física del receptor por acción mecánica ejercida sobre ellos.

Existen, a su vez cuatro tipos distintos de mecanorreceptores de acuerdo al tipo de acciones mecánicas a los que son especialmente sensibles.

2.1.1.1. Corpúsculos de Pacini

Los corpúsculos de Pacini son receptores sensoriales de la piel que responden a las vibraciones y otras formas de acciones mecánicas similares. Los corpúsculos de Pacini son elipsoidales y tienen varios milímetros de longitud. Están formados por una cápsula de tejido conectivo compuesta por numerosas capas de células de tejido conectivo aplanadas (como las capas de una cebolla). Cada capa o lámina está separada de las demás por fibras de colágeno. La cápsula rodea un espacio central en el que se encuentra la terminal del axón. Ante un estímulo mecánico los corpúsculos de Pacini se deforman, produciendo un estiramiento de la terminación sensitiva que se encuentra en su interior. Este estiramiento modifica la permeabilidad de la terminal nerviosa para los iones de sodio. La entrada de sodio al interior de la fibra nerviosa (cationes: iones con carga positiva). Como consecuencia de esto se produce una despolarización en la membrana axonal. Si la despolarización se extiende hasta el segmento axonal donde se encuentran los canales de sodio voltaje-dependientes, de alcanzar el umbral, se genera el potencial de acción, que se autopropaga en la dirección aferente de la fibra sensorial. Si la presión sobre el corpúsculo de Pacini es leve, no se alcanzará la concentración de sodio adecuado (el potencial gradual, localizado, no tendrá efectos sobre los canales voltaje-dependientes del segmento axonal donde se encuentran los canales voltaje-dependientes).

Los corpúsculos de Pacini son receptores de respuesta rápida. Responden a la vibración pero no a la presión sostenida. Los corpúsculos de Pacini de la piel se encuentran en el tejido conectivo subcutáneo y son especialmente numerosos en la piel de las manos, los pies y los órganos genitales. Otras localizaciones de los corpúsculos de Pacini son en el sistema esquelético, particularmente en los tejidos que rodean los huesos (como el periostio, y las membranas interóseas). También se encuentran en las vísceras (como el páncreas), y en membranas del interior del cuerpo (como el mesenterio).

2.1.1.2. Corpúsculos de Ruffini

Los corpúsculos de Ruffini de la piel se encuentran en la dermis profunda. Contribuyen a la detección de cambios en el estiramiento de la piel y otros tejidos,

permitiendo identificar deformaciones continuas en esas partes del organismo. Se encuentran incluidos en el tejido conjuntivo, extendidos por todo el cuerpo, pero especialmente en la cara dorsal de las manos. Son un tipo de mecanorreceptor de pequeño tamaño, y son poco abundantes (junto a los de Pacini suman alrededor de 35.000 receptores). Tienen una porción central dilatada donde se encuentra la terminación nerviosa.

2.1.1.3. *Corpúsculos de Meissner*

Los corpúsculos de Meissner son terminaciones nerviosas no mielinizadas encapsuladas, que consisten de células aplanadas de sostén dispuestas como laminas horizontales rodeadas por una cápsula de tejido conectivo. Los corpúsculos de Meissner son un tipo de terminaciones nerviosas en la piel, responsables de la sensibilidad para el tacto ligero. Debido a su localización superficial en la dermis, estos corpúsculos son particularmente sensibles a la presión y a las vibraciones. Responden a vibraciones de mediana a baja frecuencia. Son receptores sensoriales de adaptación rápida o fásicos, pero se activan con rapidez (por ejemplo, su sensibilidad se limita a la detección de que algo está tocando la piel).

2.1.1.4. *Terminación nerviosa de Merkel*

Las terminaciones nerviosas de Merkel (también denominados *discos de Merkel*) son los receptores más sensibles, de los cuatro tipos de mecanorreceptores. Cada terminación consta de una célula de Merkel en oposición cercana con una terminación nerviosa. Responden a las vibraciones de baja frecuencia. Son receptores sensoriales de adaptación lenta. Las terminaciones nerviosas de Merkel tienen una amplia distribución en el cuerpo. Pueden encontrarse en la piel, en los folículos pilosos y en la mucosa oral y anal. Los receptores de Merkel también se localizan en las glándulas mamarias. En los seres humanos, las células de Merkel de la piel se encuentran en las capas más superficiales, especialmente agrupados en la cara palmar de la punta de los dedos. En la piel con pelo, las terminaciones nerviosas de Merkel se agrupan en estructuras epiteliales especializadas denominadas *discos del pelo*.

2.1.1.5. *Termorreceptores*

Otro grupo de receptores en la piel son los termorreceptores. Éstos son sensibles a los cambios de temperatura, algunos receptores detectan el frío y otros el calor. Los

termorreceptores de calor recogen la información relacionada al aumento de temperatura, mientras que los termorreceptores de frío recogen la información relacionada a la disminución de temperatura.

2.1.1.6. *Quimiorreceptores*

Los quimiorreceptores son receptores que responden a determinadas sustancias químicas. En el caso de las estas sustancias pueden provenir desde el exterior del cuerpo, o desde el interior, como en el caso de los procesos inflamatorios.

2.1.1.7. *Nociorreceptores*

Los nociceptores son terminaciones nerviosas libres, no mielinizadas. Hay tres tipos de receptores para el dolor:

- a) Los *nociceptores mecanorreceptores* responden a presiones intensas, lo que podría ser provocado por impactos, estiramientos o compresiones.
- b) Los *nociceptores térmicos* responden a temperaturas extremas (calor o frío intensos).
- c) Los *nociceptores químicos* responden a agentes químicos, tales como ácidos y otras sustancias (por ejemplo que participan del fenómeno inflamatorio).

2.1.2. *Los campos receptivos cutáneos*

Se denomina *campo receptivo* de un receptor cutáneo al área de la piel dentro del cual un estímulo puede activar al receptor. Una forma de examinar los campos receptivos cutáneos es por medio de estímulos táctiles que se aplican sobre la piel en puntos cercanos entre sí. Aunque exista una separación en el lugar de aplicación de los estímulos táctiles sobre la piel, si los puntos de aplicación corresponden al mismo campo receptivo cutáneo, la persona no será capaz de sentir ambos estímulos como separados (los percibe como aplicados en un mismo punto). Si los dos puntos de aplicación se encuentran más allá de un único campo receptivo, ambos estímulos serán percibidos como separados (discriminación táctil espacial). El tamaño de los campos receptivos cutáneos determina el grado en que se pueden percibir los estímulos detallados: Cuanto más pequeños y densamente agrupados estén los campos receptivos, mayor será la resolución espacial (discriminación táctil). Por esta razón, las terminaciones nerviosas de Merkel y los corpúsculos de Meissner están más densamente agrupados en las puntas de los dedos (altamente sensibles), y están menos densamente agrupados en áreas de la piel con menor sensibilidad. Un campo receptivo con gran

cantidad de inervaciones tendrá su correlato a nivel de la corteza sensitiva primaria. De esta manera, a ciertas áreas de la piel como las yemas de los dedos y los labios, les corresponderán grandes regiones corticales para su procesamiento, mientras que otras a otras áreas de la piel (por ejemplo, la espalda o las pantorrillas), les corresponderán áreas corticales más pequeñas debido a la menor cantidad de receptores presentes. Por este motivo, la representación somatotópica de la piel en la corteza cerebral somatosensorial no es proporcional al tamaño real de las regiones corporales.

2.1.3. *Los dermatomas*

Se denomina *dermatoma* a cada una de las franjas de piel que es inervada por una raíz espinal determinada. Los dermatomas se extienden desde la región distal hasta la región proximal del cuerpo, a cada lado del mismo, siguiendo la secuencia de las raíces dorsales izquierda y derecha de cada segmento de de la médula espinal. Las fibras nerviosas que llevan la información desde los receptores somatosensoriales se reúnen para formar los nervios periféricos sensitivos e ingresan a la médula espinal a través de las raíces dorsales. Las raíces dorsales se extiende desde los niveles rostrales de la médula espinal (raíces cervicales), niveles medios (raíces toraco-lumbares), y niveles caudales (lumbo-sacros). Por lo tanto existen dermatomas en todas esas regiones del cuerpo.

De esta manera, toda la superficie de la piel puede dividirse en dermatomas de acuerdo a las raíces espinales que llevan la información somatosensitiva de cada región del cuerpo: cuello, tronco, abdomen y extremidades. Al existir cierto solapamiento entre los dermatomas adyacentes, el daño de una única raíz dorsal no resulta en una pérdida somatosensorial demasiado importante.

2.1.4. *La sensibilidad somática del rostro*

La sensibilidad somática de la cara depende de las tres ramas del *nervio trigémino* (quinto par craneal), cuyas fibras penetran en el tallo cerebral a nivel de la protuberancia. Luego de realizar sinapsis con las neuronas de los núcleos trigémino principal trigémino espinal, la información somatosensitiva del rostro es conducida en forma ascendente a través de los axones de estas neuronas hacia las neuronas del *núcleo ventral posterior del tálamo*, y desde allí a la corteza somatosensorial primaria. La sensibilidad del rostro también está dividida en dermatomas que corresponden a las

franjas de piel que son inervadas por las tres ramas del nervio trigémino (que son las equivalentes craneales de las raíces espinales).

2.2. *El sistema somatosensorial propioceptivo*

Se denomina *sistema propioceptivo* al conjunto de receptores sensoriales, nervios y estructuras neuronales que proveen la función de *propiocepción*, entendida como la sensibilidad corporal somática interna. La propiocepción es una de las variedades de sensibilidad interoceptiva.

Una de las funciones del sistema propioceptivo es el control motor. Para poder iniciar y terminar un movimiento con una extremidad, es necesario un sistema que informe de donde se encuentra y hacia donde se debe realizar ese movimiento. Otras funciones del sistema propioceptivo son el control del equilibrio y la coordinación de distintas partes del cuerpo. Muchas de estas funciones (por ejemplo respuestas automáticas), son inconscientes. La disfunción de la propiocepción se expresa frecuentemente en desórdenes de la función motora: por ejemplo, en la dificultad para mantener cabeza y cuerpo erguidos, la imposibilidad para realizar actividades coordinadas con las dos manos, etc.

A nivel consciente, el sistema propioceptivo es el sentido que permite saber donde se encuentran sus extremidades en relación al cuerpo. También participa en la percepción del *esquema corporal* y de la relación del cuerpo en el espacio.

2.2.1. *El sistema vestibular*

El *sistema vestibular* es un mecanismo especial de la propiocepción. Se trata de un órgano receptivo que se encuentra localizado *en el laberinto* del hueso temporal, próximo al oído interno. Sus receptores están incluidos en varios compartimentos (tres conductos semicirculares, el utrículo y el sáculo). El sistema vestibular proporciona información sobre la posición del cuerpo respecto a la gravedad (aceleración lineal), y las variaciones de posición corporal que ocurren por movimientos del cuerpo (aceleraciones angulares). El sistema vestibular es de gran importancia en el control del equilibrio, la postura y la marcha. Por la situación de los órganos receptores del sistema vestibular en la cabeza, provee información también de las posiciones y movimientos de la cabeza, y su relación en el espacio. También permite estabilizar la mirada.

3. Las vías somato-sensoriales

Se entiende por *vías somatosensoriales*, al conjunto de estructuras que se extienden desde los receptores somatosensoriales hasta estructuras del sistema nervioso central en el encéfalo. Las vías somatosensoriales incluyen, además de los receptores, a los nervios periféricos, las raíces raquídeas, las neuronas de los ganglios raquídeos, los núcleos espinales, las proyecciones axonales ascendentes intramedulares hacia el encéfalo. Algunas vías somatosensoriales proyectan sus axones hacia las neuronas de los núcleos somatosensoriales del tálamo y, luego de este nivel, hacia las neuronas de la corteza somatosensorial primaria.

Existen distintas vías para cada submodalidad sensitiva. Estas vías proyectan en forma paralela, constituyendo otro ejemplo de la organización en paralelo el sistema nervioso. Los axones de las neuronas localizadas en los ganglios de las raíces dorsales, penetran la médula espinal y ascienden al cerebro por dos rutas principales: La ruta de la columna dorsal, también denominada *vía lemniscal medial* de la médula espinal, y la ruta de las columnas anterolaterales de la médula, también denominadas *vías espinotalámicas laterales*.

Una de las principales similitudes entre estas dos vías somatosensoriales es que cruzan al lado opuesto. Esto se conoce como *principio de representación contralateral*, e ilustra el hecho de que la información proveniente del hemicuerpo izquierdo se procesará en la corteza somatosensorial derecha, y viceversa.

Una de las principales diferencias entre las vías somatosensoriales es que presentan variaciones en la constitución de sus axones. Las fibras de la vía somatosensorial de la columna dorsal - lemnisco medial son típicamente de mayor diámetro y están mielinizadas, con lo cual su velocidad de transmisión es mayor que la velocidad de las otras fibras. Las fibras de las vías espinotalámicas laterales son más pequeñas y están parcialmente mielinizadas o carecer por completo de mielina, con lo que transmiten a una velocidad menor.

3.1. Vía somatosensorial de la columna dorsal

Los axones de la vía lemniscal medial penetran por la médula espinal y ascienden hacia el bulbo raquídeo donde hacen sinapsis con las interneuronas de los denominados *núcleos de la columna dorsal (núcleos grácilis y cuneiformes)*. A partir de la decusación, el tracto se denomina *lemnisco medial*. Luego de esa sinapsis, los axones de las células postsinápticas forman un haz de fibras que atraviesa el tronco del encéfalo

hasta el lado opuesto y ascienden hacia los núcleos somatosensoriales del tálamo (específicamente en el *núcleo ventro-postero-lateral*). Las proyecciones de las células somatosensoriales del tálamo se dirigen a las regiones de la corteza somatosensitiva. La función de la vía lemniscal es la de transmitir información sobre el tacto y la propiocepción hacia el tálamo y corteza somatosensorial.

3.2. Vía somatosensoriales espinotalámicas laterales

Los axones de las vías espinotalámicas laterales penetran en la médula espinal en el asta dorsal (en la denominada *zona de Lissauer*). Estos axones hacen sinapsis con las neuronas de segundo orden, en una zona denominada *sustancia gelatinosa* de la médula espinal. Inmediatamente se decusan (cruzan al lado opuesto) y ascienden contralateralmente por las columnas anterolaterales de la médula espinal. Luego del entrecruzamiento los axones proyectan hacia varias estructuras encefálicas. Una proporción de estas fibras proyectan en neuronas del tronco cerebral. Otras proporciones de fibras axonales proyectan hacia las neuronas de los *núcleos intralaminares del tálamo* y a las neuronas del ya mencionado núcleo talámico ventro postero lateral. A nivel de la corteza cerebral, las vías espino-talámicas laterales proyectan en neuronas del *lóbulo parietal*, y el *lóbulo temporal medial* y el *lóbulo de la ínsula*. Las vías espinotalámicas laterales proveen información sobre dolor, la temperatura, y el tacto grueso.

3.2. Vía somatosensoriales espino-cerebelosas

Las vías *somatosensoriales espino-cerebelosas*, proyectan sobre el cerebelo para el control de la postura, el equilibrio y la marcha. La información propioceptiva de las extremidades inferiores ingresa a médula dorsalmente, efectuando en su ascenso una sinapsis en el *núcleo de Clarke* (en la sección torácica de la médula espinal). La información propioceptiva de las extremidades superiores realiza una sinapsis en el núcleo cuneiforme externo (en el bulbo raquídeo) y allí esta vía se une a la anterior, dando origen a los pedúnculos cerebelosos inferiores, que ingresan en el cerebelo. Es importante hacer la aclaración que las fibras propioceptivas que ingresan en el cerebelo no se decusan (no se cruzan al lado opuesto).

4. Las áreas somatosensoriales de la corteza cerebral

4.1. La corteza somatosensorial primaria

La *corteza somatosensorial primaria* se encuentra en el lóbulo parietal por detrás de la cisura de Rolando, también denominada *circunvolución* o *giro poscentral*.

4.1.1. Representación somatotópica en la corteza somatosensorial

Se denomina *representación somatotópica* en la corteza somatosensorial primaria a la correspondencia entre sitios de la corteza somatosensorial y partes del cuerpo. A este mapa somatotópico también se lo suele denominar *homúnculo somatosensorial*. La proporción de la corteza somatosensorial que recibe las señales de las partes del cuerpo especializadas en las discriminaciones táctiles más finas (manos, labios y lengua) son diferencialmente más grandes que las correspondientes a otras partes del cuerpo. La corteza somatosensorial primaria no es una única región, sino que presenta cuatro franjas paralelas, cada una con una organización somatotópica similar, aunque separada de las otras. Cada franja de corteza somatosensorial es más sensible a un tipo diferente de modalidad somatosensorial (por ejemplo, a la presión, al tacto o a la temperatura). Si se registra la actividad neuronal a lo largo de una línea horizontal que cruzase las cuatro franjas, se encontrarían neuronas con preferencia por los cuatro tipos de estimulación táctil, pero todas ellas encargadas de la misma parte del cuerpo.

4.1.2. Organización columnar de la corteza somatosensorial

Al igual que las cortezas auditiva y visual primarias, la corteza somatosensorial primaria está organizada en columnas. Cada neurona de una columna cortical en particular responde al mismo tipo de estímulos y posee un campo receptivo correspondiente a la misma parte del cuerpo. Al igual que los de las neuronas del sistema visual (ver luego), los campos receptivos de las neuronas de la corteza somatosensorial primaria, se pueden agrupar en regiones antagonistas excitatorias e inhibitorias.

4.2. La corteza somatosensorial secundaria

La corteza somatosensorial secundaria se encuentra también en la circunvolución poscentral del lóbulo parietal, pero está situada en una posición ventral respecto a la corteza somatosensorial primaria. A diferencia de la corteza primaria la

corteza secundaria recibe información de ambos lados del cuerpo. En la corteza somatosensorial secundaria existen regiones con organización somatotópica similar a la corteza somatosensorial primaria.

4. Afectaciones en el sistema somatosensoriales

Ciertas afectaciones en el sistema somatosensoriales, tales como el *dolor* constituyen mecanismos adaptativos. Otras afectaciones somatosensoriales son el resultado de desórdenes funcionales o alteraciones lesionales de partes determinadas del sistema nervioso periférico o central.

6.1. El dolor

El dolor es una experiencia sensorial asociada en especial a la estimulación nociceptiva. No obstante, se puede considerar que no existe un estímulo específico para el dolor, es una respuesta a una estimulación somatosensitiva frecuentemente excesiva de cualquier tipo, potencialmente dañina. El poder detectar estímulos que pueden provocar o un daño es sumamente adaptativo.

Existen mecanismos para el procesamiento y respuesta al dolor en distintos niveles del sistema nervioso central, desde la médula espinal hasta las estructuras encefálicas inclusive. La región de la corteza cerebral más frecuentemente asociada al dolor es la *corteza cingulada anterior*. Aparentemente esta región de la corteza cerebral interviene en la reacción emocional al dolor más que en la percepción del dolor. La lobotomía prefrontal convencional, que daña la corteza cingulada anterior y sus conexiones, reduce habitualmente la reacción emocional al dolor sin modificar la sensación dolorosa.

6.1.1. Mecanismos amortiguadores de la sensación dolorosa

Existen algunas estructuras del sistema nervioso central que pueden actuar como mecanismos amortiguadores de la sensación dolorosa:

a) La estimulación de la *sustancia gris periacueductal* tiene efectos analgésicos. (Reynolds, 1969). El descubrimiento de que la sustancia gris periacueductal (y otras estructuras del sistema nervioso central) contienen receptores especializados para las drogas analgésicas opiáceas como la morfina, sugiere que pueden existir sustancias analgésicas endógenas. El aislamiento de diversos analgésicos opiáceos naturales, tales como las *endorfinas* sugieren que las drogas analgésicas y (otros factores) podrían

bloquear el dolor a través de un circuito sensible a las endorfinas que desciende desde la sustancia gris periacueductal.

b) La estimulación de neuronas serotoninérgicas de los *núcleos del rafe*, que a su vez proyectan hacia las neuronas en las astas dorsales de la médula espinal, sugieren la existencia de otro circuito analgésico descendente (Basbaum & Fields, 1978). Datos recientes muestran que distintos subtipos de receptores de la serotonina están presentes en el interneuronas de la médula espinal que intervienen en la sensación dolorosa. Se ha comprobado que la microinyección de un antagonista opiáceo en la sustancia gris periacueductal, como la *naloxona* o la *naltrexona*, bloquea la analgesia producida por la inyección de morfina a través de la circulación general. La estimulación eléctrica de los núcleos del rafe inhibe a las neuronas sensibles en la medula espinal. Además, los efectos analgésicos sistémicos de la morfina, y por estimulación de la sustancia gris periacueductal se atenúan al seccionar las fibras que descienden del rafe, ya sea por lesión del propio rafe o por medio de la eliminación del neurotransmisor serotonina.

c) El circuito descendente analgésico no es el único mecanismo analgésico que existe, ni el único mecanismo de analgesia opiáceo. Los opiáceos también actúan directamente sobre una clase de receptores del dolor por medio del bloqueo de los canales de calcio. Estos receptores del dolor median en la percepción del dolor crónico grave, y al bloquearlos los opiáceos reducen este tipo de dolor sin reducir el dolor que pueda producir por lesión tisular.

6.2. *Hipo o anestesia somatosensorial*

La disminución o pérdida de la sensibilidad corporal se denomina hipo o anestesia. Estas alteraciones se producen por trastornos de cualquiera de los niveles de la vía somatosensorial, desde los receptores hasta la corteza cerebral primaria. La hipo o anestesia somatosensorial reversible puede también obtenerse como efecto farmacológico de diferentes sustancias.

Se denomina *parestesias*, a la sensación en una parte del cuerpo aunque no sea estimulada. Por lo general las parestesias se producen por alteraciones del sistema nervioso periférico y deben ser distinguidas de las *alucinaciones somatosensitivas* provocadas por desórdenes de tipo epiléptico de la corteza somatosensitiva.

6.4. *Crisis parciales somatosensoriales*

La falsa percepción en una parte del cuerpo, generalmente en todo un hemicuerpo contralateral al sitio de un foco epileptógeno, constituye un equivalente epiléptico parcial (sin pérdida de conocimiento), generalmente localizado en áreas somatosensoriales de la corteza cerebral. El trastorno se caracteriza por ser de comienzo y finalización súbita, duración breve y repetirse periódicamente. En ocasiones, *el estado de mal parcial somatosensitivo*, es el desorden provocado por crisis repetidas que por la ausencia o brevedad del intervalo entre crisis persiste a lo largo del tiempo.

6.5. Agnosias somatosensoriales

Cuando las alteraciones del sistema nervioso ocurren en niveles de mayor jerarquía en la corteza cerebral, la sensibilidad somática puede estar conservada, pero pueden presentarse otro tipo de desórdenes somatosensoriales, las denominadas *agnosias somatosensoriales*. Existen varios tipos de agnosias somatosensoriales, aunque los dos tipos principales son la *astereognosia* y la *asomatognosia*.

La *astereognosia* es la incapacidad para reconocer los objetos por el tacto (por ejemplo por manipulación de un objeto). Para que pueda afirmarse que exista astereognosia, la sensibilidad cutánea debe estar preservada.

La *hemi-somato-agnosia*, consiste en la incapacidad para reconocer partes del cuerpo, o incluso partes del cuerpo como propias. La asomatognosia suele ser unilateral, afectando generalmente el lado izquierdo del cuerpo y se asocia a lesiones exactas en el lóbulo parietal posterior derecho.

A menudo la asomatognosia se acompaña de *hemi-anosognosia*, la incapacidad de los pacientes de reconocer la existencia de desórdenes o alteraciones en una parte del organismo. La asomatognosia también suele ir acompañada de *hemi-negligencia* contralateral, la tendencia a no reaccionar ante los estímulos presentados en el hemicuerpo derecho.

6.3. La percepción de miembros fantasmas.

Casi todas las personas a las que se ha amputado un brazo o una pierna perciben la presencia del miembro amputado. A esta falsa percepción de la extremidad amputada se la conoce como *miembro fantasma*. Un aspecto llamativo de este desorden somatosensorial es que el paciente puede intentar sostenerse sobre una pierna inexistente o intentar levantar un objeto taza con una mano que no tiene. En una

proporción importante de casos, los pacientes experimentan dolor crónico grave en la extremidad amputada.

Bibliografía

- Bear, M., Connors, B., & Paradiso, M. *Neurociencias, Explorando el Cerebro*. Masson-Williams & Wilkins España. 1998.
- Cardinali, D.P. *Manual de Neurofisiología*. Díaz de Santos. Madrid. 1992.
- Carlson, N.R. *Fundamentos de Psicología Fisiológica*. Prentice Hall. México. 1996.
- Haines, D.E. *Principios de Neurociencia. Aplicaciones Básicas y Clínicas*. Elsevier. España; 2014.
- Purves, D., Augustine, G.J., Fitzpatrick, D., Katz, L.C., Lamantia, A.L., McNamara, J.O. *Invitación a la Neurociencia*. Editorial Panamericana. Buenos. Aires. 2004.

Temas de Neurociencias

Módulo II

Aspectos funcionales de la actividad del sistema nervioso

Materia Neurofisiología II (código 123)

Prof. tit. Alberto Yorio

Índice

Segunda parte

Capítulo 5. El sistema visual	Página 3
1. El espectro electromagnético y la naturaleza de la luz visible	
2. Mecanismos oculares	
3. Núcleos geniculados laterales del tálamo	
4. Corteza visual primaria	
5. Corteza visual extraestriada	
6. Trastornos de la percepción visual	
Capítulo 6. La percepción visual	(en versión final)
Capítulo 7. El sistema motor y el control del movimiento.....	Página 30
1. El sistema motor y el aparato músculo-esquelético	
2. Niveles y mecanismos de control motor	
3. Estructuras neurales de control motor	
4. Organización somatotópica	
5. Trastornos motores por desórdenes neurológicos	
6. Técnicas instrumentales de estudio de la actividad motora	
Capítulo 8. Integración sensorio-motora	Página 45

1. La integración sensorio-motora en el control motor y en los sistemas sensoriales
2. Respuestas de neuronas de la corteza motora a la estimulación sensorial
3. El sistema de neuronas espejo
4. La cognición como propiedad emergente de la integración sensorio-motora

Capítulo 6

El sistema visual

Diego Dutto

1. El espectro electromagnético y la naturaleza de la luz visible

La luz es una forma de energía electromagnética emitida en forma de ondas/fotones. Los objetos externos, reflejan, absorben o refractan la luz, constituyendo los estímulos visuales. El sistema visual permite traducir esos patrones de luz en información sensorial. Los patrones de luz ya modificada por los fenómenos naturales del entorno llegan a la retina. Luego, parte de la información sensorial es conducida por la vía visual para el reconocimiento y la ubicación de los objetos.

La luz que es visible para el sistema visual de los seres humanos corresponde a una estrecha banda del espectro de la radiación electromagnética (alrededor de 400 a 800 nanómetros). Cuando la luz blanca atraviesa un prisma en un ángulo determinado se descompone en distintas frecuencias, lo que se percibe típicamente como un espectro de distintos colores, del rojo al violeta. Algunas especies pueden detectar luz en rangos de radiación electromagnética diferente que la de los seres humanos, pudiendo ser sensibles a la luz infrarroja o ultravioleta.

2. Mecanismos oculares

Los ojos son órganos especializados que se encuentran incluidos en la parte antero-superior de la cabeza. Los ojos están en gran parte recubiertos por la *esclerótica*. En la porción

anterior de cada ojo se encuentra la *cornea*, que constituye la capa externa en la parte anterior del ojo. La córnea es una formación transparente que deja pasar la luz hacia el interior del globo ocular. La conjuntiva es una membrana transparente que recubre la esclerótica y la córnea y se vincula a la parte interior de los párpados. El *crystalino* es una formación similar a un lente formado por una serie de capas transparentes dispuestas en forma paralela. El cristalino está situado inmediatamente detrás del iris. Por acción de los músculos intraculares puede cambiar su forma. Los cambios de forma del cristalino modifican la longitud focal como un lente variable. De esta manera los ojos pueden enfocar objetos situados a diferentes distancias y proyectar el estímulo luminoso sobre la retina. A este proceso se lo llama *acomodación*: acción de enfocar la imagen de los objetos sobre la retina con la mínima distorsión óptica.

Los *músculos intraoculares* incluyen la formación del *iris*, que determina el diámetro de la *pupila* y los que modifican la curvatura del *crystalino*. La pupila es una abertura del iris, el anillo de músculos pigmentado situado tras la córnea. La pupila tiene un diámetro variable: al dilatarse o contraerse regula la cantidad de luz que penetra en el interior del ojo. Los músculos intraoculares están inervados por núcleos del sistema nervioso autónomo, que se encuentran en niveles del tronco cerebral.

Seis *músculos extraoculares* se insertan en la esclerótica de cada ojo para dar lugar a los movimientos oculares, o para mantenerlos fijos en el espacio. De esta forma es posible mantener la mirada durante el movimiento del cuerpo, o dirigir la mirada sobre objetos en movimiento. Los músculos extraoculares están inervados por los núcleos motores del sistema motor somático, que se encuentran varios niveles del tronco cerebral.

La retina es una estructura formada por varias capas de células dispuestas sobre el *epitelio pigmentado*, una capa que no pertenece a la retina y que tapiza el fondo del ojo. La composición histológica de la retina incluye los receptores visuales, también llamados *fotoreceptores*. Las células del epitelio pigmentado contienen un pigmento negro, la melanina, que absorbe la luz que no haya penetrado antes en los fotoreceptores de la retina. Esto impide que la luz vuelva a ser reflejada, lo que podría provocar distorsiones que podrían degradar las imágenes visuales. Los fotoreceptores están en proximidad con el epitelio pigmentado, mientras que las otras células de la retina (interneuronas y células gliales), se encuentran en las capas más superficiales de la retina. Una consecuencia destacable de esta disposición, es que la luz debe

atravesar las capas de otras células retinianas antes de actuar sobre los fotorreceptores. Para permitir que la luz llegue a los fotorreceptores sin ser absorbida o dispersada, las capas de la retina son relativamente transparentes.

La luz atraviesa la cornea y el cristalino, luego pasa a través del *humor vítreo*, sustancia que llena la cavidad del globo ocular, para finalmente actuar sobre los receptores visuales, que se encuentran en la *retina*, estructura histológica que se encuentra en la superficie posterior del ojo.

2.1. La retina

2.1.1. Estructura laminar de la retina

La retina es una estructura compuesta de varias capas celulares que recubren la parte posterior interna de cada ojo (El *fondo de ojo*). La retina pertenece al sistema nervioso central y es la primera estación de la vía visual. Esto lo diferencia de otros sistemas sensoriales, que en su mayoría forman parte del sistema nervioso periférico.

La retina contiene distintos tipos celulares y conexiones entre estas células. Los circuitos *en serie* de la retina están formados por tres tipos de células: *fotorreceptores* → *células bipolares* → *células ganglionares*. Estas neuronas, se conectan entre sí por medio de sus prolongaciones neuronales (axones y dendritas), de tal manera que las células bipolares forman sinapsis por un lado con los fotorreceptores, y por otro lado con las células ganglionares. Además de estos tres tipos de células, la retina contiene otros dos tipos neuronales: las *células horizontales* y las *células amácrinas*. Estas dos tipos de células se extienden en forma horizontal en las capas de la retina para combinar la información entre las otras células de la retina.

La retina contiene una región denominada *disco óptico* por donde abandonan la retina las fibras del nervio óptico. Las fibras del nervio óptico son los axones mielinizados de las células ganglionares de la retina, que se dirigen hacia otras estructuras del sistema nervioso central. El disco óptico es una región que no tiene fotorreceptores, por lo que crea un punto ciego en el campo visual, que no es perceptible sino en condiciones especiales.

2.1.2. Fotoreceptores de la retina

Los fotoreceptores son neuronas modificadas para la función de transducción de la energía luminosa a señales bioeléctricas. Los fotoreceptores detectan la presencia de la luz al ser estimuladas por los fotones. Existen dos tipos de fotoreceptores: que se denominan *bastones* y *conos* por la forma celular. Estos dos tipos de fotoreceptores se han diferenciado para responder a dos tipos de iluminación: Los bastones (alrededor de 120.000 en total), responden a la luz en condición de baja luminosidad (por ejemplo la visión nocturna), pero poseen poca agudeza visual. Los conos responden a la luz en condición de luminosidad elevada (por ejemplo la visión diurna) con alta agudeza visual; los conos tienen además la capacidad de discriminar luz emitida en distintas longitudes de onda, permitiendo de esta manera la visión de los colores. La cantidad de bastones es mucho mayor que de conos (en proporción de 20 a 1). Aunque cantidad de los conos es menor que la de los bastones, los conos tienen mejor resolución temporal y espacial que los bastones. Esto se debe a tres razones:

- a) Los conos se concentran fundamentalmente en la fovea, en donde la imagen sufre una distorsión menor. Los movimientos de los ojos permiten que los objetos y escenas de interés se proyecten directamente sobre la *fovea* donde existen exclusivamente conos, en una mayor proporción que en otras áreas de la retina, y donde los cuerpos celulares de las interneuronas y células ganglionares de la retina están desplazadas hacia los lados permitiendo que los receptores de esa zona reciban la imagen visual con la mínima distorsión.
- b) La respuesta de los bastones a la luz es mucho más lenta que la de los conos por lo que poseen una resolución temporal menor de la imagen visual que los conos, cuya capacidad de respuesta a variaciones de iluminación de mayor frecuencia. El hecho de que los bastones respondan lentamente a las variaciones de iluminación, les permite detectar pequeñas cantidades de luz ya que los efectos de la luz sobre los fotones en un intervalo de 100 milisegundos se suman, pero les impide diferenciar entre patrones de iluminación de alta frecuencia.
- c) La relación entre los bastones y las interneuronas de la retina (células bipolares) es mayor. Es decir, muchos bastones convergen sobre una única célula bipolar, por lo que la información transmitida a la interneurona es el promedio de los bastones vecinos, de lo que resulta en una

menor resolución espacial. En contraposición, la relación entre los conos y las células bipolares es menor, de lo que resulta una mayor resolución espacial. Incluso, en el área central de la fovea (la *foveola*), cada cono contacta con una célula bipolar, por lo que no existe convergencia de fotorreceptores sobre las interneuronas.

2.1.3. Mecanismos transductores de los fotorreceptores de la retina

A diferencia de otras neuronas, los canales iónicos sodio (Na^+) situados en la membrana celular de los fotorreceptores están abiertos, dejando entonces pasar iones de sodio al interior de la célula. Estos iones, por sus cargas positivas, polarizan el interior de la célula en alrededor de -40 milivoltios (potencial de membrana parcialmente polarizado). Por consiguiente, el potencial de reposo de los fotorreceptores es distinto al de otras neuronas (tiene una menor polaridad negativa respecto al líquido extracelular. Éste es el estado de reposo de los fotorreceptores en ausencia de estimulación luminosa.

En el interior de los fotorreceptores se encuentran unas láminas (o plegamientos de la membrana celular) donde se localizan unas sustancias químicas denominadas *fotopigmentos*, que al ser estimulados por la luz responden de manera específica para transformar la energía lumínica en señales nerviosas. En el caso de los bastones el fotopigmento es la *rodopsina*. Cuando la molécula de rodopsina es incidida por un fotón, el fotopigmento cambia de forma y se divide en dos partes: el retinal (un derivado de la vitamina A), y una proteína denominada *opsina*. La separación desencadena una secuencia de reacciones químicas que resultan en el cierre de los canales de sodio por lo cual aumenta la diferencia del potencial del interior de la membrana en alrededor de -70 a -80 milivoltios (hiperpolarización). Esta hiperpolarización del fotorreceptor constituye la respuesta a la luz en forma de *cambio del potencial receptor*. Luego de la respuesta del fotorreceptor, la rodopsina se resintetiza por reunión del retinal y la opsina, por lo que el fotorreceptor vuelve así a su estado inicial de sensibilidad.

Los conos tienen tres tipos de pigmentos que responden a diferentes longitudes de onda. Estos fotopigmentos reciben el nombre genérico de *iodopsina*. Los fotopigmentos de los conos

también constan de dos moléculas que se dividen en presencia de la luz. Los cambios iónicos en los conos por efecto de la estimulación luminosa, son semejantes a los de los bastones: de polarización parcial a hiperpolarización.

2.1.4. Mecanismos neurales de la retina

Las células ganglionares individuales nunca están inactivas, incluso en la oscuridad presentan una tasa de disparo de potenciales de acción. La frecuencia de disparo de potenciales de acción de las células ganglionares está modulada por las entradas de las otras neuronas de la retina.

Los fotorreceptores y células bipolares no producen potenciales de acción, sino que responden a la luz con cambios graduales en la membrana celular. La liberación de neurotransmisores por los fotorreceptores se regula dependiendo del potencial de membrana del fotorreceptor: la hiperpolarización provoca menor liberación de neurotransmisores sobre las células bipolares, y la despolarización (polarización parcial, tal como se dijo antes), provoca mayor liberación de neurotransmisores.

Por efecto de la estimulación luminosa los fotorreceptores *disminuyen* la liberación de neurotransmisores en el espacio sináptico hacia las células bipolares. La acción de los neurotransmisores liberados por los fotorreceptores sobre las células bipolares es el de provocar también la *hiperpolarización* de las dendritas de las células bipolares. En estado de activación por estimulación luminosa, la disminución de la liberación de neurotransmisores por los fotorreceptores resulta en una *despolarización* de las dendritas de las células bipolares.

La despolarización de la célula bipolar provoca, que ésta *incremente la liberación de neurotransmisores* hacia la membrana celular de la célula ganglionar. La acción de los neurotransmisores sobre la célula ganglionar de la retina provoca, a su vez, una *despolarización* en la membrana de esta célula. Si la despolarización de la célula ganglionar alcanza el umbral para la apertura de los canales de sodio voltaje dependientes en el cono axonal (umbral de disparo de potenciales de acción), esto determina que se generan potenciales de acción, los que

se propagan a lo largo del axón. Es decir, que a diferencia de los fotorreceptores y las células bipolares de la retina, que responden a la luz con los cambios graduados del potencial de membrana, las células ganglionares codifican la información mediante la frecuencia de disparo de potenciales de acción.

Las otras interneuronas de la retina (células horizontales y amácrinas), no transmiten simplemente las señales de los fotorreceptores a las células ganglionares, sino que también combinan las señales de varios fotorreceptores de tal forma que las respuestas eléctricas evocadas en las células ganglionares dependen de los patrones espaciales y temporales de la luz que inciden en la retina.

2.1.5. Campos receptivos de las células de la retina

Se denomina *campo receptivo de las células de la retina*, al área del campo visual que corresponde, a un fotorreceptor u otra neurona de la retina. Los efectos de la activación de sobre las células ganglionares (a través de las células bipolares y bajo la influencia de las células amácrinas y horizontales), abarcan un área circunscripta de la retina. El campo receptor de una célula ganglionar es el área de la retina donde la estimulación luminosa sintoniza con la actividad de la célula ganglionar, localizada en un lugar de la retina. Los campos receptores visuales de la retina son de forma circular. El tamaño los campos receptores de las células ganglionares varía de acuerdo a su situación en la retina: En la región foveal, donde existen mayor proporción de fotorreceptores los campos receptores son más pequeños que en la periferia de la retina, donde los campos receptivos de las células ganglionares son más grandes. Tal como se dijo antes, esto se corresponde con una mayor la agudeza visual en la fóvea respecto a la periferia de la retina, donde la agudeza es más baja.

En la mayoría de las células ganglionares el campo receptor está dividido en dos zonas: una zona circular central, denominada *centro del campo receptor*, y el resto del área denominada *periferia del campo receptor*. Las células ganglionares presentan una respuesta óptima cuando el centro del campo receptor recibe una iluminación distinta que la periferia, es

decir que se activan por el contraste entre las zonas periférica y central de sus campos receptores.

Las células ganglionares pueden dividirse en dos clases, de acuerdo a su respuesta al contraste. Las células de *centro on* se activan cuando la luz incide en el centro del campo receptor (es decir se activan cuando el centro del campo receptor es iluminado). Si se aplica la luz sobre la periferia del campo receptivo, esas células ganglionares se inhiben. Por el contrario, las células ganglionares de *centro off* se inhiben cuando la luz incide sobre el centro de su campo receptor, (es decir su tasa de disparo de potenciales de acción disminuye cuando la luz incide en el centro de su campo receptor). Esas células ganglionares aumentan su tasa de disparo de potenciales de acción cuando la luz incide sobre la periferia de su campo receptor.

Los dos tipos de células ganglionares, de centro on y de centro off, se encuentran aproximadamente en la misma proporción. Al tener las células ganglionares de la retina una *organización centro-periferia* del campo receptor, proporcionan dos vías paralelas para el procesamiento de la información visual. De este modo estas células está especializadas en la detección de contrastes y los cambios rápidos en la imagen visual. La cantidad de luz que reflejan los objetos tiene relativamente poca información porque la cantidad de luz reflejada por los objetos depende en gran medida de la fuente de luz (que puede ser mayor o menor de acuerdo a la intensidad de la luz ambiental). El patrón de contrastes provee información relevante para el procesamiento de las formas de los objetos por las áreas correspondientes de la vía visual.

Además del contraste y de los campos rápidos de iluminación, el sistema visual procesa otros aspectos de la imagen visual, tales como el color, la localización espacial y el movimiento. Estos atributos de los estímulos visuales son procesados por vías paralelas desde la retina hasta la corteza cerebral inclusive.

2.1.6. Segregación funcional para el análisis de distintos atributos visuales

Las vías visuales (desde la retina, las estructuras del mesencéfalo, los núcleos talámicos hasta las áreas de la corteza visual), presentan varias formas de segregación funcional y estructural para el procesamiento de los diferentes atributos de los estímulos visuales.

La mayor parte de las células ganglionares de la retina son morfológica y funcionalmente de dos tipos distintos: magnocelular (M), por presentar un cuerpo neuronal grande y un árbol dendrítico extendido y parvocelular (P), por presentar un cuerpo neuronal pequeño y un árbol dendrítico reducido. Las células ganglionares M tienen campos receptivos más grandes y responden de manera transitoria a la iluminación. Estas características funcionales las hacen apropiadas para el procesamiento de formas con menor detalle pero para la detección de movimientos del estímulo visual. Las células ganglionares P tienen campos receptivos más pequeños y responden de manera persistente a la iluminación. Estas características funcionales las hacen apropiadas para el procesamiento de formas con mayor detalle y la detección de los colores, con sus aspectos particulares (ver más adelante).

Las células ganglionares M y P de la retina dan lugar a dos sistemas diferenciados: el sistema parvocelular y el sistema magnocelular en varias estructuras de las vías visuales.

2.1.7. Conexiones entre la retina y el resto del sistema nervioso central

Los axones de las células ganglionares de la retina proyectan sus axones desde los ojos a para formar los *nervios ópticos*. De la misma manera que la retina es parte del sistema nervioso central, los nervios ópticos son también parte del sistema nervioso central (y no del sistema nervioso periférico, a pesar de su denominación).

Los axones que se encuentran en los nervios ópticos y se entrecruzan parcialmente en una formación denominada *quiasma óptico*, que se localiza en la parte ínfero-anterior del cerebro (*región basal*). Luego del entrecruzamiento parcial de los axones en el quiasma óptico, la vía visual externa se continúa en las *cinillas ópticas* para proyectar sobre varias estructuras del sistema nervioso central. Una proporción importante de axones de las neuronas ganglionares de la retina proyectan sobre núcleos del tálamo, constituyendo la *vía retino-genículo-cortical*.

Esta vía es la primera estación de un amplio conjunto de áreas corticales especializadas para la sensopercepción visual.

Otra proporción significativa de los axones de las neuronas ganglionares de la retina proyectan a los *colículos superiores*, y a la *región pretectal* de cada lado del mesencéfalo. Las funciones de estas proyecciones incluyen la coordinación de los movimientos oculares, el control reflejo de los músculos del iris y el cristalino, y las respuestas de orientación, que sirven para dirigir los movimientos oculares a los estímulos novedosos que aparece de manera súbita en la periferia del campo visual. Desde la vía *retino-tectal* algunas proyecciones hacen sinapsis con neuronas del *núcleo pulvinar* del tálamo, constituyendo la *vía retino-tecto-pulvinar*.

Una proporción menor de axones de las neuronas ganglionares de la retina proyectan sobre las neuronas del *núcleo supraquiasmático* del hipotálamo constituyendo la *vía retino-hipotalámica*. Estas proyecciones permiten que los ciclos de luz u oscuridad se sincronicen con los ritmos circadianos del organismo.

Por efecto de la decusación parcial de la vía visual post-quiasmática, las estructuras de cada hemisferio cerebral reciben información de la mitad contralateral (lado opuesto) de la campo visual: Los axones de las células ganglionares que provienen de las mitades mediales de la retina (lados *nasales* de la retina) atraviesan el quiasma y proyectan por las cintillas ópticas hacia los núcleos geniculados laterales del tálamo del lado opuesto (contra-laterales). Los axones de las mitades laterales de la retina (los lados *temporales* de la retina) proyectan, sin entrecruzarse, por las cintillas ópticas hacia los núcleos geniculados del mismo lado (ipsi-laterales).

3. Núcleos geniculados laterales del tálamo

Los núcleos geniculados laterales del tálamo (NGL) ocupan una situación subcortical en los hemisferios cerebrales izquierdo y derecho. Cada NGL está formado por seis estratos de neuronas (1 a 6), que se disponen en forma separada desde la porción interna (o ventral) hasta la porción externa (o dorsal). Cada uno de estos estratos de neuronas se disponen uno próximo

al otro, constituyendo seis mapas retinotópico. Los dos NGLs izquierdo y derecho reciben información de ambos ojos, del hemicampo visual nasal del ojo contralateral y del hemicampo visual temporal del ojo ipsilateral: Los axones de las células ganglionares de la hemiretina nasal contralateral proyectan sobre las neuronas de las capas 1, 4 y 6 de cada núcleo geniculado lateral, mientras que los axones de las células ganglionares de la hemiretina temporal ipsilateral proyectan sobre las neuronas de las capas 2, 3 y 5.

Sólo entre 10 y el 20% de las proyecciones axonales que establecen conexiones sinápticas con las neuronas de los NGLs provienen de las células ganglionares de la retina. La mayoría de las proyecciones axonales hacia las neuronas de los NGLs proceden de estructuras de otras regiones encefálicas, como por ejemplo de la formación reticular mesencefálica y de la corteza cerebral. Se considera que estas proyecciones constituyen conexiones recíprocas con las proyecciones axonales de las neuronas de los núcleos geniculados laterales hacia esas mismas estructuras, cumpliendo funciones del tipo de retroalimentación.

Las neuronas del NGL del tálamo presentan una actividad espontánea de potenciales de acción. La frecuencia de disparo de potenciales de acción de las neuronas de los núcleos geniculados puede aumentar o disminuir por efecto de la estimulación sensorial. Si se introduce un electrodo de registro intracelular en las neuronas del NGL puede comprobarse que diferentes neuronas responden en forma específica a la estimulación luminosa en un punto o área particular del campo visual.

3.1. Sistemas magnocelular y parvocelular de los cuerpos geniculados laterales

El tamaño de las neuronas de los dos estratos internos o ventrales de cada CGL (1 y 2), es mayor que el de las neuronas de las cuatro capas restantes (3 a 6). Por tal motivo se denominan capas magnocelulares a los estratos 1 y 2, y capas parvocelulares a los estratos 3 a 6. Cada uno de estos estratos neurales (magnocelular y parvocelular), recibe proyecciones de distintos tipos de células ganglionares de la retina (sistemas magnocelular y parvocelular

respectivamente). Como se mencionó anteriormente, cada estrato del CGL es responsable del procesamiento de diferentes atributos de la estimulación visual.

Las neuronas magnocelulares y parvocelulares del NGL envían sus axones por medio de las radiaciones ópticas a la corteza cerebral en el lóbulo occipital, especialmente a la corteza visual primaria (que se localiza en el área 17 de Brodmann).

4. Corteza visual primaria

La corteza visual primaria (CVP) contiene un mapa de la mitad contralateral del campo visual. El mapa visual está distorsionado: aproximadamente el 25% de su superficie está dedicada al análisis de información proveniente de la fovea (que representa una pequeña porción del campo visual).

La CVP contiene dos tipos de células principales: Las células piramidales que son grandes y con amplia arborización dendrítica, son neuronas de proyección excitatoria que utiliza glutamato como transmisor y envía sus axones a otras áreas corticales o subcorticales. Las células no piramidales son pequeñas y de forma estrellada. Algunas de estas células tienen muchas espinas dendríticas (estrelladas con espinas), estas también son excitadoras y utilizan glutamato como transmisor. Otras células estrelladas (estrelladas sin espinas) no tienen espinas dendríticas, son inhibitorias y utilizan GABA como transmisor. Ambos tipos de células estrelladas son interneuronas locales cuyos axones no se proyectan fuera de la CVP.

4.1. Organización laminar de la corteza visual primaria

La CVP de los seres humanos es de unos 2 milímetros de espesor. Como todas las áreas de la neocorteza, la CVP consta de seis capas de células dispuestas en láminas paralelas a la superficie. A la CVP se la conoce también como corteza estriada debido a que la capa IV, o capa

granular, que es la capa de entrada de los axones de la vía visual (en particular de las proyecciones del NGL), tiene un aspecto de bandas o estrías, por presenta zonas más claras u oscuras. A la observación con microscopio, cada una de estas bandas o subcapas tiene una apariencia distinta debidas a diferencias en la densidad de células y fibras. La capa IV se subdivide en cuatro subcapas (IV_A , IV_B , IV_C alfa, y IV_C beta). La mitad superior de la capa IV_C (subcapa 4_C alfa,) recibe los axones de las células magnocelulares del NGL, constituyendo la porción magnocelular, implicada en la detección de la localización espacial de los objetos y el movimiento. La mitad inferior (subcapa IV_C beta) recibe los axones de las células parvocelulares del NGL, constituyendo la porción magnocelular denominada *interblob*, implicada en la identificación de la forma detallada de los objetos. Los axones de un segundo grupo de células parvocelulares terminan en las capas II y III en donde inervan grupos alternos de células denominados blobs. Esta vía esta implicada en la percepción de los colores.

4.2. Organización modular de la corteza estriada

Además de la organización laminar (en diferentes capas dispuestas en forma horizontal), la CVP está funcionalmente organizada en columnas. Cada columna tiene un diametro aproximado de 0.5 a 0.7 milímetros y contiene un promedio de 150000 neuronas. Cada una de las columnas funcionales de la CVP recibe proyecciones axonales particulares que corresponden a las distintas áreas de la retina. Las propiedades de respuesta a la estimulación luminosa de las neuronas que conforman una columna son similares.

Las columnas funcionales de la CVP se combinan de a pares, para formar módulos. Cada columna recibe información de un ojo, pero los circuitos internos combinan la información de ambos ojos, por lo que la mayoría de las neuronas de la CVP son binoculares. Cada módulo (par de columnas) recibe por consiguiente la información de los dos ojos. Las entradas de los dos ojos se combinan mediante las columnas de preferencia o dominancia ocular, y se consideran el paso inicial en las transformaciones de las señales neurales necesarias para la fusión y la percepción de profundidad (visión estereoscópica). La CVP queda de esta manera dividida en alrededor de 2500 módulos. Las neuronas de cada módulo se dedican al análisis de diversas

características de una porción pequeña del campo visual, pero en forma colectiva estos módulos reciben información del campo visual completo.

Las neuronas de cada módulo responden a la información de aproximadamente la misma parte del campo visual, mostrando sensibilidad específica para la orientación en líneas o barras, la frecuencia espacial, el movimiento y la disparidad binocular.

Los dos segmentos de cada módulo rodea un blog o burbuja. Las neuronas las que se encuentran dentro de los blogs (o burbujas) sólo son sensibles a longitudes de onda particulares (colores), pero no sintonizan con otros atributos de la estimulación visual.

Aunque la CVP es importante para el procesamiento de la información visual, la información de estos módulos individuales debe ser integrada y combinarse para hacer posible la percepción completa de los objetos y de la escena visual. Esa combinación ocurre en la *corteza visual extraestriada* (áreas secundaria y terciaria) de la corteza visual, y áreas de asociación de la corteza cerebral.

4.3. Codificación de la forma y el movimiento

Las neuronas de la CVP no responden a pequeños puntos de luz, sino que responden de manera selectiva a características particulares de la información visual. Esto es posible porque los circuitos nerviosos de la corteza visual combinan información que provienen de diversas fuentes de la vía visual. La mayor parte de las neuronas de la CVP son sensibles a la orientación del estímulo visual. Es decir, si se proyecta una línea en el campo receptivo de la neurona y se la hace girar en torno de su centro, la neurona responderá cuando la línea se encuentre en una posición específica, es decir, cuando tenga una orientación particular. Algunas neuronas detectan mejor una línea vertical, mientras que otras neuronas detectan mejor una línea horizontal o una línea orientada en una inclinación intermedia.

Hubel y Wiesel clasificaron a las neuronas de la CVP en dos grandes grupos en base a sus respuestas a los estímulos lineales: neuronas simples y neuronas complejas. Se considera

que las neuronas simples reciben primariamente entradas de las células estrelladas con espinas y que luego convergen sobre las neuronas complejas. Las neuronas simples son células piramidales cercanas a la subcapa IV_C beta, sus campos receptores son mayores que los de las células estrelladas con espinas que reciben las entradas del NGL. Las neuronas simples son sensibles a la orientación del estímulo visual y sus campos receptivos están organizados de manera oponente: Es decir, el campo receptivo de una neurona simple puede tener una zona central on (excitatoria) rectangular con un eje longitudinal flanqueado de ambos lados por zonas off (inhibitorias), o puede tener una zona central off de orientación similar flanqueada por zonas on excitatorias. Así, el estímulo óptimo debe coincidir exactamente con la orientación del campo receptor de la célula.

La elaborada convergencia de las conexiones celulares en la CVP se considera como las etapas iniciales de la percepción. Este esquema sugiere, en su manera más sencilla, que cada célula compleja controla la actividad de un grupo de células simples. A su vez, cada célula simple controla la actividad de un grupo de células estrelladas de la capa IVC beta que, por su parte, controlan la actividad de un grupo de células geniculadas responsables de influir sobre un grupo de células ganglionares retinianas. Las células ganglionares controlan la actividad de las células bipolares quienes controlan un grupo de receptores. En cada nivel cualquier célula tiene una capacidad de abstracción mayor que la que tienen las células en los niveles más bajos.

En el nivel más bajo, el nivel de las células ganglionares de la retina y de las neuronas del NGL, las neuronas responden a los contrastes de luz en pequeños campos receptores circulares. En el nivel siguiente, en la CVP las células simples y complejas responden a segmentos lineales relativamente precisos y a límites dentro de los campos receptores rectilíneos que abarcan los campos receptores de varias neuronas de orden inferior. Así en cada nivel del sistema aferente, las características del estímulo necesarias para activar la célula son diferentes. En las neuronas de la CVP corticales simples, la localización del estímulo debe ser tan precisa como lo es su eje de rotación. Finalmente, en las neuronas complejas, cuyos campos receptores son mayores, el eje de orientación sigue siendo importante pero no así la posición exacta del estímulo.

Por el contrario las neuronas complejas también responden mejor si las líneas tienen una orientación específica, pero no se observó en ellas una periferia inhibitoria. Es decir, que continúan respondiendo aún cuando la línea se desplazara dentro del campo receptivo hacia uno u otro lado. Las neuronas complejas son también células piramidales y se encuentran a una distancia mayor de la subcapa 4C beta que las células simples. La mayoría de ellas se encuentran en las capas II, III, V y VI de la CVP. Para algunas de estas células el estímulo efectivo es el movimiento en una dirección determinada a lo largo del campo receptor.

Al responder, tanto las neuronas simples como las neuronas complejas a estímulos lineales con una orientación determinada, juegan un papel fundamental en el análisis de los bordes de la imagen visual y en el procesamiento de la forma de las imágenes. La actividad combinada de las células simples y complejas podría explicar por qué mantenemos una percepción fina de un borde o del contorno de una forma, incluso cuando nuestra cabeza o nuestros ojos se mueven. Un aspecto notable de las neuronas simples y complejas de la CVP es que son sensibles al trazado del contorno de la imagen visual, a sus límites y contrastes, pero no al interior de la superficie o el volumen de la misma.

4.4. Codificación de la frecuencia espacial

Existen evidencias que las neuronas del sistema visual responden a la frecuencia espacial de los estímulos visuales. Se entiende por frecuencia espacial de un estímulo visual al número de ciclos de luz-oscuridad por grado de ángulo visual. Aunque con el concepto de frecuencia se exprese habitualmente en términos de tiempo o distancia (ciclos por segundo o ciclos por metro), debido a que la imagen de un estímulo en la retina varía su tamaño dependiendo de su cercanía con respecto del ojo, se prefiere medir el ángulo visual en lugar de calcular la distancia física entre ciclos adyacentes. De esta forma, la iluminación de un objeto provoca en el sistema visual un conjunto de ondas sinusoidales combinadas de la misma forma que un objeto sonoro provoca en el sistema auditivo un conjunto de ondas sinusoidales.

El sistema magno celular proporciona información visual de baja frecuencia, mientras el sistema parvo celular provee información visual de alta frecuencia. Para el análisis de la frecuencia espacial de los estímulos visuales los campos receptivos de las neuronas de la CVP

sintoniza un eje excitatorio central y una banda de inhibición en la periferia de cada lado. En consecuencia, el sistema visual puede distribuir la información visual en canales de frecuencia espacial alta (para proveer información de mayor exactitud sobre la forma y estructura de la imagen visual), y canales de frecuencia espacial baja (para proveer información sobre el tamaño y posición de la imagen visual). Los objetos pequeños, detalles en un objeto grande, y los objetos grandes con bordes agudos proporcionan una señal rica en frecuencias elevadas en tanto que las áreas grandes de luz y oscuridad están representadas por frecuencias bajas.

4.5. Codificación de la profundidad, disparidad retiniana

La codificación de la profundidad en que se encuentran los objetos en una escena visual puede ser procesada en forma monocular o binocular. En forma monocular el sistema visual provee información, por ejemplo, de la perspectiva, o el tamaño relativo de los objetos proyectados sobre la retina. También puede contribuir a la información monocular de la profundidad el movimiento relativo aparente del objeto visual, causado por el movimiento de la cabeza. La visión binocular proporciona otro tipo de información acerca de la profundidad de los objetos: por medio de la visión estereoscópica (o estereopsia). La estereopsia es de especial importancia para el control de la manipulación de objetos por medio de movimientos finos de las manos y los dedos (por ejemplo al enhebrar una aguja).

La información del sistema magnocelular es de especial importancia para la visión estereoscópica. Se entiende por disparidad retiniana, los patrones de actividad neuronal que sintonizan con estímulos enfocados en partes ligeramente distintas de la retina de cada ojo. De esta manera, en una escena tridimensional la disparidad retiniana indica diferencias en la distancia de los objetos con respecto del observador. Dado que la mayor parte de las células de la CVP son binoculares, y que existen neuronas corticales que reciben información del sistema magnocelular que sintonizan con la disparidad retiniana, se considera que los patrones de actividad de las neuronas de la CVP contribuyen a la codificación de la profundidad de los objetos visuales.

4.6. Codificación del color

La teoría de la trivarianza atribuye la codificación del color a la actividad selectiva de tres tipos de conos, que poseen tres fotopigmentos diferentes. La trivarianza es el resultado de la absorción de la luz por tres tipos de conos (cada uno con distintos pigmentos visuales). El fotopigmento A, presente en los conos S (de short), es sensible a las longitudes de onda corta del espectro visible y contribuye a la codificación del color azul. El fotopigmento V, presente en los conos M (de medium), es sensible a las longitudes de onda intermedia del espectro visible y contribuye a la codificación del color verde. Finalmente, el fotopigmento R, presente en los conos L (de long), es sensible a las longitudes de onda prolongada del espectro visible y contribuye a la codificación del color rojo. De esta forma, estos tres tipos de conos responden a partes distintas del espectro visible. El sistema visual codifica el color comparando las respuestas de las tres tipos de conos.

Sin embargo, la teoría de la trivarianza no puede explicar tres aspectos importantes de la percepción del color: los colores oponentes, el contraste de color simultáneo y la constancia del color. Los colores oponentes hacen referencia al hecho que ciertos colores nunca se perciben en combinación, por ejemplo: no podemos percibir un color verde rojizo o un amarillo azulado aunque podemos ver sin problemas un azul rojizo (violeta) o un amarillo rojizo (naranja), un amarillo verdoso o un verde azulado. Las luces roja y verde pueden mezclarse de modo que todo rastro de los rojizos o verdosos originales se pierden y se ve un amarillo puro; el amarillo y el azul pueden mezclarse para producir un color blanco sin que quede rastro de los originales. Esta anulación perceptual de los colores dio pie a la teoría de procesos oponentes (Hering), según esta teoría el color tiene seis cualidades primarias que se procesan por parejas mutuamente antagónicas (u oponentes): rojo-verde, amarillo-azul y blanco-negro; estos tres pares son analizados por tres canales neurales de colores oponentes. En uno de estos pares las sensaciones de rojo y el verde son opuestas: un canal es excitado por el rojo e inhibido por el verde mientras que el otro es inhibido por el rojo y excitado por el verde. Si ambos canales están

equilibrados los dos canales permanecen silenciosos. Lo mismo se aplica para el resto de los pares.

El contraste al color simultáneo ocurre cuando los colores oponentes emanan desde puntos del espacio vecinos, tales como un objeto y su fondo. Por ejemplo un objeto verde resalta más sobre un fondo rojo que sobre un fondo azul, o que un objeto gris sobre un fondo rojizo tiene un matiz verdoso y sobre un fondo verde tiene un matiz rojizo. En todas estas situaciones los mecanismos de conos parecen facilitarse unos a otros más que anularse.

La constancia del color es quizás el fenómeno más importante de la percepción del color que necesita explicar una teoría de la visión del color. Se trata del hecho de que percibimos el color de un objeto como relativamente constante a pesar de los enormes cambios que hay en la composición espectral de la luz ambiental. El encéfalo procesa la percepción de un objeto comparando no sólo las respuestas de los conos estimulados por el color del objeto, sino también las respuestas de todos los conos de la retina. De esta manera el encéfalo puede compensar cambios en las características espectrales de la luz ambiental, de modo que el color de un objeto parece prácticamente el mismo cualquiera que sea la composición de la luz.

Las células parvocelulares blob (burbujas) de la CVP se encuentran en las capas II, III, V, y IV de la corteza cerebral, y como su nombre indica se agrupan en forma de burbujas. Estas neuronas corticales (al igual que las células ganglionares en la retina y las neuronas del NGL), responden a las diferentes longitudes de onda en forma oponente. Muchas de estas neuronas tienen campos receptivos centro/periferia oponentes a la longitud de onda, otras tienen campos receptivos concéntricos oponentes dobles, lo cual las hace muy sensible a la presencia de colores contrastantes. Algunas de estas neuronas en CVP hacen su primera sinapsis con neuronas de la corteza visual secundaria, donde existen subáreas bien definidas llamadas bandas finas, bandas gruesas e interbandas. El destino de las células parvocelulares blob de la CVP son las bandas finas de la corteza visual secundaria, estas son sensibles a la longitud de onda y la mayoría son oponentes dobles y tienen campos receptivos más grandes que las de la CVP, característica que mejoraría la eficiencia de los procesos comparativos que se hipotetiza que realizan las células oponentes dobles.

5. Corteza visual extraestriada

Tanto desde la vía retino-geniculo-estriada como de la vía retino-tecto-pulvinar se proyectan conexiones axonales hacia las áreas visuales secundarias (áreas 18 y 19 de Brodmann). Desde estas áreas se originan proyecciones axonales hacia ambos lóbulos temporales del cerebro, donde se encuentran las llamadas áreas visuales terciarias. En esas áreas de la corteza cerebral existen mecanismos para el procesamiento de imágenes visuales con especial sensibilidad a la forma y color de los objetos, su tamaño, orientación, localización y movimiento. En la corteza visual extraestriada las neuronas selectivas a las formas, la orientación, localización y movimiento también están organizadas en columnas funcionales.

La corteza visual extraestriada presenta dos flujos de análisis, ambos flujos parten de la CVP pero comienzan a separarse en el área visual secundaria. Un flujo es descendente y termina en la corteza del lóbulo temporal inferior. El otro es ascendente y termina en la corteza del lóbulo parietal posterior. El flujo ventral (hacia la corteza inferotemporal) procesa en forma selectiva atributos particulares de los estímulos visuales, como la forma y el color, mientras que el flujo dorsal (hacia la corteza parietal posterior) procesa en forma selectiva dónde se localizan los estímulos visuales y si se encuentran en movimiento. Tanto el sistema magnocelular como el sistema parvocelular contribuyen a la información de ambos flujos, pero mientras el flujo ventral recibe aproximadamente la misma cantidad de información de ambos sistemas, la mayoría de la información que recibe el flujo dorsal procede del sistema magnocelular.

5.1. Mecanismos de integración visual

A pesar que la descripción de los mecanismos del sistema visual muestra que la información existente en la imagen se encuentra repartida en varias áreas corticales, el efecto final de la visión, es sin embargo, unitario. El llamado problema de integración de los atributos de las imágenes ha sido estudiado desde diferentes perspectivas. Existen evidencias que todas las áreas de la corteza visual son activadas desde las zonas prefrontales de la corteza cerebral para

establecer el enlace de los diferentes atributos de la estimulación visual, y permitir una imagen integrada de los estímulos visuales.

6. Trastornos de la percepción visual

El sistema visual puede afectar la visión normal de diferentes maneras. Las alteraciones orgánicas del sistema visual pueden provocar por lo general diversos trastornos de la percepción visual. Según que se trate de alteraciones oculares, de la parte inicial de la vía visual, o de las estructuras cerebrales, los trastornos de la visión forman diferentes síndromes, que pueden ser: a) sensoriales, b) neurológicos y c) una variedad especial de los síndromes neurológicos que son denominados síndromes neuropsicológicos de la percepción visual.

Por ejemplo, las alteraciones del diámetro de los ojos producen errores de refracción, que pueden corregirse con lentes apropiadas. Estos son ejemplos de trastornos oculares. Los trastornos sensoriales se traducen frecuentemente por pérdida o distorsión de la visión tales como escotomas, ceguera nocturna y ceguera ocular. El daltonismo, las fotopsias, entre otros trastornos, son otras formas de alteraciones sensoriales de la visión. La nictalopía se refiere a la ceguera nocturna, que en individuos se debe a deficiencias de vitamina A, lo que reduce la cantidad de fotopigmentos de los fotorreceptores, con la consiguiente disminución de la sensibilidad a la luz tanto de los bastones como de los conos. La ceguera a algunos de los colores se relaciona con deficiencia o carencia de un tipo particular del fotopigmento de los conos. La ceguera al rojo o verde se hereda a través de un gen recesivo ligado al cromosoma X, por eso es más prevalente entre los varones. La ceguera al color azul se hereda a través de un gen autosómico recesivo.

Las lesiones del nervio óptico se relacionan con ceguera monocular. Las lesiones del quiasma óptico se asocian con hemianopsia bitemporal (ceguera en ambos campos visuales temporales) debido a la afección de las fibras cruzadas, dicho defecto visual se asocia con lesiones de la hipófisis (adenoma hipofisario) o tumores en el hipotálamo. Las lesiones en el tracto óptico se relacionan con hemianopsia homónima contralateral a la lesión en el tracto

óptico por la afección de fibras cruzadas de la retina contralateral y fibras no cruzadas de la retina ipsilateral. La hemianopsia significa la pérdida de la visión de la mitad del campo visual de cada ojo.

Las lesiones en la radiación óptica en los lóbulos temporal y parietal se vinculan con cuadrantanopsia contralateral, los cuadrantes inferiores de los campos visuales se afectan en las lesiones del lóbulo parietal y los cuadrantes superiores, en las lesiones del temporal. En forma similar, las lesiones de los labios superior e inferior de la cisura calcarina causan alteración de un cuadrante del campo visual, inferior en las lesiones del labio superior y superior en las lesiones del labio inferior. Las lesiones de V1 (labio superior e inferior) dan lugar a hemianopsia homónima contralateral.

Las hemianopsias, cuadrantanopsias, y la ceguera cortical son algunos de las variedades de alteraciones de la visión de causa neurológica. La sinestesia, las ilusiones y las alucinaciones visuales son otra variedad de alteraciones visuales de causa neurológica (o neuropsiquiátrica). Las agnosias visuales son los trastornos neuropsicológicos más comunes de la percepción visual.

6.1. Agnosias visuales

Las agnosias visuales fueron descritas con diferentes denominaciones desde el siglo XIX. Jackson fue un neurólogo inglés que en 1880 las describió con el nombre de "impercepción visual". Charcot, neurólogo francés las describió en 1882 con el nombre de "ceguera espiritual". Fue Freud quien en 1891 las describió con el nombre como se las conoce en la actualidad: "agnosia visual". Las agnosias visuales pueden ser definidas como un trastorno adquirido (no congénito), que se caracteriza por la dificultad o incapacidad para la identificación y reconocimiento de objetos familiares

Existen diversos tipos de dificultad o incapacidades para reconocer objetos a través de la vista, pero en todos los casos se trata de trastornos de la percepción visual con conservación de la función sensorial visual: agudeza visual, campo visual, discriminación de figura-fondo y

discriminación de contornos. En algunos casos pueden coexistir alteraciones sensoriales asociadas pero de cantidad y calidad insuficiente para explicar el defecto perceptual. Pueden coexistir también alteraciones de la actividad visuo-motora, en algunos casos relacionadas con el defecto perceptual. Esto se describe más adelante.

6.1.1. Clasificación de las agnosias visuales

A continuación se describen algunas variedades de agnosias visuales. En 1889, Lissauer, neurólogo alemán distinguió dos tipos de agnosias visuales: la *agnosias aperceptiva* y la *agnosias asociativa*.

La agnosia visual aperceptiva se comprueba porque el paciente no puede identificar figuras, objetos u escenas pero puede describirlas en forma incompleta. El paciente tampoco puede dibujar un objeto o figura a la copia sino con marcadas alteraciones o distorciones. La localización lesional más frecuente de este tipo de agnosia es la región parieto-occipital, generalmente del hemisferio derecho.

En pacientes sin trastorno agnósico franco se pueden poner de manifiesto alteraciones perceptuales a través de la presentación de figuras degradadas, tachadas, figuras superpuestas y/o figuras presentadas en forma inusual, tal como perspectivas inusuales (Renzi y Spinnler, 1966; Warrington y James, 1967).

Para identificar la agnosia visual asociativa, el observador solicita al paciente que identifique el objeto por el nombre, el significado o el uso. En algunos casos el paciente puede conservar la capacidad de para describir partes y características del objeto. El paciente puede dibujar el objeto o figura a la copia, pero tiene dificultad para realizar el dibujo de memoria (o por la designación del objeto a dibujar). La localización lesional ha mostrado tener un predominio en la región temporo-occipital de hemisferio izquierdo.

Existen algunos casos de agnosias visuales a objetos o figuras particulares: Tal es el caso de la *prosopagnosia* que fue descrita en 1937 por Poltz & Hoff. La prosopagnosia es la agnosia para identificar rostros, rostros conocidos, de familiares o incluso el propio rostro. La localización lesional es generalmente en la región posterior de hemisferio derecho.

La *acromatopsia* es un trastorno neuropsicológico de la percepción del color de los objetos que puede presentarse como un trastorno aislado de la percepción visual. Sin embargo es frecuente la asociación con prosopagnosia en pacientes con lesión de hemisferio izquierdo. En algunos casos se asocia también con agnosia visual para los objetos. Debe distinguirse de otras alteraciones (no agnósicas) de la codificación de la información acerca de los colores, tales como la alteración para el conocimiento del color de los objetos (incapacidad para asociar el color natural de un objeto por evocación, por ejemplo ante la pregunta ¿de qué color es el tomate? o en tareas de colorear figuras), y para la denominación de los colores (incapacidad para designar el nombre de un color que se muestra). Estos cuadros neuropsicológicos han podido observarse en forma "pura", no asociados a trastorno agnóstico ni afásico.

Otro tipo de agnosias que se conoce con el nombre de agnosia visuoespacial o heminegligencia visual. Se caracteriza por la incapacidad del paciente para reconocer el lado izquierdo de las figuras u objetos, o de objetos o figuras presentados en el campo visual izquierdo. Una forma de demostrar este tipo de agnosia es la prueba de copiar objetos o imágenes. Otra característica de la agnosia visuoespacial, formas más leves del mismo trastorno, es la dificultad para percibir el objeto presentado en el campo visual izquierdo, cuando dos objetos son presentados en forma simultánea en ambos campos visuales. Los pacientes conservan la capacidad para reconocer los objetos cuando son presentados en forma sucesiva a uno u otro lado del campo visual. Este fenómeno se conoce con el nombre de extinción visual de uno de los campos visuales a la visión simultánea en ambos. La localización lesional de la agnosia visuoespacial es por lo general en la región parieto-occipital de hemisferio derecho.

En 1891 Balint describió la agnosia simultánea que se caracteriza porque el paciente no es capaz de identificar objetos presentados en forma simultánea en un mismo campo visual, pero conserva la capacidad para reconocerlos si le son presentados en forma sucesiva. Esta forma de agnosia puede comprobarse solicitando al sujeto que identifique dos objetos presentados en forma simultánea. Esta forma de agnosia debe ser diferenciada de otra forma, que se conoce con un nombre similar, simultagnosia, descrita en 1929 por Wolpert. La simultagnosia se caracteriza por la dificultad para percibir una escena en forma integrada, o efectuar una síntesis conceptual de la figura o escena. Por ejemplo ante la figura de un rostro

con lágrimas el paciente puede decir que se trata de la figura de una persona y que hay gotas de líquido en el rostro, pero no relacionar ambas cosas.

La agnosia de la localización de objetos es una alteración relativamente infrecuente. Fue inicialmente descrita por Balint en 1909, pero con mayor detalle por Holmes en 1918. Se caracteriza por una incapacidad para la localización visual de objetos en el entorno visual asociada a alteraciones visuomotoras de las extremidades, con conservación del movimiento sacádico ocular de fijación. El paciente puede ver el objeto pero tiene errores en la representación espacial del objeto en el campo visual. Cuando se le solicita que toque o tome el objeto, el paciente extiende el brazo hacia una dirección equivocada. La localización lesional se describe generalmente producida por lesiones bilaterales de la región parietal. Ocasionalmente puede presentarse una hemi alteración de la percepción del objeto en el espacio por lesión parietal contra lateral. Este tipo de agnosia suele asociarse con otros signos neurológicos: trastornos mnésicos y especialmente alteraciones de la memoria topográfica.

Los trastornos de la categorización perceptual son una variedad de agnosias en las cuales existe incapacidad para emparejar objetos y/o figuras idénticas. Para algunos autores (Warrington 1982), los defectos de categorización perceptual son independientes de la agnosia visual en cuanto la incapacidad que presentan los sujetos está referida a una o más categorías especiales de objeto perceptual. Para otros autores esta condición clínica está referida a la dificultad o incapacidad de los pacientes para percibir figuras u objetos en condiciones desfavorables, pero con conservación de percibir figuras y objetos relativamente simples. En este sentido, es interpretada como un trastorno de acuerdo al grado de complejidad de las figuras u objetos. La localización lesional es generalmente referida en pacientes que presentan lesión en regiones posteriores de hemisferio derecho (Renzi et al. 1969). Los trastornos de categorización semántica, es considerada por algunos autores como una forma especial de agnosia visual. Se identifica por la incapacidad para emparejar objetos idénticos y/o figuras de diferente aspecto pero significado semejante en su función, en pruebas de emparejamiento de objetos o figuras. La localización lesional puede observarse en pacientes con lesiones posteriores de uno y otro hemisferio cerebral, pero es más frecuente en pacientes con lesiones en hemisferio izquierdo (Renzi et al. 1969). Este tipo de trastorno neuropsicológico se asocia con trastornos de tipo afásico.

La agnosia para la percepción del movimiento de los objetos es un trastorno infrecuente, que se caracteriza por que los objetos en movimiento que se observan en el campo visual son percibidos como imágenes fijas en el espacio que cambian de posición en forma imprevista y desordenada. La localización lesional es generalmente en la región temporo-occipital bilateral. Este trastorno se asocia con otros signos neurológicos, tales como alteraciones para el seguimiento visual de objetos en movimiento, con conservación de los movimientos sacádicos de fijación ocular.

Bibliografía

- Afifi A.K., Bergman R.A. *Neuroanatomía Funcional*. Mc Graw Hill. México.1998.
- Carlson N.R. *Fundamentos de Psicología fisiológica*. Prentice Hall. México. 1996.
- Gross R.D. *Psicología. La ciencia de la mente y la conducta*. Manual Moderno. México. 2004.
- Guyton A.C. *Anatomía y Fisiología del Sistema Nervioso*. Ediatorial Panamericana. Madrid. 1994.
- Kandell E.R., Jessell T.M., Schartz J.H. *Neurociencia y Conducta*. Prentice Hall. Madrid. 1997.
- Marr, D. *La visión*. Alianza. Madrid. 1985.
- Monserrat J. *La Percepción Visual*. Biblioteca Nueva. Madrid. 1998.

Capítulo 7

La Percepción Visual

(Esta parte será desarrollada en una versión ulterior del manuscrito)

Capítulo 7

El sistema motor y el control del movimiento

Alberto Yorio

1. El sistema motor y el aparato músculo-esquelético

El aparato músculo-esquelético está conformado por los músculos que se adhieren a los huesos y las articulaciones. El sistema motor del aparato músculo-esquelético está conformado por la musculatura estriada, y las porciones del sistema nervioso central y periférico que inervan la musculatura. El músculo estriado, así denominado por las estrías características de las fibras musculares, constituye el componente efector del sistema neuro-muscular, por el cual es controlada la función motora. La mayor parte del comportamiento de los vertebrados se efectúa por medio del sistema motor, incluida en los seres humanos la expresión del lenguaje, la gestualidad y la mímica. Otras funciones principales del sistema motor son el sostenimiento del cuerpo y la ejecución de movimientos.

1.1. Efectores del músculo esquelético

Los efectores musculares se denominan de esta manera porque sus funciones dependen de la inervación de las neuronas motoras, que se localizan en la médula espinal. Los principales efectos de la inervación neuromuscular son el mantenimiento del trofismo muscular y, a través de la contracción muscular, el tono muscular (estado de contracción muscular), la postura y actitudes corporales, y el movimiento del cuerpo. El desplazamiento de los distintos segmentos del cuerpo se efectúa fundamentalmente por medio de la contracción motora isotónica, que modifica la longitud de los músculos manteniendo la tensión del músculo. Por el contrario, la fuerza muscular se efectúa principalmente a través de la contracción muscular isométrica, que ejerce cambios en la contracción muscular manteniendo la longitud del músculo.

Existen principalmente dos tipos de fibras musculares: tipo I y tipo II. Estos distintos tipos de fibra muscular difieren en las propiedades metabólicas y funcionales: Las fibras tipo I, están especializadas para efectuar contracciones sostenidas con escasa fatiga; las fibras tipo II, están especializadas para efectuar contracciones breves, de mayor velocidad y precisión aunque de con mayor fatiga. Según el predominio de uno u otro tipo de fibra muscular esquelética, cada músculo del cuerpo tiene un predominio funcional de sostenimiento del peso corporal o de ejecución de movimientos con velocidad y precisión.

1.2. Inervación neuro-muscular

Las fibras musculares del aparato músculo-esquelético están inervadas por los axones de las neuronas motoras, también denominadas motoneuronas espinales, ubicadas la médula espinal, y las motoneuronas de los núcleos equivalentes en el tronco cerebral. Los axones de las motoneuronas espinales salen de la médula por las raíces anteriores para proyectarse hacia las fibras del músculo estriado. La unión neuromuscular es el sitio en el que contacta el terminal del axón de la motoneurona con la placa motora de la fibra muscular. La placa motora es un área especializada de la unión neuro-muscular en la que se encuentran los receptores de la sustancia neurotransmisora que es liberada por el axón de la motoneurona. El neurotransmisor liberado en la unión neuromuscular es la acetilcolina. Los receptores de acetilcolina ubicados en la unión neuro-muscular son de tipo nicotínico.

1.3. Concepto de unidad motora

Se denomina unidad motora al conjunto de fibras musculares inervadas por una sola neurona motora. La contracción de un músculo implica la activación de un conjunto de fibras musculares, provocadas por la activación repetida y/o simultánea de varias motoneuronas, las cuales a su vez producen la contracción de las fibras musculares. Normalmente los músculos encargados de la realización de movimientos o fuerzas sostenidas tienen alto índice de inervación, es decir que una misma motoneurona inerva muchas fibras musculares. Por el contrario, los músculos encargados de la realización de movimientos rápidos y precisos tienen

unidades motoras con un bajo índice de inervación, es decir que una misma motoneurona inerva pocas fibras musculares.

1.4. Concepto de vía final común

El concepto de vía final común se refiere a que las motoneuronas reciben la influencia simultánea o sucesiva de los distintos mecanismos de control motor: a) las sinapsis de neuronas sensitivas de los ganglios de la raíces dorsales de la médula; b) de interneuronas espinales, y c) desde estructuras ubicadas en el encéfalo por medio de las vías descendentes. Los axones de las motoneuronas se proyectan a través de las raíces y nervios para inervar a los músculos estriados, constituyendo por eso la vía final común del conjunto de influencias que se ejercen sobre ellas.

2. Niveles y mecanismos de control motor

Se pueden distinguir varios niveles de organizados desde el encéfalo a la médula espinal. Un primer nivel actúa en una fase previa al inicio del movimiento planificando las finalidades y modalidades de la acción motora. Este nivel incluye estructuras encefálicas, como la corteza cerebral, los ganglios basales, el cerebelo, el tálamo y núcleos del tronco cerebral. Otro nivel actúa en la fase de iniciación y desarrollo del movimiento. Este nivel incluye la corteza motora, el cerebelo, las vías descendentes córtico-espinales y núcleos de la médula espinal ejecutando y adaptando la acción motora. Finalmente en la médula espinal o a nivel de los núcleos equivalentes en el tronco cerebral, las interneuronas y las motoneuronas actúan sobre los efectores musculares para producir sus efectos.

Cada nivel de control motor tiene cierta autonomía de funcionamiento. Por ejemplo, la médula espinal conserva mecanismos de control motor aún separado del nivel encefálico. El concepto de relación jerárquica se debe a que el nivel encefálico normalmente subordina al nivel espinal o sus equivalentes en el tronco cerebral. Esta subordinación se manifiesta tanto en la amortiguación como en la supresión de los mecanismos de control motor inferior, que se encuentran normalmente subordinados. De esta forma, la organización jerárquica integra y controla la actividad del músculo esquelético. En cada nivel existen diferentes mecanismos de

control motor. A continuación se describen tres mecanismos principales: los reflejos motores, las secuencias activas y las habilidades aprendidas.

2.1. Reflejos motores

Los reflejos motores son respuestas automáticas del músculo estriado a estímulos que se generan por un circuito relativamente simple denominado arco reflejo. Se trata de acciones estereotipadas e involuntarias, porque se pueden producir independientemente del estado de conciencia, motivación o refuerzo. Los componentes principales del arco reflejo son: a) el receptor, b) la vía aferente, c) el centro reflejo, d) la vía eferente y e) el efector muscular. Los reflejos motores son mecanismos innatos que se encuentran normalmente regulados por estructuras encefálicas. Algunos de ellos sólo se expresan en la infancia precoz y desaparecen o su actividad se atenúa en el desarrollo. Estos reflejos, pueden reaparecer por defectos de funcionamiento del sistema nervioso central, denominándose en tal caso reflejos arcaicos. Ejemplos de éstos últimos son el reflejo de chupeteo, que es vital en los momentos iniciales de la vida.

Una clasificación de los reflejos motores los divide en monosinápticos y polisinápticos. Los reflejos motores monosinápticos se denominan así por incluir una sola sinapsis entre la neurona sensitiva y la motoneurona. Los reflejos de estiramiento son ejemplos de reflejos monosinápticos: El estímulo característico de estos reflejos es el estiramiento del tendón muscular, lo que desencadena como respuesta la extensión de un segmento corporal como consecuencia de la contracción muscular correspondiente. Los reflejos motores polisinápticos incluyen varias sinapsis de interneuronas interpuestas entre la neurona sensitiva y la motoneurona. A través de los reflejos polisinápticos, las respuestas musculares pueden ser bilaterales y distribuirse ampliamente a lo largo de varios segmentos del cuerpo. Un ejemplo de reflejo polisináptico es el reflejo de flexión que produce la retirada fuera del alcance del sitio de estimulación de varios segmentos de una o ambas extremidades.

2.2. Secuencias activas

A diferencia de las acciones reflejas, que se manifiestan como acciones reactivas individuales a la estimulación, existe otro tipo de mecanismo de control motor que produce varias acciones repetitivas. Estos mecanismos de control motor permiten la realización de secuencias de movimientos que se ejecutan en forma relativamente automática, como la respiración, la marcha, el rascado o la masticación. Las secuencias activas dependen en lo fundamental, de mecanismos innatos que actúan como osciladores centrales produciendo las acciones repetidas y frecuentemente alternantes de contracción y relajación muscular. Otras secuencias activas, como el bostezo, la risa o el llanto, dependen también de mecanismos innatos que se ejecutan como secuencias automáticas de acciones. Por su relativa inflexibilidad, algunos de ellos se denominan patrones fijos de acción, pudiendo en algunas especies formar parte de un repertorio bastante complejo de acciones.

2.3. Habilidades motoras aprendidas

Varias acciones motoras, se ejecutan en forma simultánea o incluso anticipándose a los estímulos con los que se han asociado en experiencias anteriores. Estas acciones se basan en un mecanismo de aprendizaje que permite predecir la respuesta efectiva a ser ejecutada. Algunas habilidades motoras aprendidas son relativamente simples y sirven para compensar cambios posturales, como es el caso de los movimientos oculares que se producen en forma simultánea o incluso previa a cambios de la posición corporal. El movimiento de los ojos permite de esta manera el mantenimiento de la visión durante los cambios de la posición de la cabeza y/o el cuerpo mientras.

Otro tipo de habilidades motoras aprendidas están constituidas por la combinación de varios actos realizados generalmente en secuencia, tales como las habilidades deportivas, profesionales o artísticas. Estos actos se ejecutan habitualmente por disposición deliberada y son guiados por los sistemas sensoriales, pero pueden ejecutarse también de manera más o menos automática, en función del entrenamiento.

Algunas acciones que se ejecutan por lo general durante el estado de conciencia, son denominados frecuentemente movimientos voluntarios, porque pueden iniciarse, o incluso ser

canceladas, en base a la decisión deliberada de su realización. No obstante, el/los mecanismos de decisión, pueden también operar en forma automática en base al aprendizaje previo.

3. Estructuras neurales de control motor

Existen varias estructuras neurales vinculadas con el control motor. A continuación se las describirá desde el nivel inferior de control, más próximo al efector muscular, hasta los niveles superiores en el encéfalo.

En el sistema nervioso periférico deben considerarse los nervios motores y sensitivos, los cuales se continúan con las raíces anteriores y posteriores de la médula espinal, o los equivalentes nervios craneales a nivel del tronco cerebral. Los cuerpos celulares de las neuronas sensitivas se ubican fuera del neuroeje, tanto en los ganglios de las raíces posteriores de la médula espinal, como en los ganglios sensoriales de los nervios craneales. Estos ganglios se alojan en regiones especiales de las vértebras o del cráneo.

En el sistema nervioso central se destacan por su importancia en el control motor: a) los circuitos de la médula espinal, b) algunos núcleos del tronco cerebral, c) el cerebelo, d) los principales ganglios basales y e) las áreas motoras de la corteza cerebral. Aunque las estructuras mencionadas participan de manera importante en el control motor, debe considerarse que otras estructuras del sistema nervioso están también integradas también a la función del control motor, de diversas maneras. Por ejemplo, algunas áreas de la corteza cerebral, no tienen la calificación de áreas motoras, a pesar de estar también involucradas en el control motor, y algunos núcleos del tálamo, a pesar de su importancia en el control motor, pueden no ser mencionados, para simplificar la descripción. Debe tenerse presente que las estructuras que se mencionan a continuación están integradas en múltiples circuitos, es decir enlazadas en forma aferente y eferente, tanto dentro de la médula espinal y el encéfalo, como entre la médula espinal y el encéfalo.

3.2. Médula espinal

La médula espinal está organizada en forma segmentaria, es decir, que cada uno de los segmentos, desde las porciones cervical, torácicas, lumbar y sacra, se corresponden con segmentos correspondientes del cuerpo: músculos, tendones huesos, piel, etc. En cada segmento medular se puede distinguir una porción de sustancia gris y otra de sustancia blanca.

En un corte horizontal, la sustancia gris de la médula muestra la apariencia de estar formada por astas anteriores y posteriores. La sustancia gris de la médula espinal incluye fundamentalmente a las interneuronas, neuronas interpuestas entre las neuronas sensitivas y las motoneuronas, y a las motoneuronas. Como se dijo, las motoneuronas del músculo estriado proyectan sus axones fuera de la médula espinal para actuar directamente estimulando los músculos.

En la sustancia blanca de la médula espinal, que se ubica en la parte periférica de la misma, transcurren los cordones de las fibras nerviosas que ascienden o descienden entre los segmentos espinales, ya sea para establecer circuitos intersegmentarios propios de la médula espinal, o para conectar con estructuras del encéfalo.

3.3. Núcleos del tronco cerebral

En el tronco cerebral existen varios núcleos que participan de manera importante en el control motor. Algunos de estos núcleos proyectan sus fibras nerviosas hacia las interneuronas o motoneuronas de la médula espinal, constituyendo las vías vestíbulo-espinal, retículo-espinal, tecto-espinal y rubro-espinal.

Otros núcleos del tronco cerebral forman con otras estructuras del encéfalo, circuitos especiales para el control motor. Debe tenerse en cuenta que esta separación es esquemática, ya que algunos núcleos como el núcleo vestibular y el núcleo rojo, participan de manera importante en ambos tipos de proyecciones axonales.

En el tronco cerebral merecen ser destacadas dos de estas proyecciones hacia la médula espinal, por el hecho de constituir mecanismos importantes para el control de la postura: el sistema vestíbulo-espinal y el sistema-retículo espinal, que se describen frecuentemente como dos sistemas reflejos posturales. El sistema vestíbulo-espinal tiene sus receptores en el laberinto

óseo del cráneo. Los receptores del sistema vestibular, detectan cambios en las aceleraciones a las que está sometido el cuerpo, ya sean aceleraciones estáticas, como la fuerza de gravedad, o aceleraciones dinámicas, como los desplazamientos de la cabeza en el espacio. Las neuronas sensoriales de los nervios vestibulares proyectan a los núcleos vestibulares en la médula espinal y desde los núcleos vestibulares las vías vestibulo-espinales proyectan hacia las interneuronas y motoneuronas de la médula espinal para compensar los efectos de las aceleraciones. El sistema retículo-espinal tiene sus receptores distribuidos en varias regiones, especialmente de la cabeza y el cuello. Las fibras aferentes acceden al SNC por medio de los axones de las neuronas sensoriales ubicadas en los ganglios craneales y raquídeos, para proyectar sobre distintas regiones de la formación reticulada del tronco cerebral. Neuronas de la formación reticulada proyectan a su vez hacia las interneuronas y motoneuronas espinales para constituir el sistema retículo-espinal.

3.4. El cerebelo

El cerebelo está situado en la parte posterior del cráneo. Se encuentra conectado con el resto del encéfalo por medio de tres pedúnculos cerebelosos: superior, medio e inferior. Desde el punto de vista anatómico, el cerebelo está formado por cuatro lóbulos separados entre sí por surcos o fisuras: lóbulo anterior, hemisferios cerebelosos izquierdo y derecho, y lóbulo flóculo-nodular. La estructura del cerebelo está formada por una corteza de tres capas, tres pares de núcleos cerebelosos de sustancia gris ubicados por debajo de la corteza cerebelosa y varios tractos de fibras de sustancia blanca que entran y salen formando distintas conexiones con otras estructuras del SNC. Las principales conexiones del cerebelo se establecen con estructuras de la médula espinal, el tronco cerebral y los hemisferios cerebrales.

La corteza cerebelosa está compuesta de tres capas: capa molecular, capa de neuronas de Purkinje y capa glomerular. La organización de la corteza cerebelosa es uniforme y regular: Las neuronas de Purkinje tienen una orientación con el árbol dendrítico hacia la superficie de la corteza cerebelosa y su cuerpo celular orientado de manera que múltiples fibras paralelas contactan con las dendritas de varias neuronas de Purkinje. La principal entrada al cerebelo está constituida por las fibras musgosas. Otra vía de entrada al cerebelo está constituida por las

fibras trepadoras. Ambas proyecciones de fibras contactan con las células de la corteza cerebelosa. Los axones de las neuronas de Purkinje constituyen las vías de salida de la corteza del cerebelo. Estas proyecciones contactan a su vez con las neuronas de los núcleos cerebelosos.

En la citoarquitectura de la corteza cerebelosa se han identificado microzonas, en base a las conexiones que se establecen con las neuronas de Purkinje. Se considera que estas microzonas constituyen una forma de organización modular de la corteza cerebelosa.

El lóbulo anterior del cerebelo recibe la información propioceptiva de la médula espinal y el lóbulo flóculo nodular la información vestibular. Ambas estructuras participan fundamentalmente en el control del tono y la postura de la cabeza y el cuerpo. Los lóbulos laterales reciben aferencias tanto de la médula espinal como del encéfalo. Los lóbulos laterales del cerebelo están interconectados especialmente con la corteza cerebral encefálica a través del circuito: corteza premotora → corteza cerebelosa → núcleos cerebelosos → núcleo del tálamo → corteza motora. La función principal de los lóbulos laterales es la coordinación de los movimientos de las extremidades.

Las funciones de control motor por el cerebelo no sólo se manifiestan durante la ejecución de las acciones, sino también en la preparación de los movimientos y el aprendizaje de habilidades motoras.

3.5. Los ganglios basales

Los ganglios basales, son un conjunto de núcleos de sustancia gris subcortical que se ubican en la base de los hemisferios cerebrales. Los ganglios incluyen al núcleo caudado, el núcleo lenticular, el globo pálido, y el núcleo accumbens, entre otros. Desde el punto de vista de la citoarquitectura, las conexiones y el origen filogenético, los ganglios basales han sido clasificados como formando parte de un sistema denominado neo-estriado (por ejemplo, el núcleo caudado, y un sistema archi-estriado (por ejemplo el globo pálido). El sistema neo-estriado tiene una función jerárquica respecto al sistema archi-estriado. En el neo-estriado se ha descrito a nivel de micro-estructura, estriosomas, matriz, con diferencias en conexiones y en funcionalidad.

Los principales circuitos neurales entre los ganglios basales con la corteza cerebral se establecen en la forma de lazos entre la corteza motora suplementaria → ganglios basales (sistema neo-estriado → sistema archi-estriado) → núcleos del tálamo → corteza motora. Otros circuitos de los ganglios basales entre sí se establecen principalmente con la sustancia negra, y el núcleo subtalámico. Algunos de estos circuitos proyectan sobre los núcleos intralaminares del tálamo. La función principal de los ganglios basales es el ajuste del tono muscular y la combinación o supresión de movimientos automáticos para facilitar la ejecución de los movimientos voluntarios. También participa del aprendizaje de habilidades motoras. Estos circuitos, a través de diferentes sistemas de neurotransmisión (glutamatérgica, dopaminérgica, gabaérgica, etc).

Otros ganglios basales (por ejemplo el núcleo accumbens, relacionado con el área tegmental ventral, están vinculados a fenómenos de aprendizaje por reforzamiento.

3.6. Áreas de la corteza cerebral vinculadas al control motor

La corteza motora primaria (área 4 de Brodmann), se ubica inmediatamente por delante del la cisura de Rolando en el lóbulo frontal. Otras áreas de la corteza cerebral vinculadas al control motor son la a) corteza motoras suplementaria y la corteza premotora (área 6 dB) ubicadas por delante de la corteza motora primaria también en el lóbulo frontal, b) la corteza parietal posterior (áreas 5 y 7 dB), y la corteza de asociación prefrontal (área 8 dB).

La corteza motoras suplementaria y la corteza premotora forman junto con los ganglios basales y los lóbulos laterales del cerebelo un circuito de regulación motora (cortico - subcortical). La corteza motora suplementaria organiza la secuencia motora y la coordinación postural, de actitudes y movimientos asociados, que facilitan la acción. Mientras la corteza motora suplementaria organiza las acciones centradas en las partes del cuerpo, la corteza premotora organiza las acciones centradas en el espacio extracorporal.

Una vía que proyecta desde la corteza cerebral hacia la médula espinal, por eso denominada vía córtico-espinal, desciende formando a nivel del bulbo raquídeo unas

prominencias en forma de pirámide invertida, por lo que es también conocida como vía piramidal.

La corteza parietal presenta conexiones con las estructuras antes mencionadas y proyecta axones que se incorporan a la vía cortico-espinal o piramidal.

Otras áreas de la corteza cerebral, estimuladas no se asocian a movimientos ni percepciones sensoriales (por ejemplo la corteza de asociación), también participan del control motor, especialmente en la iniciación o supresión habilidades adquiridas y ejecutadas en forma voluntaria y consciente (funciones ejecutivas, praxias).

3.6.1. Organización somatotópica

La organización somatotópica se refiere a la correspondencia entre segmentos del cuerpo (somato) y porciones del sistema nervioso (tópica). En el nivel de la médula espinal, las interneuronas y motoneuronas de cada segmento medular se disponen en correspondencia con la posición de los grupos musculares, ya sean éstos proximales o distales, como también extensores o flexores. La organización está presente también en la distribución de las fibras descendentes motoras.

En el nivel encefálico la organización somatotópica se presenta tanto en la corteza cerebral como en varios núcleos subcorticales. En las áreas motoras de la corteza cerebral existen varias correspondencias con grupos musculares en el cuerpo. Una de estas correspondencias en la corteza motora primaria es conocida como el homúnculo motor, en el sentido que existe un mapeo de los grupos musculares de la cabeza, las extremidades y el tronco (verificable por la estimulación punto a punto de la corteza motora primaria).

4. Trastornos motores por desórdenes neurológicos

No sería posible ni necesario extenderse en este capítulo en los diferentes trastornos motores que pueden afectar a un individuo. Sólo se mencionan a continuación algunos trastornos que sirven para ilustrar la forma de funcionamiento normal del sistema de control

motor, apelando a aquellos ejemplos en los que el funcionamiento anómalo de una estructura o nivel de control motor produce trastornos característicos en la actividad motora. Tampoco será posible aquí enumerar los diversos desórdenes neurológicos que pueden afectar las funciones motoras. A título ilustrativo sólo se hará referencia a algunos trastornos motores atendiendo por un lado a la estructura y mecanismo de control motor y por otro lado a la función motora afectada. Estos trastornos se pueden separar en tres grandes grupos: Los trastornos habitualmente llamados periféricos del control motor, que se caracterizan frecuentemente por producir debilidad, atrofia y defectos del tono muscular en forma asociada. Los trastornos centrales se caracterizan generalmente por debilidad, alteraciones de la coordinación de los movimientos, del tono muscular y/o de los movimientos asociados. Otros trastornos, denominados habitualmente apraxias o dispraxias, dificultan la realización de movimientos voluntarios aunque no existan debilidades o trastornos en la coordinación de los movimientos. Se trata por lo general de dificultades o incapacidades para la realización de habilidades aprendidas.

4.1. Trastornos motores periféricos

Estos trastornos pueden originarse no sólo de alteraciones del propio efector muscular, sino también del sistema de inervación neuro-muscular. Por ejemplo, si una de las funciones de la inervación neuro-muscular es el trofismo muscular, es decir el volumen y la vitalidad del músculo esquelético, las alteraciones de las motoneuronas o de los nervios motores pueden resultar en atrofas musculares. Generalmente estos trastornos se asocian a hipotonía muscular y debilidad del segmento correspondiente de la raíz o nervio afectado.

4.2. Los trastornos en la ejecución de los movimientos

Tanto los desórdenes del sistema nervioso periférico como del sistema nervioso central pueden producir trastornos en la ejecución de los movimientos. La diferencia de unos y otros se puede hacer en base a la distribución de la debilidad o parálisis de los movimientos y los signos asociados del tono muscular y los reflejos somáticos.

En los trastornos del cerebelo suele existir afectación del tono muscular, generalmente hipotonía ,y de la coordinación de los movimientos. Los trastornos de los ganglios basales también se asocian a afectación del tono muscular, en la forma de disminución o aumentos, según la estructura o vía afectada. También es frecuente la alteración de los moviminetos asociados que se producen en la forma de la disminución o el agregado de movimientos involuntarios, como ocurre en el caso de enfermedad de Parkinson o en la la corea de Huntington.

4.3. Las apraxias

Las apraxias se pueden definir como un conjunto de trastornos caracterizados por la incapacidad o dificultad para realizar acciones previamente aprendidas, cuando no son debidas a debilidad muscular o parálisis. Entre las variedades de apraxias se pueden mencionar la apraxia motora o dificultad para la realización de actos simples con las extremidades, el rostro o la boca. Por tratarse de formas aprendidas del control del movimiento, las apraxias fueron clásicamente clasificadas como variedades de los trastornos neuropsicológicos de la conducta motora.

4.3.1. La apraxia ideomotora

La apraxia ideomotora, se produce generalmente por lesión de áreas de la corteza parietal, y de la sustancia blanca adyacente. Esta forma de apraxia se caracteriza por la incapacidad o dificultad del paciente para realizar en forma adecuada acciones complejas aprendidas. Este desorden está presente a pesar que la fuerza, el tono y la coordinación de las extremidades son normales y que no existen trastornos sensoriales básicos. La apraxia ideomotora incluye la inhabilidad para utilizar objetos con las extremidades de manera apropiada, y en mayor medida, la de realizar la mímica de la acción, o pantomima. Además, los pacientes con apraxia ideomotora no pueden afirmar si otro individuo está o no realizando una acción compleja correctamente. Aunque la apraxia ideomotora y la afasia de comprensión pueden coexistir en algunos pacientes, ambos desórdenes pueden ocurrir en forma

independiente, lo que demuestra que la apraxia no es debida a la incomprensión de los comandos verbales para la acción motora.

4.1.3. *Las apraxias ideatoria y de construcción*

La *apraxia ideatoria* es la dificultad para realizar secuencias combinadas de actos. La *agnosia de construcción* generalmente la acompaña, en la cual existen dificultades tales, como dibujar, armar rompecabezas, efectuar destrezas profesionales, etc.

4.1.4. *Las apracto-agnosias*

Algunas formas de apraxia dan cuenta del elevado grado de integración sensorio-motora que existe en el control motor. Estas formas de apraxia se denominan frecuentemente *apracto-agnosias* en tanto no sólo existe un trastorno de habilidades aprendidas sino también de modalidades de percepción. Por ejemplo en la *agnosia del vestido* que impide al paciente utilizar la vestimenta para vestirse con ella, los defectos de organización de la actividad de la percepción corporal y espacial se combinan de tal manera que se hace imposible delimitar cuál de las funciones, sensorial o motora, es la principalmente afectada. Estas formas de apraxia son provocadas generalmente por lesión de la corteza de asociación del lóbulo parietal izquierdo.

5. Técnicas instrumentales de estudio de la actividad motora

A fin de estudiar diferentes aspectos de la actividad motora, tanto en sujetos sanos como en pacientes se pueden utilizar varias técnicas que examinan en forma especial los aspectos del sistema motor antes descritos. Las más comunes son: a) La *electromiografía*, o registro de la actividad eléctrica de uno o más músculos. Esta técnica permite estudiar la contribución individual de diferentes músculos de un segmento corporal, o del cuerpo en general, para realizar movimientos, actitudes o posturas. b) Los *potenciales provocados motores*, ... c) La

kinesiografía, o registro del movimiento corporal total y de los distintos segmentos del cuerpo durante la realización de movimientos, actitudes o posturas (p.e. marcha, carrera, natación, salto). Permite estudiar velocidad, aceleración, amplitud, posiciones y ángulos de los diferentes segmentos del cuerpo. d) La *acelerometría*, o registro de las aceleraciones de segmentos del cuerpo. Permite estudiar en una, dos o tres dimensiones del espacio, la dirección y amplitud de los movimientos del cuerpo.

Bibliografía

- Bear M.F, Connors B.W, Paradiso M.A. *Neurociencia. Explorando el Cerebro*. Masson. Carlson N.R. *Fundamentos de Psicología Fisiológica*. Prentice Hall. México 1996. Cap. 8. Williams & Wilkins. Barcelona, 1998. Caps. 13 y 14.
- Cingolani H.E., Houssay A.B. *Fisiología Humana*, Tomo IV Neurofisiología. Editorial El Ateneo. 1992. Caps. 9 a 16.
- Guyton A.C. *Anatomía y Fisiología del Sistema Nervioso*. 1994. Cap. 3 y 23.
- Kandel E.R., Jessell T.M., Scharz J.H. *Neurociencia y Conducta*. Prentice Hall. Madrid. 1997. Caps. 28 a 29.
- Rosenzweig M.R., Leiman A.I. *Psicología Fisiológica*. Mc Graw Hill. Madrid. 1992. Cap. 10.

Capítulo 8

Integración sensorio-motora

Alberto Yorio

1. La integración sensorio-motora en el control motor y en los sistemas sensoriales

La *integración sensorio-motora* es el conjunto de relaciones entre los sistemas sensoriales y motores en todos los niveles de organización. La integración sensorio-motora es una característica fundamental de la función motora. Por otro lado, los sistemas sensoriales requieren de la actividad motora en varios aspectos. Por ejemplo, es usual que los organismos enfoquen sus *órganos sensoriales*, de la vista, la audición, el olfato o el tacto, para facilitar la detección, la fijación y el seguimiento de los estímulos.

1.1. La integración sensorio-motora en el control motor

La integración sensorio-motora en el control motor permite el ajuste de los mecanismos de control motor. A fin de que la postura o los movimientos sean posibles, no sólo son necesarios efectores musculares que ejecutan las acciones de sostén y desplazamiento, sino también sensores que indiquen que las fuerzas se ejercen con las magnitudes y en las direcciones adecuadas. El control del movimiento requiere fundamentalmente de dos formas de información sensorial: a) La *exteroceptiva*, como la visión a fin de proveer información espacial, o de la ubicación y movimiento de los objetos. b) La *propioceptiva*, a fin de proveer información acerca de la posición del cuerpo respecto a la fuerza de gravedad, disposición de los segmentos del cuerpo, ángulación de las articulaciones, longitud y tensión de los músculos, etc.

Estas formas de información sensorial están involucradas de varias maneras en los diferentes niveles de control motor. Los exteroceptores y propioceptores actúan en la etapa de

planificación y del acto motor, antes del inicio del movimiento, informando a las estructuras cerebrales (por ejemplo corteza cerebral, cerebelo), acerca de los objetos externos y la situación del cuerpo corporal. También actúan en la fase de ejecución del movimiento, informando a los distintos niveles del sistema motor sobre las consecuencias de la acción motora que se está realizando.

La información sensorial es utilizada en circuitos reflejos en los que el movimiento se acompaña de cambios en la información sensorial, la cual realimenta al control reflejo, ajustando el movimiento al nivel sensorial deseado. El concepto de *realimentación* se refiere a que el resultado de una acción es informado, por medio de receptores y a través de una vía aferente, a un centro motor. En el caso de los reflejos espinales, por ejemplo, la realimentación conduce información de la acción motora desde los receptores hacia al centro reflejo, para de esta forma ajustar el grado de contracción muscular.

En el mismo músculo esquelético se han desarrollado formaciones musculares que constituyen órganos de sensibilidad corporal; en el músculo los *husos neuromusculares* son receptores complejos de estiramiento muscular que incluyen fibras musculares (*intrafusales*) para diferenciarlas de las restantes o (*extrafusales*), y en los tendones los *órganos tendinosos de Golgi* son sensores del acortamiento muscular.

En mecanismos de control motor de mayor complejidad la información sensorial es requerida para organizar, planificar e iniciar el movimiento. La visión y la audición permite la ejecución de respuestas complejas como la de orientación y defensa; el sentido del equilibrio dado por propioceptores en el *laberinto* participan del control de la postura y de la mirada; el conjunto de propioceptores de músculos, tendones y articulaciones, participan del control de la postura y de los movimientos.

En el movimiento voluntario, la corteza de asociación del lóbulo parietal (que recibe información de los sistemas sensoriales que contribuyen a la representación de la posición del cuerpo en el espacio: visión, audición y sensaciones corporales), se activa antes que las cortezas motoras.

La información sensorial somática se integra con los mecanismos de control motor en todos los niveles de organización del SNC. La visión cumple también importantes

contribuciones al control motor: Participa del mantenimiento de la postura y el equilibrio, y de la ejecución de distintos tipos de movimientos. En la ejecución voluntaria y consciente de movimientos complejos aprendidos, los sistemas de percepción visual y de planificación motora están íntimamente relacionados.

2. Respuestas de neuronas de la corteza motora a la estimulación sensorial

Las neuronas de la corteza premotora se activan durante acciones dirigidas a objetivos, como los movimientos realizados para alcanzar y manipular un objeto, pero también se activan por estimulación de distintas modalidades sensoriales. La influencia de la información sensorial a la corteza motora podría facilitar la actividad motora y permitir la traducción de la información sensorial en acciones. Por ejemplo, cuando un objeto es visto, sus propiedades visuales pueden activar los esquemas motores necesarios para alcanzarlo y manipularlo. La descarga de potenciales de acción de neuronas de la corteza motora asociada a la estimulación sensorial se conoce como *sintonización sensorio-motora*. Estas neuronas sensorio-motoras de la corteza cerebral pueden diferenciarse principalmente en visuales (visuo-motoras), auditivas (audio-motoras) y somatosensoriales.

3. El sistema de neuronas espejo

Además de las neuronas visuo-motoras que descargan por la visión de objetos, se han identificado una variedad de neuronas en la corteza motora que descargan cuando el individuo observa acciones dirigidas a objetos. Estas neuronas se caracterizan por codificar las acciones observadas en otro individuo como las realizadas por el propio individuo. Por este motivo estas neuronas han sido denominadas *neuronas espejo*. Para que la descarga de las neuronas espejo sintonice con los estímulos visuales, es necesario que exista una interacción entre el objeto y la acción realizada por el individuo.

Las neuronas espejo fueron originalmente identificadas mediante el registro de potenciales unitarios con microelectrodos en una región de la corteza premotora (ventral anterior o área F5), del mono macaco. Estas neuronas codifican aspectos relacionados con

acciones realizadas principalmente con la parte distal de las extremidades, tales como asir, levantar, y manipular objetos. La característica funcional que define a las neuronas espejo es que la descarga de potenciales unitarios se activa en sintonía tanto por la observación de una acción cuando es realizada por otro individuo, como por ejecución de la acción misma por el individuo que la realiza. Por ejemplo, el disparo de estas neuronas ocurre en dos circunstancias: cuando el individuo observa a otro individuo asir un cacahuete, y cuando el individuo efectúa la acción de asir un cacahuete.

Investigaciones adicionales han identificado neuronas espejo en el lóbulo parietal inferior, por lo que se considera que este sistema forma un circuito que excede a la corteza premotora.

La descarga de las neuronas espejo presenta cierta somatotopía según la acción de tomar un objeto se realice con una extremidad o con la boca. Existen además categorías específicas de neuronas espejo, por ejemplo las neuronas espejo de categoría audiovisual, que son las que se activan no sólo cuando el primate observa una acción realizado por otro individuo, sino también cuando el mono escucha sonidos relacionados con la acción. La activación de estas neuronas a estímulos auditivos es también específica a un tipo de sonido, por ejemplo la rotura de un cacahuete y, además a la realización del acto que produce ese sonido.

3.1. Las neuronas espejo y la comunicación entre individuos

Otra categoría de neuronas espejo llamados *neuronas de comunicación* se activan en forma específica por la observación de movimientos de la boca de otro individuo que corresponden a gestos de comunicaciones de los primates. El sistema de neuronas espejo puede ser la base de otros aspectos de la comunicación, sea ésta intencional o no: Un gesto realizado por un individuo que es observado por otro individuo, puede activar el circuito neural que codifica el esquema de la acción, que incluye el objetivo de la acción. La actividad perceptual del observador puede permitirle comprender el significado del gesto del emisor ya que en ambos casos, el actor y el observador del mensaje tienen un código en común. En este contexto el gesto se traduce en mensaje y la interacción entre actores en una forma de comunicación.

Se considera que cuando el mono observa las acciones de otro individuo, la activación del esquema motor de la acción no conduce a la realización de movimientos, sino a la comprensión de esa acción. La comprensión de la acción por el observador puede efectuarse porque la información visual accede a la corteza motora del observador y activa la codificación de una acción similar en el observador. La asociación de los aspectos visuales de la acción observada y la interacción con las acciones propias del observador le permiten a éste *realizar las inferencias*” acerca de la intención de la acción observada.

A partir de ello, el sistema de las neuronas espejo, constituiría uno de los mecanismos involucrados en la comprensión del significado de las acciones de otros individuos. Se plantean además otras hipótesis que vinculan el sistema de neuronas espejo con la codificación de habilidades del comportamiento aprendidas, la capacidad de imitación de los humanos, el comportamiento social, la formación y comprensión de conceptos abstractos, la comunicación y el lenguaje.

3.3. Aspectos evolutivos del sistema de neuronas espejo

Varios factores pudieron haber actuado como presiones de selección para la selección del sistema de las neuronas espejo: Por un lado, los animales deben entender la finalidad de las acciones de otros individuos para poder sobrevivir. Además, la comprensión de las acciones de otros individuos favorece la actividad en conjunto de los individuos sociales. Desde el punto de vista evolutivo, es posible que la comunicación intencional haya sido un desarrollo tardío de mecanismos de comunicación no intencional, basado en la comprensión de las acciones entre individuos. En el caso de los seres humanos, el aprendizaje por imitación que depende de la observación de las acciones hechas por otros individuos es una facultad básica para la cultura.

3.4. El sistema de las neuronas espejo y el origen del lenguaje

Aunque no es posible hacer una reconstrucción de cómo el lenguaje apareció en la evolución, algunas evidencias apoyan la hipótesis de que el lenguaje humano pudo haberse desarrollado a partir de formas de comunicación gestual. A favor de esta hipótesis, se han

encontrado homologías consistentes entre primates no humanos y humanos en los mecanismos del cerebro responsables del control de las extremidades superiores y de los movimientos faciales, que permiten a ambas especies la posibilidad de generar un repertorio amplio de gestos relacionados con la comunicación. En los primates existen dos subcategorías de neuronas espejo de acuerdo a su activación por la observación de gestos comunicativos realizados por otros individuos, y por la audición de los sonidos de acciones. Estas propiedades de las neuronas espejo podrían constituir el sustrato de aspectos más sofisticados de la comunicación. Estas consideraciones son plausibles si se tiene en cuenta la homología anatómica y funcional entre la región F5 de la corteza premotora de los monos y el área de Broca (área 44 de Broadman) en los humanos. Varios componentes del lenguaje humano, incluyendo algunos aspectos de la fonología y la sintaxis, puede ser incorporados dentro de las propiedades de organización del sistema de neuronas espejo. Por consiguiente, un mejor conocimiento de este sistema podría esclarecer acerca de la forma de evolución del lenguaje.

En los chimpancés el repertorio gestual se utiliza a menudo en asociación con vocalizaciones utilizadas como llamadas a otros individuos. En los humanos varias observaciones sugieren la existencia de un acoplamiento similar: a) Los gestos de las extremidades suelen acompañar a la producción del lenguaje; b) los lenguajes de signos tienen la misma propiedades esenciales que el lenguaje hablado, c) la ejecución o la observación de las acciones de la mano afecta tanto a la apertura de los labios y el sonido de emisiones durante la producción de sílaba de la ejecución o la observación de agente, respectivamente, y d) durante la producción del habla existe activación de áreas cerebrales no específicas del lenguaje, particularmente del sistema del motor. En síntesis, las capacidades del sistema motor de controlar acciones dirigidas a metas, por un lado, y las relaciones entre el sistema motor y el sistema de la percepción de las acciones y de los gestos de otros individuos, por otro lado, podrían haber desempeñado un papel primario en la aparición de los complejos mecanismos sensorio-motores relacionados con las facultades lingüísticas.

3.5. El sistema de las neuronas espejo en los seres humanos

En los seres humanos, las neuronas espejo han sido identificadas utilizando varias técnicas no-invasivas tales como la electro-encefalografía (EEG) y la magnetoencefalografía (MEG). Es sabido que movimientos activos de un individuo, tales como extender o flexionar la mano se asocian con la desincronización de los ritmos cerebrales en áreas de corteza cerebral. Una desincronización similar se ha comprobado por la observación del individuo de acciones realizadas por otro individuo.

Estudios de imágenes cerebrales por resonancia magnética funcional (fMRI), muestra que el incremento en el flujo sanguíneo regional que se observa en forma correlativa a la observación o la realización de acciones, involucra un circuito que incluye áreas frontales, parietales, temporales y occipitales de la corteza cerebral. Las regiones con aumento de señal de fMRI son la porción rostral del lóbulo parietal inferior, la porción inferior de la circunvolución precentral y la parte posterior de la circunvolución frontal inferior (área 44 de Broadman). Otras regiones que se activan durante la observación de acciones realizadas por otros individuos, son la corteza premotora dorsal y el sector de la circunvolución frontal inferior que corresponde al área 45 de Broadman. Se considera que en los seres humanos las zonas cerebrales mencionadas pudieran corresponder con las regiones equivalentes del sistema de las neuronas espejo en primates no-humanos.

La ubicación del sistema de neuronas espejo en la encrucijada entre las áreas de la corteza cerebral en las que se procesan la información vinculada con orientación espacial, visión y audición, facilitaría la integración de las distintas modalidades sensoriales que se requieren para la realización de acciones complejas aprendidas. Los *engramas motores*, clásicamente postulados como mecanismos independientes de la codificación de las *praxias* (acciones adquiridas por aprendizaje), tendrían una existencia real como funciones complementarias de sistema de neuronas espejo cuyo centro se localiza en la circunvolución supramarginal ubicada en el lóbulo parietal inferior izquierdo.

Por medio de la estimulación magnética trans-craneana en el área de corteza motora izquierda se pueden obtener *potenciales evocados motores* (PEM) en el registro electromiográfico (EMG) de sujetos voluntarios sanos. Utilizando esta técnica es posible evaluar el grado de excitabilidad de la corteza cerebral durante la observación de acciones realizadas por otro individuo. Los resultados mostraron que la excitabilidad de la corteza motora

aumenta tanto por la observación de acciones transitivas (sobre objetos) e intransitivas (no dirigidas a objetos).

Estos estudios muestran que el sistema de las neuronas espejo en los seres humanos tiene la capacidad de replicar internamente acciones realizadas por otros individuos aún cuando estas acciones no tienen un objetivo aparente. El hecho que las acciones realizadas por otros individuos activan la red neuronal que es utilizada para replicar las acciones observadas, sugiere la posibilidad de que el sistema de las neuronas espejo en los humanos esté implicado en el aprendizaje por imitación.

A partir de la integración de la información sensorial y motora, el sistema de neuronas espejo podría también constituir el circuito de codificación de otros tipos de información, como el de conceptos abstractos y el uso de metáforas, lo que es una capacidad especial del ser humano.

3.6. El sistema de las neuronas espejo en los seres humanos y las praxias

Es sabido que el lóbulo parietal inferior desempeña un papel relevante en el procesamiento de las entradas visuales y en control motor de las extremidades superiores. Se ha propuesto que las praxias normales de las extremidades estarían mediadas por el sistema de neuronas espejo localizada en el lóbulo parietal inferior. La naturaleza del sistema de neuronas espejo en el lóbulo parietal parece predisponer al enlace de movimientos individuales para formar una secuencia del acto, facilitando así la ejecución coordinada y fluida de una acción compleja. La mayoría de las neuronas espejo que disparan sintonizadas con las acciones en la circunvolución supramarginal del lóbulo parietal inferior, no lo hacen en respuesta a un movimiento aislado, sino en respuesta a una sucesión de movimientos combinados para producir una acción compleja. La lesión de esta región del cerebro en humanos, generalmente en el hemisferio izquierdo, se asocia con frecuencia al trastorno neuropsicológico conocido como apraxia ideomotora.

4. La cognición como propiedad emergente de la integración sensorio-motora

De acuerdo a algunas versiones acerca de los mecanismos cerebrales de representación de los conceptos (hipótesis de la *representación a-modal de la cognición*), las representaciones conceptuales son codificadas en forma cualitativamente distinta a los estados o eventos concretos del mundo real, (*representación simbólica o abstracta*), y en áreas cerebrales enteramente separadas de los sistemas sensoriales y motor. Por ejemplo, la representación a-modal del color de un objeto en la ausencia de ese objeto está situada en un sistema neural que es distinto al sistema de codificación neural de los objetos concretos de los cuales el concepto de color pudo haberse originado. Esta versión de las representaciones de los conceptos conlleva algunos problemas lógicos o epistemológicos, por ejemplo la necesidad de explicar cómo los estados perceptivos se convierten en símbolos a-modales.

En otro extremo se encuentra la hipótesis de la *cognición corporizada o encarnada*, según la cual el aprendizaje y utilización de los conceptos se realiza en la forma de una *simulación* de eventos sensoriales y motores. A favor de esta hipótesis, además de su parsimonia, existe evidencia empírica. Por ejemplo, varios estudios con técnicas de imágenes cerebrales en sujetos humanos normales han demostrado que los sistemas sensoriales y motores son activados durante el aprendizaje y uso de conceptos. Los resultados de estos estudios se han interpretado como indicativos de que el procesamiento semántico, y otros aspectos de la cognición, se corporizan en una forma inter-modal de integración sensorio-motora. La hipótesis de la cognición corporizada afirma que la actividad psicológica transcurre en situaciones concretas del mundo real, y que las condiciones del entorno contribuyen a la actividad apropiada del individuo. En esta perspectiva, la codificación de las representaciones conceptuales resultaría de mecanismos de integración sensorio motora a nivel neural, vinculados a la acción del individuo en el ambiente natural.

Bibliografía

Aziz-Zadeh, L.; Wilson, S.M.; Rizzolatti, G.; Iacoboni, M. (2006). *Congruent embodied representations for visually presented actions and linguistic phrases describing actions*. Current Biology, 16: 1818-1823.

- Barsalou, L.W. (1999). Perceptual symbol systems. *Behavioral and Brain Sciences*, 22: 577-660.
- Chong, T.J.; Cunnington, R.; Williams, M.A.; Kanwisher, N.; Mattingley, J.B. (2008). *fMRI Adaptation Reveals Mirror Neurons in Human Inferior Parietal Cortex*. *Current Biology* 18: 1576-1580.
- Fogassi, L.; Ferrari, Pier, F. (2007). *Mirror Neurons and the evolution of embodied language*. *Current Directions in Psychological Science*, 16: 136-141.
- Fogassi, L., Ferrari, P.F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F., and Rizzolatti, G. (2005). *Parietal lobe: From action organization to intention understanding*. *Science*, 308: 662-667.
- Glenberg, A.M.; Kaschak, M.P. (2002). *Grounding language in action*. *Psychonomic Bulletin Reviews*, 9: 558-565.
- Glenber, A.M. (2006). *Naturalizing Cognition: The Integration of Cognitive Science and Biology*. *Current Biology*, 16: 801-804.
- Rizzolatti, G; Craighero, L. (2004). *The mirror-neuron system*. *Annual Review of Neuroscience*, 27: 169-192.
- Shapiro, L. *The Mind Incarnate*. The MIT Press. Cambridge. 2004.

