

Sobre la función probable de los distintos tipos de órganos nerviosos terminales aferentes en los músculos

POR

J. F. FULTON y J. PI SUÑER BAYO

Un músculo extensor, intacto, de animal descerebrado presenta, cuando se le une a un galvanómetro, series irregulares de débiles corrientes de acción, como indicaron ya Dusser de Barenne (7) y Buytendijk (4). Si el tendón de este músculo se separa de su inserción anatómica, quedando así en condiciones de contraerse sin resistencia alguna, no se observan ya las corrientes de acción a que nos hemos referido (9, 10 y 11), a menos que la cabeza del animal esté colocada en rotación hacia el lado del músculo observado (16). Cuando este músculo sufre una tracción, por ligera que sea, reaparecen las corrientes de acción. Si ahora excitamos este músculo estirado, dando lugar a series de reflejos rotulianos, observaremos la presencia de corrientes de acción más intensas al principio de cada contracción refleja. Durante la contracción no se observan las corrientes irregulares, pero inmediatamente de iniciarse la relajación muscular reaparecen (fig. 1). El tiempo de reaparición de las respuestas eléctricas depende del acortamiento que haya sufrido el músculo en la contracción refleja; así, en un experimento en que el músculo sufrió un acortamiento de 0'05 mm., reaparecieron a mitad de la relajación, pero en otro en que el acortamiento fué de 0'02 mm., no se observan casi hasta el final de aquélla. La primera corriente de acción que aparece en la relajación es relativamente intensa, comparada a las que la siguen, y precede a un segundo salto en el registro mecánico de la contracción. Esta segunda onda (24 y 3) ha sido atribuída a una respuesta final miotática (3 y 10) y se observa constantemente en los reflejos tendinosos en preparaciones de animales descerebrados. Después de esta

segunda onda se observan de nuevo las oscilaciones galvanométricas propias de los músculos antigrávidos en los animales descerebrados (fig. 1). Vamos a intentar una interpretación de estos fenómenos.

Al discutir el problema de los reflejos tendinosos y los receptores de los reflejos de tracción deben precisarse dos casos distintos, según las condiciones mecánicas del músculo : 1.º, músculos en los cuales la tensión está aumentada de manera pasiva por una fuerza tractora aplicada al tendón, y 2.º, músculos en los cuales la tensión está aumentada por contracción activa. Si la tensión fuera el estímulo adecuado para los órganos terminales aferentes responsables de estas reacciones miotáticas, su aumento, por cualquiera de las dos causas, provocaría el reflejo «miotático». Si esto fuera cierto, los receptores musculares productores de estos reflejos deberían estar colocados «en serie» (fig. 2) con los elementos que sostienen la tensión (ejemplo, los órganos terminales en los tendones). Pero nuestras observaciones indican que la contracción activa de un músculo previamente sometido a tracción aparentemente suprime o «separa» el estímulo de los receptores de tracción, ya que durante el curso de la contracción activa desaparecen las corrientes de acción que en buena lógica (10 y 8) se asocian a los reflejos producidos por este tipo de receptores. Es verosímil, pues, que los elementos sensoriales estén colocados, no en serie, sino «paralelamente» a las fibras activas musculares (fig. 3). Los términos «en serie» y «en paralelo» que expresan con claridad la concepción teórica de la localización de los órganos terminales según nuestra hipótesis, nos fueron sugeridos por el doctor Hallowell Davis, a quien debemos expresar, una vez más, nuestro agradecimiento por su valiosa colaboración en todo momento.

Las figs. 2 y 3 aclararán mejor estos conceptos; en la fig. 3 el huso sensitivo es estimulado por la tracción y da lugar al reflejo correspondiente en las fibras musculares *a* y *b*, pero cuando estas fibras se contraigan de manera activa, ellas mismas preservan a *s* de una nueva estimulación, sosteniendo la tensión que pudiera aplicarse. Cuando *a* y *b* empiecen a relajarse, parte de la fuerza tractora actúa nuevamente sobre *s*, que es estimulado por ello, y se inician de nuevo los fenómenos observados con anterioridad a la contracción activa muscular. De esta manera puede explicarse la producción de los reflejos tendinosos y los reflejos de tracción.

Cuando el músculo está sometido a una tensión inicial moderada, algunos de estos órganos aferentes de la sensibilidad a la tensión son estimulados de tiempo en tiempo y se producen las corrientes de acción irregulares observadas en los músculos «tónicos» (7). Cuando se produce el reflejo tendinoso, un gran número de estos organitos sensitivos quedan sin su estímulo específico por la contracción activa del músculo,

que sostiene sobradamente la leve tensión inicial; pero al sobrevenir a relajación, es la misma palanca del miógrafo que da lugar a una tracción sobre el músculo, estimulando los órganos terminales que hemos supuesto paralelamente a las fibras y produciendo la segunda onda, o apéndice miotático de la contracción refleja, con su correspondiente corriente de acción. La aplicación de un estímulo eléctrico ipsilateral de intensidad adecuada puede inhibir esta segunda onda miotática sin inhibir el reflejo tendinoso (3 y 10). La corriente de acción asociada a esta segunda onda también desaparece; el descenso del miógrafo en la relajación, hasta un nivel inferior al anterior al reflejo, demuestra la existencia de un substráctum tónico previo al que se sumó la contracción por reflejo tendinoso. Este substráctum (contracción tónica) se debe, en gran parte, al reflejo de tracción (15 y 10) como respuesta continua a una tracción constante. El reflejo tendinoso, según esta interpretación, sería una manifestación breve e intensa (15 y 10) de esta misma contracción latente.

Al intentar relacionar estas observaciones con los conocimientos morfológicos concernientes a las terminaciones nerviosas aferentes en los músculos, encontramos varios hechos sugestivos.

Los órganos terminales musculares pueden dividirse en dos grupos: a) Los dispuestos «en serie» con las fibras contráctiles; su excitante específico es, seguramente, la tensión, activa o pasiva, y envían a los centros nerviosos datos relacionados con sus alteraciones. De este grupo los más importantes son los órganos de Golgi, que se encuentran con mayor abundancia en las regiones tendinosas y aponeuróticas próximas a la inserción de las fibras musculares. b) Órganos dispuestos «paralelamente», correspondientes a los que hemos esquematizado en la fig. 3. Son, principalmente, los husos musculares de Kühne. A éstos atribuímos, con un fuerte apriorismo, las respuestas llamadas miotáticas, y entre ellas, como caso particular, las mal llamadas tendinosas (rotuliano, etc.).

En primer lugar, estos reflejos, por los órganos «paralelos», pueden ocurrir independientemente de la existencia de tendón en la preparación, y puede seccionarse éste sin observar alteración alguna en la respuesta (24). Podemos, pues, excluir, como productoras de este tipo de reflejo, las terminaciones propias de los tendones; de los órganos situados entre las fibras contráctiles los más comunes son los husillos, encontrándose también otro tipo, descrito por Regaud y Favre (20), al que se podría atribuir, asimismo, esta función. Sherrington (21) ha afirmado que las propiedades y la morfología de los husillos se adaptan a una sensibilidad mecánica, y especialmente a la tracción. Los husillos son largos y parecen aptos para ser estimulados por cualquier fuerza que

tienda a aumentar todavía más su longitud : nosotros mismos hemos observado que una presión ejercida en sentido transversal al eje del músculo (tal como la producida por la presión entre dos dedos) da lugar a una respuesta refleja muy parecida al reflejo tendinoso, cuando se inicia bruscamente, y a los reflejos de tracción, cuando es gradual. Posteriormente a estas observaciones, el doctor Denny-Brown, de Oxford, nos ha comunicado particularmente los mismos resultados, obtenidos por él. La explicación de este fenómeno podría hallarse en el alargamiento que sufre la masa muscular, de volumen invariable, al disminuir por la presión su diámetro transversal.

Otras observaciones abonan, también, la hipótesis : el brevísimo tiempo de latencia de estos reflejos, por ejemplo (véase especialmente Jolly (14). Es tan breve, que es necesaria una velocidad de conducción de 80 a 100 m. por segundo para poderse producir, en el tiempo observado, el reflejo. Las fibras aferentes son de varios diámetros (21 y 22), y es un hecho conocido, por las investigaciones de Gasser y Erlanger (12), que las fibras de mayor diámetro son más rápidamente conductivas. En consecuencia, es de una gran importancia, para asegurar esta velocidad de conducción necesaria, el diámetro de las fibras nerviosas, y no debemos olvidar que los husillos son, de todas las terminaciones nerviosas aferentes, las que se unen a fibras de mayor diámetro (21). Las terminaciones servidas por fibras de 3 ó 4 micras de diámetro no pueden ser en manera alguna productoras de este tipo de reflejos, ya que su velocidad de conducción, medida por medio del oscilógrafo (12), excluye en absoluto esta posibilidad.

Unas palabras sobre la distribución de los husos de Kühne en los distintos músculos del cuerpo humano. Se han descrito en casi todos los músculos de las cuatro extremidades, pero son más abundantes en los más distales (20 y 22). No se encuentran en los músculos extrínsecos de los ojos (22) ni en los músculos de la expresión (20 y 22), pero son en cambio muy abundantes en los músculos de la masticación. Es significativo que los músculos que carecen de husillos sean los que no están afectados, o lo están muy poco por la gravedad, y los que sufren menos excitaciones por tracción. No está en contradicción con esta tesis el hecho de que los músculos de los grupos extensores presenten también husos, ya que estos músculos, en determinadas condiciones, dan perfectas respuestas a la tracción activa (2 y 17) y su tracción pasiva produce siempre reflejo (6 y 10).

Puede afirmarse, al discutir esta tesis, que la ausencia de corrientes de acción durante el tiempo de duración del reflejo es debida a la autoinhibición durante la contracción muscular. La contracción activa es capaz de producir efectos autoinhibitorios (6 y 10, cap. xvii), y,

evidentemente, esto puede ser responsable de la desaparición de las corrientes de acción, pero es difícil de explicar, únicamente por este mecanismo de la inhibición, la reaparición de las corrientes de acción durante el período de relajación muscular y la variación del tiempo de esta reaparición según el acortamiento permitido al músculo por la distancia de sus puntos de fijación. Debe decirse, además, que las corrientes de acción desaparecen también cuando el músculo se conecta con la palanca isométrica por debajo de su tendón, con lo cual el efecto no puede atribuirse a los órganos sensitivos tendinosos, presentes por encima del punto de fijación.

Byrnes ha observado inflamaciones de los husos sensitivos en la parálisis agitante, y en esta enfermedad se conservan casi siempre los reflejos del tipo del rotuliano. Debe pensarse, de todas maneras, que la degeneración que describe Byrnes no es completa, y además el proceso patológico no debe atacar con probabilidad la totalidad de los husillos, asegurando los no atacados la persistencia del reflejo.

Puede criticarse nuestra hipótesis todavía desde muchos puntos de vista, por ejemplo, que la contracción activa puede estimular los husos de Kühne por compresión lateral. Sólo podemos decir que, hasta ahora, no hay evidencia de que la excitación ocurra por el mecanismo descrito, pero no hay nada, tampoco, que excluya esta posibilidad, que, por muchos motivos, parece la más lógica.

Las terminaciones tendinosas. — ¿Qué función debe asignarse a los órganos terminales del sistema nervioso colocados «en serie», con los constituyentes activos del músculo? Hemos sugerido ya la posibilidad de que sean estimulados por la tensión y manden a los centros nerviosos datos sobre la tensión activa o pasiva en el músculo. Una de las propiedades más significativas de los tendones es el dolor que produce su presión. Otras clases de sensaciones son, además, captadas por los órganos tendinosos; así, los músculos oculares, que carecen de husos y son, en cambio, muy ricos en órganos de Golgi. La delicadísima acomodación ocular se hace de manera inconsciente, y solamente en los casos de espasmo o fatiga sobreviene el dolor, a veces originado en los músculos vecinos. Es posible que cuando los estímulos que reciben estas terminaciones son moderados, no sean suficientes para producir el dolor, pero lo sean ya para dar lugar a la respuesta refleja adecuada, y un aumento considerable, anormal, en el estímulo sea lo que produzca el dolor, actuando sobre el mismo tipo de terminaciones.

La demostración de que las terminaciones nerviosas de los tendones y las aponeurosis dan lugar a inhibiciones musculares, la debemos a Sherrington (23, pág. 150), quien observó en el músculo vastocrural

derecho, en un animal descerebrado, pasando un objeto romo por el punto de inserción del músculo, cerca del fémur, elongaciones parciales, que interpretó como inhibiciones reflejas, y demostró posteriormente eran producidas por excitación de terminaciones inhibitorias pertenecientes al mismo músculo. Otra observación que demuestra también la existencia de autoinhibidores es la estimulación farádica del cabo central de una de las ramas de los nervios del cuádriceps, que da lugar (de manera similar) a una inhibición refleja de la parte de músculo restante (22 y 10). Nosotros hemos obtenido inhibición de la rigidez por compresión de un tendón recién aislado, lo que demuestra, una vez más, la existencia de terminaciones inhibitorias en el tendón, y uno de nosotros (Fulton) ha publicado una serie de casos clínicos con clonus de la rodilla, inhibido por la percusión del tendón de Aquiles. Debe recordarse, además, que los clínicos interpretan como signo de degeneración de las raíces posteriores la insensibilidad de una presión enérgica sobre el mismo tendón.

Instituto de Fisiología de
la Harvard Médical School.

BIBLIOGRAFÍA

1. *Adrián, E. D., e Y. Zotterman*, Journ. Physiol., LXI, 151; 1926.
2. *Asayama, C.*, Quart. Journ. Exper. Physiol., IX, 265; 1915.
3. *Ballif, L., J. F. Fulton y E. G. T. Liddell*, Proc. Roy. Soc., xcviii B, 589; 1925.
4. *Buytendijk, F. J. J.*, Zeitschr. f. Biol., LXI, 35; 1912.
5. *Byrnes, C. M.*, Arch. Neurol. and Psychiat., XV, 407; 1926.
6. *Cooper, S., y R. S. Creed*, Journ. Physiol., LXII, 273; 1927.
7. *Dusser de Barenne, J. G.*, Zentralbl. f. Physiol., XXV, 334; 1911.
8. *Forbes, A., y M. Cattell*, Ibid., LXX, 140; 1924.
9. *Fulton, J. F.*, Proc. Soc. Exper. Biol. and Med., XXIII, 700; 1926.
10. *Fulton, J. F.*, Muscular contraction and the reflex control of movement. Baltimore : The Williams & Wilkins Co., 644 págs.; 1926.
11. *Fulton, J. F., y E. G. T. Liddell*, Proc. Roy. Soc., xcviii B, 577; 1925.
12. *Gasser, H. S., y J. Erlanger*, Ibid., LXXV, 522; 1927.
13. *Head, H.*, Studies in neurology. Oxford : University Press., 2 vols., 862 págs.; 1920.
14. *Jolly, W. A.*, Quart. Journ. Exper. Physiol., IV, 67; 1910.
15. *Liddell, E. G. T., y C. S. Sherrington*, Proc. Roy. Soc., xcvi B, 212; 1924. Ibid., xcvii B, 267; 1925.
16. *Pi-Suñer, J., y J. F. Fulton*, American Journal of Physiology. En prensa; 1928.
17. *Pi-Suñer, J., y J. F. Fulton*, Id. id., LXXXIII, 548; 1928.
18. *Ranson, S. W.*, The anatomy of the nervous system, 2nd ed., Philadelphia, Saunders, 412 págs.; 1925.
19. *Ramón y Cajal, S.*, Histologie du Système nerveux de l'homme et les

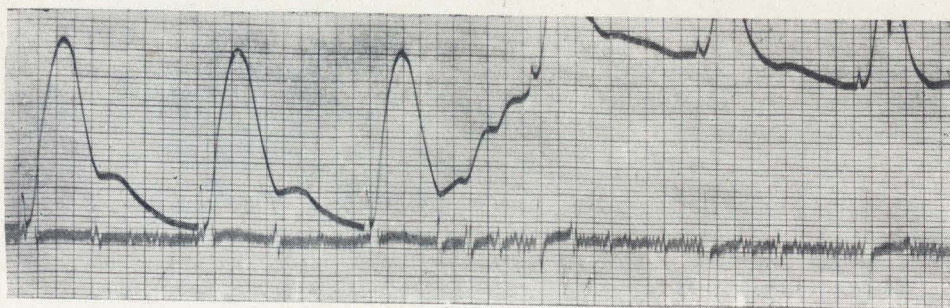


Fig. 1

Serie de reflejos en un gato descerebrado con la cabeza girada hacia el lado del cuádriceps observado (v. 16)

Trazado superior, miógrafo. Trazado inferior, cuerda del galvanómetro. Línea horizontal gruesa-tensión = 0. La flecha indica el momento de aplicación de un choque eléctrico de cierre sobre el ciático del mismo lado. Líneas verticales: tiempo en 0'02 segundo. Obsérvese la inmovilidad relativa de la cuerda durante la contracción refleja, la segunda contracción, menor (al final de la relajación), y la corriente de acción que la acompaña.

Figura 2. — Las terminaciones sensitivas *S* están dispuestas «en serie» con las fibras contráctiles *a* y *b*. En estas condiciones, cualquier tensión, activa o pasiva, excitará *S* indiferentemente.

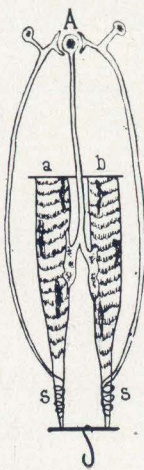


Fig. 2

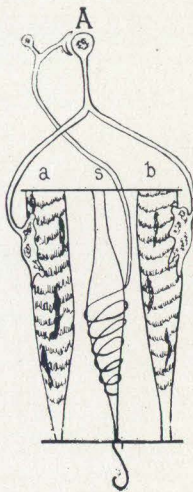


Fig. 3

Figura 3. — Las terminaciones sensitivas *S* están dispuestas «paralelamente» a las fibras *a* y *b*.

A) Célula del asta anterior medular.

- vertébrés, 2 ts., XIV + 986 págs. Paris : Maloine, 1909; 933 + [4] páginas; 1911.
20. *Regaud, C., y Favre*, Les terminaisons nerveuses et les organes nerveux sensitifs de l'appareil locomoteur (Dispositifs nerveux kinesthésiques), 140 págs. Publicado anteriormente en el vol. I de la Rev. gén. d'hist. Lyon & Paris : A. Storck & Cie., 1904.
 21. *Sherrington, C. S.*, Journ. Physiol., XVII, 211; 1894.
 22. *Sherrington, C. S.*, The muscular sense. *Sharpey-Schafer's*, Text-book of physiology, II, 1002; 1900.
 23. *Sherrington, C. S.*, Quart. Journ. Exper. Physiol., II, 109; 1909.
 24. *Sherrington, C. S.*, Brain, XXXVIII, 191; 1915.

Publicado en *The American Journal of Physiology*, LXXXIII, 554-562; 1928.