

Fundamentos de Neurociencia Conductual

Garikoitz Azkona Mendoza
Maider Muñoz Culla
Eider Pascual Sagastizabal
Garikoitz Beitia Oyarzabal
Oscar Vegas Moreno

eman ta zabal zazu



Universidad
del País Vasco

Euskal Herriko
Unibertsitatea

Fundamentos de Neurociencia Conductual

eman ta zabal zazu



Universidad
del País Vasco

Euskal Herriko
Unibertsitatea

CIP. Biblioteca Universitaria

Fundamentos de neurociencia conductual [Recurso electrónico] / Garikoitz Azkona Mendoza ...[et al.]. – Datos. – [Leioa] : Universidad del País Vasco / Euskal Herriko Unibertsitatea, Argitalpen Zerbitzua = Servicio Editorial, [2022]. – 1 recurso en línea : PDF (143 p.). – (Unibertsitateko Eskuliburuak = Manuales Universitarios)

Modo de acceso: World Wide Web.

ISBN: 978-84-1319-426-4.

1. Neurociencias. 2. Sistema nervioso. 3. Psicobiología. I. Azkona Mendoza, Garikoitz, coautor.

(0.034) 612.8

(0.034) 159.929

Índice

Introducción	5
Unidad 1. Células del Sistema Nervioso: estructura y función	6
Tema 1. Introducción a la Psicobiología	7
Tema 2. Estructura general de la Neurona	11
Macromoléculas orgánicas	11
Organización general de la célula	17
Células del Sistema Nervioso	24
Cuestionario	29
Respuestas	34
Bibliografía	36
Unidad 2. Fisiología de la Neurona	37
Tema 1. Potencial de reposo y potencial de acción	39
Tema 2. Sinapsis	46
Cuestionario	53
Respuestas	57
Bibliografía	58
Unidad 3. Anatomía del Sistema Nervioso	60
Tema 1. Organización general del Sistema Nervioso. Principales divisiones. Vascularización cerebral. Meninges. Sistema ventricular	61
Tema 2. Medula espinal. Vías sensitivas y motoras. Tallo cerebral. Cerebelo. Implicación conductual	65
Tema 3. Diencefalo. Epitálamo, tálamo e hipotálamo. Conexiones funcionales y consideraciones comportamentales	74
Tema 4. La región subcortical. Ganglios basales. El cuerpo calloso, el fórnix y las comisuras blancas. El sistema límbico. Consideraciones conductuales	76
Tema 5. La corteza. Estudio histológico. Lóbulos cerebrales. Áreas funcionales. Lateralidad y dominancia hemisférica. Conexiones inter e intrahemisféricas. Integraciones superiores	79

Tema 6. Sistema Nervioso Periférico: estructura y divisiones	83
Cuestionario	87
Respuestas	89
Bibliografía	90
Unidad 4. Sistema Neuroendocrino	95
Tema 1. Las glándulas endocrinas como sistema de respuesta. Clasificación y mecanismos de acción. Regulación de la secreción hormonal.	96
Tema 2. Relaciones Sistema Nervioso-Sistema Endocrino. Hormonas trópicas. Neurohipófisis. Adenohipófisis	99
Tema 3. Eje hipotálamo hipofisario tiroideo. Hormonas de la glándula tiroidea. Efectos sobre la conducta	102
Tema 4. Eje hipotálamo-hipofisario-adrenal. La médula y la corteza adrenal. Función de las principales hormonas adrenales. Respuesta fisiológica de estrés. Implicaciones conductuales.	103
Tema 5. Eje hipotálamo-hipofisario-gonadal. Testículo y ovario. Principales hormonas gonadales y funciones fisiológicas. Implicaciones en el desarrollo y características sexuales. El ciclo menstrual. Efecto de las hormonas gonadales sobre la conducta sexual.	105
Tema 6. Otras glándulas. Epífisis. Páncreas y paratiroides. Hormonas principales	108
Cuestionario	109
Respuestas	111
Bibliografía	112
Unidad 5. Sistemas sensoriales y motores	115
Tema 1. Introducción a los sistemas sensoriales. Somestesia: estímulos y receptores. Vías somestésicas y proyección cortical	116
Tema 2. Sistema auditivo y equilibrio. Descripción anatomofisiológica. Psicofísica de la audición. Vías y centros auditivos. Sistema vestibular. Actividad postural	124
Tema 3. Sentidos químicos. El olfato: vías olfatorias y codificación de la información. El gusto: órganos receptores, vías y codificación de la información	126
Tema 4. La visión: el ojo y las vías ópticas. Codificación de la información	128
Tema 5. El sistema sensitivo-motor: Localización cerebral de los centros sensoriomotores	130
Cuestionario	137
Respuestas	139
Bibliografía	140

Introducción

Los apuntes que se presentan a continuación pretenden ofrecer al estudiante una guía para abordar la asignatura de Fundamentos de Neurociencia Conductual. Esta asignatura tiene como objetivo conocer las bases neurofisiológicas que subyacen a la conducta. Es, así, una materia básica para poder abordar el estudio del resto de las asignaturas que configuran el bloque o módulo formativo «Bases Biológicas de la Conducta» en la Facultad de Psicología de la *Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea* (UPV/EHU). Este módulo pretende que los estudiantes comprendan la relación comportamiento-sistema nervioso a través de las aportaciones que la neurociencia ofrece a la comprensión de la conducta humana, para poder así integrar esta perspectiva en la explicación del comportamiento y de los procesos mentales.

Este texto se divide en cinco unidades didácticas, siguiendo la misma estructura que presenta la asignatura de Fundamentos de Neurociencia Conductual que se imparte en el grado de Psicología de la UPV/EHU.

Unidad 1

Células del Sistema Nervioso: estructura y función

Competencias que se desarrollan

Conocer e identificar la organización estructural y funcional de las células del Sistema Nervioso.

Objetivos

El objetivo de esta unidad es, en primer lugar, presentar al estudiante el área de conocimiento de la Psicobiología, enfatizando su carácter plural y defendiendo un concepto amplio de la misma, lejos de cualquier reduccionismo explicativo del comportamiento. Dentro de esta área de conocimiento, la asignatura de Fundamentos de Neurociencia Conductual surge como un primer paso necesario en el estudio de las bases biológicas de la conducta. La asignatura se sitúa además en el contexto del plan de estudios de Psicología, y en relación con otras asignaturas de la misma área. En segundo lugar, otro objetivo de esta unidad es que los alumnos conozcan las células que componen el sistema nervioso describiendo la morfología de la neurona y de forma general, la función de cada una de las partes que la componen. Asimismo, se estudiará la estructura y función de las células de la glía. Esta unidad consta de dos temas teóricos y no incluye ninguna práctica.

Temas

1. Introducción a la Psicobiología. Aportaciones a la Psicología del estudio biológico de la conducta. Objetivos de la asignatura de Fundamentos de Neurociencia Conductual y su relación con otras disciplinas 7
2. Estructura general de la neurona. Trasporte axoplásmico. Tipos de neurona. Células gliales. La barrera hematoencefálica 11

Cuestionario 29

Bibliografía 36

Tema 1

Introducción a la Psicobiología

1. ¿Qué es la Psicobiología y cuál es su objeto de estudio?

Actualmente la Psicobiología se considera un área de conocimiento fundamental de la Psicología, y como tal, forma parte de todos los planes de estudio universitarios. La Psicobiología comparte con la Psicología su objeto de estudio: la conducta, y ha sido habitualmente definida como aquella parte de la Psicología que estudia las bases biológicas de la conducta. Comprender el comportamiento requiere atender a estos aspectos biológicos, y la Psicobiología es hoy quien aborda así el estudio de la conducta, siguiendo el método científico, y a través del gran número de disciplinas entre las que se encuentran: la etología, la psicofisiología, la genética de la conducta, la psicofarmacología, la neuropsicología, etc.

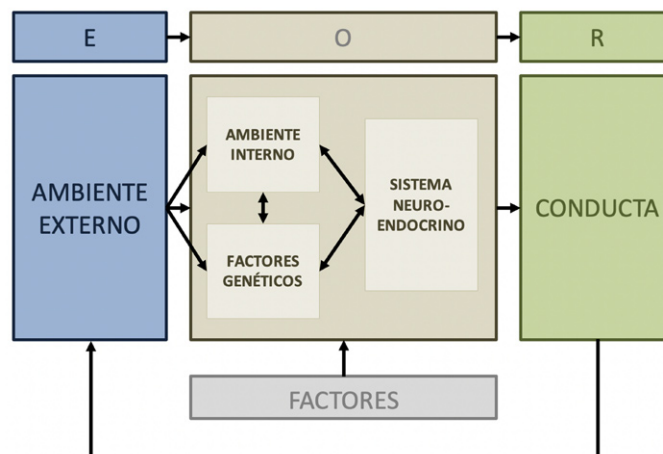


FIGURA 1.1
Representación esquemática del Sistema Complejo Adaptativo.
Imagen tomada de (Abril Alonso *et al.*, 2001)

La Psicobiología aborda, así, el estudio de la conducta desde una perspectiva biológica, ya que su interés fundamental son las bases biológicas del comportamiento. En las bases biológicas del comportamiento se sitúan, además del sistema neuroendocrino, otros niveles de organización en los que el organismo está inmerso, y que algunos autores denominan en conjunto: sistema complejo adaptativo (Figura 1.1). Siguiendo el paradigma propuesto por

Robert Woodworth: estímulo-organismo-respuesta (E-O-R), podríamos decir que la Psicobiología estudia las manifestaciones públicamente observables, así como los procesos mentales subyacentes (R) que tienen lugar cuando el sistema complejo adaptativo de un animal (O) se relaciona de manera activa con el medio en el que se desarrolla (E).

2. La Psicobiología, un área multidisciplinar

Una característica constitutiva de la Psicobiología es su marcado carácter multidisciplinar, ya que son muchas las disciplinas desde las que se aborda su objeto de estudio. Esta circunstancia permite que en la Psicobiología converjan conocimientos de genética, biología molecular, neurofisiología, etología, psicología o antropología, y muestra de que manera la Psicobiología es una ciencia que se enriquece de esta colaboración interdisciplinar, como señala Morgado en la presentación del libro «Psicobiología: de los genes a la cognición y al comportamiento» (Ignacio Morgado Bernal, 2005). Así, la Psicobiología engloba disciplinas específicas con metodologías específicas.

Pinel señala en su manual *BioPsicología* (Pinel, 2007), por ejemplo, que son 6 las ramas principales de la Psicobiología: psicología fisiológica, psicofarmacología, neuropsicología, psicofisiología, neurociencia cognitiva y psicología comparada. Sin embargo, podemos encontrar clasificaciones más complejas, como la que presenta Rosenzweig en su manual *Psicología Biológica* (Figura 1.2).

Si bien en algunos casos estas disciplinas que acoge la Psicobiología presentan algún grado de solapamiento, podemos considerar que han llegado a un desarrollo propio suficiente, como para ser consideradas disciplinas independientes.



FIGURA 1.2
 Relaciones de la Psicología biológica con otros campos de estudio.
 Imagen tomada de (Rosenzweig, Breedlove, & Watson, 2005)

3. La asignatura de Fundamentos de Neurociencia Conductual como introducción a la Psicobiología

En el curso 2010-11 entró en vigor el nuevo título de grado en Psicología en la UPV/EHU. La asignatura Fundamentos de Neurociencia Conductual es una materia de formación básica del título oficial de graduado/a en Psicología ofertado por la UPV/EHU. Se considera una materia de Biología, de la rama de Conocimiento de Ciencias de la Salud y de carácter obligatorio. Esta asignatura de 6 créditos ECTS, se imparte en el primer cuatrimes-

tre del 1er curso. Junto con la asignatura Evolución y Conducta (6 créditos ECTS) que se imparte también en el primer cuatrimestre del 1er curso, esta asignatura constituye el primer contacto del alumno con la Psicobiología y es una asignatura básica para la comprensión de las siguientes asignaturas de esta Área de Conocimiento: Psicología Fisiológica y Fundamentos de Neuropsicología y Psicofarmacología (Tabla 2.1).

TABLA 2.1

Asignaturas adscritas al área de Psicobiología impartidas en la Facultad de Psicología de la Universidad del País Vasco, para optar al título de graduado/a en Psicología

Curso	Asignaturas	Carácter	ECTS
1.º	Evolución y Conducta	Obligatorio	6
	Fundamentos de Neurociencia Conductual	Obligatorio	6
2.º	Psicología Fisiológica	Obligatorio	6
3.º	Fundamentos de Neuropsicología y Psicofarmacología	Obligatorio	6

La asignatura Fundamentos de Neurociencia Conductual tiene como objetivo conocer las bases neurofisiológicas que subyacen a la conducta y como se ha dicho, es una materia básica para poder abordar el estudio del resto de las asignaturas que configuran el bloque o módulo formativo Bases Biológicas de la Conducta en las que se incluyen la Psicología Fisiológica y los Fundamentos de Neuropsicología y Psicofarmacología. Así, se han descrito las competencias específicas de la asignatura que deben estar en coordinación con las asignaturas anteriormente citadas, pero deben también coordinarse con otras asignaturas de primer curso como: Atención, Percepción y Motivación y Aprendizaje Conducta y Cognición.

En este sentido, en el Plan de estudios de Grado en Psicología de la UPV/EHU se ha trabajado por una coordinación de módulo-curso en la que se ha secuenciado la adquisición de las competencias de la titulación por curso. Para ello se han definido las competencias de cada curso y cómo las competencias de las asignaturas deben contribuir a su adquisición. La ficha técnica de la asignatura de la asignatura puede consultarse en la Guía de la Asignatura.

Tema 2

Estructura general de la Neurona

1. Macromoléculas orgánicas

La materia viva está formada principalmente por 4 elementos: hidrogeno (H), carbono (C), nitrógeno (N) y oxígeno (O). Los elementos simples se unen formando compuestos o moléculas, y los compuestos fundamentales de la materia viva se clasifican en dos grandes grupos, compuestos inorgánicos y orgánicos.

<p>Inorgánicos: compuestos simples, bastante pequeños y que conforman la mayoría de elementos.</p>	<p>Orgánicos: en la composición participan el carbono y el hidrógeno, unidos por enlaces covalentes. Compuestos grandes y de estructura compleja.</p>
<ul style="list-style-type: none"> • Agua: H₂O; nuestro cuerpo: liquido intracelular (65%) y extracelular (35%). • Gases: O₂ y CO₂. • Sales minerales: NaCl (Cloruro sódico). • Iones: sodio (Na⁺), potasio (K⁺), calcio (Ca⁺⁺), cloro (Cl⁻)... 	<ul style="list-style-type: none"> • Glúcidos. • Lípidos. • Proteínas. • Ácidos Nucleicos.

A continuación, se describen las principales características de estas cuatro moléculas orgánicas o macromoléculas, que ofrecen estructura y función a la célula.

1.1. Glúcidos (o Carbohidratos)

Biomoléculas compuestas por C, H y O. Se clasifican en tres grandes grupos: a) Monosacáridos; b) Oligosacáridos y c) Polisacáridos

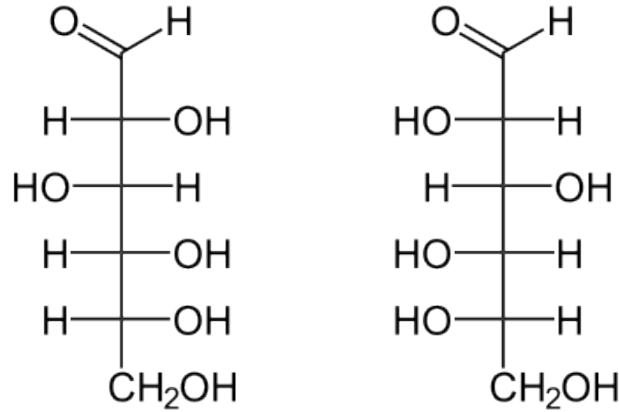
Monosacáridos

En estado sólido son sustancias blancas de sabor dulce, cristalino y solubles en agua. En su composición se encuentran tantas moléculas de agua (H₂O) como átomos de carbono (C), por esta razón se les denomina también Hidratos de Carbono.



Designación: el prefijo indica el número de C y el sufijo siempre es -osa.

Ejemplo: triosa (n = 3) o hexosa (n = 6)



Glucosa

Monosacáridos biológicamente interesantes:

Ribosa: pentosa, componente del RNA y medio importante en el metabolismo.

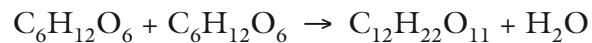
Glucosa: fuente de energía.

Fructosa: azúcar de las plantas.

Galactosa: componente del disacárido lactosa de la leche.

Oligosacáridos

Glúcidos formados por dos o más monosacáridos pero menos de diez. En la naturaleza normalmente los disacáridos se forman por la unión de dos hexosas. Son de sabor dulce, cristalino y solubles en agua.



Oligosacáridos biológicamente interesantes:

Sacaros: glucosa + fructosa. Remolacha y azúcar de caña. Es el azúcar común y es el hidrato de carbono más usado para dulcificar las comidas.

Maltosa: glucosa + glucosa. Azúcar de Malta.

Lactosa: glucosa + galactosa. Azúcar de la leche.

Polisacáridos

Se forman mediante la polimerización de monosacáridos. Normalmente hexosas.



Los polisacáridos no tienen forma cristalina, no son solubles en agua y a menudo se acumulan a modo de almidón en plantas y como glucógeno en animales.

Funciones importantes de los glúcidos

1. Función energética: La mayor parte de la energía metabólica que necesitan los animales la obtienen de los glúcidos. En metabolismo, se descomponen hasta CO_2 y H_2O . En esta descomposición se libera la energía que necesitan las células.

2. Función de reserva: la glucosa se almacena en forma de glucógeno (polisacárido) y puede convertirse en grasas.

3. Función estructural: constituyen una serie de tipos de tejidos y se encuentran en las membranas, junto con proteínas y lípidos.

4. Componente de los ácidos nucleicos: RNA y DNA compuestas por pentosas.

1.2. Lípidos

Biomoléculas formadas por C, O e H que a menudo contienen fósforo (P) y nitrógeno (N). Aunque estructuralmente se trata de un grupo muy heterogéneo, todos comparten algunas propiedades:

—Baja solubilidad en agua pero solubles en disolventes orgánicos.

—Menor densidad que el agua y aspecto graso.

Al tratarse de moléculas tan heterogéneas se han clasificado de diversas formas. Nosotros las clasificamos:

- a) Ácidos grasos.
- b) Saponificables:
 - b.1. Lípidos simples.
 - b.2. Lípidos complejos.
- c) Insaponificables.

a) *Ácidos grasos*

Cadenas hidrocarbonadas lineales, largas y bipolares. En contacto con el agua se coloca su lado hidrófilo ($-\text{COOH}$) y perpendicularmente a este la parte hidrófoba ($\text{CH}_3-\text{CH}_2-\text{CH}_2-$).

b) *Saponificables*

Formadas por ácidos grasos.

b.1. Simples: solamente poseen C, O, e H.

Grasas (triglicéridos: glicerina + 3 ácidos grasos). El organismo los utiliza como fuente de energía y se acumulan de esta manera en los tejidos grasos. Los ácidos grasos que participan en la composición de las grasas tienen siempre el doble de átomos de C.

Céridos (ácido graso + alcohol de cadena larga)

b.2. Complejos: poseen además N, P, azufre (S) o algún compuesto como los glúcidos.

Fosfolípidos (glicerina+ 2 ácidos grasos + ácido fosfórico). Entre otras funciones, cumplen una función estructural: la mielina de las neuronas y las membranas biológicas.

Glucolípidos: no son tan abundantes como los fosfolípidos en las membranas de las células, pero se piensa que cumplen importantes funciones específicas en ellas.

c) *Insaponificables*

Carecen de ácidos grasos. Son bipolares. Se encuentran en cantidades menores que los lípidos complejos en células y tejidos, pero pueden tener actividades biológicas como hormonas, vitaminas, etc.

Esteroides: derivados del colesterol. El esteroide animal más abundante es el colesterol. Se puede encontrar en membranas plasmáticas de muchas células y en lipoproteínas de plasma sanguíneo. Es el precursor de muchos otros esteroides de tejidos animales:

Ácidos biliares: influyen en la emulsión de los lípidos y en la absorción intestinal.

Andrógenos y estrógenos: hormonas sexuales.

Progesterona: hormona de la gestación.

Hormona adrenocortical: cortisol.

Carotenoides (terpenos): Compuestos de color presentes en células animales y vegetales. Su origen está en las plantas (licopeno de tomate, caroteno de zanahoria). Entre los terpenos se encuentran las vitaminas liposolubles A, E y K y la rodopsina de la retina.

Prostaglandinas: sustancias que producen casi todos los tejidos de los animales y que ejercen de moduladores. A pesar de no conocer las bases moleculares de las principales acciones, sabemos que participan en múltiples procesos: aumento de la inflamación, control del flujo sanguíneo de algunos tejidos, modulación de la transmisión sináptica...

Funciones importantes de los lípidos

1. Función energética: combustibles más potentes que los hidratos de carbono.
2. Función reserva: se acumulan en el tejido adiposo (tejido graso).
3. Función estructural: participan en la formación de membranas celulares.
4. Función dinámica: vitaminas y hormonas.
5. Aislantes térmicos.

1.3. Proteínas

Los principales componentes celulares y representan el 50% o más del peso húmedo de las células. Se encuentran en cualquier lugar de la célula y son imprescindibles en su estructura y función. Por este motivo, existen múltiples tipos de proteínas, cada una de las cuales está especializada en una función biológica concreta. Todas tienen C, H, O y N y la mayoría también S. Además, pueden formar parte otros elementos: P, hierro (Fe), zinc (Zn) y cobre (Cu).

Son polímeros cuyos monómeros son aminoácidos, por lo que las proteínas están formadas por aminoácidos.

Aminoácidos

Compuestos orgánicos formados por los grupos carboxilo ($-\text{COOH}$; ácido) y amino ($-\text{NH}_2$). Los aminoácidos se unen por enlaces peptídicos formando péptidos. La unión de dos aminoácidos forma un dipéptido, tres tripéptidos, hasta diez oligopéptidos y más, polipéptido (la mayoría de las proteínas contienen más de 20 aminoácidos).

Estructura de las proteínas

Podemos distinguir cuatro niveles estructurales:

Estructura primaria: indica el orden exacto o secuencia de los aminoácidos en la cadena polipeptídica. En la polimerización de los aminoácidos, los monómeros no son todos iguales

por lo que en las cadenas de aminoácidos aparecen secuenciados como si fuera un alfabeto, en el que cada aminoácido una letra.

Estructura secundaria: conformación espacial del polipéptido.

Estructura terciaria: estructuras espaciales (globular, fibrosa) que se forman cuando se doblan las cadenas con estructura secundaria. Por ejemplo: albuminas, globulinas e histonas.

Estructura cuaternaria: esta estructura nos indica los vínculos débiles que surgen entre unas cadenas polipeptídicas. Como consecuencia se crean complejos proteicos; hemoglobina.

Funciones importantes de las proteínas

1. Función estructural: parte integrante de las membranas celulares. Proporcionan solidez y forma a las estructuras biológicas (colágeno, elastina, queratina).

2. Transporte: las diferentes hemoglobinas el oxígeno o las albúminas los lípidos.

3. Función catalítica (como enzima): todas las enzimas tienen carácter proteico. Las enzimas son moléculas que catalizan las reacciones químicas que se producen en los seres vivos. Cada enzima es específica para una reacción determinada o grupo de reacciones similares. Se pueden diferenciar dos fases. En la primera se combina el sustrato con la enzima y en la segunda el sustrato se transforma en productos recuperando la enzima.

4. Función hormonal: insulina.

5. Función inmunológica (protección): el cuerpo sintetiza anticuerpos contra antígenos.

6. Contracción: se da gracias a las proteínas de los músculos.

7. Las histonas (proteínas) participan en la estructura de los cromosomas.

1.4. Ácidos nucleicos

Polímeros grandes formados por repetición de monómeros denominados nucleótidos:

1. Bases nitrogenadas:

Purina: adenina (A) y guanina (G).

Pirimidina: citosina (C) y timina (T; DNA) o uracilo (U; RNA).

2. Pentosa: desoxirribosa (DNA) o ribosa (RNA).

3. Ácido fosfórico: H_3PO_4 .

La unidad formada por la pentosa y la base nitrogenada se denomina nucleósido y si se asocia a una molécula de ácido fosfórico recibe el nombre de nucleótido.

Los nucleósidos se designan añadiendo a la base nitrogenada -osina (en púricos) y -idina (en pirimídicos): adenosina, guanosina, timidina, uridina y citidina.

Para designar los nucleótidos se añade a la base nitrogenada para cualquier nucleótido la palabra ácido y el sufijo -ilico. A menudo solo se ponen las siglas de la fórmula desarrollada. Por ejemplo: AMP: Adenosin monofosfato; ATP: Adenosin trifosfato.

Se forman ácidos nucleicos mediante la unión de cientos o miles de nucleótidos, por lo que las cadenas formadas por repetición de unidades de nucleótido son polinucleotídicas. Así como en los polipéptidos los monómeros eran aminoácidos, en los ácidos nucleicos los nucleótidos cumplen la misma función. La similitud de ambas macromoléculas es además más profunda. Los ácidos nucleicos se distinguen por la secuencia de bases de los nucleótidos.

Según la pentosa que aparece en la molécula, se distinguen dos ácidos nucleicos: el ácido desoxirribonucleico (DNA) y el ácido ribonucleico (RNA).

DNA

Se encuentra sobre todo en el núcleo de la célula. La información genética de todas las células está acumulada en moléculas de DNA. Las secuencias de bases nitrogenadas (adenina, guanina, citosina y timina) forman una estructura primaria en la que se recoge el mensaje genético (el mensaje de síntesis de proteínas). Su estructura secundaria es en doble hélice, en la que las bases nitrogenadas están situadas de frente y unidas por puentes de hidrógeno. Este enlace se da siempre entre A = T y C = G (bases complementarias). Las cadenas de DNA forman la cromatina. La estructura de la cromatina puede ser variable, por ejemplo; cromosomas en metafase.

RNA

Se encuentra en el núcleo de la célula y en el citoplasma. La pentosa del RNA es la ribosa y sus bases nitrogenadas: adenina, guanina, citosina y uracilo. Moléculas de una sola cadena y función principal síntesis de proteínas. Tipos; RNA-m (mensajero), -r (ribosómico), -t (transportador).

2. Organización General de la célula

Todos los seres vivos estamos formados por células. Las células son la unidad fisiológica de los seres vivos. Este concepto es importante porque indica que todos los seres vivos tenemos el mismo origen. La palabra célula significa «celdita» y comenzó a usarse en un sentido biológico hace 300 años. La «teoría celular» actual dice que: 1) los organismos estamos formados por células; 2) todas las reacciones químicas, para obtener energía y la biosíntesis, se

dan dentro de estas; 3) las células proceden de otras células; y 4) las células contienen información hereditaria de los seres vivos de los que forman parte, y esta información se transmite de célula-madre a célula-hija.

Descripción general

Tamaño: para observar las células se necesitan microscopios y se utilizan las siguientes medidas o unidades para indicar la célula y el tamaño de sus estructuras:

Micra (μ) = 10^{-6} m; Nanómetro (nm) = 10^{-9} m; Angstrom (Å) = 10^{-10} m

Forma: variable; en función de sus funciones biológicas.

Estructura general: se distinguen tres partes importantes en las células eucariotas¹:

1. Membrana plasmática: capa continua que rodea y separa la célula.
2. Citoplasma: medio acuoso en el que se encuentran inmersos numerosos orgánulos.
3. Núcleo: la mayor parte del material genético se encuentra aquí.

2.1. Membrana plasmática

Estructura que rodea y protege toda la célula. La membrana es muy delgada, su espesor oscila entre 7,5 y 10 nanómetros (10^{-9} m, 75 Å). La célula no suele estar completamente aislada, ya que la comunicación con el entorno externo es necesaria para su buen funcionamiento.

Componentes químicos

Se compone principalmente de proteínas (proteínas globulares, canales protéicos) y lípidos (en su mayoría fosfolípidos y colesterol), además de hidratos de carbono (glucoproteína y glucolípidos).

Estructura

La estructura básica de la membrana es una doble capa de lípidos (bicapa lipídica), con presencia intermitente de proteínas globulares. Parte de los fosfolípidos y moléculas de colesterol al ser solubles en agua quedan orientadas hacia el agua (citosol). En cambio, las partes hidrófobas, tratando de escapar del agua, se atraen mutuamente. La capa de lípidos es totalmente impermeable a sustancias hidrosolubles como iones, glucosa y agua; y permeable a sustancias liposolubles como el oxígeno, el óxido de carbono o el alcohol.

¹ Célula Eucariota: «Eucariota» significa «núcleo verdadero», y hace referencia a aquellas células que tienen núcleo y el material genético incluido dentro del envoltorio nuclear. Animales, plantas y hongos están formados por células eucariotas.

En cuanto a las proteínas, algunas de ellas atraviesan toda la membrana (proteínas transmembrana o integrales), mientras que otras se encuentran solo en un lado de la membrana (proteínas periféricas). Muchas proteínas transmembrana son canales por cuyo interior pueden pasar sustancias hidrosolubles de forma selectiva (iones, glucosa, urea...). Otras proteínas integrales actúan como proteínas transportadoras de sustancias en contra del gradiente de concentración (transporte activo). Además de su intervención en el transporte de sustancias, las proteínas intervienen en muchas otras funciones celulares (receptores, enzimas...).

Funciones

Como hemos dicho antes, la membrana plasmática en parte aísla la célula, pero también controla el intercambio de sustancias entre la célula y el medio exterior. La membrana no permite el paso a cualquier sustancia, ya que posee una permeabilidad selectiva.

El intercambio de sustancias se puede dar mediante:

—Difusión:

- Difusión simple transmembrana.
- Difusión mediante canales.
- Difusión facilitada.
- Osmosis.

—Transporte activo.

—Transporte mediante vesículas:

- Transporte de macromoléculas.

Difusión

Las moléculas o iones de una disolución están en continuo movimiento (movimiento browniano). Las diferentes concentraciones de una sustancia en el medio producen un gradiente de concentración. Debido al movimiento de estas moléculas o iones, sus concentraciones tienden a igualarse. Así, estas moléculas o iones se desplazarán de mayor a menor concentración. A este proceso lo llamamos difusión. Como el movimiento es espontáneo, no hay gasto de energía.

- Difusión simple transmembrana

Las moléculas liposolubles y/o de pequeño tamaño no tienen inconveniente para atravesar la membrana. Así, mientras que el oxígeno o el agua atraviesan la membrana con gran facilidad y rapidez, los iones, debido a su carga eléctrica, atraviesan la membrana con mayor dificultad, utilizando para ello canales proteicos específicos.

- Difusión mediante canales

Estos canales tienen dos características importantes:

- a) Solo son permeables para algunas sustancias. Son selectivos. Por ejemplo, los canales específicos de ion sodio (Na^+) solo permitirán el paso de este catión.
- b) Como regla general, los canales pueden estar abiertos o cerrados.

- Difusión facilitada

Este tipo de transporte permite el movimiento de moléculas grandes a través de la membrana celular mediante una proteína transportadora. La sustancia se une a una proteína transportadora de la membrana que cambia su conformación y como consecuencia, la sustancia transportada se libera y pasa al otro lado de la membrana. Entre las sustancias que utilizan este mecanismo, tenemos la glucosa y los aminoácidos.

- Ósmosis

El movimiento de las moléculas de agua a través de estas membranas es un caso especial de difusión, la ósmosis. La ósmosis es el movimiento del agua desde una disolución con baja concentración de soluto a otra con alta concentración de soluto.

Supongamos que colocamos en medio de un recipiente lleno de agua una membrana semipermeable. En un lado disolvemos 20 moléculas de soluto y en el otro lado una sola molécula del mismo soluto. El movimiento de las moléculas de soluto del lugar con mayor concentración al de menor concentración tendería a igualar las concentraciones. Sin embargo, al colocar una membrana semipermeable estas no pueden pasar, por lo que es el agua el que se desplaza y equilibra las concentraciones, fluyendo hacia el área con mayor concentración de soluto.

La presión necesaria para equilibrar las concentraciones se denomina presión osmótica (π). En una unidad de volumen, se dice que dos o más disoluciones con el mismo número de partículas son **isotónicas**. En este caso no habrá movimientos de agua entre disoluciones. Cuando comparamos disoluciones de diferentes concentraciones, la que tiene menos soluto se llama **hipotónica** y la que tiene más, **hipertónica**. Durante la ósmosis, las moléculas de agua se dispersan a través de la membrana semipermeable desde una disolución hipotónica hacia una disolución hipertónica.

Transporte activo

En ocasiones es necesario el transporte de sustancias en contra de gradiente de concentración, y este movimiento recibe el nombre de transporte activo. Para que este tipo de movimientos sean posibles, se requiere energía (gasto energético celular) y una proteína de transporte. Un ejemplo de transporte activo lo encontramos en la denominada: bomba sodio-potasio.

Bomba sodio-potasio: la bomba expulsa 3 iones de Na^+ al exterior e incorpora 2 iones de K^+ al interior. Se encuentra en todas las células del organismo y es el causante de las diferentes concentraciones de iones Na^+ y K^+ a ambos lados de la membrana y de mantener el potencial de reposo negativo dentro de las neuronas. En la parte proteica interna se encuentran los receptores para sodio y en la externa para potasio. Además, posee una proteína con actividad ATP-asa, que rompe ATP para obtener ADP y obtener la energía para el cambio de conformación.

Transporte mediante vesículas

Hasta ahora nos hemos ocupado del transporte intercelular de pequeñas moléculas. Sin embargo, la mayoría de las células transportan grandes moléculas. El transporte de pequeñas moléculas se realiza mediante proteínas de membrana, mientras que la de las macromoléculas se realiza mediante exocitosis o endocitosis.

- Exocitosis

El ejemplo de la expulsión de moléculas grandes lo tenemos en las células que segregan insulina. Una vez producida la insulina, se introduce en una vesícula que posteriormente se une a la membrana celular para su expulsión.

- Endocitosis

Proceso de penetración de macromoléculas a la célula. La macromolécula externa se introduce a través de vesículas. Para ello se crean invaginaciones en la membrana celular, formando una vesícula que recoja la sustancia. La endocitosis se clasifica en dos tipos: pinocitosis: pequeños líquidos y solutos; y fagocitosis: grandes partículas.

2.2. Citoplasma

El citoplasma es una zona delimitada por la membrana citoplasmática y el núcleo. Está compuesto por **citosol** o hialoplasma (líquido) y **orgánulos citoplasmáticos**. Los orgánulos están unidos al citosol por una red de fibras proteicas. Estas microfibras dan soporte semisólido a la célula y forman el **citoesqueleto** interno. Las fibras del citoesqueleto dan forma a la célula, dirigen el transporte de moléculas y son las responsables del movimiento celular.

Citoesqueleto

Se conocen tres tipos de fibras (1) fibras de actina, (2) fibras intermedias y (3) microtúbulos. (1) Las fibras de actina son hilos proteicos muy delgados formados por la proteína actina. Muchas veces estos hilos aparecen entrelazados formando un haz, como un cable que atraviesa el citoplasma, o entremezclándose formando redes. Las fibras se unen a la sección de citoplasma (proteínas de la membrana) situada debajo de la membrana celular. (2) Fibras de tamaño intermedio que en la mayoría de las células se establecen en forma de radios

a partir de la membrana nuclear. De función no bien conocida, se encuentran más frecuentemente en células sometidas a una fuerza mecánica (células cutáneas). (3) Las estructuras más grandes del citoesqueleto son los microtúbulos. Son tubos largos y vacíos formados por proteínas globulares. Van desde el núcleo a la membrana celular. Los microtúbulos condicionan la posición de los orgánulos y establecen el camino para el movimiento de estos orgánulos y las vesículas. Como en el caso de las fibras de actina, los microtúbulos son muy importantes para la fragmentación de la célula.

2.3. Ribosomas y Retículos endoplasmáticos

En los ribosomas los aminoácidos se unen entre sí para formar proteínas, por lo que son el lugar para la biosíntesis de proteínas. Cuantas más proteínas se produzcan más ribosomas tendrá la célula. En las células eucariotas, los ribosomas permanecen libres en el citosol o unidos al retículo endoplasmático (un complejo sistema de membranas).

El retículo endoplasmático está formado un complejo de vesículas planas y largas. Todos los túbulos y vesículas están interconectados y las paredes formadas por una doble capa lipídica. En el interior de estas dos capas hay una gran cantidad de proteínas, como en la membrana celular.

Las sustancias producidas en diferentes puntos de la célula se incorporan al retículo endoplasmático. Desde allí se transportan a otras partes de la célula. El retículo interviene en muchas funciones metabólicas de la célula.

A lo largo del retículo endoplasmático se distinguen dos formas: **rugoso** (con ribosomas) o **liso** (sin ribosomas). El retículo endoplasmático rugoso está en contacto con la capa externa del núcleo (es una continuación). Las proteínas sintetizadas en los ribosomas presentes en el retículo rugoso pasan al interior del retículo, y luego, se dirigen a otras zonas de la célula. El retículo endoplasmático liso interviene en la síntesis de sustancias lipídicas.

2.4. Aparato de Golgi

El complejo o aparato de Golgi guarda una estrecha relación con el retículo endoplasmático. Es también un conjunto de cavidades rodeadas de membranas. Cada complejo de Golgi está formado por un conjunto de 4-8 capas o saquitos. Se encuentra junto al núcleo y produce gran cantidad de secreciones.

Del retículo endoplasmático las vesículas transportadoras se dirigen hacia el aparato de Golgi, donde se unen para procesar su contenido. Posteriormente, estos compuestos los podrá utilizar la célula o expulsar mediante exocitosis.

Entre los productos que se procesan, recogen y distribuyen en el aparato de Golgi se encuentran las sustancias necesarias para formar la nueva membrana plasmática o las membranas de los orgánulos (lípidos y proteínas sintetizadas en el retículo endoplasmático). El

último enlace entre proteínas y glúcidos se produce en los sacos del aparato de Golgi, formando glucoproteínas y entre glúcidos y lípidos (formando glucolípidos).

2.5. Vacuolas y vesículas

Muchas células, sobre todo las vegetales, contienen orgánulos llamados **vacuolas**; parte citoplasmática rodeada de membrana con agua y solutos disueltos en el interior.

La **vesícula** tiene una estructura similar, pero es mucho más pequeña. Una de las funciones más importantes de las vesículas es el transporte.

Los **lisosomas** son orgánulos formados en el aparato de Golgi que, una vez producidos, se dispersan por todo el citoplasma y cumplen una función digestiva. Son estructuras útiles para digerir alimentos, residuos o cuerpos extraños (bacterias). Se trata de una estructura rodeada de una bicapa lipídica con proteínas en el interior (enzimas hidrolíticas). Un único lisosoma puede contener 50 enzimas hidrolíticas diferentes.

2.6. Mitocondrias

Se podría decir que las mitocondrias son la central energética celular. Sin estos orgánulos, la célula apenas podría obtener energía de los alimentos. En general, en las mitocondrias los alimentos se combinan con oxígeno y se obtiene energía útil para la célula, es decir, ATP. La energía liberada en la oxidación de los alimentos se utiliza para transformar moléculas de ADP en ATP.

Las mitocondrias son orgánulos de tamaño variable que se encuentran por todo el citoplasma. Se componen de dos capas lipídicas: la externa y la interna. La membrana interna presenta pliegues abovedados, a los que se adhieren enzimas oxidativas que conducen a la fosforilación oxidativa. Además, el interior o matriz de la mitocondria contiene enzimas sueltas, necesarias para extraer energía de los alimentos. Una vez producida, el ATP se dispersa por toda la célula para que esté disponible para cualquier proceso.

Se cree que las mitocondrias se replican por sí solas (contienen DNA y RNA). Viendo la semejanza entre bacterias y mitocondrias, los citólogos del último siglo expusieron una hipótesis. Según esta hipótesis, la mitocondria sería una bacteria que vive en simbiosis dentro de la célula, de manera que la esta obtendría energía como beneficio a las reacciones químicas que tienen lugar en las mitocondrias (fosforilación oxidativa).

2.7. Núcleo

La mayor parte del DNA de las células eucariotas se encuentra en los núcleos celulares. Está rodeado por una membrana de dos capas que separa el núcleo de todas las demás partes de la célula. Estas dos membranas concéntricas poseen **poros nucleares** para el intercambio de sustancias entre el núcleo y el citoplasma.

La información genética que hay en el núcleo la podemos encontrar de diferentes maneras dependiendo del momento del ciclo celular. Es decir, cuando la célula está en interfase (cuando no está dividida), el DNA, asociado a otras proteínas, forma la estructura llamada **cromatina** (se ve como rayos de hilo). A medida que se avanza en el ciclo de la célula (al dividirse), se llega a la mitosis y la cromatina se estructura de forma especial, dando lugar a estructuras llamadas **cromosomas**.

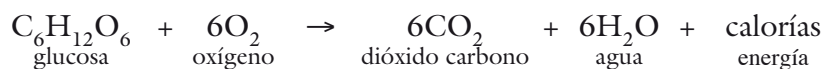
Dentro del núcleo se encuentra un orgánulo denominado **nucléolo**, y que tiene como función principal la formación de los ribosomas.

El núcleo cumple dos funciones muy importantes. Por un lado, es portador de información genética y por otro, controla la actividad de la célula asegurando la síntesis de las moléculas necesarias en cada momento.

2.8. Síntesis de ATP: Glucólisis y respiración

Una forma de obtener energía (ATP) es el catabolismo de glúcidos. En las células de los seres vivos los glúcidos sufren una descomposición enzimática. Como consecuencia de esta descomposición, las células obtienen la energía que necesitan en forma de ATP. Como todos los monosacáridos se convierten en glucosa, examinemos el catabolismo de la glucosa.

El catabolismo de la glucosa en general puede resumirse en la siguiente reacción:



2.9. Metabolismo

Dentro del metabolismo tenemos dos procesos diferentes:

- Anabolismo: conjunto de reacciones dirigidas a formar componentes en los seres vivos. Para que estas reacciones se produzcan se necesita energía.
- Catabolismo: el conjunto de reacciones encaminadas a la obtención de energía mediante descomposición de moléculas.

3. Células del Sistema Nervioso

En el sistema nervioso hay dos tipos de células: neuronas y glía. Las neuronas son las células más importantes en la función cerebral. Las neuronas perciben los cambios en el medio exterior, lo comunican a otras neuronas y, en función del procesamiento de la información, ordenan las respuestas corporales adecuadas. La glía, por su parte, ayuda a la función cerebral sosteniendo la actividad neuronal, aislando, alimentando y manteniendo el equilibrio neuroquímico necesario para que las neuronas realicen su función en las mejores condiciones posibles. Aún hoy, a pesar del gran desconocimiento que existe sobre la función de la

glía, podemos decir que el procesamiento de la información cerebral corresponde a las neuronas. Es decir, la neurona (célula nerviosa) es la unidad básica de procesamiento de la información del sistema nervioso. Por ello, la neurona será el principal objeto de estudio en este tema.

3.1. Neurona prototípica

Se distinguen tres partes en una neurona:

—Soma (cuerpo celular) que posee el citoplasma y el núcleo.

Dos extensiones (neuritas):

—Dendritas; abundantes, ramificadas a corta distancia del cuerpo celular y de corta trayectoria.

—Axón; única prolongación que se forma en el cono axónico con pocas ramificaciones y que puede tener un recorrido muy largo.

Soma

El soma de una neurona tipo es esférico y tiene aproximadamente 20 μm de diámetro. En el citosol de las neuronas se puede encontrar abundante potasio y la membrana limita el exterior y está formada por lípidos y proteínas. Las proteínas transmembrana son de estructura variable y cumplen varias funciones. Unas se encargan de expulsar sustancias y otras de interiorizarlas. Según de dónde sea la membrana, somática, dendrítica o axónica, cambia su composición proteica. Esta especialización proteica es una característica importante de la neurona. Es necesario conocer la estructura y función de la membrana y sus proteínas asociadas para entender la función de la neurona.

El citoesqueleto es el que da a la neurona su aspecto característico y está formado por microtúbulos, neurofibras y microfibras. El citoesqueleto no es estático: sus elementos están dinámicamente regulados y son en movimiento continuo. Los *microtúbulos* son grandes, de 20 nm de diámetro y se prolongan longitudinalmente hasta las neuritas. Se asemejan a un tubo vacío y las paredes están formadas por fibras formadas por una proteína llamada tubulina. Las *microfibras* son pequeñas, de 5 nm de diámetro. Aunque aparecen en todas las partes de la neurona, son más abundantes en las neuritas. Son trenzas de dos cuerdas formadas por proteínas llamadas actinas. Además de extenderse a las neuritas, las microfibras aparecen asociadas a la membrana. Las *neurofibras* tienen un tamaño intermedio de 10 nm de diámetro. Aparecen en todas las células del cuerpo con el nombre de fibra intermedia (fibra mediana) y, al igual que las otras fibras, están formadas por proteínas, pero al parecer no son tan dinámicas como las demás. Sin embargo, esta estabilidad se ve alterada por completo en la enfermedad de Alzheimer, donde las neuronas están llenas de agregados de neurofilamentos que al final provocan su muerte.

Axón

Lo que hemos descrito hasta ahora no es específico respecto a las neuronas, ya que hemos mencionado las estructuras que aparecen en todas las células. El axón es una estructura exclusiva de las neuronas y especializada en la difusión lejana de información en el sistema nervioso. El diámetro del axón es variable, pudiendo oscilar entre 1 μm y 25 μm en el ser humano. Esta característica es muy importante ya que la velocidad de transmisión del impulso nervioso varía con el diámetro. Cuanto más grueso, más velocidad. El axón puede extenderse de 1 mm a 1 m. Alrededor del axón hay una cubierta protectora llamada **mielina**. Esta funda, formada por lípidos, no es continua, tiene intermitencias periódicas, ya que presenta pequeños intervalos sin mielina. Los intervalos sin mielina son los **nódulos de Ranvier**.

Cuando el axón sale del soma, es más ancho; forma un **cono axónico**, pero se adelgaza inmediatamente y da paso al segmento inicial del axón. Destacan dos diferencias principales con respecto al soma: por un lado, en el axón no hay ribosomas ni retículos endoplasmáticos, por lo que no se producirá la síntesis de la proteína; por otro, la membrana tiene un contenido proteico específico que permita su función expansiva. La parte final de cada axón se denomina **botón axónico**. En él hay mitocondrias y numerosas vesículas llenas de neurotransmisores. Es la parte que hace contacto con otras neuronas o con otras células (se denomina **sinapsis** al punto de contacto) y envía la información a esas otras estructuras. La estructura que recibe la información, puede ser otra neurona, un músculo o una glándula. Se dice que la neurona **inerva** a otras células.

TRANSPORTE AXOPLÁSMICO

Como hemos dicho anteriormente, una característica del citoplasma del axón es la ausencia de ribosoma (incluyendo el botón axónico). Dado que los ribosomas son fábricas de proteínas, su ausencia en el axón implica que las proteínas axónicas deberán sintetizarse en el soma y luego transportarse a través del axón. Este movimiento del material se denomina **transporte axoplásmico** y puede ser de dos tipos: rápido y lento.

- a) Rápido (100-1.000 mm/día): el material se transporta dentro de la vesícula. Las vesículas se mueven mediante la sujeción de microtúbulos, para lo cual es necesaria la proteína cinesina y la energía proporcionada por la molécula ATP. La cinesina transporta el material del soma al botón axónico. El transporte en este sentido se denomina **transporte anterogrado** (hacia delante). Además del transporte hacia delante, existe otro mecanismo para llevar los materiales desde el final hacia el soma. Se considera que mediante este proceso se envían al soma las señales de las necesidades metabólicas del botón axónico. El movimiento en este sentido se denomina **transporte retrogrado** (hacia atrás). Su mecanismo molecular es similar al anterogrado, pero en el transporte retrogrado se utiliza la proteína dineina en lugar de cinesina.
- b) Lento (1-10 mm/día): no se utilizan vesículas y siempre es anterógrado.

Dendrita

El término «*Dendrita*» proviene de la palabra griega dendron, que significa árbol y refleja su parecido a las ramas de un árbol. Las dendritas de una neurona forman una arborescencia dendrítica. Estos árboles dendríticos pueden adoptar formas y tamaños muy variables que se utilizan para clasificar las neuronas. Al ser una parte receptora, la membrana contiene muchas proteínas especializadas (más tarde aprenderemos los receptores). Las dendritas de algunas neuronas están cubiertas de una estructura especializada llamada espinas dendríticas. Son largos o salientes cortos que van cambiando con la experiencia (evidenciando la plasticidad del sistema nervioso). Incluso la propia dendrita puede cambiar de forma según la experiencia.

TIPOS DE NEURONAS

La clasificación puede realizarse en base a las características:

Dirección de la información

- a) Neurona aferente: conducen la información hacia el sistema nervioso central; p. ej.: las neuronas sensoriales.
- b) Neurona eferente: la información es trasladada al exterior a partir del sistema nervioso central; p. ej.: las neuronas motoras.
- c) Interneurona: conexiones entre dos neuronas.

Basado en dendritas

La arborescencia de las dendritas puede variar mucho de unas neuronas a otras, y las neuronas toman un nombre especial según el aspecto de la arborescencia. P. ej.: células piramidales de corteza cerebral o células granulares.

Número de neuritas

- a) Unipolar: una única neurita. En este grupo entran las pseudopolares, en las que surge una neurita del soma pero luego se bifurca en una rama dendrítica y otra axónica; p. ej.: neurona sensorial del tacto.
- b) Bipolar: del soma se extienden dos ramas, una dendrítica y otra axónica; p. ej.: neuronas sensoriales de retina y olfato.
- c) Multipolar: se extienden tres o más ramas a partir del soma. La mayoría de las neuronas pertenecen a este grupo.

Basado en la longitud del axón

- a) Golgi tipo I: axón largo. También se denominan neuronas de proyección. Por ejemplo, en la corteza cerebral, las células piramidales contienen axones largos que se extienden a otras partes del cerebro.
- b) Golgi tipo II: axón corto. Son interneuronas; p. ej.: las neuronas granulares corticales.

Basado en neurotransmisores

Esta clasificación se basa en la química de las neuronas; p. ej.: las que liberan acetilcolina en el final axónico son las neuronas colinérgicas.

3.2. Neuroglia

En el sistema nervioso, la neurona no es el único tipo de célula. Además de neuronas hay células denominadas glía. Al principio se pensó que solo tenían una función de soporte. Actualmente se le conocen más funciones y muchos neurocientíficos, aunque aún no hay pruebas claras, creen que participa en el procesamiento de la información.

Tipos de neuroglia

ASTROCITOS

Son las células gliales más abundantes del cerebro. Son de forma estrellada y sus alargamientos tocan neuronas y capilares sanguíneos. Llenan los intervalos entre neuronas. Funcionan a modo de filtro para evitar la llegada de sustancias tóxicas al cerebro. Son elementos básicos de la *barrera hematoencefálica*. Una función fundamental de los astrocitos es regular el contenido químico del espacio extracelular de las neuronas y, por tanto, proporcionar a las neuronas el medio adecuado. Así, además de regular la concentración de neurotransmisores, los astrocitos también controlan la concentración extracelular de otras sustancias que pueden interferir en una función neuronal adecuada. Por ejemplo, los astrocitos regulan la concentración de iones potásicos en el líquido extracelular. Un tipo de astrocito, la glía radial, orienta la migración de las neuronas y el crecimiento de dendritas y axones en el desarrollo embriológico.

MICROGLÍA

Estas células funcionan a modo de fagocitos para eliminar neuronas y otras células muertas, así como sus residuos.

GLÍA MIELINIZADORA: OLIGODENDROCITOS Y CÉLULAS DE SCHWANN

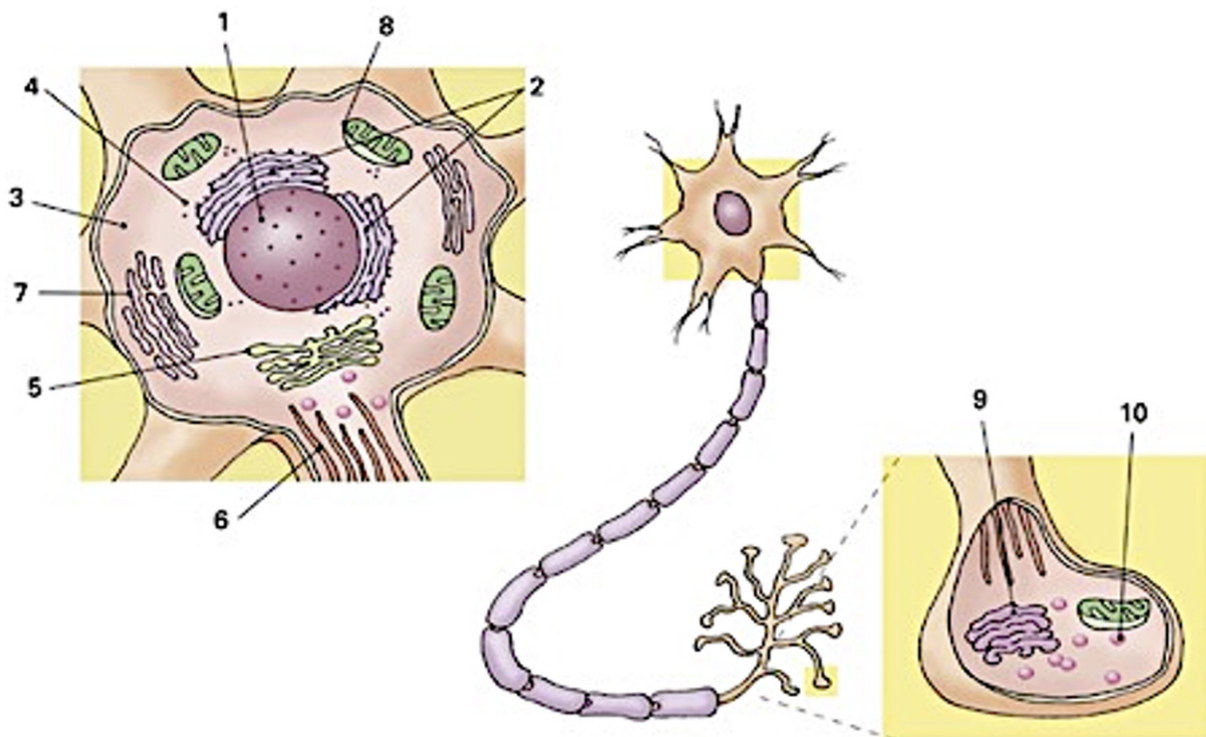
Forman la capa de membrana que rodea a los axones, la mielina. Las células de Schwann la forman en el sistema nervioso periférico, al enrollarse sobre el axón forman una capa o funda. Los oligodendrocitos, por su parte, forman la mielina en el sistema nervioso central y no es toda la célula la que rodea y envuelve al axón, sino las ramas.

EPENDIMOCITOS

Cubren las paredes de los ventrículos cerebrales.

Cuestionario

1. Identifica lo que señala cada número



1.

2.

3.

4.

5.

6.

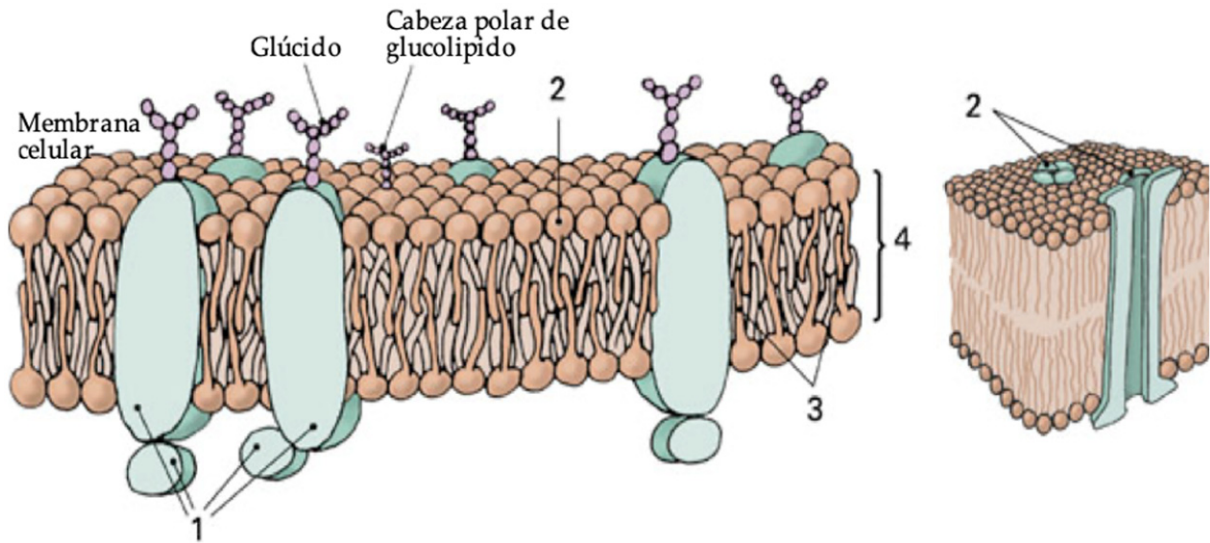
7.

8.

9.

10.

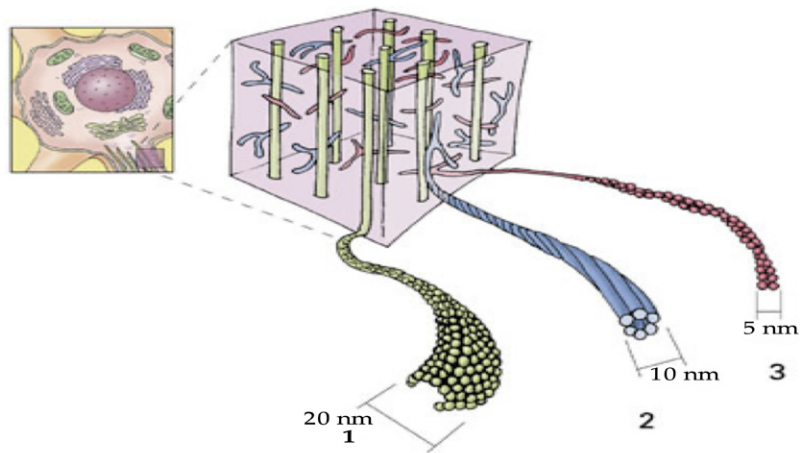
2. Escribe lo que indican los números en la imagen de la membrana plasmática



- a) 1.
2.
3.
4.

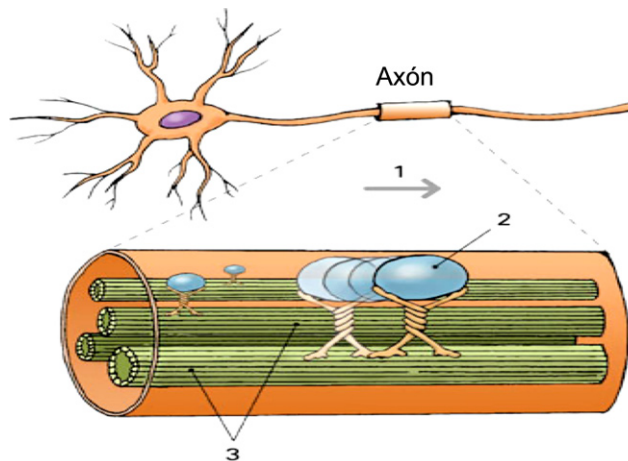
- b) 1.
2.

3. Escribe los componentes del citoesqueleto que se indican en la imagen mediante números



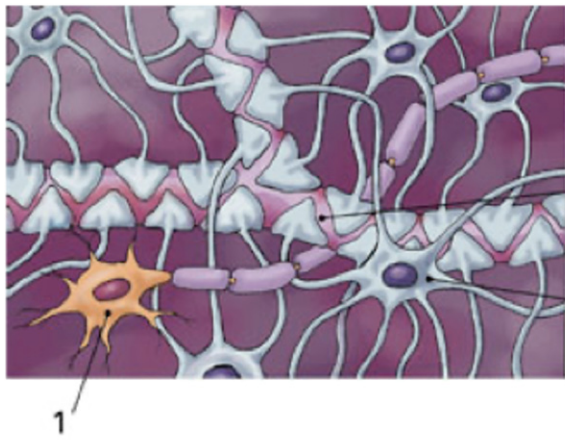
- 1.
- 2.
- 3.

4. Rellena el dibujo sobre el transporte axoplásmico

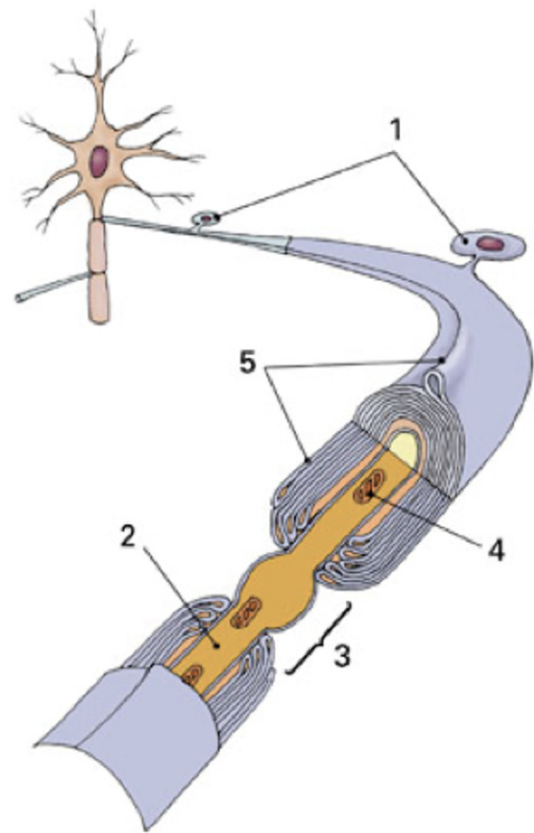


1. (dirección)
- 2.
- 3.

5. ¿Qué células de la glia aparecen en la imagen? Escribe lo que indican las flechas



a)



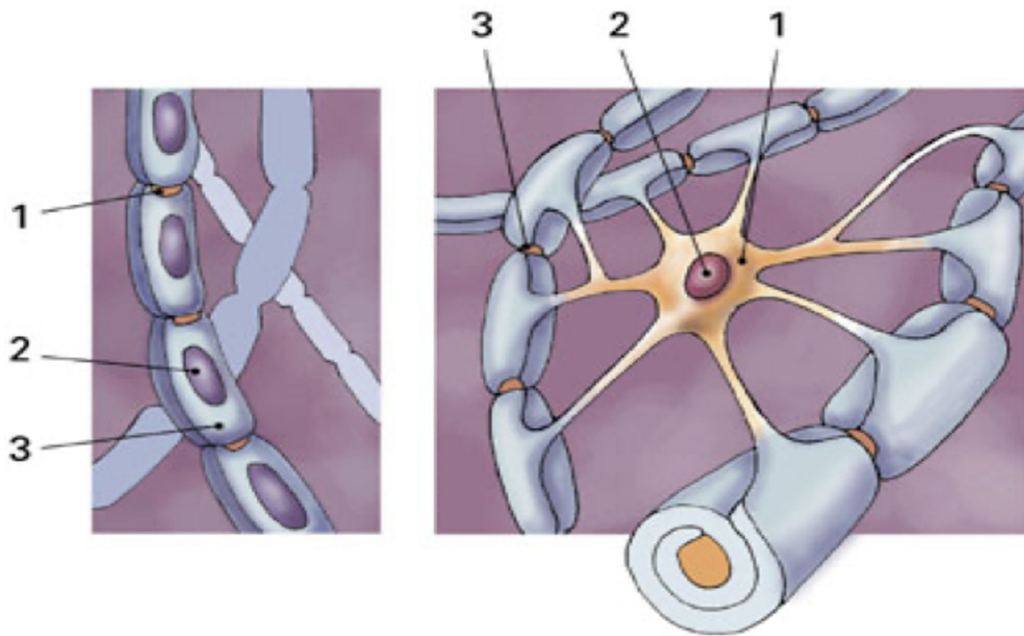
b)

- a) 1.
- 2.
- 3.

- b) 1.
- 2.
- 3.
- 4.
- 5.

¿Qué es la mielina?

¿A qué parte del sistema nervioso pertenecen las neuronas de imagen (c y d)? ¿Qué células componen su mielina? Escribe lo que indican las flechas:



1.c)

2.c)

3.c)

1.d)

2.d)

3.d)

Respuestas

1.
 - 1) Núcleo.
 - 2) Retículo endoplasmático rugoso.
 - 3) Citosol.
 - 4) Ribosomas.
 - 5) Aparato de Golgi.
 - 6) Microtúbulos.
 - 7) Retículo endoplasmático liso.
 - 8) Mitocondria.
 - 9) Vesícula sináptica.
 - 10) Neurotransmisores dentro de vesícula.
2.
 - a)
 - 1) Proteínas integrales y periféricas.
 - 2) Cabeza polar de fosfolípidos.
 - 3) Cadena hidrófoba de fosfolípidos.
 - 4) Capa lipídica.
 - b)
 - 1) Capa lipídica.
 - 2) Proteína transmembrana (canal).
3.
 - 1) Microtúbulos.
 - 2) Neurofilamentos.
 - 3) Microfibras.
4.
 - 1) Transporte anterógrado.
 - 2) Vesículas de transporte con sustancias a transportar.
 - 3) Microtúbulos.

5. a) Atrocitos.
- 1) Neurona.
 - 2) Capilar.
 - 3) Astrocito.
- b) Oligodendrocito.
- 1) Oligodendrocito.
 - 2) Axón.
 - 3) Nódulo de Ranvier.
 - 4) Mitocondria.
 - 5) Vaina de Mielina.
- c) Sistema nervioso periférico. Células de Schwann forman la mielina.
- 1) Nódulo de Ranvier.
 - 2) Núcleo célula de Schwann.
 - 3) Célula de Schwann.
- d) Sistema nervioso central. Oligodendrocitos forman la mielina.
- 1) Oligodendrocito.
 - 2) Núcleo de oligodendrocito.
 - 3) Nódulo de Ranvier.

Bibliografía

Tema 1. Introducción a la Psicobiología. Aportaciones a la Psicología del estudio biológico de la conducta. Objetivos de la asignatura de Fundamentos de Neurociencia Conductual y su relación con otras disciplinas

- Barr, M. L., & Kiernan, J. A. (2000). Técnicas de imagenología y métodos de investigación neuroanatómica *El Sistema nervioso humano: un punto de vista anatómico* (pp. 65-79). México: McGraw-Hill Interamericana.
- Pinel, J. P. J. (2007). Lo que hacen los biopsicólogos: métodos de investigación de la biopsicología (M. J. Ramos Platón, Trans.) *Biopsicología* (6 ed., pp. 121-156). Madrid: Pearson Educación.
- Ramos, J. M. J., Arnedo, M. L., Gallo, M., Morales, A., & Puerto, A. (1987). Técnicas de Psicobiología: estimulación, registro intracerebral e inhibición de la actividad neurobiológica. En A. Puerto (Ed.), *Psicofisiología* (3 ed., pp. 27-54). Madrid: UNED.
- Rosenzweig, M. R., Breedlove, S. M., & Watson, N. V. (2005). Psicobiología Biológica: alcance y visión general. En M. R. Rosenzweig, S. M. Breedlove & N. V. Watson (Eds.), *Psicología biológica: una introducción a la neurociencia conductual, cognitiva y clínica* (pp. 21-43). Barcelona: Ariel.

Tema 2. Estructura general de la neurona. Transporte axoplásmico. Tipos de neurona. Células gliales. La barrera hematoencefálica

- Affi, A. K., Bergman, R. A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006). Neurohistología Neuroanatomía funcional: texto y atlas (2 ed., pp. 3-38). Mexico: McGraw-Hill Interamericana.
- Bear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A., & Lienas Massot, B. (2008). Neuronas y glía Neurociencia: explorando el cerebro (3 ed., pp. 22-45). Barcelona: Wolters Kluwer.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007a). Células del Sistema Nervioso Neuroanatomía. Texto y Atlas en color (3 ed., pp. 29-33). Barcelona: Elsevier-Masson.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007b). Introducción y visión general Neuroanatomía. Texto y Atlas en color (3 ed., pp. 1-28). Barcelona: Elsevier-Masson.
- Hutchins, J., Naftel, J., & Ard, M. (2003). Biología celular de las neuronas y la glía. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 15-36). Madrid: Elsevier Science.
- Schwartz, J. H., & Westbrook, G. L. (2001). Citología de las neuronas. En E. R. Kandel, J. H. Schwartz & T. M. Jessell (Eds.), *Principios de neurociencia* (4 ed., pp. 67-87). Madrid: McGraw-Hill Interamericana.
- Snell, R. S. (2007). Neurobiología de la neurona y la Neuroglía Neuroanatomía clínica (6 ed., pp. 33-72). Buenos Aires: Médica Panamericana.

Unidad 2

Fisiología de la Neurona

Competencias que se desarrollan

Comprender y describir los mecanismos neurofisiológicos y neuroquímicos implicados en la comunicación entre células nerviosas, para poder abordar el estudio de las bases fisiológicas de la conducta.

Objetivos

El objetivo de esta unidad es conocer cómo se genera y se transmite el impulso nervioso, así como introducir al alumno en el complejo campo de la comunicación interneuronal. Analizaremos las características bioeléctricas de la membrana para poder comprender la generación del potencial de acción y su propagación por la membrana axónica. Analizaremos el concepto de sinapsis, los diferentes tipos, y los mecanismos de transmisión eléctrica y química. Estudiaremos los mecanismos de integración sináptica y valoraremos la importancia de los mecanismos sinápticos como base de la actividad del sistema nervioso. Por último, analizaremos los principales neurotransmisores y su proyección en la conducta. Esta unidad consta de 3 temas teóricos y 3 actividades prácticas.

Temas

1. Potencial de reposo y potencial de acción	39
2. Concepto y tipos de sinapsis. Fisiología de la sinapsis. Integración sináptica. Facilitación e inhibición presináptica	46
Cuestionario	53
Bibliografía	58

En el sistema nervioso, la información que se transporta a través de las neuronas está especialmente codificada: código eléctrico o químico.

Cada sección de la neurona utiliza un tipo de código. El axón, transmisor de estímulo, utiliza el código eléctrico. La comunicación intraneuronal se produce a través de cambios eléctricos en la membrana plasmática.

Aunque no son buenos conductores de electricidad, las neuronas han desarrollado mecanismos elaborados basados en un flujo de iones a través de la membrana plasmática para producir señales eléctricas. En la transmisión de electricidad entre diferentes lugares geográficos a gran velocidad, se utilizan cables de cobre. Un cable de cobre es un buen conductor de electrones. Además, suele aislarse bien y se cuelga en el aire, siendo el aire un mal conductor. Por eso, en lugar de huir hacia el exterior del cable, los electrones se mueven por dentro. La carga eléctrica del citosol del axón se transporta por iones (cargados eléctricamente) y no por electrones libres. El citosol es peor conductor que el cobre. Además, el axón no está bien aislado y está rodeado de un líquido salino externo a la célula que transporta la electricidad. En consecuencia, la corriente eléctrica transportada pasivamente a lo largo del axón no iría muy lejos sin perderse antes.

Afortunadamente, la membrana del axón tiene las características de llevar un tipo especial de señal —impulso nervioso o potencial de acción— que superarán esos límites biológicos. Los potenciales de acción, a diferencia de las señales eléctricas que se conducen pasivamente, no disminuyen con la distancia. Son señales de tamaño y duración fija. Las células capaces de generar y transportar potenciales de acción, incluidas las nerviosas y las musculares, poseen una membrana excitante.

Cuando una célula con membrana excitante no produce impulsos (potenciales de acción) se dice que está en reposo. Cuando la neurona está en reposo, el citosol, en la cara interna de la membrana tiene una carga negativa comparada con la externa. Esta carga eléctrica se denomina potencial de reposo (potencial de membrana). El potencial de acción no es más que una breve inversión de esta situación, es decir, durante un pequeño instante (aproximadamente un milenio de segundo) la parte interna de la membrana se carga positivamente con respecto a la parte externa.

Para saber cómo se generan los potenciales de acción es necesario entender previamente cómo se produce el potencial de reposo.

Tema 1

Potencial de reposo y potencial de acción

1. Potencial en reposo

La membrana de la neurona (y otras células) está polarizada. Es decir, la distribución de la carga eléctrica a ambos lados de la membrana es desigual. El interior está cargado negativamente con respecto al exterior. Esto genera un potencial eléctrico (como una pila o batería) que se mide en milivoltios. El potencial de reposo es el resultado de iones orgánicos (proteínas) cargados negativamente en el interior de la célula y se puede medir mediante la introducción de microelectrodos muy delgados en la célula. El diámetro del electrodo debe ser lo suficientemente pequeño como para insertarse sin causar lesiones. En cualquier caso, el electrodo habitual es un tubo de vidrio fino, relleno de una solución salina concentrada, que se va refinando en su extremo hasta alcanzar un diámetro de 0,0005 mm. Este electrodo, incorporado dentro de la neurona, se conecta a un equipo de registro. Un electrodo de referencia situado en el exterior de la célula forma el circuito. Los electrodos nos dan un potencial negativo si nos conectamos a un voltímetro. El potencial real varía de unas neuronas a otras, siendo el nivel típico de -70 mV, pero puede ser mayor o menor (de -60 mV a -90 mV).

Fundamentos iónicos del potencial de reposo

¿Por qué las neuronas están polarizadas en reposo? Como todas las sales presentes en las soluciones, las sales de tejido neuronal se dividen en partículas cargadas positiva o negativamente, es decir, en iones. El potencial de reposo se debe a que la proporción de cargas negativas en el interior de la neurona es mayor que la de las positivas. A su vez, la proporción de cargas positivas en el exterior es mayor que la de las negativas. A través de la interacción entre cuatro factores puede explicarse esta desigual distribución de cargas: por un lado, dos factores que operan para igualar la distribución iónica externa e interna, y por otro, otros dos que compensan esta tendencia homogeneizadora.

Ambas fuerzas de homogeneización se basan en el gradiente electroquímico. Es decir, los iones se moverán según el gradiente químico y mediante la dispersión, y tenderán a igualar las concentraciones a ambos lados de la neurona. La otra fuerza que provoca la separación uniforme es la tensión electrostática. La acumulación de cualquier carga será dispersada por la fuerza de repulsión entre cargas iguales y la fuerza de atracción entre cargas diferentes.

A pesar de estas fuerzas homogeneizadoras, no hay ningún tipo de ión que se distribuya uniformemente a ambos lados de la membrana neuronal. Sobre todo, cuatro son los iones que participan en la generación del potencial de reposo: iones de sodio (Na^+), iones de potasio (K^+), iones de cloro (Cl^-) y algunos iones proteicos cargados negativamente. La concentración de iones de Na^+ y Cl^- es mayor en el exterior de una neurona en reposo que en el interior, mientras que los iones K^+ están más concentrados en el interior. Las proteínas cargadas negativamente se sintetizan en la parte interna de la neurona, donde queda la mayoría.

La membrana neuronal tiene dos características responsables de esta diferente distribución de iones en reposo. Una característica es pasiva y la otra activa. La característica pasiva es la permeabilidad selectiva a estos iones. En reposo, los iones K^+ y Cl^- atraviesan fácilmente la membrana neuronal; los iones Na^+ , con gran dificultad; y los iones proteicos cargados negativamente no atraviesan la membrana. Esto se debe a que la membrana tiene canales iónicos específicos para cada ion.

En el caso del Cl^- , la distribución desigual se mantiene estable a ambos lados de la membrana, ya que existe un equilibrio entre ambas fuerzas —fuerza a interiorizar por gradiente químico y fuerza electrostática a exteriorizar—.

En cuanto a los iones de K^+ , la situación es distinta. La tendencia a su expulsión por gradiente químico tiene más fuerza que la fuerza electrostática para mantenerlos dentro. Por tanto, los iones K^+ huyen hacia el exterior.

En el caso del Na^+ , la situación es aún más grave, ya que ambas fuerzas actúan en el mismo sentido, la del gradiente químico y la del gradiente electrostático. Sin embargo, debido a que la permeabilidad al ion Na^+ es muy pequeña, solo una pequeña cantidad de iones entra dentro de la neurona.

Si los iones potasio se escapan y entran los iones de sodio, ¿por qué se mantienen permanentes las concentraciones externas e internas de estos iones? A través de un mecanismo activo que externaliza sodio e internaliza potasio todo el tiempo. Este mecanismo, conocido como bomba Na^+/K^+ , está compuesto por una proteína de membrana neuronal que utiliza ATP.

La distribución de Na^+ , K^+ , Cl^- y los iones proteicos negativos son los responsables del potencial en reposo.

Canales iónicos

Existen canales que permiten a los iones atravesar la membrana plasmática. En condiciones normales, estos canales pueden estar cerrados o abiertos. Como hemos dicho, la membrana presenta, en reposo, una permeabilidad diferente a los iones. En el caso de los canales de Na^+ la mayoría permanecen cerrados.

En una situación especial, estos canales pueden abrirse para realizar cambios de potencial, lo que hace que los iones entren o salgan, con lo que se puede cambiar el potencial de reposo.

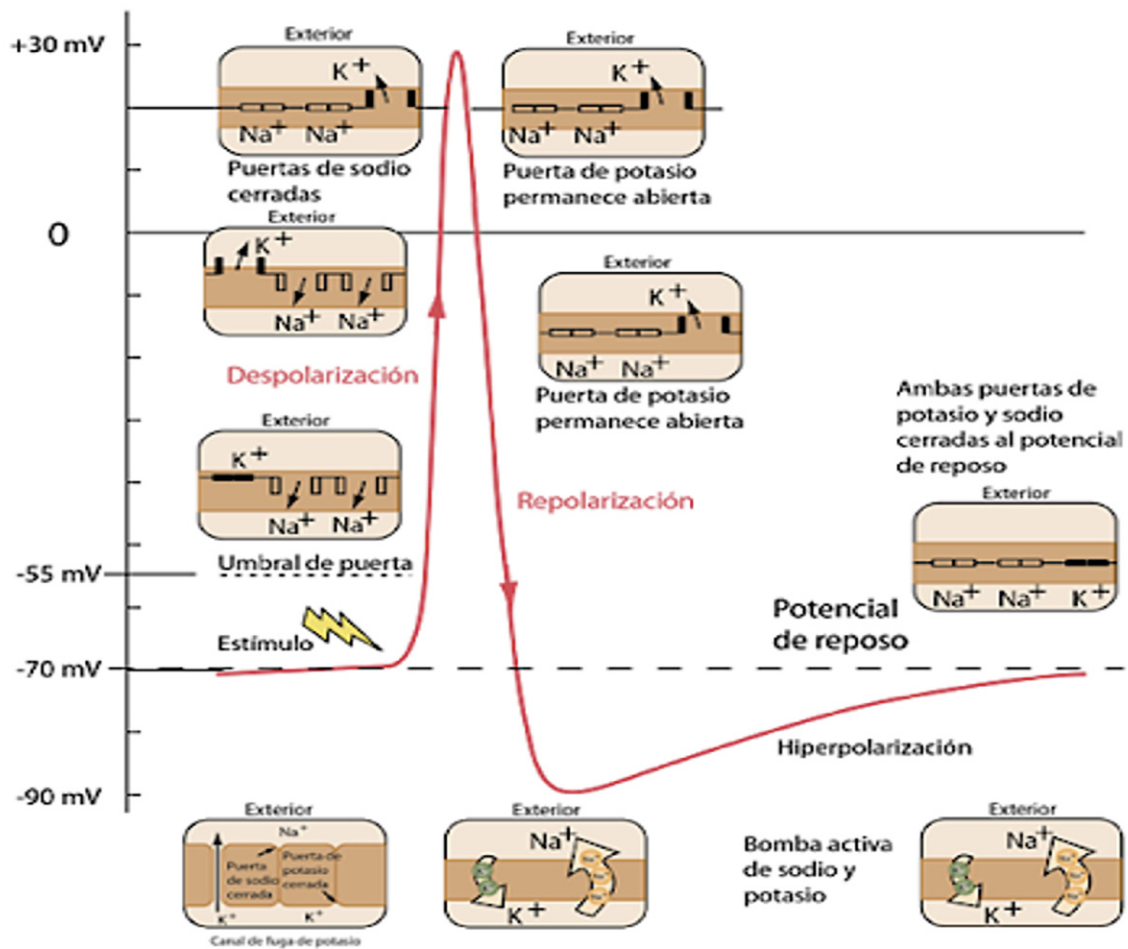
La apertura de estos canales se realiza de diferentes maneras:

- Canales voltaje-dependientes: se abren por cambio de potencial eléctrico.
- Canales ligando-dependientes: se abren por ciertas sustancias químicas (neurotransmisores).

2. Potencial de acción

Las neuronas y células musculares tienen una capacidad especial; pueden cambiar el estado de reposo ante un estímulo creando un potencial de acción. El potencial de acción es una inversión instantánea del potencial de membrana que solo dura unos milisegundos. Se puede decir que es la unidad de la información que se transporta a lo largo del sistema nervioso y también se denomina impulso nervioso o descarga nerviosa.

Los cambios de potencial que se producen en el potencial de acción se pueden explicar gráficamente:



Fase de despolarización, despolarización de la membrana por inversión de cargas.
Fase de repolarización, recuperando el potencial de reposo y, finalmente, *hiperpolarización*

Bases iónicas del potencial de acción

¿Cómo se produce el potencial de acción y se transporta a través del axón? La respuesta a ambas preguntas es básicamente la misma: por la acción de los canales iónicos que se activan por efecto de la tensión, es decir, mediante canales que se abren o cierran como consecuencia de los cambios de voltaje de la membrana, denominados «canales operados por voltaje».

A) *Despolarización (fase ascendente)*

El estímulo (externo, integración sináptica, estímulo mecánico, estímulo intermedio de electrodos) modifica la permeabilidad a Na^+ de la membrana y, al ser mayor la concentración de Na^+ en el exterior, penetran la membrana y la parte interior se vuelve un poco más positiva, es decir, se produce una pequeña despolarización, un cambio de tensión/voltaje.

Los canales de Na^+ voltaje-dependientes se abren debido a este cambio de la tensión y los iones Na^+ acceden rápidamente al interior. En consecuencia, el potencial de la membrana varía radicalmente de -70 mV a $+30$ mV.

Este rápido cambio de tensión por entrada de sodio abre los canales de K^+ voltaje-dependientes. En ese momento, los iones K^+ situados en el interior de la membrana salen al exterior a través de estos canales —inicialmente por una mayor concentración de K^+ interior y luego, cuando el potencial de acción está alrededor del pico— por una carga interna positiva. Aproximadamente un milisegundo después, los canales de Na^+ se cierran y quedan inactivados. Esto indica el final de la fase ascendente del potencial de acción y el inicio de la fase descendente.

B) *Repolarización (fase descendente)*

La salida continua de los iones K^+ repolariza la membrana. Cuando la membrana se repolariza, los canales de K^+ se van cerrando poco a poco.

C) *Hiperpolarización*

Al cerrarse poco a poco, los iones K^+ siguen saliendo; se expulsan en exceso, por lo que generan muchas cargas positivas en el exterior, es decir, la membrana queda hiperpolarizada durante un breve momento.

Pronto se recupera la concentración de iones en reposo a través del transporte activo (bomba Na^+/K^+). Los cambios iónicos en el potencial de acción se producen muy rápidamente, pero el flujo de iones a través de la membrana no suele ser muy elevado, por lo que el movimiento de los iones colindantes restablece rápidamente las concentraciones de iones de reposo. Tras un breve período de inactivación, los canales de Na^+ quedan de nuevo preparados para responder ante otro estímulo.

Como es más difícil conseguir una despolarización mientras está hiperpolarizada, se dice que en esa situación la membrana está inhibida.

Umbral de estimulación

El grado de despolarización que se debe alcanzar para generar un potencial de acción es crítico. El umbral de estimulación se refiere a la despolarización mínima que hay que alcanzar para abrir los canales de Na^+ voltaje-dependientes.

Para que la despolarización llegue al umbral, la intensidad del estímulo deberá ser suficiente. El umbral de estimulación se puede alcanzar mediante un estímulo externo, integración sináptica, un estímulo mecánico o un estímulo de electrodos.

Respuesta «todo o nada»

Una vez superado el umbral de excitación (se abrirán todos los canales de Na^+ voltaje-dependientes), el impulso nervioso se propagará de forma inevitable a lo largo del axón y manteniendo su magnitud constante. Esta respuesta se denomina de «todo o nada» porque el potencial de acción o impulso nervioso se da (si se supera el umbral de excitación), o no se da (si no se alcanza el umbral de excitación). La magnitud del potencial de acción es así independiente de la intensidad del estímulo. Si aumentamos la intensidad del estímulo, aumentará el ritmo de generación de potenciales de acción.

Periodos refractarios

Durante el potencial de acción, la neurona no tiene la misma capacidad de respuesta ante un segundo estímulo. Así, el tiempo que la neurona necesita para recuperarse y responder a un segundo estímulo se denomina: periodo refractario.

Una vez iniciado el potencial de acción, la neurona no podrá responder a otro estímulo durante un breve periodo de tiempo, que se denomina **periodo refractario absoluto**. Este periodo se establece de forma genérica desde el inicio del potencial de acción hasta 1/3 de la fase de repolarización, y se explica por el estado de los canales de Na^+ operados por voltaje. Cuando la neurona está muy despolarizada, los canales de Na^+ se inactivan y no se puede generar otro potencial de acción hasta que el potencial de la membrana sea lo suficientemente negativo como para activar los canales.

A continuación, viene el **periodo refractario relativo**, durante el cual se puede obtener una respuesta, pero para ello el grado de excitación debe ser superior al normal. Durante este periodo se eliminan los iones K^+ debido a la apertura de los canales de K^+ , por lo que la situación deberá ser más fuerte si se quiere alcanzar el potencial de acción.

El periodo refractario limita la frecuencia de los potenciales de acción o el ritmo de descarga de la neurona. Si estimulamos a una neurona intensamente, primero se producirá una

descarga o un potencial de acción y, tan pronto como finalice el periodo refractario ocurrirá una segunda descarga, de manera que el periodo refractario limita la capacidad de descarga de una neurona.

El periodo refractario también explica que el potencial de acción se propague en una sola dirección, aquella cuyos canales de sodio están abiertos o cerrados (no inactivos).

Farmacología del potencial de acción

Para que la neurona funcione de forma adecuada, es decir, genere los potenciales de acción de forma adecuada, los iones de sodio y potasio deben moverse a un ritmo adecuado por la membrana. Algunos productos químicos son capaces de modificar la actividad de la neurona modificando este movimiento rítmico. Por ejemplo: la novocaína y anestésicos locales similares bloquean los canales de Na^+ , impidiendo la entrada de Na^+ . Así, no se generará un potencial de acción en el lugar donde se administra el fármaco y, si alcanza a neuronas que envían información nociceptiva, se impedirá que estos mensajes lleguen al cerebro.

El éter y anestésicos similares abren los canales de K^+ , de manera que cuando un estímulo doloroso abre los canales de Na^+ , los iones K^+ también salen rápidamente e impiden la mayor parte de los potenciales de acción.

Tetradotoxina (TTX): bloquea los canales de Na^+ .

Veneno del escorpión: mantiene abiertos los canales de Na^+ y cerrados los de K^+ , por lo que la membrana se mantiene largamente despolarizada, de forma que no podrá transportar mensajes.

Propagación del potencial de acción

La corriente que produce un potencial de acción se transporta de forma activa y rápidamente a través de los axones, mediada por la apertura continuada de canales operados por voltaje, de manera que la magnitud del potencial de acción se mantiene constante.

Cuando se produce el primer potencial de acción en el cono axónico de una neurona, este se propaga a lo largo de la membrana del axón gracias a la apertura de los canales de Na^+ voltaje-dependientes, y al flujo de este ión al interior celular. La entrada continua de Na^+ genera potenciales de acción continuos a lo largo del axón y hasta el botón terminal de la neurona.

La propagación del impulso nervioso difiere en los axones mielinizados, ya que la vaina de mielina impide que estas secciones del axón incluyan canales operados por voltaje. En este caso los canales de sodio operados por voltaje se acumulan en el espacio libre entre las vainas de mielina, los nódulos de Ranvier. Es en estos puntos donde se producen los potenciales de acción de máxima amplitud, ya que en la membrana del axón cubierta por vainas de mielina el impulso nervioso se propaga de forma pasiva. Aunque la señal vaya disminuyendo en

el área mielinizada, es suficiente para abrir canales de Na^+ voltaje-dependientes del siguiente nódulo de Ranvier, y generar otro potencial de acción. La propagación del impulso nervioso en los axones mielinizados se denomina conducción saltatoria, porque el potencial de acción parece saltar de nódulo a nódulo de Ranvier. La mielinización aumenta enormemente la velocidad de transporte del potencial de acción.

Otro factor que incrementa la velocidad del potencial de acción es el diámetro del axón, ya que la fuga de corriente de iones a través de la membrana disminuye a medida que aumenta su diámetro.

Tema 2

Concepto y tipos de sinapsis. Fisiología de la sinapsis. Integración sináptica. Facilitación e inhibición presináptica

1. Sinapsis

Como hemos visto, en el sistema nervioso, los estímulos recibidos por la neurona pueden convertirse en señales eléctricas, es decir, en potenciales de acción. El potencial de acción es la unidad de información del sistema nervioso y se extiende a lo largo de la membrana del axón sin alterar su magnitud. Para que esta información sea integrada y analizada por otras partes del sistema nervioso, se deberán transmitir los potenciales de acción a otras neuronas. El encéfalo humano contiene aproximadamente 100.000 millones de neuronas y, para que se comuniquen entre ellas, se necesita algún mecanismo eficaz.

Esta comunicación se consigue mediante la sinapsis. La palabra sinapsis fue utilizada por Sherrington en 1897 para indicar los lugares de contacto especializados entre las neuronas. Es un enlace especializado en el que un final del axón (botón sináptico) hace contacto (contacto funcional) con otro tipo de neurona o célula. La dirección normal del flujo de información suele ser desde el final axónico a la neurona diana, por lo que se dice que el final axónico es presináptico, mientras que la neurona diana es postsináptica.

Aunque existen muchos tipos de sinapsis, se pueden clasificar en dos tipos generales: sinapsis eléctricas y sinapsis químicas. En las sinapsis eléctricas, la corriente eléctrica se transporta directa y pasivamente de una neurona a otra gracias a los canales especializados de las membranas que conectan las dos neuronas. En las sinapsis químicas, la comunicación entre las neuronas se produce gracias a sustancias químicas especializadas (neurotransmisores). La mayoría de las sinapsis cerebrales son químicas. En las últimas décadas, el conocimiento de la transmisión sináptica química ha hecho un gran avance. Conociendo cómo se produce, comprenderemos las acciones de las drogas y los psicofármacos, las causas de los trastornos mentales y las bases neurales del aprendizaje y la memoria, y comprenderemos, en general, todas las operaciones del sistema nervioso.

1.1. Sinapsis eléctrica

En el sistema nervioso de los mamíferos, la mayoría de las sinapsis son químicas, pero existen también algunas sinapsis eléctricas. Se producen en lugares especiales, es decir, donde hay muy poco espacio entre las dos neuronas que se comunican (3 nm). En este espacio aparecen proteínas especiales denominadas conexones. Los conexones forman una serie de canales que permitirán a los iones pasar directamente del citoplasma de una célula al citoplasma de otra célula. La transmisión eléctrica es muy rápida, ya que el flujo pasivo de la corriente a través de los canales es casi instantáneo. Por otro lado, la transmisión puede ser bidireccional, es decir, la corriente puede ir en cualquier sentido, dependiendo de la neurona de la que provenga el potencial de acción. La sinapsis eléctrica se presenta en lugares en los que es necesaria una gran sincronización de la actividad de las neuronas adyacentes, en el SNC de mamíferos adultos. Por ejemplo, en algunas neuronas del hipotálamo que segregan hormonas.

1.2. Sinapsis química

La información que circula por el axón en forma de impulso eléctrico, al llegar al final axónico, se convierte en una señal química que, atravesando la hendidura sináptica, llegará a la neurona postsináptica. En la membrana postsináptica, la señal química vuelve a convertirse en señal eléctrica. La señal química son neurotransmisores que se acumulan en vesículas que se encuentran en el botón presináptico y se liberan a la hendidura sináptica. Esta transformación eléctrico-químico-eléctrica hace posibles muchas capacidades informatizadas cerebrales.

Características generales

En las sinapsis químicas, un intervalo (hendidura) sináptico de 20 a 50 nm de anchura separa la membrana presináptica de la postsináptica. El lado presináptico de la sinapsis suele ser el final del axón y está lleno de pequeñas esferas rodeadas de membranas llamadas vesículas sinápticas. Estas vesículas están llenas de neurotransmisores. Muchos botones axónicos también contienen vesículas de mayor tamaño, que son granos de secreción y están llenos de proteínas. En la membrana de cada lado de la hendidura sináptica hay proteínas especiales. En el lado presináptico, forman una corteza llamada zona activa, donde se liberan los neurotransmisores. Las proteínas que aparecen en la membrana postsináptica forman sobre todo receptores para neurotransmisores y convierten la señal química intercelular en una respuesta eléctrica intracelular en la neurona postsináptica. Como veremos, dependiendo del tipo de receptor proteico que active el neurotransmisor, la respuesta postsináptica tendrá un carácter u otro.

Tipos de sinapsis químicas

En el SNC se pueden distinguir diferentes tipos de sinapsis en función de la parte de la neurona que participe:

- Sinapsis axodendríticas: cuando la membrana postsináptica es una dendrita o, dicho de otra manera, cuando la estructura postsináptica es una dendrita.

- Sinapsis axosomáticas: cuando la membrana postsináptica es el soma.
- Sinapsis axoaxónicas: cuando la membrana postsináptica es otro axón.

En algunas neuronas especializadas, las sinapsis se producen entre dos dendritas, formando sinapsis dendrodendríticas.

Las sinapsis también se encuentran fuera del sistema nervioso central. Los axones del sistema nervioso autónomo, por ejemplo, inervan glándulas, músculo liso y cardíaco. Las sinapsis químicas también se producen entre una motoneurona de la médula espinal y el músculo esquelético. A estos últimos también se les denomina enlaces neuromusculares y tienen una gran similitud con las sinapsis químicas del SNC. Como a los enlaces neuromusculares se puede llegar con más facilidad que a la sinapsis del SNC, una gran parte de lo que hoy se sabe sobre la transmisión sináptica se basa en lo estudiado a este nivel.

Se puede decir que dichas sinapsis son dirigidas, lo que significa que los neurotransmisores van directamente de la estructura presináptica a la estructura postsináptica. Pero, en algunos casos, los neurotransmisores pueden llegar a lugares remotos por diseminación e interactuar con cualquier receptor que se sitúe dentro del radio de dispersión; en este caso se dice que son sinapsis no dirigidas.

Principalmente, las sinapsis se producen en un solo sentido, desde la estructura presináptica hacia la estructura postsináptica. Sin embargo, cada vez es más evidente que la neurona postsináptica también puede «responder», valiéndose del óxido nítrico y de sustancias químicas similares, a la neurona presináptica. Con ello se puede decidir un correcto funcionamiento de la sinapsis.

Bases de la transmisión de la sinapsis química

Para que ocurra la transmisión sináptica que se deben dar ciertos pasos:

- A) Síntesis y almacén de neurotransmisores.
- B) Liberación de neurotransmisores.
- C) Unión neurotransmisor-receptor y respuesta eléctrica o química en la neurona postsináptica.
- D) Eliminación de neurotransmisores de la hendidura sináptica.

A) SÍNTESIS Y ALMACÉN DE NEUROTRANSMISORES

Los neurotransmisores pueden clasificarse en tres grupos químicos: 1) aminoácidos, 2) aminas y 3) péptidos. Los neurotransmisores de los grupos aminoácido y amina son pequeñas moléculas orgánicas que contienen un átomo de nitrógeno y se acumulan en vesículas sinápticas. Los neurotransmisores de carácter peptídico son moléculas de gran tamaño que se acumulan en los granos de secreción. Como se ha dicho anteriormente, las vesículas sinápticas y los granos de secreción están muchas veces en el mismo final axónico.

Los neurotransmisores se sintetizan en vías específicas mediante enzimas. Para sintetizar los neurotransmisores del grupo aminoácido y amina, se transportan las enzimas hasta el final del axón. Tras la síntesis, los neurotransmisores se introducen en las vesículas mediante unas proteínas transportadoras.

Los neurotransmisores peptídicos, por su parte, se sintetizan en el soma, en el retículo endoplasmático rugoso, y se transforman en el aparato de Golgi. Las vesículas con los neurotransmisores peptídicos se desprenden del aparato de Golgi y, gracias al transporte axónico, se conducen hasta el final axónico.

B) LIBERACIÓN DE NEUROTRANSMISORES

La liberación de neurotransmisores se produce tras la llegada del potencial de acción al botón axónico. Cuando este se despolariza, se abren los canales de Ca^{++} voltaje-dependientes. Estos canales son similares a los de Na^+ mencionados anteriormente, pero en lugar de ser permeables a Na^+ , son permeables a Ca^{++} . Debido a que la concentración de Ca^{++} dentro de la membrana es muy baja, los iones Ca^{++} se desplazarán hacia el interior. En consecuencia, la concentración de Ca^{++} en el interior aumenta, lo que induce la liberación de neurotransmisores de las vesículas. Durante la despolarización, los canales Ca^{++} se mantienen abiertos y los neurotransmisores se liberan durante ese tiempo.

Las vesículas liberan su contenido mediante exocitosis. La membrana de la vesícula sináptica se une a la membrana presináptica y el contenido de la vesícula se libera en la hendidura sináptica.

C) UNIÓN NEUROTRANSMISOR-RECEPTOR

Los neurotransmisores liberados en la hendidura sináptica actúan sobre la neurona postsináptica, uniéndose a proteínas receptoras presentes en la membrana postsináptica. Esto dará lugar a una respuesta eléctrica o química en la neurona postsináptica. Se asemeja a una cerradura, en la que al meter la llave provoca cambios en el conformado de la proteína que, dependiendo del tipo de receptor de la neurona postsináptica, dará lugar a una u otra respuesta. Aunque existen más de cien tipos de receptores, se pueden clasificar en dos grupos: receptores asociados a canales iónicos y receptores acoplados a proteínas G.

C.1) Receptores asociados a canales iónicos

Los receptores asociados a canales iónicos son proteínas que atraviesan la membrana y están formadas por cinco subunidades peptídicas que forman un poro. Si no hay neurotransmisores, el poro está cerrado. El neurotransmisor, cuando se une a lugares específicos de la parte extracelular del canal, provoca un cambio de conformado en las subunidades y unos pocos milisegundos bastan para abrir el canal. Así, los iones podrán atravesar la membrana.

Según el tipo de ión que atraviese el poro se producirán una serie de efectos funcionales:

En el enlace neuromuscular, los canales dependientes de acetilcolina son permeables a los iones Na^+ y K^+ . No obstante, como norma, cuando los canales abiertos sean permeables a Na^+ , el efecto neto será la despolarización de la célula postsináptica; se dice que el efecto producido es excitatorio. La despolarización transitoria producida por la liberación presináptica del neurotransmisor en la membrana postsináptica se denomina potencial postsináptico excitatorio (PPE). La activación de canales iónicos sinápticos por acetilcolina y glutamato genera PPE.

Cuando los canales son permeables a Cl^- , el efecto neto será hiperpolarizar la célula postsináptica. Como esto tiende a alejar el potencial de la membrana del umbral necesario para producir el potencial de acción, se dice que el efecto producido es inhibitorio. La hiperpolarización de la membrana postsináptica por liberación presináptica del neurotransmisor se denomina potencial postsináptico inhibitorio (PPI).

C.2) Receptores acoplados a proteína G

La transmisión sináptica rápida se produce por neurotransmisores del grupo aminoácido y amina. Sin embargo, los tres tipos de neurotransmisores pueden tener efectos postsinápticos más lentos, de mayor duración y variados cuando interactúan con receptores asociados a la proteína G. Estos receptores suelen ser de una sola molécula proteica y no presentan canales iónicos en su estructura. En este efecto del neurotransmisor se distinguen tres fases:

1. El neurotransmisor se une a los receptores proteicos presentes en la membrana postsináptica.
2. Los receptores proteicos activan pequeñas moléculas proteicas denominadas proteínas G, que se desplazarán libremente sobre la superficie interna de la membrana postsináptica.
3. Las proteínas G activadas activarán proteínas «efectoras» (AMPc).

Las proteínas efectoras pueden ser canales iónicos o enzimas, que sintetizarán los segundos mensajeros que pasarán al citosol. Los segundos mensajeros, por su parte, pueden activar las otras enzimas del citosol, de forma que pueden cambiar la función de los canales iónicos o el metabolismo celular. Dado que los receptores asociados a la proteína G pueden producir efectos metabólicos amplios, se les ha dado el nombre de receptores metabotrópicos.

Autoreceptores

A los receptores presinápticos sensibles a los neurotransmisores liberados por el final presináptico se les denomina autoreceptores. Los autoreceptores tipo son receptores asociados a proteínas G que estimulan la producción del segundo mensajero. Aunque los efectos de la activación de estos receptores no siempre sean los mismos, un efecto común es inhibir la liberación del neurotransmisor y, en algunos casos, también la síntesis del neurotransmisor. Al parecer, estos receptores funcionan como una válvula de seguridad.

D) Eliminación de neurotransmisores de la hendidura sináptica

El neurotransmisor, una vez se ha unido al receptor postsináptico, debe salir fuera de la hendidura sináptica para que se pueda volver a dar la transmisión sináptica. Para la eliminación de neurotransmisores existen varios mecanismos:

1. **Diseminación simple:** los neurotransmisores se eliminan de la hendidura sináptica.
2. **Recaptación:** mecanismo mediante el cual el neurotransmisor vuelve a entrar en el botón axónico (en algunos casos también en las células gliales). La recaptación se produce gracias a proteínas transportadoras en la membrana presináptica. Los neurotransmisores, cuando están dentro del citosol, pueden ser destruidos enzimáticamente o reintroducidos en vesículas presinápticas. Los transportadores de neurotransmisores también se encuentran en las células de la glía que rodean la sinapsis y ayudan a extraer el neurotransmisor de la hendidura sináptica. Este es el mecanismo más utilizado por las monoaminas. Las enzimas específicas para ser destruidas dentro del botón axónico son las monoaminooxidasas (MAO).
3. **Inactivación enzimática en la hendidura sináptica:** el neurotransmisor no recaptado es destruido por unas enzimas específicas en la hendidura sináptica. Así se elimina la acetilcolina en el enlace neuromuscular. Para ello la enzima específica es la acetilcolinesterasa (AChE).

2. Integración sináptica

La magnitud de los potenciales postsinápticos depende de la cantidad de neurotransmisores que se liberan en la sinapsis, es decir, los potenciales postsinápticos son graduales. En el caso del enlace neuromuscular, se liberan numerosos neurotransmisores en una sola sinapsis, lo que hace que la magnitud del PPE generado sea también alta (suficiente para generar potencial de acción). Pero en la mayoría de las sinapsis del SNC se liberan menos neurotransmisores y el efecto postsináptico no es tan grande como ocurre en el enlace neuromuscular. Es decir, se producen potenciales postsinápticos inferiores al umbral necesario para generar potencial de acción. Pero como la mayoría de las neuronas del SNC reciben miles de aferencias sinápticas, en una sola neurona postsináptica pueden producirse más de mil sinapsis. En estas sinapsis se activarán canales iónicos por neurotransmisores y varias combinaciones de receptores asociadas a proteína G. La neurona postsináptica integra todas estas complejas señales eléctricas y químicas y da paso a un único potencial de acción. La transformación de muchas aferencias sinápticas en una eferencia neuronal requiere un cálculo neural. Cada segundo que vivimos, el cerebro hace miles de cálculos neurales.

Los PPE y PPI que se producen en las sinapsis de todas estas aferencias se transportan de forma instantánea y pasiva (disminuyendo la magnitud) a través de la membrana postsináptica hasta el cono axónico. Si la suma de las despolarizaciones e hiperpolarizaciones que llegan al cono axónico alcanza el umbral, se generará un potencial de acción.

La suma de los potenciales postsinápticos puede ser de dos tipos: espacial y temporal.

- Suma espacial: es la suma de los potenciales que concurren en diferentes puntos de la membrana postsináptica.
- Suma temporal: es la suma de los potenciales que se producen en una sucesión rápida en la misma sinapsis, entre 5 y 15 ms.

La posición de una sinapsis en la membrana postsináptica es un factor importante que limita su capacidad de generar potencial de acción. Los potenciales postsinápticos van disminuyendo durante el transporte, por lo que en la descarga de la neurona influirán más las sinapsis cercanas al cono axónico que las lejanas.

3. Sinapsis axoaxónicas. Facilitación e inhibición presináptica

Las sinapsis axoaxónicas permiten controlar la actividad de un axón, modificando la eficacia de la sinapsis que dicho axón mantiene con una neurona. En los botones axónicos de la neurona presináptica, el control de la entrada de Ca^{++} mediante la sinapsis axoaxónica es importante, ya que puede aumentar o disminuir la liberación de neurotransmisores.

Los mecanismos de facilitación e inhibición presináptica se han estudiado principalmente en las neuronas de invertebrados y en los mecanorreceptores de vertebrados.

Facilitación presináptica

La sinapsis axoaxónica induce la entrada de Ca^{++} en la neurona presináptica, por lo que el proceso de exocitosis durará más y se liberarán más neurotransmisores a la hendidura.

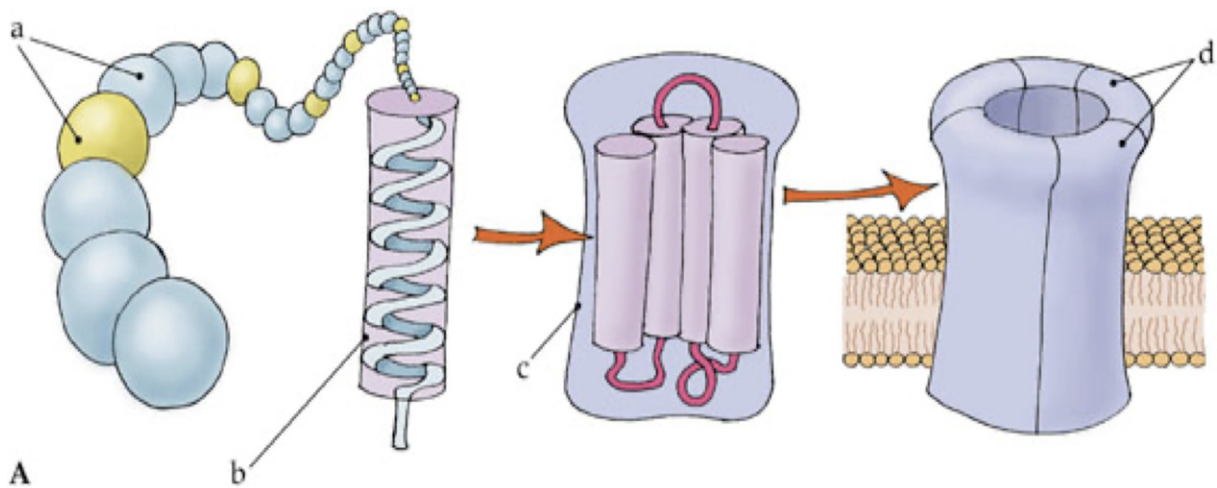
En algunas neuronas de moluscos, la serotonina se libera en la sinapsis axoaxónica y luego interactúan los receptores presinápticos y esa serotonina. En consecuencia, a través del segundo mensajero sintetizado (AMPC), se cierran los canales de K^+ , y en esta neurona se prolonga la duración de la despolarización producida por el potencial de acción y, en definitiva, se incrementa la entrada de Ca^{++} . Este mecanismo puede ser responsable de la sensibilización; en la sensibilización se produce una respuesta excesiva ante un estímulo.

Inhibición presináptica

Debido a la sinapsis axoaxónica, entra menos Ca^{++} en la neurona presináptica con lo que se liberarán menos neurotransmisores. La disminución de la entrada de Ca^{++} puede deberse también a un receptor metabotrópico que provoca el cierre de los canales de Ca^{++} y la apertura de los canales de K^+ favoreciendo su externalización. De este modo se acorta la duración de la repolarización, por lo que la entrada de Ca^{++} también durará menos.

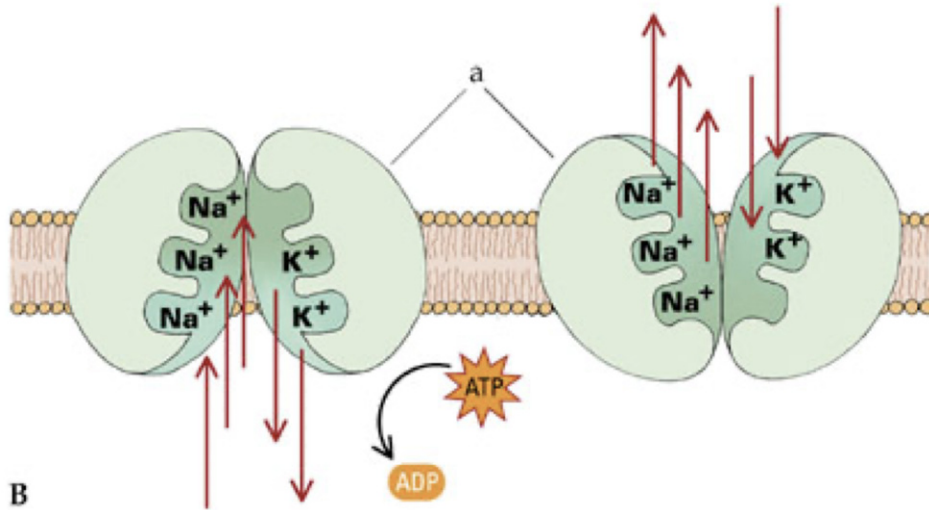
Cuestionario

1. ¿Cuáles son las dos funciones de las proteínas de membrana para crear y mantener el potencial de reposo?
¿Qué son las estructuras de la imagen? ¿Qué funciones cumplen?
¿Qué indica cada flecha?



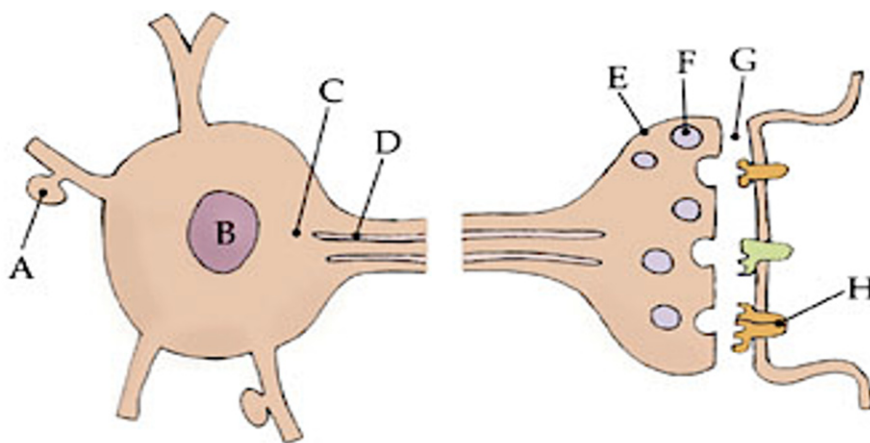
A) a)
c)

b)
d)



B) a)

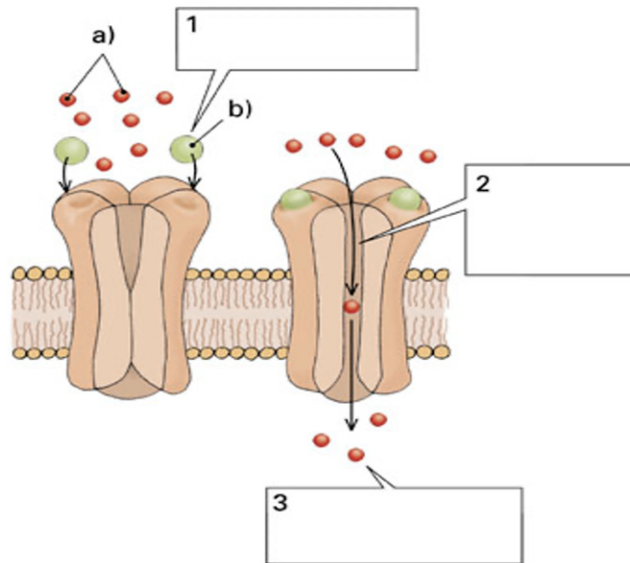
2. Explica los componentes de la neurona señalados por las flechas



- a) A: espinas dendríticas; B: mitocondria; C: cono axónico; D: vaina de mielina; E: terminación presináptica; F: vesícula sináptica; G: hendidura sináptica; H: sinapsis eléctrica.
- b) A: espinas dendríticas; B: núcleo neurona; C: cono axónico; D: microtúbulo; E: terminación presináptica; F: vesícula sináptica; G: hendidura sináptica; H: receptor postsináptico.
- c) A: dendrita terminal; B: ribosomas; C: cono axónico; D: microtúbulo; E: espinas dendríticas; F: vesícula sináptica; G: hendidura sináptica; H: receptor postsináptico.
- d) A: espinas dendríticas; B: núcleo neurona; C: cono axónico; D: vaina de mielina; E: terminación presináptica; F: ribosomas; G: hendidura sináptica; H: neurotransmisor.

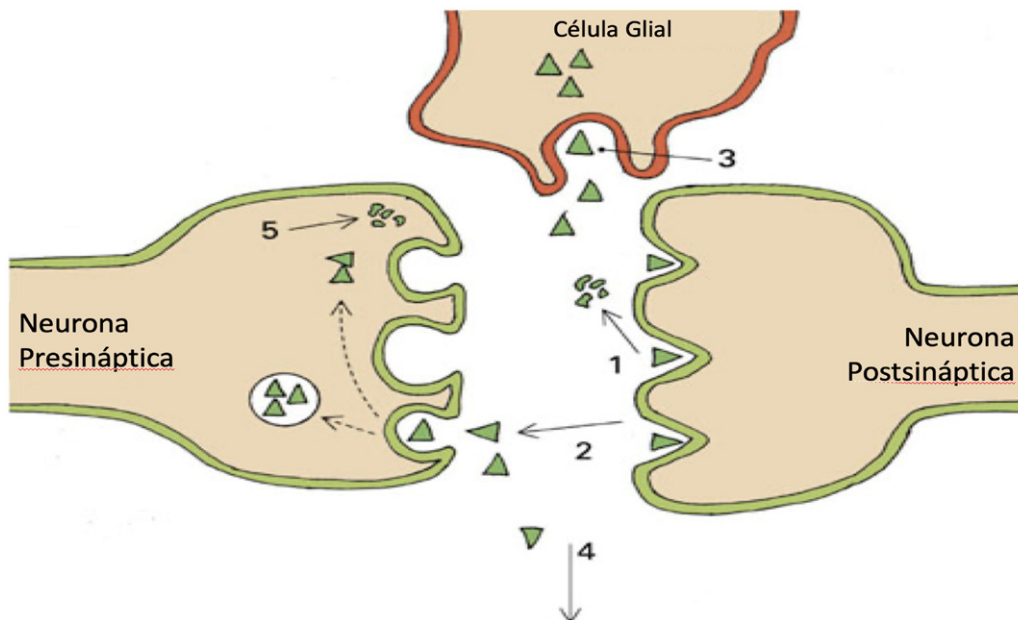
3. En la imagen se muestra el receptor asociado a los canales iónicos

Explique lo que señalan las flechas (a y b) y los números (1, 2 y 3):



4. Sinapsis

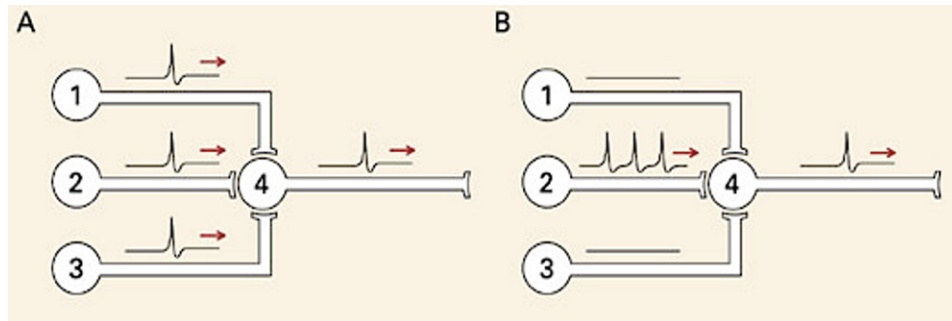
Explica lo que indican las flechas:



- | | | |
|----|----|----|
| 1. | 2. | |
| 3. | 4. | 5. |

5. Integración sináptica

En la imagen se muestran tres neuronas que realizan sinapsis con una 4ª neurona. En la figura A, todas las neuronas (1, 2 y 3) han generado un impulso nervioso en su axón. En la figura B, solo la neurona 2 ha generado impulsos nerviosos.



En la imagen A se observa con respecto a la neurona 4:

- Refuerzo del impulso nervioso.
- Sumación espacial.
- Bloqueo de una descarga neuronal.
- Ejemplo de una conexión sináptica inhibitoria.

En la imagen B se observa con respecto a la neurona 4:

- Disminución del impulso nervioso.
- Bloqueo de una descarga neuronal.
- Sumación temporal.
- Ejemplo de una inhibición presináptica.

Bibliografía

Tema 1. Potencial de reposo y potencial de acción

- Affi, A. K., Bergman, R. A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006). Neurohistología *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2 ed., pp. 3-38). Mexico: McGraw-Hill Interamericana.
- Bear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A., & Lienas Massot, B. (2008). Neuronas y glía *Neurociencia: explorando el cerebro* (3 ed., pp. 22-45). Barcelona: Wolters Kluwer.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007a). Células del Sistema Nervioso *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3 ed., pp. 29-33). Barcelona: Elsevier-Masson.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007b). Introducción y visión general *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3 ed., pp. 1-28). Barcelona: Elsevier-Masson.
- Hutchins, J., Naftel, J., & Ard, M. (2003). Biología celular de las neuronas y la glía. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 15-36). Madrid: Elsevier Science.
- Kalat, J. W. (2004). Las células del sistema nervioso central (M. V. Rollón, Trans.) *Psicología biológica* (8 ed., pp. 24-32). Madrid: Thomson.
- López, C., & Nácher, J. (1998). Las células del tejido nervioso: neuronas y células gliales. En J. M. Delgado, A. Ferrús, F. Mora & F. Rubia (Eds.), *Manual de neurociencia* (pp. 59-93). Madrid: Síntesis.
- Schwartz, J. H., & Westbrook, G. L. (2001). Citología de las neuronas. En E. R. Kandel, J. H. Schwartz & T. M. Jessell (Eds.), *Principios de neurociencia* (4 ed., pp. 67-87). Madrid: McGraw-Hill Interamericana.
- Snell, R. S. (2007). Neurobiología de la neurona y la Neuroglía *Neuroanatomía clínica* (6 ed., pp. 33-72). Buenos Aires: Médica Panamericana.

Tema 2. Concepto y tipos de sinapsis. Fisiología de la sinapsis. Integración sináptica. Facilitación e inhibición presináptica

- Ambrosio, E. (2001). Transmisión sináptica. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 589-628). Madrid: Sanz y Torres.
- Bear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A., & Lienas Massot, B. (2008). Transmisión sináptica *Neurociencia: explorando el cerebro* (3 ed., pp. 92-120). Barcelona: Wolters Kluwer.
- Ceña, V. (1998). Comunicación interneural. Tipos de sinapsis. En J. M. Delgado, A. Ferrús, F. Mora & F. Rubia (Eds.), *Manual de neurociencia* (pp. 183-199). Madrid: Síntesis.

- Kalat, J. W. (2004). Comunicación en las sinápsis (M. V. Rollón, Trans.) *Psicología biológica* (8 ed., pp. 43-59). Madrid: Thomson.
- Pinel, J. P. J. (2007). Conducción neuronal y transmisión sináptica (M. J. Ramos Platón, Trans.) *Biopsicología* (6 ed., pp. 91-102). Madrid: Pearson Educación.
- Purves, D. (2006). Señalización neuronal *Neurociencia* (3 ed., pp. 33-179). Madrid: Médica Panamericana.
- Rockhold, R. (2003). Bases electroquímicas de la integración neuronal. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 37-56). Madrid: Elsevier Science.

Tema 3. Neurotransmisores

- Abril Alonso, A. (2001). Organización anatomofuncional del SNC I: médula espinal, tronco del encéfalo y cerebelo. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, M. R. De Blas, A. A. Caminero, C. Le-cumberri, J. M. De Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 421-480). Madrid: Sanz y Torres.
- Carlson, N. R. (2010). Psicofarmacología (M. J. Ramos Platón, Trans.) *Fundamentos de fisiología de la conducta* (8 ed., pp. 107-142). Madrid: Pearson-Prentice Hall.
- Kalat, J. W. (2004). Comunicación en las sinápsis (M. V. Rollón, Trans.) *Psicología biológica* (8 ed., pp. 43-59). Madrid: Thomson.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., & Jessell, T. M. (2001). Neurotransmisores *Principios de neurociencia* (4 ed., pp. 315-331). Madrid: McGraw-Hill Interamericana.
- Pinel, J. P. J. (2007). Conducción neuronal y transmisión sináptica (M. J. Ramos Platón, Trans.) *Biopsicología* (6 ed., pp. 91-102). Madrid: Pearson Educación.
- Purves, D. (2006). Señalización neuronal *Neurociencia* (3 ed., pp. 33-179). Madrid: Médica Panamericana.
- Rosenzweig, M. R., Breedlove, S. M., & Watson, N. V. (2005). Bases químicas de la conducta: neurotransmisores y neurofarmacología. En M. R. Rosenzweig, S. M. Breedlove & N. V. Watson (Eds.), *Psicología biológica: una introducción a la neurociencia conductual, cognitiva y clínica* (2 ed., pp. 129-159). Barcelona: Ariel.
- Snyder, S. H., & García de la Mora, J. M. (1992). *Drogas y cerebro*. Barcelona: Prensa Científica.

Unidad 3

Anatomía del Sistema Nervioso

Competencias que se desarrollan

Comprender la organización del SN, como iniciación al estudio de las bases neuroanatómicas de la conducta.

Objetivos

El objetivo de esta unidad es que el alumno conozca la anatomía del sistema nervioso distinguiendo cada una de sus partes, su situación en las tres dimensiones del espacio, la anatomía y función de los principales núcleos y centros nerviosos, así como las principales vías sensoriales y motoras, y su proyección conductual. Estudiaremos el sistema límbico y le introduciremos en el análisis de las principales diferencias anatómicas, bioquímicas y funcionales entre ambos hemisferios cerebrales y su correlato funcional. Así mismo es objetivo de esta unidad que se comprenda los principales lóbulos y áreas de la corteza y se introduzca en el estudio de las funciones superiores, fundamentalmente la relación entre la función cognitiva y la corteza cerebral. Finalmente abordaremos el estudio anatómico-funcional del sistema nervioso periférico. Esta unidad consta de 6 temas teóricos y 3 actividades prácticas.

Temas

1. Organización general del Sistema Nervioso. Principales divisiones. Vascularización cerebral. Meninges. Sistema ventricular	61
2. Medula espinal. Vías sensitivas y motoras. Tallo cerebral. Cerebelo. Implicación conductual	65
3. Diencefalo. Epitálamo, tálamo e hipotálamo. Conexiones funcionales y consideraciones comportamentales	74
4. La región subcortical. Ganglios basales. El cuerpo caloso, el fórnix y las comisuras blancas. El sistema límbico. Consideraciones conductuales	76
5. La corteza. Estudio histológico. Lóbulos cerebrales. Áreas funcionales. Lateralidad y dominancia hemisférica. Conexiones inter e intrahemisféricas. Integraciones superiores.	79
6. Sistema Nervioso Periférico: Estructura y Divisiones.	83

Cuestionario	87
-------------------------------	----

Bibliografía	90
-------------------------------	----

Tema 1

Organización general del Sistema Nervioso. Principales divisiones. Vascularización cerebral. Meninges. Sistema ventricular

Dejamos atrás el nivel celular de estudio del Sistema Nervioso para adentrarnos en el análisis de su estructura anatómica básica. Para ello, abordaremos en primer lugar los sistemas especiales de protección del tejido nervioso, especialmente sensible por las funciones que alberga, y las principales vías de aporte sanguíneo. A continuación, se presentarán las principales divisiones anatómicas del Sistema Nervioso (ver Figura 1), y se abordará su estudio de forma sistemática.

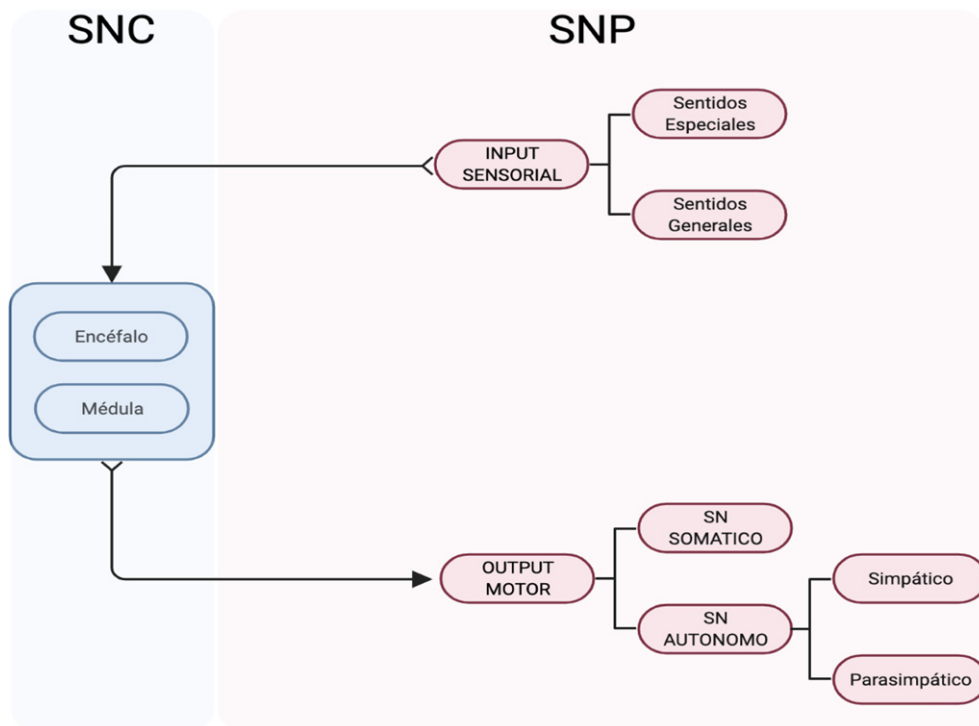


FIGURA 1

Representación esquemática de las principales divisiones del Sistema Nervioso: Sistema Nervioso Central (SNC) y Sistema Nervioso Periférico (SNP)

Como se muestra en la imagen anterior, el SN se divide para su estudio en SNC, formado por la médula y el encéfalo, y el SNP formado por los nervios que permiten la entrada y salida de información del SNC.

Antes de iniciar el estudio anatómico del Sistema Nervioso conviene recordar los planos y ejes que se utilizan para localizar sus estructuras en el espacio tridimensional.

Cuando vemos el cerebro desde arriba, tenemos una visión dorsal. Vista desde abajo, visión ventral. La visión lateral nos permite observar el cerebro desde la izquierda o la derecha. Por otra parte, las secciones cerebrales pueden realizarse en los 3 planos: **Plano o corte horizontal**, que divide al cerebro en superior e inferior. **Corte coronal**, que divide al cerebro en anterior y posterior, y **Corte sagital** que divide al cerebro en izquierdo y derecho.

Las meninges

Todo el SN (encéfalo, médula espinal, nervios y ganglios autónomos) está protegido por tejido conjuntivo resistente. Este tejido se llama meninge. En el SNC Las meninges tienen tres capas. La capa exterior es gruesa y dura, su nombre es *duramadre*. La capa *aracnoides* es suave y esponjosa y está situada bajo la duramadre. Estrechamente unida al encéfalo y a la médula espinal y siguiendo cada circunvolución, se encuentra la *piamadre*. Dentro de esta capa se encuentran los vasos sanguíneos más pequeños de la superficie del encéfalo. Entre la piamadre y la aracnoides hay un espacio llamado espacio subaracnoideo. Este espacio está lleno de líquido cefalorraquídeo (LCR) por donde discurren grandes vasos sanguíneos.

Sistema ventricular y producción de LCR

El encéfalo es un órgano muy blando y delicado. El peso considerable de un encéfalo humano (± 1.500 g), junto con su delicada construcción, necesita que sea protegido de posibles traumatismos. El encéfalo no puede ni siquiera soportar su propio peso; es extremadamente difícil sacar y manejar un encéfalo fresco de un ser humano sin lesionarlo. Afortunadamente, el encéfalo dentro del cráneo se encuentra bien protegido. Flota en un baño de LCR contenido dentro de las meninges. Como se encuentra completamente inmerso en líquido, su peso neto se reduce considerablemente, y por lo tanto disminuye bastante la presión sobre la base del encéfalo. El LCR que rodea al encéfalo y la médula espinal también reduce al SNC del choque que sería producido por el brusco movimiento de la cabeza.

El encéfalo contiene una serie de cámaras huecas interconectadas llenas de LCR. Estas cámaras están conectadas con el espacio subaracnoideo por medio de pequeños orificios (forámenes), y también por el estrecho canal central de la médula espinal (canal ependimario o epéndimo). La cámara más grande son los **ventrículos laterales**, con su cuerpo anterior, posterior e inferior. Hay 2 ventrículos laterales, uno en cada hemisferio cerebral. Los ventrículos laterales están conectados, a través del orificio de Monro (o interventricular), con el **tercer ventrículo**. El tercer ventrículo se localiza en la línea media del encéfalo; esta es una estructura única, y sus paredes dividen la región local del encéfalo en mitades simétricas. Un puente de tejido neural (masa intertalámica) cruza a través de la porción media del ter-

cer ventrículo. El acueducto cerebral o *acueducto de Silvio*, conecta el tercer ventrículo con el **cuarto ventrículo**, el cual en su extremo caudal, conecta con el canal central de la médula espinal (epéndimo).

El LCR es elaborado por las meninges; una estructura especial de la piamadre, el plexo coroideo, este se ubica dentro de cada uno de los ventrículos y produce LCR a partir del plasma sanguíneo. El LCR se produce continuamente y se estima que es renovado entre 6 y 7 veces al día. La producción continua de LCR significa que debe haber un mecanismo para su eliminación. El LCR es producido por el plexo coroideo de los ventrículos laterales, y fluye a través del agujero interventricular (de Monro) dentro del tercer ventrículo. Se produce una cantidad adicional en este ventrículo y después fluye a través del acueducto de Silvio hacia el cuarto ventrículo, donde se produce todavía más LCR. Sale del cuarto ventrículo a través de los forámenes de Magendie y de Luschka (localizados medial y lateralmente respectivamente) y se reúne en el espacio subaracnoideo que rodea el encéfalo. Todo el LCR fluye entonces dentro del espacio subaracnoideo alrededor del SNC donde se reabsorbe hacia la irrigación sanguínea por medio de las granulaciones aracnoideas. Las granulaciones aracnoideas hacen prominencia dentro del seno sagital superior, que posteriormente drena dentro de las venas que evacúan la sangre del encéfalo.

Entre las funciones de las meninges y del LCR se pueden citar: la protección contra golpes o movimientos bruscos de la cabeza. También disminuyen el peso del cerebro, permiten mantener una temperatura más estable, es válido para el transporte químico, expulsan a la sangre algunos productos del metabolismo y también ayudan al sistema inmune en su tarea protectora.

El LCR está formado por agua, pequeñas porciones de proteínas, gases en solución (O_2 y CO_2), sodio, potasio, calcio, iones cloro, magnesio, glucosa, leucocitos (la mayoría linfocitos y algunos monocitos) y muchos otros componentes orgánicos.

Vascularización

El encéfalo recibe constantemente aproximadamente el 20% del flujo sanguíneo cardiaco. El encéfalo apenas tiene reserva metabólica y obtiene su energía de la glucosa, lo que requiere un gran aporte sanguíneo. El cerebro utiliza alrededor de 1/5 de las calorías obtenidas de la dieta. Otras partes del cuerpo reciben cantidades variables de sangre, según las necesidades, pero el encéfalo no puede almacenar combustible ni extraer energía sin O_2 , como hacen los músculos. La interrupción de la irrigación sanguínea en el cerebro durante unos segundos consume una gran cantidad de oxígeno disuelto; una pausa de pocos segundos podría provocar una pérdida de consciencia, en pocos minutos podría producirse un daño celular permanente.

La circulación sanguínea corporal se dirige desde las arterias a las arteriolas y a los capilares. A su vez, los capilares drenan en las vénulas, que confluyen para formar venas, las cuales devuelven la sangre al corazón, donde comienza nuevamente el proceso. Dos conjuntos principales de arterias irrigan al cerebro: las arterias vertebrales, que irrigan la porción caudal del encéfalo, y las arterias carótidas internas, que irrigan las porciones media y anterior. Nor-

malmente hay poca mezcla de sangre de las arterias rostrales y caudales, o, en el caso de la irrigación rostral, de la irrigación de los lados izquierdo y derecho del cerebro. Sin embargo, si un vaso sanguíneo se obtura, el flujo sanguíneo puede seguir rutas alternas reduciendo la probabilidad de pérdida de suministro sanguíneo y consiguiente destrucción del tejido encefálico. A este fenómeno se le denomina anastomosis o vías anastomóticas.

El drenaje venoso del Encéfalo se lleva a cabo por grandes venas y como en el caso de las arterias principales están interconectadas de modo que la sangre pueda fluir en cualquier dirección dependiendo de la presión intracerebral local.

Tema 2

Medula espinal. Vías sensitivas y motoras. Tallo cerebral. Cerebelo. Implicación conductual

La médula espinal - Aspecto externo general

La médula espinal es una estructura larga y cilíndrica, ligeramente aplanada en sentido antero-posterior. Su anchura no es constante, tiene 2 zonas más anchas. En la parte superior está el ensanchamiento cervical (a la altura de las cervicales) y en la parte inferior el ensanchamiento lumbar (a la altura de las vértebras lumbares). Ambos ensanchamientos corresponden a las entradas y salidas de las raíces nerviosas destinadas a los miembros superiores (cervical) e inferiores (lumbar). En la parte superior la médula se continúa con el bulbo raquídeo. En su parte más caudal se encuentra el cono terminal rodeado por los nervios medulares lumbosacros de la «cola de caballo».

La médula se encuentra dentro de la columna vertebral y es más corta que esta. En personas adultas la longitud total de la médula espinal llega hasta la primera vértebra lumbar. La médula se divide en segmentos medulares, en función de los nervios que entran o salen simétricamente a ambos lados, por los agujeros intervertebrales. En total hay 31 segmentos medulares con sus respectivos pares de nervios, estos son: 8 pares cervicales; 12 pares torácicos; 5 pares lumbares; 5 pares sacros y 1 par coxígeo. Estos nombres son tomados de los respectivos segmentos vertebrales. La médula se encuentra revestida por las meninges e inmersa en líquido cefalorraquídeo.

En un corte horizontal, la médula se halla dividida en dos mitades simétricas, derecha e izquierda, por los surcos «medioventral» y «mediodorsal». Cada mitad se subdivide a su vez por la salida de las raíces medulares ventrolateral y dorsolateral, en los cordones anterior, lateral y posterior.

Además, la sección horizontal de la médula espinal nos permite apreciar la sustancia gris (zona central) y la sustancia blanca (zona periférica). Aproximadamente en el centro de la médula espinal encontramos un canal que recibe el nombre de «epéndimo» o «canal epéndimario».

La sustancia blanca

En ella es posible distinguir tres cordones: anterior, lateral y posterior. Los cordones anterior y lateral a veces no están claramente separados y se engloban en uno solo, el cordón antero-lateral. Está formada por las prolongaciones dendríticas y axonales de las neuronas que forman fascículos ascendentes, descendentes y de asociación. A través de estas neuronas se realiza la interconexión entre diferentes segmentos medulares y transitan los fascículos que enlazan la periferia y los centros nerviosos superiores, unos portadores de los impulsos sensitivos ascendentes y otros de los motores descendentes.

Por otra parte, a ambos lados de la medula espinal y un poco dorsalmente hay dos ganglios. Dentro de estos ganglios se encuentran los cuerpos neuronales de las neuronas pseudo-unipolares sensoriales. Estas neuronas tienen una única neurita muy corta que se bifurca en 2 neuritas. Tiene una neurita muy larga que llega desde los receptores periféricos. La otra neurita ubicada en los ganglios dorsales entra por la parte latero-dorsal hasta la medula espinal.

La sustancia gris

La sustancia gris es central. Tiene la forma de una H con las astas anteriores engrosadas y las astas posteriores afiladas. Está constituida por masas de cuerpos neuronales. Se conoce bastante bien cómo se reparten en su interior las diferentes neuronas sensitivas y motoras, lo que en esquema podemos explicar así:

En el **asta posterior**:

- Cabeza**: Neuronas que transportan la sensibilidad exteroceptiva o cutánea (tacto, temperatura y dolor) desde la piel.
- Cuello**: Neuronas que transportan la sensibilidad propioceptiva desde los huesos, las articulaciones y los músculos.
- Base**: Neuronas que transportan la sensibilidad interoceptiva desde las vísceras.

En el **asta anterior**:

- Cabeza**: Neuronas que transportan el movimiento voluntario a los músculos esqueléticos.
- Base**: Neuronas que transportan el movimiento involuntario a la musculatura lisa y cardíaca y a algunas glándulas.

El reflejo

Nuestra conducta, a través del movimiento, está controlada por el cerebro, pero la médula espinal interviene en ciertos movimientos o respuestas rápidas de forma autónoma (los

reflejos). El **arco reflejo** es la unidad básica de la actividad nerviosa integrada, y consta de: (a) un órgano receptor que a su vez es una neurona aferente, (b) una o más sinapsis integradoras del SNC (interneuronas), (c) una neurona eferente (motora), y (d) un órgano efector (el músculo).

Tradicionalmente se distinguen dos tipos de reflejos, aquellos en los que interviene una sola sinapsis: reflejos monosinápticos; y aquellos en los que interviene más de una sinapsis: reflejos polisinápticos. Se conoce un único reflejo espinal en el que intervenga una sola sinapsis, y es el **reflejo monosináptico de estiramiento**, también denominado reflejo de distensión o miotático. En este caso, los impulsos aferentes se dirigen desde los receptores (huso muscular) a los botones terminales de la sustancia gris de la médula espinal, y estos botones terminales sinaptan con la motoneurona alfa que inerva la fibra muscular extrafusar del mismo músculo. Pero el mismo estímulo sensorial aferente causa también la inhibición de las motoneuronas del músculo antagonista. De esta forma, incluso el reflejo más simple implica la coordinación de neuronas motoras que controlan músculos agonistas y antagonistas.

La mayoría de reflejos medulares están mediados por circuitos polisinápticos, como el reflejo que tiene lugar como **respuesta al dolor**. En estos reflejos toman parte varios músculos del mismo miembro, pero también se involucran simultáneamente otros músculos del miembro opuesto, en un intento por mantener la postura y el equilibrio eficazmente. Para este cometido hace falta el trabajo conjunto de varios segmentos medulares interconectados, lo cual lleva a un incremento del número de neuronas y conexiones implicadas.

Los dermatomas

Los territorios cutáneos que se corresponden con cada segmento medular (la zona sensorial del asta posterior) reciben el nombre de **dermatomas** que dibujan bandas circulares alrededor del tronco, y longitudinales en los miembros.

La médula espinal como lugar de tránsito

Además de la capacidad de ejecución de reflejos, la medula espinal ayuda en la conexión de información bidireccional entre la periferia y el encéfalo. Las aferencias somato-sensoriales llegan a la corteza cerebral pasando por la medula espinal a través de grupos de axones o haces (tractos, fascículos) sensoriales. Así mismo, el movimiento voluntario tendrá su origen en la corteza cerebral y sus órdenes pasaran por la medula espinal a través de haces motores descendentes para el posterior control de los músculos implicados.

Vías ascendentes o sensitivas

La información procedente de los receptores cutáneos viaja por los nervios espinales hasta la medula espinal. En la médula hay 2 sistemas que se encargan de llevar información somestésica diferente. El **sistema espinotalámico** y el **dorsal-lemniscal**. En el sistema espi-

notalámico (o también denominado **sistema protopático**) la 1.^a neurona es el propio receptor periférico (su núcleo está ubicado en el ganglio dorsal), entra por las raíces dorsales y conecta en la raíz dorsal con una 2.^a neurona. El axón de esta 2.^a neurona pasa al lado contrario y asciende por la parte anterior (**haz espinotalámico anterior**) o lateral (**haz espinotalámico lateral**) de la médula espinal llegando al núcleo ventral posterior lateral del tálamo (**NVPL tálamo**). Allí hace sinapsis con una 3.^a neurona, esta envía su axón hasta la **corteza somestésica primaria**. El haz espinotalámico anterior transmite información sensible poco fina, es decir: receptores que responden ante un mayor umbral de activación y con menor resolución espacial. Por otro lado, el haz espinotalámico lateral transmite información de sensibilidad térmica y algésica.

El **sistema dorsal lemniscal** o **epicritico** lleva información sensible fina, esto es: capta estímulos de bajo umbral de activación y gran resolución espacial. También transmite información propioceptiva (postura, posición, tono muscular...).

La 1.^a neurona es el propio receptor periférico, entra por las raíces dorsales y asciende por la parte dorsal de la médula formando el **haz delgado o gracilis** (segmentos sacros, lumbares y torácicos) y el **haz cuneiforme** (segmentos cervicales) hasta conectar en el **núcleo delgado/gracilis** o **cuneiforme** respectivamente, en la parte dorsal del bulbo raquídeo, con una 2.^a neurona. El axón de esta 2.^a neurona pasa al lado contrario y asciende por la parte media del tronco-encefálico, formando el **lemnisco medial** y llegando al núcleo ventral posterior lateral del tálamo (**NVPL tálamo**). Allí hace sinapsis con una 3.^a neurona, esta envía su axón hasta la **corteza somestésica primaria**.

Por otra parte, las vías de la sensibilidad interoceptiva o visceral son todavía poco conocidas, aunque parece ser que se transmiten a través de la sustancia gris de la médula.

Vías descendentes o motoras

En la corteza motora primaria se encuentran las neuronas que controlan el movimiento voluntario. A través del control cerebral, el movimiento puede ser planificado de acuerdo a nuestros objetivos y puede ser modulado en función de las características ambientales, adquiriendo así un valor adaptativo del que carece el control medular.

En la circunvolución precentral (corteza motora primaria) podemos encontrar una representación somatotópica de nuestro cuerpo, la activación de estas neuronas provoca el movimiento de determinadas zonas corporales. Aunque es la *corteza motora primaria* quien finalmente ejecuta la orden que provocará el movimiento, esta área cerebral recibe previamente información de la *corteza premotora* (ubicada delante de la corteza motora) que es la que programa los movimientos y ordena su ejecución a la corteza motora. Las vías a través de las cuales las neuronas de la corteza motora primaria controlan el movimiento, pueden ser divididas en dos grandes bloques: las vías que descienden directamente desde la corteza cerebral (**vía piramidal**), y las vías que descienden desde el tronco cerebral (**vía extrapiramidal**). La neurona de primer orden, que se localiza en la corteza cerebral, envía información a la neurona de segundo orden o interneurona, que se encuentra en el asta ventral de la médula, y finalmente esta envía información a la neurona de tercer orden o motoneurona, que

alcanza la unión neuromuscular. Esta organización es válida para la mayoría de las vías descendentes, no solo para las que se originan en la corteza.

Vías descendientes motoras		
Vía Piramidal	Tracto Corticoespinal	Anterior (directo) Lateral (cruzado)
	Tracto Cortikobulbar	
Vía Extrapiramidal	Tracto Rubroespinal	
	Tracto Reticuloespinal	Pontino (medial) Bulbar (lateral)
	Tracto Vestibuloespinal	
	Tracto Tectoespinal	

Vía piramidal

Este sistema interviene fundamentalmente en el control de los movimientos voluntarios. Las vías motoras somáticas originadas en la corteza son los tractos corticoespinales (lateral y ventral); estos tractos son vías directas corteza-médula (no hacen relevo en ningún lugar del tronco).

- a) **Tracto Corticoespinal Lateral.** Estas fibras descienden desde la corteza frontal y parietal a través del diencéfalo, mesencéfalo, protuberancia (aquí se separan), bulbo raquídeo (aquí se reagrupan formando las pirámides), y decusan antes de alcanzar la médula espinal contralateral. Estas fibras permiten el inicio voluntario del movimiento de las extremidades (antebrazos, parte inferior de las piernas, manos y pies), y el control de movimientos finos, precisos y voluntarios de los músculos de los dedos, para la manipulación de objetos.
- b) **Tracto Corticoespinal Ventral:** Con el mismo origen y recorrido que el tracto corticoespinal lateral, las fibras del tracto corticoespinal ventral no se cruzan en la decusación de las pirámides. Además, sus axones establecen sinapsis bilaterales en la médula espinal, de modo que forman una vía ipsilateral y otra contralateral. Estas fibras controlan la musculatura del cuello, del tronco y de los músculos próximos a las extremidades, interviniendo así en el control postural, junto con las vías originadas en el tronco.

Vía extrapiramidal

Este sistema controla principalmente la actividad postural estática. Sus fibras descienden del encéfalo a la médula emitiendo colaterales que inervan a neuronas de núcleos y órganos como el cerebelo, los ganglios basales, la formación reticular, el núcleo rojo, los colículos y el tálamo. Es, por lo tanto, una ruta indirecta.

- a) **Tracto Tectoespinal.** Desde los colículos superiores, situados en el techo del mesencéfalo, las fibras descienden hasta alcanzar la médula espinal, permitiendo la coordinación de los movimientos de orientación de la cabeza ante estímulos visuales.
- b) **Tracto Rubroespinal.** Las fibras descienden desde el núcleo rojo, situado en el tegmento del mesencéfalo, y alcanzan finalmente la médula a través del tracto rubroespinal. A través de estas fibras se realiza el control de movimientos independientes de las extremidades, como los del hombro, los codos o las manos (no el de los dedos). Es un sistema que se relaciona con el control del tono en los grupos musculares flexores.
- c) **Tractos Vestibuloespinales.** Desde el oído interno y el cerebelo, las fibras descienden hasta los núcleos vestibulares, situados en el bulbo y en la protuberancia, y alcanzan finalmente el asta ventral de la médula. Estas fibras permiten el control de la posición erguida y el mantenimiento de la cabeza en la vertical del cuerpo. Es un sistema que se ha relacionado con la facilitación del tono muscular extensor.
- d) **Tractos Reticuloespinales.** Desde la corteza motora, las fibras descienden hasta la formación reticular (tracto reticuloespinal). A través de estas fibras se realiza el control postural, tanto manteniendo la postura erguida del cuerpo contra la gravedad, como preparando al cuerpo para el movimiento.

Por último, las fibras motoras viscerales son vías poco definidas. Se originan en la amígdala, el hipotálamo y formación reticular y descienden junto con fibras reticuloespinales decusando en la línea media del tronco, hasta alcanzar las neuronas motoras viscerales de las astas laterales y zona intermedia de la médula espinal.

El tronco cerebral

Constituye una zona de transición entre el cerebro y la médula espinal. Está formado por el bulbo raquídeo o mielencéfalo (en la zona inferior), protuberancia o puente de Varolio, que con el cerebelo forma el metencéfalo (en la zona media), y el mesencéfalo (en la zona superior).

En el tronco encefálico se encuentran todos los fascículos ascendentes y descendentes que corresponden a los descritos al hablar de la médula espinal, pero existen además núcleos y nervios de origen tronco encefálico.

En lo que corresponde a la sustancia gris, carece esta de zona periependimaria (excepto una pequeña zona gris periacueductal en el mesencéfalo, donde el orificio corresponde al acueducto cerebral).

El bulbo raquídeo

Tiene forma de cono truncado, cuya base más estrecha se prolonga con la médula espinal. En la zona ventral se observan las pirámides bulbares que corresponden a los haces cor-

ticoespinales. En la parte inferior de las pirámides la mayoría de las fibras corticoespinales se decusan y se inclinan hacia atrás y constituyen los haces corticoespinales laterales (el 15% ± de las fibras continúan y constituyen los haces piramidales directos). A ambos lados de las pirámides bulbares surgen dos núcleos grises, las olivas.

En la parte dorsal del bulbo raquídeo se produce la decusación de las fibras del sistema dorsal lemniscal o epicrítico ascendentes y ascienden rostralmente hacia el tálamo.

De los 12 pares de nervios craneales, en el bulbo raquídeo tienen su origen 6 de ellos: VII nervio facial, VIII vestibulococlear o estetoacústico, IX glossofaríngeo, X vago o neumogástico, XI accesorio espinal y XII hipogloso.

Protuberancia o puente de varolio

Se encuentra situada entre el mesencéfalo y el bulbo raquídeo y por delante del cerebelo. En la parte anterior la protuberancia es abultada. La zona posterior lateral da origen a los pedúnculos cerebelares (unen el cerebelo con la protuberancia). La parte posterior media junto con el cerebelo, forman el IV ventrículo cerebral.

La protuberancia está formada por fibras de paso ascendente y descendente. También lo forman sus propios núcleos, entre estos caben destacar los núcleos vestibulares o el núcleo del V nervio craneal, el trigémino.

Mesencéfalo

Está situado entre el cerebro y la protuberancia. Consta de tres componentes principales: Base de los pedúnculos, tegmento y tectum.

Base de los pedúnculos. Este grupo de estructuras se localiza en la porción ventral del mesencéfalo. Comprende los pedúnculos cerebrales (que conectan la corteza motora con la médula) y un macizo de neuronas conocido como «sustancia negra», cuya lesión está implicada en la enfermedad de Parkinson.

Tegmento. En la línea media del mesencéfalo se encuentra el acueducto cerebral que comunica el III y IV ventrículo. Alrededor de la sustancia gris periacueductal se encuentran los pares craneales implicados en el movimiento ocular (III oculomotor y IV patético o troclear). Gran parte del tegmento lo forman dos núcleos importantes para el control motor, el *núcleo rojo* y la *sustancia negra*.

Tectum. Contiene cuatro macizos de células, dos de las cuales forman los colículos (o tubérculos cuadrigéminos) superiores (implicados en la coordinación del movimiento ocular) y los otros dos forman los colículos inferiores (coordinación entre el movimiento y los sonidos percibidos). Ambos participan en el sistema de reflejos que produce la orientación de la cabeza y los ojos a fuentes de estímulos visuales y auditivos.

La formación reticular

Es una red neuronal que se extiende de forma continua, a lo largo del tronco cerebral y las regiones basales del diencefalo y el telencefalo. No es fácil precisar los límites anatómicos de la formación reticular, debido a que las neuronas que la constituyen están agrupadas en numerosos núcleos pequeños (*núcleos del rafe*, serotoninérgicos y del *locus coeruleus*, noradrenérgicos) y las fibras junto con los núcleos le dan un aspecto de red. El papel funcional del sistema reticular del tronco cerebral es fundamentalmente **integradora**, debido a que es una región donde convergen e interactúan los impulsos de todas las modalidades sensoriales, así como fuentes cerebrales y cerebelares. Esta región es capaz de modificar la actividad neuronal de dichas fuentes de estímulos y de suprimir o amplificar la excitabilidad de muchas neuronas. Por otra parte, puede facilitar, inhibir o modificar la transmisión de información neural aun a través de vías específicas. Interviene en toda la escala de expresiones conductuales, desde el **estado de alerta** y la concentración mental, hasta la aparente pasividad del **sueño**. El **estado de coma** permanente que sigue a una lesión encefálica puede ser debido a un daño en la formación reticular.

Funciones del tronco del encéfalo

1. Es un lugar de paso de grandes vías ascendentes (sistema dorsal-lemniscal y espinotalámico) y descendentes (corticoespinales).
2. Al estar conectado al cerebelo participa de las funciones de este en su coordinación motora.
3. Es el lugar de origen de los nervios que se van a distribuir por la cabeza y que por ello se denominan nervios o pares craneales. Los núcleos y sus nervios participan en el control de funciones vitales como: la respiración, la función cardiovascular, presión arterial, la función gastrointestinal, los movimientos oculares, la mímica facial, la masticación y deglución, controla el sostén del cuerpo en su lucha contra la gravedad y los movimientos estereotipados del cuerpo.
4. Participa en los diferentes estados de activación, desde el sueño hasta los diferentes estados durante la vigilia (estado de alerta, concentración...) gracias a la formación reticular.

El cerebelo

El cerebelo se encuentra en la parte dorsal del tronco encefálico. Se conecta al troncoencefálico y a otras zonas del SN a través de los pedúnculos cerebelosos. Hay tres pedúnculos cerebelosos a cada lado (superior, medio e inferior). La zona interior que queda entre los pedúnculos cerebelosos y el troncoencefálico forma el IV ventrículo cerebral.

La parte externa del cerebelo presenta muchos surcos, se estima que se observa aproximadamente un 15% de la masa cortical y que el 85% de su masa queda oculta bajo los surcos. La zona cortical al igual que la corteza cerebral está compuesta de sustancia gris. Bajo esta se

encuentra la sustancia blanca y en su profundidad los núcleos del cerebelo (fastigiado, globoso, emboliforme y dentado).

El cerebelo está muy conectado y recibe multitud de aferencias desde muchas zonas cerebrales. Las principales aferencias son de la corteza motora, ganglios basales, sistema vestibular, núcleos del troncoencefálico, y de la medula espinal.

Las principales eferencias del cerebelo van hacia el tálamo y de ahí a la corteza motora y a los ganglios basales, también envía información a los núcleos del troncoencefálico.

La principal función del cerebelo es la coordinación motora. Por una parte, capta el «sentido muscular» (propiocepción) lo cual nos permite conocer sin auxilio de la vista la posición de las distintas partes del cuerpo. Ayuda a predecir las posiciones futuras de todas las partes móviles del organismo, una vez iniciado el movimiento. Ejerce una acción amortiguadora, suavizante, de los movimientos provocados por las contracciones musculares. Participa en la iniciación, parada o frenado de movimientos y el paso de un movimiento a otro en sucesión ordenada.

En resumen: Es un contrarregulador de la actividad motora basado en la información que le llega de la periferia, logrando la exactitud de los movimientos por comparación entre las intenciones de la corteza y la actuación motora de las distintas partes corporales. En caso de error, efectúa los ajustes necesarios para corregirlo. El cerebro da la orden general motora y el cerebelo se encarga de los detalles finos del movimiento.

Su influencia abarca todos los dominios de la motricidad: tono muscular, estática, equilibrio, postura, movimientos aprendidos y recientemente también se ha sugerido su intervención en procesos de aprendizaje y memoria.

Tema 3

Diencéfalo. Epitálamo, subtálamo, tálamo e hipotálamo. Conexiones funcionales y consideraciones conductuales

El diencéfalo se localiza bajo los hemisferios cerebrales, más o menos en la mitad del encefalo (alrededor del tercer ventrículo) y encima del tronco-encefálico. Consta de 4 estructuras: epitálamo, subtálamo, tálamo e hipotálamo.

El *epitálamo* se localiza en la zona superior del diencéfalo, dorsomedialmente respecto al tálamo. La zona principal epitalámica está constituida por la **epífisis** o **glándula pineal**, la cual genera la hormona melatonina que será estudiada más adelante en el apartado correspondiente a la endocrinología.

El *subtálamo* se encuentra bajo el tálamo, sobre el mesencéfalo y detrás del hipotálamo, está relacionado con el sistema motor extrapiramidal (su lesión ocasiona un patrón motor que se caracteriza por movimientos involuntarios rápidos, o sacudidas desordenadas).

El *tálamo* se localiza sobre el subtálamo y el hipotálamo. Es la estructura diencefálica más grande. Consta de dos lóbulos, uno a cada lado, que se conectan entre sí mediante un haz de axones (llamado masa intermedia o adherencia intertalámica) que atraviesa la porción media del tercer ventrículo. Consta de numerosos núcleos.

Es un centro fundamental de coordinación sensorial. Recibe información directa de todos los sentidos (a excepción de la olfatoria) y a través de él, esta información sensorial llega a la corteza cerebral.

Por otra parte, el tálamo proporciona el componente afectivo a las sensaciones percibidas. El tálamo confiere a la sensación un carácter de agrado o de desagrado, en forma de conciencia poco elaborada. Es a nivel del tálamo donde los impulsos dolorosos se hacen conscientes. Las lesiones del tálamo pueden asociarse con el llamado «**síndrome talámico**», el cual consiste en una reacción exagerada frente a estímulos poco o nada dolorosos, e incluso sin aplicación de estímulo.

Por otra parte, algunos núcleos talámicos están relacionados con la integración de la información motora. Estos núcleos reciben aferencias del cerebelo y de los ganglios basales.

Luego el tálamo proyecta sus eferencias a las áreas motora y premotora de la corteza cerebral, lo que indica su participación en la elaboración de respuestas motoras.

El tálamo también tiene un papel modulador y sincronizador. Hay núcleos talámicos que forman parte del sistema reticular ascendente, estos actúan registrando, modulando y modificando la actividad de los núcleos talámicos que comunican con los sistemas sensoriales y motores. A través de estas conexiones, el tálamo ejerce un papel regulador de la corteza cerebral. La función de estos núcleos está relacionada con el ciclo sueño-vigilia; las variaciones en los ritmos de las ondas cerebrales (registrados por medio del electroencefalograma) son aparentemente proporcionados por el **sistema reticular talámico**.

El *hipotálamo* consta de un gran número de núcleos y se localiza en la base del cerebro, delante y por debajo del tálamo, y a ambos lados de la porción inferior del tercer ventrículo.

Recibe información visceral desde la médula y el tronco del encéfalo, así como desde el sistema endocrino a través del torrente sanguíneo, informando así del estado interno del organismo.

Las principales vías eferentes del hipotálamo se dirigen a la hipófisis (controla así el sistema endocrino), al tronco del encéfalo y a la médula (controla así el sistema nervioso autónomo). A través de estas eferencias interviene en el mantenimiento de la homeostasis del organismo (control de la temperatura corporal, control hídrico y sed, control calórico y hambre, ritmos biológicos...).

Mediante el haz mamilotálámico, comunica con zonas del telencéfalo implicadas en procesos emocionales. También interviene en la regulación de conductas básicas para la supervivencia del individuo en las cuales intervienen la motivación y la emoción (huida, agresión, alimentación, apareamiento...).

Se puede decir que es un centro fundamental en la coordinación de los sistemas efectores y que está implicado en los procesos emocionales y motivacionales.

El hipotálamo junto con la hipófisis o glándula pituitaria y el sistema nervioso autónomo serán tratados de forma más profunda en otros apartados.

Tema 4

La región subcortical. Ganglios basales. El cuerpo calloso, el fórnix y las comisuras blancas. El sistema límbico. Consideraciones conductuales

El telencéfalo, junto con el diencefalo, forma parte del prosencéfalo. El telencéfalo está formado por los hemisferios cerebrales. La zona externa es amplia y está formada por la corteza cerebral (córtex). Bajo esta corteza se encuentra el subcórtex, formada por la sustancia blanca y los núcleos subcorticales.

El subcórtex

Parte del subcórtex está ocupado por los ventrículos laterales y alrededor de estos se encuentran los núcleos subcorticales (núcleo caudado, putamen, globo pálido, amígdala y claustró). Entre los ventrículos laterales y los núcleos subcorticales se encuentra la sustancia blanca subcortical.

Sustancia blanca: conexiones

La sustancia blanca comprende fibras que van a formar vías nerviosas ascendentes y descendentes que conectan la corteza cerebral con el tronco del encéfalo y la médula espinal (fibras de proyección). También conexiones que conectan diferentes áreas del córtex del mismo lado (intrahemisféricas) y entre ambos lados (interhemisféricas):

- a) **Fibras de proyección:** La sustancia blanca forma la «**corona radial**». Bajo el córtex, en su parte superior, es amplia y se estrecha entre los diferentes núcleos subcorticales formando la cápsula interna.

Cápsula interna: Está formada por las fibras de proyección que unen el córtex con el tronco cerebral y la médula espinal, tanto en dirección ascendente como descendente. Se localiza entre el cuerpo caudado y el tálamo (ubicados medialmente) y el putamen y el globo pálido (ubicados lateralmente).

- b) **Conexiones intrahemisféricas:** Son las conexiones que unen diferentes zonas cerebrales de un mismo hemisferio.

Cápsula extrema y cápsula externa: Se localizan en la parte externa (capsula extrema) e interna (capsula externa) del **claustró**. Están formadas solo por fibras de asociación intrahemisférica.

- c) **Comisuras interhemisféricas:** Son fibras que unen un hemisferio con otro, formadas por:
1. El **cuerpo calloso:** Aparece como una lámina cóncava que arranca por delante desde la comisura blanca anterior, presenta en la parte superior un primer engrosamiento (rodilla) y después, en su parte posterior otro engrosamiento (esplenio).
 2. El **fórnix** (o trígono): se localiza bajo la concavidad del cuerpo calloso y separado de él por una lámina sagital denominada «septo pelucido». Por delante se bifurca en dos pilares anteriores que conectan con los núcleos mamilares. Por detrás, las dos partes posteriores se separan para conectar con el hipocampo (en la cara interna del polo temporal de cada hemisferio).
 3. La **comisura blanca anterior** son fibras que conectan los dos polos temporales.

Núcleos subcorticales: los ganglios basales

Los ganglios basales están formados por el cuerpo estriado (lo forman: El núcleo caudado, putamen y globo pálido) junto con el subtálamo (diencefalo) y la sustancia negra (mesencefalo).

El núcleo caudado es el núcleo más externo, tiene forma de herradura (su superficie convexa forma las paredes del ventrículo lateral) y rodea al putamen. Por otra parte, el globo pálido queda entre el putamen (más exterior) y el tálamo (más medial).

Las principales aferencias a los ganglios basales son desde el tálamo y la corteza cerebral (sensorial y sobre todo corteza motora). Las principales eferencias son al tálamo (y del tálamo la mayoría a la corteza motora), al hipotálamo, al subtálamo y la sustancia negra.

Los ganglios basales ayudan a la corteza motora en el correcto funcionamiento motor. Planifican y controlan los movimientos automáticos que acompañan al movimiento motor voluntario.

La evidencia clínica nos muestra que el daño neurológico en estos núcleos está relacionado con ciertas patologías como la enfermedad de Parkinson o de Huntington. Patologías relacionadas con problemas psicomotores, como acinesias, discinesias, temblor muscular, hipertonía, sacudidas musculares, pérdida del control motor voluntario e involuntario.

Por otra parte, parece ser que los ganglios basales también desempeñan un papel en los procesos de atención, aprendizaje, memoria y en la conducta emocional.

El sistema límbico

Anatómicamente, el sistema límbico se presenta como un anillo en la cara interna de cada hemisferio cerebral. Está formado por diferentes estructuras o núcleos telencefálicos y diencefálicos interconectados. Lo forman: El cíngulo, el área hipocampal (hipocampo y circunvolución del hipocampo), la corteza entorrinal, la amígdala, el septo, el núcleo accumbens, el hipotálamo y el tálamo anterior.

El **cíngulo** se encuentra en la parte medial de los hemisferios cerebrales, alrededor del cuerpo calloso.

El **hipocampo** se encuentra en el interior de los lóbulos temporales. Un extremo del hipocampo es inmediatamente vecino de la amígdala y también se fusiona en uno de sus bordes con la circunvolución del hipocampo, que es la corteza de la superficie medial del lóbulo temporal. La lesión del hipocampo puede dejar al paciente con una grave alteración de la memoria. Estos pacientes no pueden recordar episodios e información reciente, en pocos minutos esta nueva información desaparece, desarrollan una amnesia anterógrada.

El **uncus** y toda la parte vecina de la quinta circunvolución temporal constituyen el **área entorrinal**.

La **amígdala** es un complejo de núcleos grises localizados en el interior de cada polo de los lóbulos temporales contiguo al hipocampo. Su lesión afecta la conducta y la reacción emocional. Ante elementos potencialmente peligrosos no se muestra miedo, ni conductas de evitación o huida.

El **septo** (o área septal) son un conjunto de núcleos ubicados en el lóbulo frontal bajo el cuerpo calloso.

El **núcleo accumbens** se encuentra en la zona ventral del cuerpo estriado.

El hipotálamo (**núcleos mamilares**) y el **tálamo anterior** forman también parte del SL y se explicaron en un apartado anterior.

El SL tiene multitud de conexiones y de gran complejidad. Una de las conexiones más importante es la que conecta la corteza entorrinal y el área hipocampal con otras zonas del SL. Desde el hipocampo, sus conexiones llegan mediante el **fórnix** a los núcleos mamilares (hipotálamo) y también al septo. Los núcleos mamilares conectan mediante el **haz mamilotalámico** con el tálamo anterior. Desde el tálamo anterior se proyectan fibras que llegan al cíngulo.

Multitud de estudios atribuyen diferentes funciones al SL, a destacar: aprendizaje y memoria, motivación (conducta alimentaria, sexual, agresiva, adicción...), emociones (ira, miedo, alegría, tristeza...). Funciones todas ellas que acompañan a conductas que desempeñan una labor importantísima en la supervivencia del individuo y su especie.

Tema 5

La corteza. Estudio histológico. Lóbulos cerebrales. Áreas funcionales. Lateralidad y dominancia hemisférica. Conexiones inter e intrahemisféricas. Integraciones superiores

Es el manto celular (sustancia gris), con un grosor de 1,5 a 5 mm, que cubre la parte exterior de los hemisferios cerebrales. Se estima que un tercio de la corteza es visible y que los 2/3 restantes quedan ocultos bajo la gran cantidad de surcos cerebrales. Las partes convexas se denominan circunvoluciones (o giros) y las zonas cóncavas surcos. Desde un punto de vista filogenético es la zona cerebral que ha experimentado un mayor desarrollo y más tardío en la evolución. Desde una perspectiva ontogénica es la zona cerebral que mayor desarrollo sufre y que desarrollamos más tardíamente.

Ambos hemisferios quedan separados por el surco cerebral longitudinal. Cada uno de los hemisferios está formado por diferentes lóbulos. En su parte exterior, el **lóbulo frontal**, **parietal**, **temporal** y **occipital**. Estos lóbulos están limitados por diferentes surcos o cisuras. El surco central o de Rolando, separa el lóbulo frontal del lóbulo parietal. La cisura lateral o de Silvio, separa al lóbulo temporal de los lóbulos frontal y parietal. El surco parieto-occipital separa el lóbulo parietal y occipital.

Existen otros 2 lóbulos que quedan ocultos. El **lóbulo límbico** se encuentra en la zona media del córtex. Tiene forma de anillo y la parte superior se ubica sobre el cuerpo calloso y la parte inferior queda en la zona interior del lóbulo temporal. Oculto en la parte interior de la cisura de Silvio, se encuentra otro lóbulo llamado **ínsula**.

La corteza cerebral está formada por diferentes capas celulares. Dependiendo del número de capas se denomina diferente: Neocorteza, paleocorteza o arquicorteza. La neocorteza supone el 90-95% de la sustancia gris cortical y está formada por 6 capas celulares. La paleocorteza tiene 4-5 capas y la arquicorteza 3-4 capas celulares. El nombre hace alusión al desarrollo filogenético del córtex. La paleocorteza está relacionado con el sistema olfatorio y la arquicorteza con los sistemas de memoria y emoción. Ambas cortezas se denominan allocorteza y son parte del sistema límbico estudiado en un apartado anterior.

Las capas de la neocorteza que van del exterior al interior son: I. molecular, II. granular externa, III. piramidal externa, IV. granular interna, V. piramidal interna y VI. polimórfica.

Por otra parte, el grosor del neocórtex no es uniforme en toda su extensión. Por ejemplo, el lóbulo frontal tiene mayor grosor que el lóbulo occipital pero en ambos lóbulos se mantienen las 6 capas celulares. Aun así, el grosor de cada una de sus capas varía dependiendo de la zona cerebral. En cada una de las capas prevalecen algunos tipos de neuronas sobre otras. En la corteza se han identificado diferentes tipos de neuronas. Las más abundantes son las células piramidales y las granulares o estrelladas. Las piramidales son efectoras y las estrelladas aferentes.

En el siglo XIX y principios del XX algunos histólogos estudiaron, clasificaron y parcelaron las diferentes zonas y capas de la corteza. La clasificación que mayor aceptación y hoy día es la más empleada, es la de Korbinian Brodmann. Brodmann encontró algo más de 50 zonas diferenciadas utilizando números. Por poner un ejemplo, la zona 4 de Brodmann tiene una capa III y V de gran grosor y una capa IV casi inexistente. El área 17 de Brodmann tiene una capa IV gruesa y una V fina. El área 4 se corresponde con el área motora primaria, génesis de los movimientos voluntarios y la 17 con el área visual primaria, comienzo de la experiencia visual. La variada morfología cortical parece estar ligada a las diferentes funciones cerebrales.

Además de la disposición horizontal por capas, hay otra conformación que tiene una disposición vertical que está formada por columnas celulares. Mediante electrodos implantados se ha encontrado que una columna celular concreta se activa cuando se estimula una zona concreta de la retina o de la superficie de piel. Un efecto análogo ocurre cuando se estimulan columnas de la corteza motora, entonces se contrae un musculo concreto. Esto refleja la existencia de conexiones sensoriales y motoras entre la periferia y la corteza cerebral. Estas columnas están interconectadas unas a otras, a las columnas contiguas o también a zonas lejanas mediante largas conexiones. De este modo, diferentes grupos celulares participan y comparten funciones cerebrales.

Las funciones cerebrales pueden ser: Sensoriales, motoras y asociativas. Otra forma de clasificar las funciones tiene que ver con la disposición de la corteza cerebral en diferentes áreas: Primarias, secundarias (unimodales) y terciarias o de asociación (polimodales).

Las áreas primarias son las áreas sensoriales y motoras. En el caso de las áreas sensoriales existen tantas como modalidades sensoriales: visión, audición, olfacción, gusto, somestesia (tacto, propiocepción, temperatura, dolor). A estas áreas llega la información a través de relevos sinápticos desde los órganos sensoriales. Son las áreas donde se comienza a ver, oír...

La corteza motora primaria es la zona encargada de ejecutar nuestros movimientos corporales.

Las áreas secundarias (o unimodales) rodean o son contiguas a las áreas primarias. En estas áreas se hace una mayor elaboración de la información sensorial recibida en las áreas primarias. En el caso de la corteza motora su área secundaria está contigua a la primaria y se llama corteza premotora y corteza motora suplementaria. Son áreas que se encargan bien del

aprendizaje de patrones motores concretos, o, bien le comunican patrones motores aprendidos al área primaria para su ejecución.

En las áreas terciarias, polimodal o de asociación, confluye información desde las diferentes áreas sensoriales y motoras.

Existen 3 áreas de asociación polimodales:

La **corteza límbica** es parte del sistema límbico que hemos comentado en un apartado anterior.

El área **parieto-temporo-occipital**, para entenderlo pongamos un ejemplo: Cuando escuchamos el nombre «manzana» nuestra mente es capaz de traer a nuestro pensamiento el color, tamaño, forma, olor, textura, sabor de la manzana, su significado en otras lenguas... Esta experiencia se da gracias a que el sonido de un nombre está conectado en nuestra mente a una multitud de experiencias sensoriales aprendidas e interconectadas. Es una zona cerebral importante para el pensamiento y el lenguaje.

En el caso del área **prefrontal**, es la corteza que queda delante de la corteza premotora y motora suplementaria. Es una zona cerebral clave para planificar nuestro futuro (o el de otras personas, animales, bienes materiales...), planificar nuestra conducta, concretar objetivos, ajustarnos y gestionar de modo racional normas sociales...

Veamos las diferentes áreas funcionales de la corteza tomando en consideración los lóbulos.

a) **Lóbulo frontal**. Se encuentra el **área motora primaria**, en la circunvolución precentral. Esta área es la encargada de la ejecución de los movimientos voluntarios. Cada hemisferio controla la mitad contralateral de nuestro cuerpo. El **área premotora** y **motora suplementaria** quedan contiguas y delante del córtex motor primario. Nos ayudan en el aprendizaje de patrones motores concretos y en la ejecución de estos. Hay un área delante de la corteza motora primaria considerada premotora llamada **área de Broca**. Es un área clave para el lenguaje. Entre otras funciones se encarga de la correcta producción del lenguaje. Aspectos que van desde la correcta producción de patrones motrices (fonética, acentuación, gestión de pausas...), hasta la aplicación correcta de reglas gramaticales para que la comunicación sea correcta y entendible. Pacientes que han sufrido una lesión en esta área sufren de un síndrome llamado afasia de Broca (o motora). Estas personas tienen problemas en la producción de su lenguaje, no pueden comunicar sus ideas o necesidades de forma fluida. Su habla se convierte en telegráfica y les cuesta mucho acabar una frase.

Delante de las áreas motoras y de Broca queda el área de asociación prefrontal que ya hemos comentado.

b) **Lóbulo parietal**. Se encuentra el **área somatosensorial** o **somestésica primaria** en la circunvolución postcentral (contigua al área motora primaria). Es el área a la que llega la información desde los receptores de nuestra piel, sistema musculoesquelético y órganos internos. La experiencia del tacto, experiencia térmica, el dolor, posición del cuerpo, esfuerzo

realizado... se hacen conscientes. Contigua a esta área tenemos el **área somestésica secundaria**. Es un área unimodal en la cual las diferentes sub-modalidades somestésicas (tamaño del objeto tocado, forma, textura, temperatura...) se interconectan enriqueciendo así la experiencia sensorial.

Debajo del área somestésica primaria queda el **área gustativa** (también en parte de la ínsula). La experiencia gustativa toma forma en esta zona cerebral.

Detrás de estas áreas tenemos el **área de asociación parietal** (polimodal). La percepción espacial, el movimiento y la posición espacial que ocupan los objetos se hacen posibles gracias a esta área. Es un área donde se interconectan las diferentes áreas unimodales para enriquecer la experiencia sensorial.

c) **Lóbulo temporal**. Se encuentra el **área auditiva primaria**, ubicada en la primera circunvolución temporal (parte queda oculta en la cisura de Silvio). Contigua a esta se encuentra el **área auditiva secundaria**. Ambas áreas encargadas del procesamiento auditivo. Contigua a estas, se encuentra el **área de Wernicke**. Realmente queda en el límite entre el lóbulo temporal y parietal y muy cercano al occipital. Al igual que el área de Broca es un área crítica para el lenguaje. Está relacionada con la decodificación de los sonidos y el entendimiento del lenguaje. Los pacientes que sufren una lesión en esta área sufren de afasia de Wernicke (o sensorial), son incapaces de entender el lenguaje que se les comunica y de hablar de forma entendible. En muchos casos su lenguaje se convierte en verborreico.

Debajo del área auditiva y de Wernicke (llega hasta la cara interior del lóbulo temporal) hay un área de asociación visual en la cual se analizan aspectos tan importantes como formas complejas, caras, color...

En la cara interna del lóbulo temporal está el **área olfativa primaria**. La experiencia olfativa toma forma en esta área.

d) **Lóbulo occipital**. En su polo, tenemos el **área visual primaria**. Alrededor de esta se encuentra el **área visual secundaria**. En el área primaria comienza la experiencia visual con un primer análisis y en la secundaria se conectan diferentes sub-modalidades de la experiencia visual y se envía información a áreas de asociación visual en el lóbulo temporal (corriente ventral o del «Que») y parietal (corriente dorsal o del «Donde»).

Tema 6

Sistema Nervioso Periférico: estructura y divisiones

El sistema nervioso periférico (SNP) se divide en sistema nervioso somático (SNS) y sistema nervioso autónomo (SNA). El SNS será estudiado con mayor profundidad en la última unidad, donde se estudiarán los diferentes sistemas sensoriales y el sistema motor.

Sistema nervioso autónomo (SNA)

También conocido como sistema nervioso visceral o vegetativo, estimula y controla las estructuras que no están bajo control consciente. Sin embargo, el sistema nervioso autónomo no es tan autónomo como tampoco lo son otras manifestaciones de la vida. Por ejemplo, al comer, la introducción de alimentos, masticación y parte de la deglución son movimientos voluntarios que van junto a movimientos involuntarios como la secreción salivar, parte de la deglución, secreción de las glándulas digestivas etc.

El SNA estimula 3 tipos de tejidos: músculo cardíaco, la mayor parte de las glándulas y todo el músculo liso (que se encuentra en muchos órganos y estructuras). Se divide en 2 partes: el SN **simpático** y **parasimpático**, los cuales (con 2 o 3 excepciones) inervan los mismos órganos y estructuras; sin embargo, se antagonizan mutuamente. Por ejemplo, la estimulación simpática del corazón produce aumento de la frecuencia cardíaca, mientras que la parasimpática hace más lentos los latidos. La descarga simpática dilata las pupilas, mientras que la parasimpática las constriñe. Ambos sistemas estimulan constantemente las estructuras que inervan, pero se produce un equilibrio entre ellos. Dicho equilibrio puede modificarse en una de las siguientes formas: aumentando el estímulo de una parte del sistema o disminuyendo la descarga del otro.

Sistema nervioso simpático

El sistema nervioso simpático está involucrado principalmente en las actividades asociadas con el gasto de las reservas energéticas almacenadas en el cuerpo. Es el que predomina cuando una persona se encuentra en una situación de estrés, ya sea físico o psíquico. En ambos casos el individuo se encuentra amenazado y el cuerpo reacciona automáticamente preparándose para «luchar o huir». En estas condiciones, los músculos tendrán que trabajar más intensamente, necesitarán más oxígeno y consumirán más energía. Por tanto, los bronquios

se abren para que el aire penetre más rápido y en mayor cantidad; el corazón late con más energía y rapidez; las arterias del corazón y de los músculos voluntarios se dilatan, con lo cual conducen más sangre hacia los músculos activos (por ello la piel se siente fría); el hígado secreta glucosa para el suministro rápido de energía; el peristaltismo se hace lento, pues el organismo no tiene energía ni tiempo para la digestión.

El SN simpático está basado en una vía de 2 neuronas. Los cuerpos celulares de las primeras se localizan en el asta lateral de la médula espinal. Los axones salen de la médula por las raíces ventrales y entran en el tronco simpático, el cual es una serie de ganglios y fibras a cada lado de la columna vertebral que se extiende desde el cuello hasta el sacro. También se conoce como cadena de ganglios paravertebrales o cadena simpática. Los diferentes ganglios espinales simpáticos están conectados con los ganglios vecinos situados por encima y por debajo de ellos formando la cadena simpática. En los ganglios simpáticos, establecen sinapsis con neuronas secundarias, que inervan a su vez las glándulas y otras estructuras. La primera neurona se llama **preganglionar** y su axón está mielinizado; la segunda neurona se llama **postganglionar** y su axón carece de mielina.

Las raíces simpáticas para cabeza cuello y tórax nacen del asta lateral T1 a T5. Las raíces simpáticas para las vísceras abdominales nacen del asta lateral T5 a T12. Para estas últimas los axones de las neuronas preganglionares no hacen sinapsis en el ganglio torácico simpático, aunque sí entran en él, lo atraviesan y forman nervios separados, los esplánicos que terminan en los ganglios mesentéricos superior e inferior de la cavidad abdominal. En estos ganglios hacen sinapsis y los axones postganglionares salen de ellos y constituyen un plexo en forma de red que viaja por las arterias hasta alcanzar los diversos órganos. Las raíces que salen de los segmentos L1 y L2 llegan a las piernas.

El neurotransmisor químico en la sinapsis entre los axones simpáticos preganglionares y los postganglionares es la acetilcolina (ACh) y sus receptores son nicotínicos. El neurotransmisor empleado entre las neuronas postganglionares y las estructuras que inervan es la adrenalina (A).

Los receptores nicotínicos se encuentran en las sinapsis entre las neuronas preganglionares y postganglionares de ambos sistemas simpático y parasimpático, y también en las fibras musculares esqueléticas en la unión neuromuscular.

Función de la médula adrenal

La médula suprarrenal en la glándula suprarrenal, es parte del SN simpático. Cuando se activa el SN simpático sus nervios activan la médula suprarrenal y provoca la liberación de adrenalina (en mayor %) y noradrenalina (en menor %). Estas 2 hormonas producen en todo el cuerpo los mismos efectos que la estimulación simpática directa con la excepción de que los efectos se prolongan en forma importante, hasta 1 o 2 minutos después de haber terminado la estimulación.

La adrenalina y noradrenalina son liberadas casi siempre por la médula adrenal al mismo tiempo que los otros órganos son estimulados por el simpático. Las 2 formas de estimula-

ción se apoyan mutuamente y en general cualquiera de ellas puede sustituir a la otra. Así, el mecanismo dual de estimulación simpática proporciona un factor de seguridad para ser sustituidos uno por otro en caso de necesidad. Otro valor importante de la médula adrenal es la capacidad de la adrenalina y noradrenalina para estimular las estructuras del cuerpo que no están inervadas por fibras simpáticas directas. Por ejemplo, estas hormonas especialmente la adrenalina, incrementa la velocidad del metabolismo en todas las células del organismo.

Sistema nervioso parasimpático

También está basado en una vía bi-neuronal, formada de neurona preganglionar y postganglionar. No obstante, hay grandes diferencias fisiológicas, anatómicas y farmacológicas entre los 2 sistemas. Mientras que el simpático prevalece en situaciones de estrés, el parasimpático tiene mayor actividad cuando la persona está relajada y en reposo; el latido cardíaco es más lento, el peristaltismo y otras funciones digestivas se activan, y así sucesivamente. Al igual que el sistema simpático el neurotransmisor empleado en la sinapsis entre la neurona parasimpática preganglionar y postganglionar es la Ach y sus receptores son nicotínicos. El transmisor químico entre los axones parasimpáticos postganglionares y las estructuras que inervan es la Ach y sus receptores son muscarínicos.

Por lo que toca a la anatomía, los cuerpos de las neuronas preganglionares se encuentran en el tallo cerebral y en la sustancia gris de la médula en la región sacra, S2-S4. En el tallo cerebral, los cuerpos neuronales se aglomeran en varios núcleos específicos y sus axones se unen a los nervios craneales (III motor ocular común, VII facial, IX glossofaríngeo y X neumogástrico). Como componentes de estos salen junto con ellos, atraviesan diferentes regiones y muy cerca de su destino entran en sus ganglios. Aquí las fibras preganglionares hacen sinapsis con cortas fibras postganglionares que inervan glándulas, corazón y estructuras dotadas de músculo liso. En muchos casos los ganglios están situados cerca, encima o dentro de las estructuras inervadas y las fibras postganglionares son microscópicas.

Control del sistema nervioso autónomo

El SNA es activado principalmente por los centros localizados en la *médula espinal, tronco encefálico e hipotálamo*. Asimismo, porciones de la corteza cerebral y especialmente del sistema límbico pueden transmitir impulsos hacia los centros inferiores y ejercer influencia de esta forma sobre el control automático. A menudo el SNA opera también por medio de reflejos viscerales. O sea que penetran señales sensitivas en los centros de los ganglios autónomos, médula, tronco encefálico o hipotálamo, y estos, por su parte, transmiten respuestas reflejas apropiadas de nuevo hacia los órganos viscerales para controlar la actividad.

Reflejos autónomos

Reflejos autonómicos cardiovasculares como los reflejos barorreceptores, basados en la presencia de receptores de estiramiento en las paredes de las arterias mayores. Cuando son estirados por la alta presión, se transmiten señales hacia el tronco encefálico, desde donde se

inhiben los reflejos simpáticos hacia el corazón y vasos sanguíneos con lo que la presión arterial desciende.

Reflejos autónomos gastrointestinales. El olor de comida apetitosa genera respuestas a través del parasimpático hacia las glándulas secretoras del estómago y de la boca, provocando la secreción de jugos digestivos.

Otros reflejos. Relajación de esfínteres para la micción por estiramiento de la vejiga. Reflejos sexuales ante estímulos psíquicos produciendo la erección, principalmente una función parasimpática y la eyaculación, una función simpática. Otros reflejos incluyen la regulación de la función pancreática, sudoración...

Cuestionario

1. El rombencéfalo

- a) Está formado por el telencéfalo y el diencefalo.
- b) Está formado por el mesencéfalo y el mielencéfalo.
- c) Está formado por el metencéfalo y el mielencéfalo.

2. Las meninges cerebrales

- a) La más externa es la piamadre.
- b) La más externa es la duramadre.
- c) La más externa es la aracnoides.

3. La sustancia gris de la médula espinal

- a) Se encuentra contigua a los nervios espinales.
- b) Se encuentra en la zona media.
- c) Se encuentra en la zona periférica.

4. La información referente al tacto (somestesia) fino

- a) Lo transporta el sistema dorsal-lemniscal.
- b) Lo transporta el sistema espinotalámico.
- c) Lo transporta el sistema protopático.

5. En referencia al movimiento voluntario

- a) Lo transporta el sistema extrapiramidal.
- b) Lo transporta el sistema espinotalámico.
- c) Lo transporta el sistema piramidal.

6. En referencia al sistema reticular

- a) Está formado por los núcleos vestibulares y los colículos.
- b) Está formado por la sustancia negra y el núcleo rojo.
- c) Está formado por los núcleos del rafe y el locus coeruleus.

7. El tálamo

- a) Conecta multitud de axones con la corteza cerebral.
- b) Recibe las aferencias de todas las modalidades sensoriales, excepto las auditivas.
- c) Recibe las aferencias de todas las modalidades sensoriales.

8. La lesión de los ganglios basales

- a) Se ha relacionado con la enfermedad de Parkinson.
- b) Se ha relacionado con la enfermedad de Huntington.
- c) Las anteriores respuestas son correctas.

9. La amígdala

- a) Participa en el aprendizaje del miedo.
- b) Se ubica contigua al hipocampo.
- c) Las anteriores respuestas son correctas.

10. En referencia a la corteza cerebral

- a) El área premotora se encuentra contigua al área visual primaria.
- b) El área auditiva primaria se ubica en el giro superior del lóbulo temporal.
- c) La corteza olfativa se ubica en la circunvolución inferior del lóbulo parietal.

Respuestas

1. c)
2. b)
3. b)
4. a)
5. c)
6. c)
7. a)
8. c)
9. c)
10. b)

Bibliografía

Tema 1. Organización general del Sistema Nervioso. Principales divisiones. Vascularización cerebral. Meninges. Sistema ventricular

- Affi, A. K., Bergman, R. A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006). Líquido cefalorraquídeo y barrera hematoencefálica *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2 ed., pp. 559-575). Mexico: McGraw-Hill Interamericana.
- Corberdt, J., Haines, D., & Ard, M. (2003). Ventriculos plexos coroides y líquido cefalorraquídeo. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 93-106). Madrid: Elsevier Science.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007a). Envolturas del sistema nervioso *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3 ed., pp. 48-51). Barcelona: Elsevier-Masson.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007b). Introducción y visión general *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3 ed., pp. 1-28). Barcelona: Elsevier-Masson.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007c). Sistemas ventriculares y Líquido Cefalorraquídeo *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3 ed., pp. 52-58). Barcelona: Elsevier-Masson.
- De Blas, M. R. (2001). Organización general del sistema nervioso. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 381-420). Madrid: Sanz y Torres.
- Haines, D. E. (2003). El sistema cerebrovascular. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 122-136). Madrid: Elsevier Science.
- Schünke, M., Schulte, E., Schumacher, U., Rude, J., Voll, M., & Wesker, K. (2008a). Meninges encefálicas y medulares *Prometheus: texto y atlas de anatomía* (Vol. 3, pp. 186-190). Madrid: Panamericana.
- Schünke, M., Schulte, E., Schumacher, U., Rude, J., Voll, M., & Wesker, K. (2008b). Vasos sanguíneos encefálicos *Prometheus: texto y atlas de anatomía* (Vol. 3, pp. 246-264). Madrid: Panamericana.
- Snell, R. S. (2007a). Irrigación del Encéfalo y la Médula Espinal *Neuroanatomía clínica* (6 ed., pp. 473-498). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Snell, R. S. (2007b). Meninges del Encéfalo y la Médula Espinal *Neuroanatomía clínica* (6 ed., pp. 427-442). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Snell, R. S. (2007c). Sistemas Ventriculares. El Líquido Cefalorraquídeo y Barreras Hematoencefálica y Hemato rraquídea *Neuroanatomía clínica* (6 ed., pp. 443-472). Buenos Aires: Médica Panamericana.

Tema 2. **Medula espinal. Vías sensitivas y motoras. Tallo cerebral. Cerebelo. Implicación conductual**

- Afifi, A. K., & Bergman, R. A. (2006). Puente: correlaciones clínicas (J. Orizaga Samperio, Trans.) *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2 ed., pp. 181-188). Mexico: McGraw-Hill Interamericana.
- Afifi, A. K., Bergman, R. A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006a). Cerebelo *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2 ed., pp. 305-332). Mexico: McGraw-Hill Interamericana.
- Afifi, A. K., Bergman, R. A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006b). Puente *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2 ed., pp. 149-180). Mexico: McGraw-Hill Interamericana.
- Carpenter, M. B. (1994a). Haces de la médula espinal *Neuroanatomía: fundamentos* (4 ed., pp. 91-119). Madrid: Médica Panamericana.
- Carpenter, M. B. (1994b). Médula espinal: anatomía macroscópica y estructura interna *Neuroanatomía: fundamentos* (4 ed., pp. 68-90). Madrid: Médica Panamericana.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007). Tronco del encéfalo *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3 ed., pp. 87-100). Barcelona: Elsevier-Masson.
- Chez, C., & Thach, M. (2001). El cerebelo. En E. R. Kandel, J. H. Schwartz & T. M. Jessell (Eds.), *Principios de neurociencia* (4 ed., pp. 832-852). Madrid: McGraw-Hill Interamericana.
- Haines, D. E. (2003a). Médula Espinal. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 137-150). Madrid: Elsevier Science.
- Haines, D. E. (2003b). Tronco del encéfalo. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 151-158). Madrid: Elsevier Science.
- Kiernan, J. A. (1998a). Cerebelo. En M. L. Barr (Ed.), *El Sistema nervioso humano: un punto de vista anatómico* (pp. 181-198). México: McGraw-Hill Interamericana.
- Kiernan, J. A. (1998b). La médula espinal. En M. L. Barr (Ed.), *El Sistema nervioso humano: un punto de vista anatómico* (pp. 83-106). México: McGraw-Hill Interamericana.
- Pearson, K., & Gordon, J. (2001). Refejos medulares. En E. R. Kandel, J. H. Schwartz & T. M. Jessell (Eds.), *Principios de neurociencia* (4 ed., pp. 713-736). Madrid: McGraw-Hill Interamericana.
- Snell, R. S. (2007a). Núcleos de los nervios craneanos y sus conexiones centrales y Distribución *Neuroanatomía clínica* (6 ed., pp. 329-368). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Snell, R. S. (2007b). Tronco encefálico *Neuroanatomía clínica* (6 ed., pp. 189-224). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Young, P. A., & Young, P. H. (2004a). Anatomía, Topografía y Niveles funcionales del Tronco Cerebral. En P. A. Young & P. H. Young (Eds.), *Neuroanatomía clínica funcional* (pp. 25-37). Barcelona: Masson.
- Young, P. A., & Young, P. H. (2004b). Topografía y Niveles Funcionales de la Médula Espinal. En P. A. Young & P. H. Young (Eds.), *Neuroanatomía clínica funcional* (pp. 13-23). Barcelona: Masson.

Tema 3. **Diencéfalo. Epitálamo, tálamo e hipotálamo. Conexiones funcionales y consideraciones comportamentales**

- Abril Alonso, A. (2001). Organización anatomofuncional del SNC II: diencéfalo y hemisferios cerebrales. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, M. R. De Blas, A. A. Caminero, C. Lecumberri, J. M. De Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 481-532). Madrid: Sanz y Torres.

- Affi, A. K., & Bergman, R. A. (2006a). Diencefalo: Correlaciones clínicas (J. Orizaga Samperio, Trans.) *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2 ed., pp. 265-275). Mexico: McGraw-Hill Interamericana.
- Affi, A. K., & Bergman, R. A. (2006b). Mesencefalo: correlaciones clínicas (J. Orizaga Samperio, Trans.) *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2 ed., pp. 229-235). Mexico: McGraw-Hill Interamericana.
- Affi, A. K., Bergman, R. A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006). Hipotálamo *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2 ed., pp. 405-416). Mexico: McGraw-Hill Interamericana.
- Carpenter, M. B. (1994a). El diencefalo *Neuroanatomía: fundamentos* (4 ed., pp. 224-285). Madrid: Médica Panamericana.
- Carpenter, M. B. (1994b). El hipotálamo *Neuroanatomía: fundamentos* (4 ed., pp. 286-310). Madrid: Médica Panamericana.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007a). Introducción y visión general *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3 ed., pp. 1-28). Barcelona: Elsevier-Masson.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007b). Tálamo *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3 ed., pp. 123-129). Barcelona: Elsevier-Masson.
- Martin, J. H. (2001). El hipotálamo y la regulación de las funciones endocrinas y viscerales. En J. H. Martin (Ed.), *Neuroanatomía* (2 ed., pp. 419-446). Madrid: Prentice Hall.
- Mihailoff, G., & Haines, D. E. (2003). Diencefalo. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 219-234). Madrid: Elsevier Science.
- Snell, R. S. (2007a). Hipotálamo y sus conexiones *Neuroanatomía clínica* (6 ed., pp. 379-394). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Snell, R. S. (2007b). Tálamo y sus conexiones *Neuroanatomía clínica* (6 ed., pp. 369-378). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Young, P. A., & Young, P. H. (2004). Hipotálamo: desequilibrio vegetativo y endocrino. En P. A. Young & P. H. Young (Eds.), *Neuroanatomía clínica funcional* (pp. 219-225). Barcelona: Masson.

Tema 4. La región subcortical. Ganglios basales. El cuerpo calloso, el fornix y las comisuras blancas. El sistema límbico. Consideraciones conductuales

- Affi, A. K., & Bergman, R. A. (2006). Ganglios basales: correlaciones clínicas (J. Orizaga Samperio, Trans.) *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2 ed., pp. 277-296). Mexico: McGraw-Hill Interamericana.
- Affi, A. K., Bergman, R. A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006). Los ganglios basales *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2 ed., pp. 277-296). Mexico: McGraw-Hill Interamericana.
- Bear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A., & Lienas Massot, B. (2008). Mecanismos cerebrales de las emociones *Neurociencia: explorando el cerebro* (3 ed., pp. 434-455). Barcelona: Wolters Kluwer.
- Carpenter, M. B. (1994). Cuerpo estriado y núcleos relacionados *Neuroanatomía: fundamentos* (4 ed., pp. 311-343). Madrid: Médica Panamericana.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007). Hipotálamo, sistema límbico y sistema olfatorio *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3 ed., pp. 161-169). Barcelona: Elsevier-Masson.
- DeLong, M. (2001). Los ganglios basales. En E. R. Kandel, J. H. Schwartz & T. M. Jessell (Eds.), *Principios de neurociencia* (4 ed., pp. 853-867). Madrid: McGraw-Hill Interamericana.

- Kiernan, J. A. (1998). Sistema límbico: hipocampo y amígdala. En M. L. Barr (Ed.), *El Sistema nervioso humano: un punto de vista anatómico* (pp. 300-314). México: McGraw-Hill Interamericana.
- Ma, T. (2003). Núcleos basales. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 405-422). Madrid: Elsevier Science.
- Martin, J. H. (2001a). Los ganglios basales. En J. H. Martin (Ed.), *Neuroanatomía* (2 ed., pp. 322-348). Madrid: Prentice Hall.
- Martin, J. H. (2001b). Sistema límbico. En J. H. Martin (Ed.), *Neuroanatomía* (2 ed., pp. 447-478). Madrid: Prentice Hall.
- Schünke, M., Schulte, E., Schumacher, U., Rude, J., Voll, M., & Wesker, K. (2008). Telencéfalo *Prometheus: texto y atlas de anatomía* (Vol. 3, pp. 198-208). Madrid: Panamericana.
- Snell, R. S. (2007). Núcleos de la base-Ganglios Basales y sus conexiones *Neuroanatomía clínica* (6 ed., pp. 315-328). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Walsh, K., & Vergara Flores, E. (1986a). Los lóbulos frontales *Neuropsicología clínica* (pp. 113-158). Madrid: Alhambra.
- Walsh, K., & Vergara Flores, E. (1986b). Los lóbulos occipitales *Neuropsicología clínica* (pp. 233-255). Madrid: Alhambra.
- Walsh, K., & Vergara Flores, E. (1986c). Los lóbulos parietales *Neuropsicología clínica* (pp. 195-232). Madrid: Alhambra.
- Walsh, K., & Vergara Flores, E. (1986d). Los lóbulos temporales *Neuropsicología clínica* (pp. 159-194). Madrid: Alhambra.
- Young, P. A., & Young, P. H. (2004a). Ganglios Basales: alteraciones de los movimientos. En P. A. Young & P. H. Young (Eds.), *Neuroanatomía clínica funcional* (pp. 89-104). Barcelona: Masson.
- Young, P. A., & Young, P. H. (2004b). Sistema Límbico: Afasias, Agnosias y Apraxias. En P. A. Young & P. H. Young (Eds.), *Neuroanatomía clínica funcional* (pp. 211-225). Barcelona: Masson.

Tema 5. La corteza. Estudio histológico. Lóbulos cerebrales. Áreas funcionales. Lateralidad y dominancia hemisférica. Conexiones inter e intrahemisféricas. Integraciones superiores

- Affi, A. K., Bergman, R. A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006). La corteza cerebral *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2 ed., pp. 339-387). Mexico: McGraw-Hill Interamericana.
- Barr, M. L., & Kiernan, J. A. (2000). Histología de la corteza cerebral *El Sistema nervioso humano: un punto de vista anatómico* (pp. 169-180). México: McGraw-Hill Interamericana.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007). Hemisferio cerebral y Corteza cerebral *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3 ed., pp. 129-144). Barcelona: Elsevier-Masson.
- Haines, D. E. (2003). Telencéfalo. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 235-251). Madrid: Elsevier Science.
- Lynch, J. (2003). Corteza cerebral. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 505-520). Madrid: Elsevier Science.
- Rubia, J. (1998). Areas asociativas de la corteza cerebral. En J. M. Delgado, A. Ferrús, F. Mora & F. Rubia (Eds.), *Manual de neurociencia* (pp. 875-890). Madrid: Síntesis.

- Schünke, M., Schulte, E., Schumacher, U., Rude, J., Voll, M., & Wesker, K. (2008). Telencéfalo *Prometheus: texto y atlas de anatomía* (Vol. 3, pp. 198-208). Madrid: Panamericana.
- Snell, R. S. (2007). Estructura y Localización Funcional de la Corteza Cerebral *Neuroanatomía clínica* (6 ed., pp. 281-301). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Young, P. A., & Young, P. H. (2004). Corteza Cerebral: Afasias, Agnosias y Apraxias. En P. A. Young & P. H. Young (Eds.), *Neuroanatomía clínica funcional* (pp. 193-210). Barcelona: Masson.

Tema 6. Sistema Nervioso Periférico: Estructura y Divisiones

- Aguilar, E. (1998). El sistema nervioso autónomo. En J. Delgado-García, A. Ferrús, F. Mora & F. Rubia (Eds.), *Manual de Neurociencia* (pp. 733-754). Madrid: Síntesis.
- Bear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A., & Lienas Massot, B. (2008). Control químico del cerebro y conducta *Neurociencia: explorando el cerebro* (3 ed., pp. 402-430). Barcelona: Wolters Kluwer.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007). Sistema nervioso autónomo *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3 ed., pp. 43-47). Barcelona: Elsevier-Masson.
- Guyton, A. C. (1989). Sistema nervioso autónomo; médula adrenal. En A. C. Guyton (Ed.), *Anatomía y fisiología del sistema nervioso* (pp. 336-351). Madrid: Médica Panamericana.
- Iversen, S., Iversen, L., & Saper, B. C. (2001). Sistema nervioso autónomo e hipotálamo. En E. R. Kandel, J. H. Schwartz & T. M. Jessell (Eds.), *Principios de neurociencia* (4 ed., pp. 960-981). Madrid: McGraw-Hill Interamericana.
- Schünke, M., Schulte, E., Schumacher, U., Rude, J., Voll, M., & Wesker, K. (2008). Sistema nervioso vegetativo *Prometheus: texto y atlas de anatomía* (Vol. 3, pp. 316-324). Madrid: Panamericana.
- Snell, R. S. (2007). Sistema Nervioso Autónomo *Neuroanatomía clínica* (6 ed., pp. 395-426). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Young, P. A., & Young, P. H. (2004). Sistema autónomo: anomalías viscerales. En P. A. Young & P. H. Young (Eds.), *Neuroanatomía clínica funcional* (pp. 227-244). Barcelona: Masson.

Unidad 4

Sistema Neuroendocrino

Competencias que se desarrollan

Ser capaz de relacionar la función de las hormonas con la actividad del SN y de integrar la actividad de ambos sistemas con la conducta.

Objetivos

El objetivo de esta unidad es que el alumno conozca el sistema endocrino y neuroendocrino y su importancia en la conducta. Se comenzará por estudiar los conceptos básicos de endocrinología, las diferentes glándulas de secreción interna, su localización, naturaleza y mecanismos de acción. A continuación, se estudiarán las relaciones hipotálamo hipofisarias introduciendo el concepto de hormona de liberación y hormona trópica. Seguidamente se desarrollarán los tres ejes hipotálamo hipofisarios, describiendo los mecanismos de regulación y las acciones biológicas de las hormonas segregadas por las glándulas diana (tiroides, suprarrenales y gónadas). Así, se describirán los efectos de las principales hormonas, haciendo especial énfasis en la respuesta fisiológica de estrés y sus implicaciones fisiológicas y conductuales. Así mismo, se estudiará el papel organizador, reproductor y conductual de las hormonas sexuales. Por último, se describirá la función del resto de glándulas estudiando las principales hormonas segregadas por estas y sus funciones principales. Esta unidad consta de 6 temas teóricos y 2 actividades prácticas.

Temas

1. Las glándulas endocrinas como sistema de respuesta. Clasificación y mecanismos de acción. Regulación de la secreción hormonal	96
2. Relaciones Sistema Nervioso-Sistema Endocrino. Hormonas trópicas. Neurohipófisis. Adenohipófisis	99
3. Eje hipotálamo-hipofisario-tiroideo. Hormonas de la glándula tiroides. Efectos sobre la conducta	102
4. Eje hipotálamo-hipofisario-adrenal. La médula y la corteza adrenal. Función de las principales hormonas adrenales. Respuesta fisiológica de estrés. Implicaciones conductuales.	103
5. Eje hipotálamo-hipofisario-gonadal. Testículo y ovario. Principales hormonas gonadales y funciones fisiológicas. Implicaciones en el desarrollo y características sexuales. El ciclo menstrual. Efecto de las hormonas gonadales sobre la conducta sexual	105
6. Otras glándulas. Epífisis. Páncreas y Paratiroides. Hormonas principales	108
Cuestionario	109
Bibliografía	112

Tema 1

Introducción al Sistema Neuroendocrino

El sistema neuroendocrino se encarga de producir y secretar hormonas cuya función es regular la actividad de las células y los órganos. Está formado por neuronas y glándulas, que conjuntamente se encargan de sintetizar y segregar las diferentes hormonas al torrente sanguíneo, a través del cual llegarán al tejido diana para producir su efecto. Por un lado, el encéfalo es un importante productor de hormonas y a través de su emisión a la circulación sanguínea interviene en procesos fundamentales como la reproducción, el crecimiento o el metabolismo. Por otro lado, el encéfalo es también un importante receptor de los mensajes hormonales que le llegan a través de la sangre; las hormonas intervienen así en la actividad neuronal y en el comportamiento.

Las glándulas endocrinas como sistema de respuesta

Las **glándulas endocrinas** son las estructuras encargadas de producir y liberar las **hormonas** en el torrente sanguíneo a través del cual difundirán a cualquier órgano o tejido diana del organismo. La diferencia con las glándulas exocrinas es que estas, liberan sus productos a conductos (como el tubo digestivo) donde ejercerán su efecto en órganos o tejidos diana adyacentes o fuera del organismo (las glándulas sudoríparas por ejemplo).

Las principales glándulas endocrinas son: el hipotálamo, la hipófisis, la glándula pineal, el tiroides, las glándulas suprarrenales, las gónadas (testículos y ovarios), las paratiroides y los islotes de Langerhans. También algunos órganos como los riñones, el hígado o el intestino tienen función endocrina. Como puede observarse, están repartidas por todo el cuerpo y es el hipotálamo el que ejerce la coordinación del resto de glándulas, como se verá más adelante.

Clasificación y mecanismos de acción

Las hormonas se pueden clasificar en tres tipos atendiendo a su estructura química:

1. **Hormonas esteroideas:** derivan del colesterol y comparten un grupo químico común. Entran dentro de esta categoría las hormonas procedentes de la corteza adrenal (glucocorticoides y mineralocorticoides) y de las gónadas (hormonas sexuales masculinas y femeninas). Son hormonas liposolubles, por lo que atraviesan fácil-

mente la membrana celular. Debido a su hidrofobicidad, se unen a proteínas transportadoras específicas para que puedan «viajar» en la sangre.

2. **Hormonas peptídicas:** están formadas por cadenas de aminoácidos y son solubles en sangre. Se incluyen en esta categoría aquellas liberadas por el hipotálamo, las hormonas trópicas de la hipófisis anterior, las hormonas de la hipófisis posterior, las hormonas gastrointestinales y las hormonas del páncreas.
3. **Hormonas monoamínicas:** derivan del aminoácido tirosina e incluyen las hormonas de la médula adrenal y las hormonas tiroideas. Las hormonas de la médula adrenal son hidrosolubles mientras que las tiroideas son liposolubles.

Estas características químicas son importantes porque de ellas dependerá la interacción con sus receptores y la respuesta posterior. Las **hormonas hidrosolubles** (hormonas peptídicas y hormonas de la médula adrenal) no pueden atravesar la membrana plasmática y por lo tanto, actuarán uniéndose a los receptores presentes en dicha membrana. La unión entre la hormona y la parte externa del receptor produce un cambio conformacional en el receptor. Este cambio de configuración, activará o producirá una molécula en la parte intracelular que actuará como **segundo mensajero** (la propia hormona sería el primer mensajero), es decir, que se producirán una serie de reacciones (cascada de señalización) que dan como resultado la amplificación de la señal. Esta cadena de reacciones puede modificar la actividad catalítica de varias enzimas o la síntesis de proteínas, que dará lugar a un cambio en la fisiología celular. Algunos de los segundos mensajeros más importantes son el AMP cíclico (AMPC), GMP cíclico (GMPc), inositol trifosfato o el calcio (Ca^{2+}).

Las hormonas esteroides y tiroideas son **hormonas liposolubles** (hidrofóbicas) y, por lo tanto, pueden atravesar la membrana plasmática fácilmente y su mecanismo de acción será distinto al de las hormonas hidrosolubles. Como se ha comentado anteriormente, estas hormonas, por su hidrofobicidad, necesitan unirse a una proteína transportadora para viajar a través del torrente sanguíneo. Cuando llegan al tejido diana, se disocian de dicha proteína, atraviesan la membrana celular por difusión y se unen a sus receptores específicos intracelulares. Este complejo hormona-receptor, una vez que entra en el núcleo celular es capaz de reconocer secuencias concretas en el ADN que están próximas a ciertos genes. La unión del complejo hormona-receptor a dicha secuencia de ADN iniciará la transcripción de esos genes, produciendo los RNA mensajeros y proteínas correspondientes. Esta actividad transcripcional y síntesis proteica modificará la fisiología de la célula, dando lugar a la respuesta producida por la señalización hormonal. Como se podrá intuir, este mecanismo de acción es más lento que el de la respuesta de las hormonas hidrosolubles, puesto que implica la activación de la transcripción y la síntesis de proteínas. Pese a que este es el mecanismo general, se han descrito también receptores de membrana para esteroides que producen efectos rápidos y cuya activación da lugar a respuestas celulares no genómicas.

Regulación de la secreción hormonal

Las hormonas son sustancias activas a concentraciones muy bajas y es por ello que su síntesis y liberación está controlada de manera muy estricta para controlar la homeostasis del

organismo y ajustarse a las necesidades en cada momento. El sistema de control de la secreción hormonal sigue un esquema jerárquico, en el que el hipotálamo se sitúa en la parte superior, coordinando la actividad de otras glándulas. El **hipotálamo** recibe aferencias desde diferentes áreas del encéfalo, así como señales que informan de la concentración en sangre de hormonas, y tras la integración de todos esos mensajes, responde segregando hormonas que actuarán en el siguiente nivel de esta jerarquía, que es la **hipófisis** o **glándula pituitaria**.

La hipófisis consta de dos partes funcionalmente diferenciadas: el lóbulo anterior o **adenohipófisis**, y el lóbulo posterior o **neurohipófisis**. Este último almacena y libera a la circulación general dos hormonas sintetizadas en el hipotálamo, mientras que la adenohipófisis segrega numerosas hormonas que tienen como diana otras glándulas endocrinas (corteza adrenal, tiroides, ovario y testículos) o distintos tejidos.

El mecanismo molecular por el cual son regulados los distintos ejes neuroendocrinos es la **retroalimentación**, es decir, un bucle en el que el nivel en sangre de una hormona dada, causa un efecto para controlar su propia producción. La mayoría de los mecanismos de retroalimentación que regulan las hormonas son bucles de **retroalimentación negativa**, que pueden tener distintos niveles de complejidad. Así, el mecanismo más sencillo, consiste en que el nivel de la hormona o alguna otra sustancia regule directamente la glándula que la produce. Un ejemplo es la liberación de la insulina, que está controlada por el nivel de glucosa en sangre.

El nivel de complejidad de estos bucles de retroalimentación, aumenta en las glándulas que están controladas por el eje hipotálamo-hipófisis, puesto que el control puede hacerse en distintos niveles de la jerarquía y controlando los niveles de otras hormonas.

Tema 2

Relaciones SN-SE (Sistema Nervioso-Sistema Endocrino)

Comunicación entre SN-SE

A continuación, destacaremos algunos aspectos característicos del sistema nervioso y el sistema endocrino, para compararlos. En la **comunicación neuronal**, los neurotransmisores acumulados en vesículas en el terminal axónico se liberan en la hendidura sináptica y se unen a los receptores, que están situados en la membrana de la célula post-sináptica. En la **comunicación endocrina**, las hormonas también se liberan mediante la fusión de vesículas con la membrana plasmática de las células endocrinas, pero lo hacen al sistema circulatorio, donde pueden alcanzar cualquier tejido u órgano diana. No obstante, las hormonas solo tendrán su efecto en aquellas células que posean receptores específicos para dichas hormonas. Una de las diferencias más relevantes entre los dos sistemas de comunicación es su velocidad. La comunicación neuronal se produce rápidamente y suele ser una respuesta de todo o nada interviniendo en situaciones que requieren rapidez, como percibir los objetos de nuestro entorno o mover nuestro cuerpo. Por el contrario, la comunicación hormonal, que ocurre lentamente y puede tener una intensidad graduada, está involucrada en procesos de una duración más prolongada como son la digestión o el desarrollo del individuo.

Hasta hace algunas décadas se pensaba que el sistema nervioso y el sistema endocrino eran dos sistemas diferenciados y que no se comunicaban entre sí, pero actualmente, sabemos que son dos sistemas que están estrechamente conectados, que la función de uno afecta al otro y viceversa y cuyos límites son difusos.

A comienzos del siglo XX se demostró que la hipófisis o la glándula pituitaria, una estructura en la base del encéfalo, liberaba hormonas que eran las responsables de activar muchas de las glándulas endocrinas. Este descubrimiento hizo que la hipófisis fuera considerada la «glándula maestra» del organismo. Posteriormente, se encontró que, en realidad, la hipófisis se encontraba a su vez bajo el control del hipotálamo y que, por lo tanto, esta región encefálica es la que ejerce el control sobre el sistema endocrino. Actualmente sabemos que algunos núcleos neuronales del hipotálamo son capaces de liberar hormonas y por ello se las denomina **células neurosecretoras** o **neuroendocrinas** y constituyen el punto de conexión entre el sistema nervioso y el sistema endocrino. Además, existe una conexión sanguínea entre el hipotálamo y la hipófisis anterior (sistema porta hipotálamo-hipófisis) y es ahí donde el hipotálamo segrega las hormonas (denominadas neurohormonas porque son sintetizadas por

neuronas) que producirán la liberación de las hormonas adenohipofisarias trópicas y no-trópicas.

Hormonas trópicas

Las **hormonas trópicas** son aquellas que actúan sobre otra glándula endocrina para regular la producción hormonal, mientras que las hormonas no-trópicas son aquellas que actúan directamente sobre los órganos o tejidos diana.

La adenohipófisis libera ambos tipos de hormona, como veremos en la siguiente sección.

Neurohipófisis y Adenohipófisis

La **neurohipófisis** es considerada una extensión del hipotálamo y está bajo el **control directo** del mismo. Actúa segregando principalmente dos hormonas, la oxitocina y la vasopresina, que son producidas en los núcleos supraóptico y paraventricular del hipotálamo. Las neuronas de estos núcleos sintetizan esas dos hormonas y proyectan sus axones hasta la neurohipófisis, donde se ramifican y entran en contacto con los capilares sanguíneos, donde liberan las neurohormonas. Como puede observarse, la neurohipófisis no es una glándula endocrina real, sino una red especializada de capilares que reciben las hormonas hipotalámicas y las liberan a la circulación.

La **oxitocina** es una hormona peptídica involucrada en la función reproductora de los mamíferos. Produce contracciones en el útero que son importantes para favorecer la fertilización del óvulo y necesarias durante el parto. Tiene un papel fundamental en la lactancia, puesto que favorece la secreción de la leche contrayendo el tejido mamario. Además, se la relaciona con el apego.

La **vasopresina** u hormona antidiurética, es también una hormona peptídica muy similar a la oxitocina. Su efecto principal es provocar la reabsorción de agua por parte de los riñones, disminuyendo la producción de orina. Además, regula el volumen sanguíneo, el balance electrolítico e incrementa la presión arterial (esta es la razón de su denominación como vaso-presina), contribuyendo a la homeostasis del organismo. Al igual que la oxitocina, en los últimos años se la relaciona también con el apego.

Como se ha visto hasta ahora, la neurohipófisis está sometida a un control directo por parte del hipotálamo mientras que la **adenohipófisis** está controlada de forma **indirecta**, mediante la liberación de hormonas estimulantes:

- GHRH** (hormona liberadora de hormona del crecimiento), controla la liberación de la *hormona del crecimiento* (GH).
- TRH** (hormona liberadora de tirotropina), controla la liberación de la *hormona estimulante de la tiroides* (Tirotropina o TSH).

- CRH** (hormona liberadora de corticotropina), controla la liberación de *adrenocorticotropina* (ACTH).
- GnRH** (hormona liberadora de gonadotropina), controla la liberación de *gonadotropinas* (Hormona Luteinizante o LH y Hormona Folículo estimulante o FSH).

Las **hormonas no-trópicas** que segrega la adenohipófisis son la prolactina y la hormona del crecimiento (GH) o somatotropina. La **prolactina** estimula la producción de leche por parte de las glándulas mamarias. La **hormona de crecimiento** estimula el crecimiento del cuerpo mediante la producción de sustancias que regulan el crecimiento de los huesos.

Las **hormonas trópicas** liberadas por la adenohipófisis son las siguientes:

- Hormona adrenocorticotrópica o corticotropina (ACTH). Las siglas con la que conocemos habitualmente este tipo de hormonas corresponde a su denominación en inglés (ACTH, adrenocorticotropic hormone).
- Hormona estimulante de la tiroides (TSH) o tirotropina.
- Gonadotropinas: incluyen la hormona foliculoestimulante (FSH) y la hormona luteinizante (LH).

Teniendo en cuenta el órgano diana de las hormonas hipofisarias, podemos distinguir diferentes ejes hormonales: eje de la prolactina, eje de la hormona de crecimiento, eje hipotálamo-hipofisario-tiroideo, eje hipotálamo-hipofisario-adrenal y eje hipotálamo-hipofisario-gonadal. Los tres últimos ejes se explicarán con más detalle en los siguientes apartados.

Tema 3

Eje hipotálamo-hipofisario-tiroideo

Eje Hipotálamo-Hipofisario-Tiroideo

El eje HHT (hipotálamo-hipófisis-tiroides), es el eje que regula la liberación de las hormonas tiroideas. La **glándula tiroides** es uno de los órganos endocrinos más grandes, formada por dos lóbulos unidos por una banda de tejido que se sitúa dentro del cuello, delante de la tráquea y bajo la laringe. Esta glándula produce las hormonas **tiroxina** o **tetrayodotironina (T₄)** y la **triyodotironina (T₃)**, cuya liberación está controlada por la **hormona estimulante de la tiroides (TSH)** que libera la adenohipófisis. La liberación de la TSH depende del nivel de hormonas tiroideas en sangre, así como de la liberación por parte del hipotálamo de la **hormona liberadora de tirotropina (TRH)**.

Hormonas de la glándula tiroides

Las hormonas que produce la glándula tiroides son la triyodotironina (T₃) y la tetrayodotironina o tiroxina (T₄), que se sintetizan a partir de una glucoproteína denominada tiroglobulina. La síntesis comienza con la yodación de algunos residuos de tiroxina de la molécula tiroglobulina y posteriores modificaciones de esos residuos de tiroxina darán lugar a las hormonas T₃ y T₄. El yodo necesario para la síntesis de estas hormonas se obtiene a través de la dieta que, tras su absorción, es transportada a través del torrente sanguíneo hasta la glándula tiroides.

Efectos sobre la conducta

Las hormonas tiroideas regulan el metabolismo basal. Son hormonas que se unen a su receptor intracelular y el complejo hormona-receptor activa la transcripción de una serie de genes que sintetizarán enzimas implicadas en el metabolismo. La rápida oxidación de la glucosa, consecuencia del aumento de la tasa metabólica, ayuda a mantener la temperatura corporal. Además, están implicadas en el crecimiento celular y en la diferenciación de los tejidos y son de vital importancia en el desarrollo y maduración del sistema nervioso.

Un déficit en las hormonas tiroideas (hipotiroidismo) puede provocar en niños un retraso en el crecimiento y retraso mental. En adultos, puede producir fatiga, sobrepeso, sensibilidad al frío o dificultad respiratoria entre otros muchos síntomas. El hipertiroidismo (aumento en las hormonas tiroideas), en cambio, puede producir pérdida de peso, sensibilidad al calor e irritabilidad o nerviosismo entre otros síntomas.

Tema 4

Eje hipotálamo-hipofisario-adrenal

Eje HHA, la médula y la corteza adrenal

El eje hipotalámico-hipofisario-adrenal (eje HHA) es un sistema de interacciones retroalimentadas entre el hipotálamo, la hipófisis (glándula pituitaria), y la glándula adrenal o suprarrenal. Las glándulas suprarrenales son pequeñas glándulas ubicadas en la parte superior de cada riñón. Estas producen hormonas imprescindibles para la vida.

Las glándulas suprarrenales se encuentran divididas en dos partes bien diferenciadas: la corteza y la médula. La corteza adrenal, a su vez, se divide en tres zonas: la zona glomerular externa, la zona fasciculada y la zona reticular. Es importante constatar esta diferenciación ya que cada zona se encarga de ciertas hormonas y de ciertas funciones.

Las principales hormonas secretadas por la corteza adrenal son los glucocorticoides y los mineralocorticoides, aunque estas glándulas también se encargan de secretar otras hormonas, como por ejemplo prostágenos, andrógenos o estrógenos, aunque en pequeñas cantidades.

La médula adrenal, por su parte, secreta adrenalina y noradrenalina que además de su función hormonal, actúan como neurotransmisores en el Sistema Nervioso.

Función de las principales hormonas adrenales

Las principales hormonas secretadas por las glándulas adrenales poseen funciones específicas:

- **Los Glucocorticoides:** incrementan los niveles de glucosa en sangre, incrementando la lisis de glucógeno para obtener glucosa. Estas hormonas dependen de la secreción de ACTH (hormona adrenocorticotropina o corticotropina) que a su vez está controlada por la CRH (hormona liberadora de corticotropina). La secreción de estas dos hormonas precursoras puede llegar a suprimirse si la concentración plasmática de glucocorticoides es alta o puede potenciarse si la concentración de glucocorticoides es baja. De ahí el fenómeno de la retroalimentación.

El cortisol es el principal glucocorticoide que se incrementa de forma notable ante situaciones de estrés (inmunosupresión). La hiposecreción de cortisol se conoce como *enfermedad de Addison* y la hipersecreción *síndrome de Cushing*.

- *Los Mineralcorticoides*: El principal mineralcorticoide es la aldosterona. La función principal de estas hormonas es garantizar que el cuerpo no pierda una gran cantidad de sodio a través de la orina ocasionando una bajada drástica de la presión sanguínea, de manera que se ponga en riesgo la propia vida del individuo. Este tipo de hormonas regulan, por tanto, el metabolismo de sodio y potasio, controlan el volumen sanguíneo y regulan la presión arterial.
- *Adrenalina y Noradrenalina*: Su principal función es la de preparar al organismo para un esfuerzo importante, y junto con los glucocorticoides son las hormonas liberadas en situaciones de estrés.

Respuesta fisiológica de estrés e implicaciones conductuales

Tal y como se ha mencionado, la liberación de estas hormonas se encuentra relacionada con el estrés. En las situaciones estresantes, las cuales el organismo percibe como amenazas, la liberación de estas hormonas permite incrementar el aporte de glucosa a las neuronas, así como, a la musculatura cardíaca y esquelética para que los órganos que van a tener que responder y actuar en esas situaciones sean capaces de hacerlo de la manera más eficiente posible (por ejemplo, facilitando el movimiento y la atención).

Además, se sabe que los glucocorticoides suprimen la respuesta del sistema inmunitario y tienen efectos antiinflamatorios. Esto puede ser muy beneficioso, a nivel de tratamiento, en casos como trasplantes o alergias. Sin embargo, el aumento de los glucocorticoides en las situaciones estresantes (o en periodos de mucha tensión) se encuentra directamente relacionado con una mayor susceptibilidad a sufrir enfermedades.

Las implicaciones conductuales de estas hormonas son esenciales ya que nos permiten reaccionar de manera eficiente ante situaciones de amenaza o peligro. Sin olvidar que periodos elevados de secreción de glucocorticoides acarrearán problemas a nivel de salud en el individuo, llegando incluso a darse muerte neuronal.

Tema 5

Eje hipotálamo-hipofisario-gonadal

Eje Hipotálamo Hipofisario Gonadal. Testículo y ovario

El eje Hipotálamo-Hipofisario-Gonadal (HHG) es un sistema de retroalimentación entre el hipotálamo, la hipófisis y las gónadas. En este caso, el hipotálamo secreta GnRH que es la hormona liberadora de gonadotropinas, que llega a la hipófisis donde estimula la secreción de gonadotropinas FSH y LH, las cuales ejercerán efecto en las gónadas, bien en los testículos, bien en los ovarios.

Los testículos son glándulas bilaterales presentes en los machos. En la mayoría de las especies estas glándulas se encuentran en dos bolsas externas llamadas escroto. Los testículos poseen tubos seminíferos agrupados que son los encargados de producir los espermatozoides. Y esos tubos se encuentran rodeados por un tejido donde se localizan las principales células productoras de hormonas: Células Leydig.

Los ovarios son dos glándulas localizadas en la cavidad abdominal de las hembras cuya función es la producción de gametos y la síntesis de hormonas esteroides. En la capa más externa se encuentran los ovocitos, los cuales permitirán el desarrollo de los óvulos.

Principales hormonas gonadales, funciones fisiológicas, implicaciones en el desarrollo y características sexuales

Los andrógenos son las hormonas liberadas por las *células de Leydig* de los testículos, siendo la **testosterona** una de las más importantes, aunque no la única. Los andrógenos, regulados por el hipotálamo y la adenohipófisis (LH), poseen diferentes funciones. Por un lado, su función es la de regular ciertos procesos relacionados con la función reproductora, como, por ejemplo, la espermatogénesis. Además, son los responsables de inducir el desarrollo de las características masculinas, tanto a nivel embrionario como en la pubertad.

Los ovarios, a su vez, también producen una gran cantidad de andrógenos que son, en este caso, los precursores de los estrógenos junto con unas enzimas que permiten convertir la testosterona en estradiol. También se encargan de secretar progesterona.

La principal función de los estrógenos es la de preparar el aparato genital femenino para la ovulación y la fecundación. Además, intervienen en el metabolismo de las grasas y el co-

lesterol, disminuyen la tensión arterial, distribuyen la grasa corporal, protegen los huesos y, junto a los andrógenos, estimulan la libido. En el caso de la progesterona, su función durante el ciclo menstrual es acondicionar el endometrio para facilitar la implantación del embrión en este, y durante el embarazo ayuda a que transcurra de manera segura.

Estas hormonas gonadales contribuyen al desarrollo de características sexuales a nivel embrionario, permitiendo la diferenciación de tejidos y órganos necesaria para el desarrollo de un macho o hembra. En la pubertad la secreción de estas hormonas permitirá la producción de óvulos y espermatozoides haciendo fértiles a hembras y machos.

El ciclo menstrual

El ciclo menstrual es un ciclo de duración aproximada a 28 días, donde el organismo libera diferentes hormonas que producen diversos cambios fisiológicos. Es un proceso cíclico donde se desarrolla un ovocito el cual es expulsado del ovario mediante el proceso de ovulación. La ovulación divide a este proceso en dos fases: la fase folicular (días 1-14) y la fase lútea (días 15-28).

Fase Folicular. Durante este período se produce la maduración del ovocito. La maduración de esta célula provoca un incremento exponencial de los niveles estradiol en el período final de esta primera fase, y la adenohipófisis responde con el máximo incremento de las gonadotropinas LH y FSH. Este proceso alostático permite la expulsión del óvulo u ovulación.

Fase Lútea. El ovulo se dirige a través de las trompas de Falopio hacia el útero quedando expuesto para ser o no fecundado. El ovulo deja tras de sí el folículo que lo contenía en el ovario, que se transforma en el denominado «cuerpo lúteo», y que será el principal productor de progesterona, además de estradiol. Así, durante esta fase se incrementarán los niveles de estas dos hormonas que preparan el útero para la posible implantación del cigoto, incrementando el endometrio. Si se produce la fecundación, estas dos hormonas mantendrán elevados sus niveles inhibiendo así la liberación de gonadotropinas por parte de la hipófisis anterior y frenando así el ciclo durante todo el proceso de gestación; si no se produce la fecundación, se reducirán los niveles de estradiol y progesterona y comenzará un nuevo ciclo.

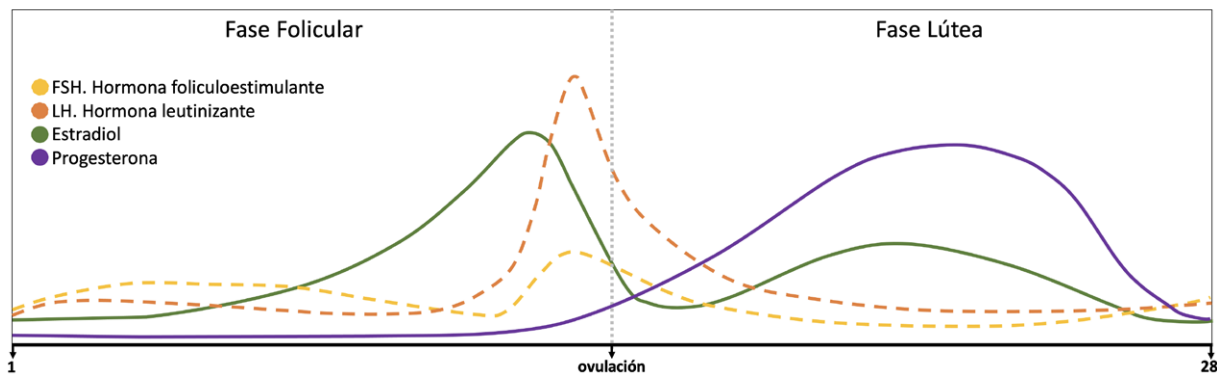


Imagen de los autores

Efecto de las hormonas gonadales sobre la conducta sexual

Tal y como se ha comentado en este epígrafe, a partir de la pubertad, las hormonas gonadales ejercen una acción facilitadora (efectos activadores) sobre el sustrato neural, promoviendo la excitación sexual y la respuesta hacia la pareja.

La conducta sexual femenina es estimulada por el estradiol y la progesterona, por lo que en la etapa ovulatoria, cuando los niveles de ambas hormonas son altos, la mujer es más susceptible a una relación amorosa y está más dispuesta a una relación sexual. A diferencia de la mujer, en el hombre adulto no hay grandes fluctuaciones cíclicas en los niveles de testosterona, por lo que su líbido y potencia sexual se rigen además de la testosterona por otros factores tanto biológicos como psicosociales.

Tema 6

Otras glándulas. Epífisis. Páncreas y Paratiroides. Hormonas principales. Efectos sobre la conducta

La glándula pineal o epífisis está formada por un grupo de células que se localizan en el centro del encéfalo y producen melatonina. La melatonina es una hormona que juega un papel importante en el sueño. La producción y liberación de melatonina en el cerebro está relacionada con la hora del día, es decir que aumenta cuando está oscuro y disminuye cuando hay luz. La producción de melatonina disminuye con la edad.

El páncreas es una glándula localizada en el abdomen. Produce los jugos pancreáticos, que contienen enzimas que ayudan a la digestión, y segrega la insulina, glucagón y somatostatina. Estas se localizan en unas pequeñas acumulaciones de células denominadas Islotes de Langerhans.

- **Insulina:** ayuda a la glucosa a circular desde la sangre hasta las células donde se utiliza para obtener energía (reduce el nivel de glucosa). Su función principal es transformar ese exceso de glucosa tanto en glucógeno, en el hígado y en el músculo, como en grasa. Su hiposecreción causa diabetes.
- **Glucagón:** se libera cuando los niveles de glucosa en sangre están bajos. El glucagón le indica al hígado que debe enviar glucosa al flujo sanguíneo (incrementa el nivel de glucosa). También actúa sobre el tejido adiposo aumentando la movilización de los ácidos grasos para ser utilizados como combustible.
- **Somatostatina:** inhibe la secreción de glucagón y de insulina. Las paratiroides son cuatro glándulas que se encuentran en el cuello y producen la hormona paratiroidea, que ayuda al cuerpo a mantener el equilibrio entre el calcio y el fósforo. El calcio es un mineral que mantiene los huesos y los dientes sanos y fuertes. También es esencial para el buen funcionamiento de los nervios, los músculos y el corazón. Si estas producen cantidades excesivas o muy bajas de hormonas el equilibrio puede verse alterado y causar problemas de salud.

Cuestionario

1. Las hormonas TSH, ACTH, FSH y LH, tienen en común que

- a) Son hormonas trópicas.
- b) Son hormonas liberadas por la adenohipófisis.
- c) Son hormonas liberadas por la neurohipófisis.
- d) Las alternativas a y b son correctas.

2. ¿Qué estructura del encéfalo es la que ejerce el control principal de la secreción de las glándulas endocrinas?

- a) El tálamo.
- b) El hipotálamo.
- c) La amígdala.
- d) La hipófisis.

3. ¿Cuál es el eje neuroendocrino que controla la tasa de metabolismo basal?

- a) Eje hipotálamo-hipófisis-gonadal.
- b) Eje hipotálamo-hipófisis-adrenal.
- c) Eje de la prolactina.
- d) Eje hipotálamo-hipófisis-tiroides.

4. ¿Cuáles son las hormonas que libera el eje hipotálamo-hipófisis-adrenal?

- a) Prolactina, tiroxina y adrenalina.
- b) Adrenalina, noradrenalina y LH.
- c) Glucocorticoides, mineralocorticoides, adrenalina y noradrenalina.
- d) Las alternativas b y c son correctas.

5. Coloca cada estructura y hormona en el lugar correspondiente

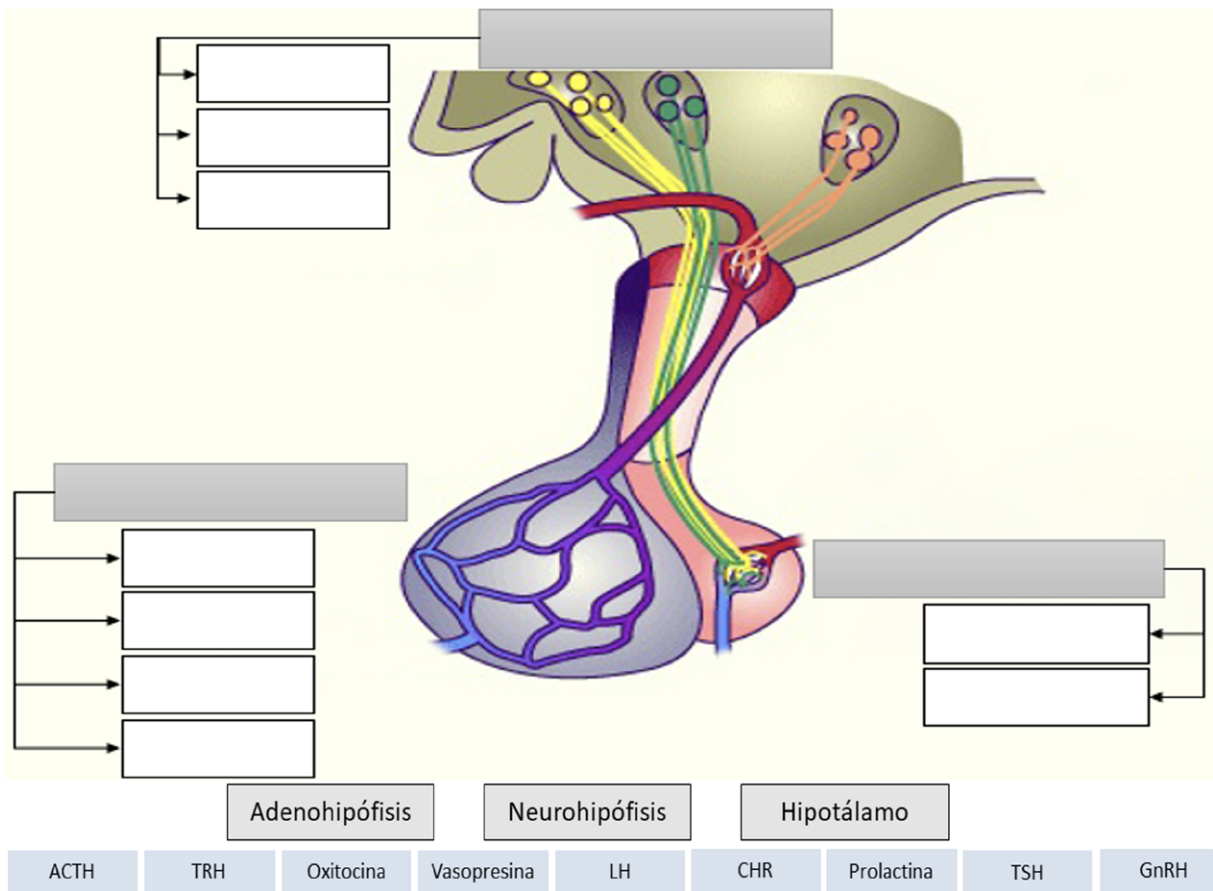
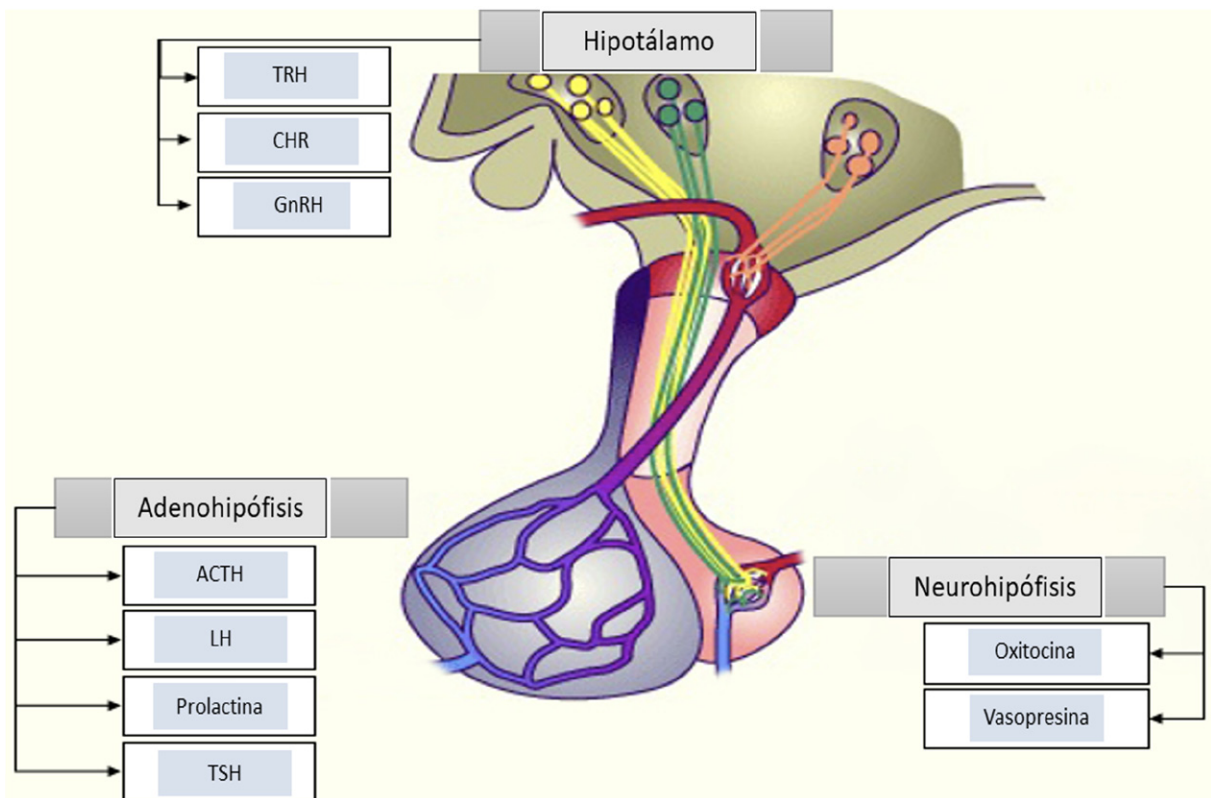


Imagen de los autores

Respuestas

1. d)
2. b)
3. d)
4. c)
- 5.



Bibliografía

Tema 1. Las glándulas endocrinas como sistema de respuesta. Clasificación y mecanismos de acción. Regulación de la secreción hormonal

- Abril Alonso, A. (2001). Sistema Neuroendocrino. En A. Del Abril Alonso, E. Ambrosio, M. R. De Blas, A. A. Caminero, C. Lecumberri, J. M. De Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 1043-1091). Madrid: Sanz y Torres.
- De Blas, M. R. (2001). Sistema Neuroendocrino. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 837-881). Madrid: Sanz y Torres.
- Jara Albarrán, A. (2001). Endocrinología. Hormonas. Conceptos generales. En A. Jara Albarrán (Ed.), *Endocrinología* (pp. 1-9). Madrid: Médica Panamericana.
- Nelson, R. J. (1996). El estudio de la Psicoendocrinología. En R. J. Nelson, F. Molina Valero & J. Soller (Eds.), *Psicoendocrinología: las bases hormonales de la conducta* (pp. 11-41). Barcelona: Ariel.
- Rosenzweig, M. R., Breedlove, S. M., & Watson, N. V. (2005). Hormonas y cerebro. En M. R. Rosenzweig, S. M. Breedlove & N. V. Watson (Eds.), *Psicología biológica: una introducción a la neurociencia conductual, cognitiva y clínica* (pp. 167-193). Barcelona: Ariel.
- Sanchis, S. M. (2007). Sistema neuroendocrino y conducta. En S. M. Sanchis & M. A. Zamorano (Eds.), *Hormonas, estado de ánimo y función cognitiva* (pp. 1-32). Madrid: Delta Publicaciones.

Tema 2. Relaciones sistema nervioso-sistema endocrino. Hormonas trópicas. Neurohipófisis. Adenohipófisis

- Abril Alonso, A. (2001). Sistema Neuroendocrino. En A. Del Abril Alonso, E. Ambrosio, M. R. De Blas, A. A. Caminero, C. Lecumberri, J. M. De Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 1043-1091). Madrid: Sanz y Torres.
- Aguilar, E. (1989). Integración neuroendocrina. En J. A. F. Tresguerres (Ed.), *Fisiología endocrina* (pp.64-95). Madrid: EUEDEMA.
- De Blas, M. R. (2001). Sistema Neuroendocrino. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 837-881). Madrid: Sanz y Torres.
- Jara Albarrán, A. (2001). Adenohipófisis. Hormonas. Exploración general. Patología. En A. Jara Albarrán (Ed.), *Endocrinología* (pp. 39-44). Madrid: Médica Panamericana.
- Sanchis, S. M. (2007). Sistema neuroendocrino y conducta. En S. M. Sanchis & M. A. Zamorano (Eds.), *Hormonas, estado de ánimo y función cognitiva* (pp. 1-32). Madrid: Delta Publicaciones.
- Tébar, F. J., & Segura, P. (2001). Neurohipófisis. Diabetes insípida. Síndrome de secreción inadecuada. En A. Jara Albarrán (Ed.), *Endocrinología* (pp. 89-94). Madrid: Médica Panamericana.

Tema 3. Eje hipotálamo hipofisario tiroideo. Hormonas de la glándula tiroides. Efectos sobre la conducta

- Abril Alonso, A. (2001). Sistema Neuroendocrino. En A. Del Abril Alonso, E. Ambrosio, M. R. De Blas, A. A. Caminero, C. Lecumberri, J. M. De Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 1043-1091). Madrid: Sanz y Torres.
- De Blas, M. R. (2001). Sistema Neuroendocrino. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 837-881). Madrid: Sanz y Torres.
- del Cerro, M. C. (1998). Hormonas tiroideas. Desarrollo del sistema nervioso y conducta. En S. Segovia, C. Cavada & A. Guillamón (Eds.), *Psicobiología del desarrollo* (1 ed., pp. 53-79). Barcelona: Ariel.
- Sánchez, F., & Cacicedo, L. (1989). Fisiología del sistema hipotálamo-hipófiso-tiroideo. En J. A. F. Tresguerres (Ed.), *Fisiología endocrina* (pp. 231-257). Madrid: EUDEMA.
- Sanchis, S. M. (2007). Sistema hipotálamo-hipofisario y estado de ánimo. En S. M. Sanchis & M. A. Zamorano (Eds.), *Hormonas, estado de ánimo y función cognitiva* (pp. 33-68). Madrid: Delta Publicaciones.

Tema 4. Eje hipotálamo-hipofisario-adrenal. La médula y la corteza adrenal. Función de las principales hormonas adrenales. Respuesta fisiológica de estrés. Implicaciones conductuales

- Abril Alonso, A. (2001). Sistema Neuroendocrino. En A. Del Abril Alonso, E. Ambrosio, M. R. De Blas, A. A. Caminero, C. Lecumberri, J. M. De Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 1043-1091). Madrid: Sanz y Torres.
- Calderón, M. D. (1989). La médula adrenal. En J. A. F. Tresguerres (Ed.), *Fisiología endocrina* (pp. 504-527). Madrid: EUDEMA.
- De Blas, M. R. (2001). Sistema Neuroendocrino. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 837-881). Madrid: Sanz y Torres.
- Jara Albarrán, A. (2001). Fisiopatología de la corteza suprarrenal. En A. Jara Albarrán (Ed.), *Endocrinología* (pp. 235-242). Madrid: Médica Panamericana.
- Moreno, A., Gassent, M. C., & Vargas, E. (2001). Médula suprarrenal. Catecolaminas. En A. Jara Albarrán (Ed.), *Endocrinología* (pp. 287-294). Madrid: Médica Panamericana.
- Moya Albiol, L. (2007). Eje hipotálamo-hipófiso-adrenal y trastorno de estrés postraumático. En S. M. Sanchis & M. A. Zamorano (Eds.), *Hormonas, estado de ánimo y función cognitiva* (pp. 91-114). Madrid: Delta Publicaciones.

Tema 5. Eje hipotálamo-hipofisario-gonadal. Testículo y ovario. Principales hormonas gonadales y funciones fisiológicas. Implicaciones en el desarrollo y características sexuales. El ciclo menstrual. Efecto de las hormonas gonadales sobre la conducta sexual

- Abril Alonso, A. (2001). Sistema Neuroendocrino. En A. Del Abril Alonso, E. Ambrosio, M. R. De Blas, A. A. Caminero, C. Lecumberri, J. M. De Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 1043-1091). Madrid: Sanz y Torres.

- Curtis, H., & Barnes, N. S. (2001a). El desarrollo embrionario. En H. Curtis & N. S. Barnes (Eds.), *Invitación a la biología* (5 ed., pp. 681-705). Madrid: Médica Panamericana.
- Curtis, H., & Barnes, N. S. (2001b). La reproducción. En H. Curtis & N. S. Barnes (Eds.), *Invitación a la biología* (5 ed., pp. 665-679). Madrid: Médica Panamericana.
- De Blas, M. R. (2001). Sistema Neuroendocrino. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 837-881). Madrid: Sanz y Torres.
- Lorenzo, L. (2001). Pubertad normal. Catecolaminas. Hipotensión ortostática. En A. Jara Albarrán (Ed.), *Endocrinología* (pp. 369-373). Madrid: Médica Panamericana.
- Nelson, R. J. (1996). Diferencias sexuales en conducta. En R. J. Nelson, F. Molina Valero & J. Soler (Eds.), *Psicoendocrinología. Las bases hormonales de la conducta* (pp. 101-150). Barcelona: Ariel.
- Pinel, J. P. J. (2007). *Hormonas y sexo* (M. J. Ramos Platón, Trans.) *Biopsicología* (6 ed., pp. 327-358). Madrid: Pearson Educación.
- Redolat, R., & Carrasco, C. (2007). Hormonas esteroideas y procesos cognitivos. En S. M. Sanchis & M. A. Zamorano (Eds.), *Hormonas, estado de ánimo y función cognitiva* (pp. 183-232). Madrid: Delta Publicaciones.
- Segovia, S., & Guillamón, A. (1996). Cerebro, hormonas y orientación sexual. En F. Mora (Ed.), *El Cerebro íntimo* (pp. 132-151). Barcelona: Ariel.
- Simón, V., & Kreuz, A. (1983). Hormonas y desarrollo psicosexual. En C. Ballús (Ed.), *Psicobiología: interrelación de aspectos experimentales y clínicos* (pp. 195-245). Barcelona: Herder.

Tema 6. Otras glándulas. Epífisis. Páncreas y Paratiroides. Hormonas principales. Efectos sobre la conducta

- Abril Alonso, A. (2001). Sistema Neuroendocrino. En A. Del Abril Alonso, E. Ambrosio, M. R. De Blas, A. A. Caminero, C. Lecumberri, J. M. De Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 1043-1091). Madrid: Sanz y Torres.
- Campillo, J. E. (2001). Insulina: biosíntesis, acciones y mecanismo. Resistencia insulínica. En A. Jara Albarrán (Ed.), *Endocrinología* (pp. 451-455). Madrid: Médica Panamericana.
- De Blas, M. R. (2001). Sistema Neuroendocrino. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 837-881). Madrid: Sanz y Torres.
- Díaz, M., & Rodríguez, J. (2001). Metabolismo mineral óseo. Parathormona, calcitonina, vitamina D, calcio, fósforo y magnesio. En A. Jara Albarrán (Ed.), *Endocrinología* (pp. 193-198). Madrid: Médica Panamericana.
- Goberna, R. (1989). El páncreas endocrino. En J. A. F. Tresguerres (Ed.), *Fisiología endocrina* (pp. 488-503). Madrid: EUDEMA.
- Matía, P., Saavedra, M. A., & García, M. L. (1989). Páncreas endocrino. Islotes. Hormonas insulares. En J. A. F. Tresguerres (Ed.), *Fisiología endocrina* (pp. 441-450). Madrid: EUDEMA.
- Villanúa, M. A., Agrasal, C., & Esquifino, A. (1989). Fisiología de la glándula pineal. En J. A. F. Tresguerres (Ed.), *Fisiología endocrina* (pp. 126-140). Madrid: EUDEMA.

Unidad 5

Sistemas Sensoriales y Motores

Competencias que se desarrollan

Diferenciar los procesos de integración y de respuesta del SN, relacionando las bases fisiológicas y neuroanatómicas de la información sensorial con la respuesta motora, la percepción sensorial y la psicomotricidad.

Objetivos

Esta unidad pretende que el alumno aprenda las bases biológicas de la visión, audición, olfato, gusto y somestesia. Se estudiarán los mecanismos biológicos de codificación de la información correspondientes a cada sentido y se describirán sus vías y núcleos hacia la percepción de dicha señal, teniendo en cuenta los diferentes niveles de procesamiento y las distintas estructuras implicadas. Así mismo es objetivo de esta unidad que el alumno comprenda las bases biológicas del sistema motor. Se estudiarán los conceptos de placa motora y unidad motora, así como el funcionamiento de los reflejos y el control consciente del movimiento. Esta unidad consta de 5 temas teóricos y 3 actividades prácticas.

Temas

1. Introducción a los sistemas sensoriales. Somestesia: Estímulos y receptores. Vías somestésicas y proyección cortical.	116
2. Sistema auditivo y equilibrio. Descripción anatomofisiológica. Psicofísica de la audición. Vías y centros auditivos. Sistema vestibular. Actividad postural	124
3. Sentidos químicos. El olfato: vías olfatorias y codificación de la información. El gusto: órganos receptores, vías y codificación de la información	126
4. La visión: el ojo y las vías ópticas. Codificación de la información	128
5. El sistema sensitivo-motor: localización cerebral de los centros sensoriomotores	130
Cuestionario	137
Bibliografía	140

Tema 1

Introducción a los sistemas sensoriales. Somestesia: estímulos y receptores. Vías somestésicas y proyección cortical

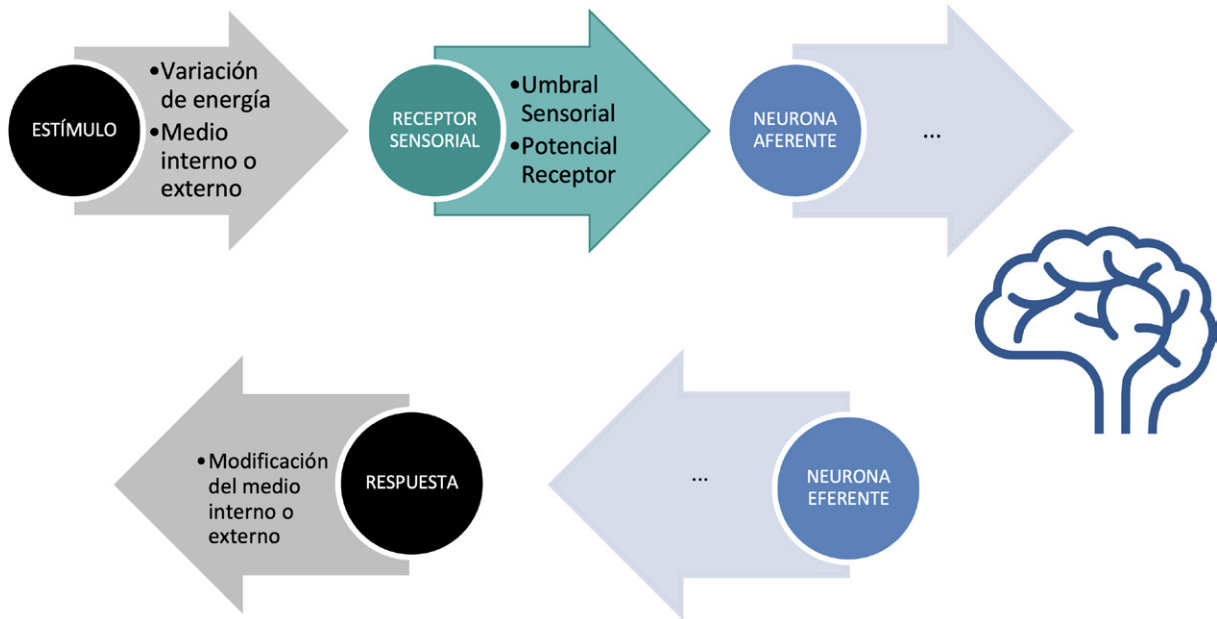
La percepción es la función psíquica que nos permite, a través de los sentidos, recibir, elaborar e interpretar la información proveniente de nuestro entorno. La selección natural ha modelado unos cuantos mecanismos sensibles a diferentes tipos de energía que nos permiten mantener una relación con este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

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

Introducción a los sistemas sensoriales

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

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



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

1. **Receptores sensoriales.** Son células que responden a formas particulares de energía (mecánica, química, eléctrica...). La detección de esta energía depende de las propiedades anatómo-fisiológicas de los receptores sensoriales, que inician la respuesta corporal a determinadas fuentes de energía o sustancias ambientales. Lo hacen mediante la conversión de distintos tipos de energía en señales biológicas.
2. **Transducción.** La transformación de la energía de un tipo en otro se denomina transducción. Los receptores son así los puntos de inicio de la actividad neural que lleva a las experiencias senso-perceptivas.
3. **Estímulo adecuado.** A la forma de energía a la cual un receptor es más sensible se le denomina estímulo adecuado. Así, mientras que el estímulo adecuado para el Corpúsculo de Pacini (receptor somático) es la deformación mecánica del mismo, para los conos y bastones (receptores visuales) del ojo el estímulo adecuado es la luz.
4. **Órganos de los sentidos vs receptores sensoriales.** El concepto de *Órgano de los sentidos* es más amplio que el de *Receptor Sensorial*, ya que el primero incluye al segundo. El ojo (órgano sensorial), incluye a sus receptores en la retina (conos y bastones).
5. **Lugar de transducción vs receptor sensorial.** Un receptor sensorial no siempre es una terminación nerviosa (neurona sensorial primaria). Las células ciliadas del oído interno no son células nerviosas, pero sí están en relación con terminales nerviosos. Por lo general la transducción suele darse en un lugar concreto de la célula sensorial (microvellosidades, cilios).

6. **Umbral de excitación.** Los receptores sensoriales poseen umbrales de excitación, que se definen como la mínima cantidad de energía necesaria para que se produzca la transducción de la señal. Estos umbrales no son fijos, ya que pueden verse influidos por la experiencia, la fatiga o el contexto en el que se presenta el estímulo. El umbral para el dolor, por ejemplo, puede elevarse durante la competición deportiva o el parto.
7. **Unidad sensorial.** Se denomina unidad sensorial al conjunto de receptores, neurales o no, relacionados con la misma fibra aferente.
8. **Campo receptor, receptivo o campo sensorial periférico.** La cantidad de tejido nervioso dedicado a la representación de un *campo sensorial periférico* mantiene una relación directa con la densidad de inervación periférica. Por ejemplo, en la yema de los dedos hay gran cantidad de fibras aferentes relacionadas con la mecanorrecepción y la representación central de los dedos en la circunvolución postcentral en la corteza cerebral es muy extensa. Esto significa que la agudeza táctil de los dedos está muy desarrollada.
9. **Receptores Tónicos vs Receptores Fásicos.** Los receptores sensoriales se clasifican en función de su capacidad de adaptación ante la estimulación continua en: *tónicos* y *fásicos*. Los receptores que se adaptan con gran rapidez a la estimulación continua reciben el nombre de *fásicos*, mientras que los que no se adaptan durante todo el período que dura la estimulación se denominan *tónicos*. De esta manera cada uno de estos receptores ofrece diferente información al SNC.
10. **Ley de la energía específica de los nervios.** Müller, psicólogo alemán del siglo XIX, estableció la ley de la *energía específica de los nervios*, que establece que, la cualidad de la sensación depende del tipo de fibra que se excita y no del tipo de energía física que inicia la excitación del receptor. Una fibra nerviosa induce siempre la misma sensación cuando es estimulada, sin importar que el estímulo sea adecuado, natural o artificial. Hoy esta idea se conoce como «*El principio de la línea marcada*».
11. **Representación cerebral del campo sensorial periférico.** Existe un área cerebral específica que permite la percepción de la información recogida en cada campo sensorial periférico. Así, por ejemplo, los dedos de la mano derecha encuentran su destino cortical en la circunvolución postcentral del hemisferio izquierdo.

a) Clasificación de los receptores sensoriales

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

Sin embargo, la clasificación más habitual se realiza en función del estímulo que permite su adecuada transducción: *mecanorreceptores* (*tacto, audición, equilibrio*), *quimiorreceptores* (*gusto, olfato*), *fotorreceptores* (*vista*), *Nociceptor* (*dolor*).

b) Fisiología de los receptores sensoriales

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



Como este esquema descriptivo es válido para todos los receptores, vamos a abordarlo, tomando como ejemplo los estudios realizados en mecanorreceptores y concretamente en un receptor de presión que se encuentra en tejidos subcutáneos denominado «corpúsculo de Pacini» (ver Figura 1).

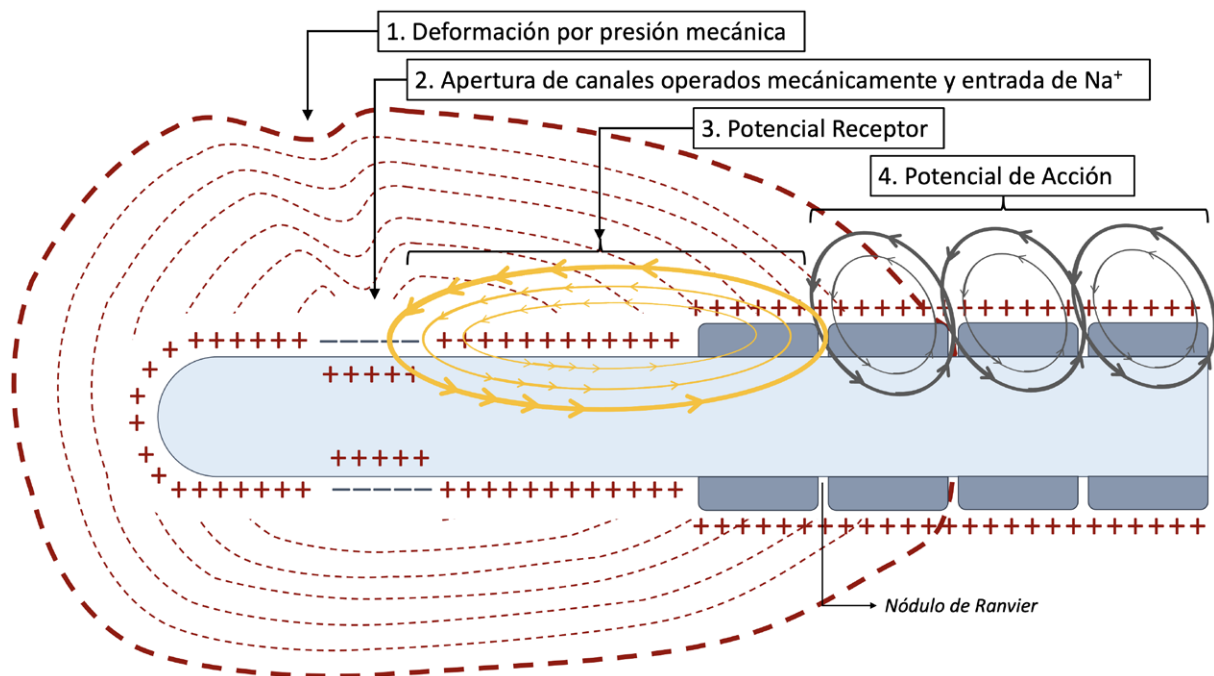


FIGURA 1

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

Si colocamos un electrodo de registro en la fibra nerviosa que sale del corpúsculo de Pacini y presionamos gradualmente la cápsula, se registrará un potencial despolarizante no propagado al que denominamos: Potencial del receptor o Potencial generador. Si incrementamos la presión sobre el corpúsculo de Pacini, la magnitud del potencial generador también aumenta. Si el potencial generador alcanza una amplitud de 10 mV (umbral sensorial) se

produce un potencial de acción en el nervio sensitivo. Conforme la presión se incrementa, el potencial generador se hace mayor y la fibra nerviosa descarga repetidamente. El proceso de transducción se completa porque el potencial generador despolariza la fibra nerviosa en el primer nódulo de Ranvier. De esta forma la respuesta graduada del receptor se convierte en potenciales de acción cuya frecuencia es proporcional a la magnitud de la presión aplicada al corpúsculo.

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

c) Codificación de los estímulos

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

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

- Localización (código topográfico).** Con excepción del gusto y del olfato los sistemas sensoriales están organizados anatómicamente de modo que preservan la organización espacial de los mapas de superficies receptoras. Estos mapas neuronales son la clave de nuestra capacidad para localizar estímulos con precisión. La localización de un estímulo táctil o visual se codifica por lo tanto por la distribución de neuronas activas entre toda la población de neuronas sensoriales organizadas topográficamente.
- Intensidad (código de frecuencias y código poblacional).** La información sobre la intensidad del estímulo se transmite por códigos de frecuencia de población. La frecuencia de descarga de una neurona sensorial primaria, es decir, el número de potenciales de acción por unidad de tiempo, aumenta con la intensidad del estímulo. Esta propiedad de las fibras sensoriales subyace al código neural para la intensidad del estímulo denominado código de frecuencia. La relación entre fuerza del estímulo y frecuencia de descarga, subyace a la relación entre la fuerza de un estímulo y la intensidad con la que es percibido.

No obstante, el rango de intensidad del estímulo a las que puede responder una neurona sensorial primaria está limitado por la capacidad de transducción de la célula (por ejemplo, el número de canales) y las propiedades conductoras del axón (por

ejemplo, el período refractario). Aunque la respuesta de una fibra sensorial primaria tiene un límite superior por encima del cual la tasa de descarga no puede aumentar más, la intensidad máxima del estímulo que una neurona puede codificar es mucho más baja que la intensidad máxima que puede registrar el sistema sensorial en su totalidad o que ese organismo puede sentir. Esto es debido a que el estímulo activa más de un receptor, cuanto más fuerte es un estímulo, mayor es el número de receptores que se activan. Así, además de la frecuencia de descarga de las neuronas sensoriales individuales, el tamaño de la población de neuronas que responden proporciona también un código neural, denominado código de población, para la intensidad del estímulo. Los códigos de frecuencia y de población los utilizan también los sistemas motores, en los que el tamaño de la población de motoneuronas activas y su frecuencia de descarga determina la fuerza de la contracción muscular.

- Duración.** La información acerca de la duración del estímulo se codifica por los patrones de descarga de los receptores de adaptación lenta y de adaptación rápida. Puede medirse por tanto de dos modos: por la descarga de los receptores de adaptación rápida que definen el inicio y la terminación del estímulo, o por la respuesta de los receptores de adaptación lenta.
- Cualidad o modalidad sensorial (código lineal o de la línea marcada).** La especificidad del receptor define la modalidad de toda la vía sensorial, desde el receptor al córtex, y subyace al mecanismo de codificación más importante para la modalidad del estímulo, el código de línea marcada. El que una persona sienta «dolor» o »tacto» depende de qué receptores ha excitado el estímulo y de las conexiones que el receptor establece en el sistema nervioso central. De este modo, la excitación de un receptor concreto por un estímulo evoca siempre la misma sensación (Ley de la energía específica de los nervios de Müller).

Somestesia

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

a) Receptores

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

- Los receptores del *folículo piloso*. A través de ellos percibimos el desplazamiento del vello.
- Los *corpúsculos de Meissner*. Sensibles a ligeras deformaciones de la piel, son receptores de adaptación rápida (responden al inicio y cese de la estimulación), a través de

los cuales percibimos el contacto inicial de objetos y el desplazamiento ligero sobre la piel.

- Los *discos de Merkel*. Sensibles a ligeras deformaciones de la piel, son receptores de adaptación lenta (producen una respuesta constante mientras dura la estimulación) y a través de ellos constatamos la presencia táctil de un objeto.
- Los *corpúsculos de Pacini*. Son receptores de adaptación rápida y de gran tamaño, que se sitúan en capas profundas de la dermis y son especialmente sensibles a los cambios rápidos de presión.
- Los *corpúsculos de Ruffini*. Situados también en capas profundas de la dermis, son receptores de adaptación muy lenta, y por lo tanto especialmente sensibles para indicar estados continuos de deformación de la piel (presión constante).

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

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

c) Vías Somatosensoriales

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

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

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

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

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

El axón de la neurona primaria (cuyo soma se localiza en los ganglios de la raíz dorsal) hace sinapsis en la sustancia gris ipsilateral de la médula espinal; el axón de la

neurona de segundo orden decusa (en la médula) y sinapta en diferentes lugares del tronco del encéfalo; y la neurona de tercer orden llega a la corteza somatosensorial.

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

d) **Corteza somatosensorial**

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

Tema 2

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

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

- Oído externo.** Está formado por el canal auditivo externo, que discurre desde las orejas hasta el tímpano.
- Oído medio.** Canal auditivo comprendido entre el tímpano y la cóclea, y que unen una cadena de tres huesecillos: el martillo, el yunque y el estribo.
- Oído interno.** Contiene el laberinto, formado por el aparato vestibular (equilibrio) y la cóclea (audición).

Audición

a) Receptores

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

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

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

Equilibrio

a) Receptores

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

b) Vías neurales del equilibrio y codificación de la información

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

Tema 3

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

Olfato

a) Receptores

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

b) Vías neurales del Olfato y codificación de la información

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

Gusto

a) Receptores

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

posterior de la lengua). En el interior de las papilas se hallan los botones gustativos que contienen las microvellosidades que proyectan hacia la saliva las células gustativas.

b) Vías neurales del Gusto y codificación de la información

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

Tema 4

La visión: el ojo y las vías ópticas. Codificación de la información

Visión

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

a) Receptores

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

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

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

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

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

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

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

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

Tema 5

El sistema motor: localización cerebral de los centros motores

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

Los músculos

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

- a) *células musculares* (las unidades contráctiles de los músculos),
- b) *tejido conjuntivo* (envoltura denominada aponeurosis y que mantiene unidas las células musculares), y
- c) *tejido vascular* (proporciona los nutrientes necesarios para su funcionamiento, y elimina los residuos).

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

- **Estriado, voluntario o esquelético:** tejido muscular insertado en huesos o aponeurosis (esquelético), con bandas transversales regulares (estriado), y compuesto por cé-

lulas multinucleadas largas y cilíndricas cuya acción depende de los impulsos recibidos desde el SNC (voluntario).

- **Músculo estriado, involuntario o cardíaco:** Se forma en las paredes del corazón y en las paredes de los vasos sanguíneos principales adyacentes. Las células forman uniones terminales altamente especializadas denominadas discos intercalados que facilitan la conducción del impulso nervioso.
- **Músculo liso involuntario:** Se encuentra en las paredes de las vísceras huecas y en la mayor parte de los vasos sanguíneos. Sus células son fusiformes y no presentan estriaciones, ni un sistema de túbulos T.

Musculatura estriada

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

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

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

En los músculos encontramos además dos tipos de fibras:

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

a) Estructura del músculo esquelético

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

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

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

b) Mecanismo de acción del músculo esquelético

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

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

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

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

Proceso contráctil. Los filamentos de actina y miosina se deslizan a modo de pistones, penetrando los filamentos de actina entre los de miosina (sin cambiar de longitud). Aunque todavía no conocemos bien el mecanismo de la contracción muscular, sabemos que: (a) es desencadenada por la interacción de filamentos de actina y miosina, (b) que se necesita la intervención de iones calcio para tal desencadenamiento y (c) que el ATP se desintegra en ADP durante el proceso, liberándose así la energía necesaria para provocar la contracción.

CONTRACCIÓN

- 1. Descarga de la motoneurona
- 2. Liberación de acetilcolina en la terminal.
- 3. Generación del potencial de placa motora.
- 4. Generación del potencial de acción en las fibras musculares.
- 5. Propagación de la despolarización a lo largo de los tubos T.
- 6. Liberación de Ca^{2+} en los sacos laterales del retículo sarcoplásmico y difusión hacia los filamentos gruesos (miosina) y delgados (actina).
- 7. Combinación del Ca^{2+} con la miosina, descubriendo los puntos de unión entre miosina y actina.
- 8. Formación de enlaces cruzados entre la actina y la miosina y deslizamiento de los filamentos delgados entre los gruesos, produciendo acortamiento.

RELAJACIÓN

- 1. El Ca^{2+} es bombeado y secuestrado en el retículo sarcoplásmico.
- 2. Liberación de Ca^{2+} de la miosina.
- 3. Cese de la acción recíproca entre actina y miosina.

La porción más pequeña de un músculo que es capaz de contraerse en respuesta a una sola motoneurona se denomina **Unidad Motriz (o unidad motora)**. Una unidad motora está formada por una motoneurona (neurona motora) situada en la médula espinal, su pro-

longación (axón) que avanza en el nervio periférico y el conjunto de las fibras musculares inervadas por la motoneurona. Es de especial importancia el hecho de que no todas las fibras musculares de una unidad motriz están juntas, sino que se diseminan en muchos fascículos, compuestos, cada uno, de algunas fibras de diferentes unidades motoras. A causa de ello la estimulación de una unidad motora causa una contracción general débil y no una contracción local intensa. Los músculos que deben regular movimientos muy finos suelen tener pocas fibras musculares en cada unidad motriz, lo que implica un ratio de fibras nerviosas/fibras musculares muy alto. Así, mientras que los músculos oculares no tienen más de 10 fibras musculares por unidad motora. Los nervios posturales, que generalmente producen movimientos muy toscos, pueden inervar hasta 200 o más fibras musculares por unidad motriz. Existen dos tipos fundamentales de unidades motoras:

- a) **Unidades motoras lentas:** que contienen fibras rojas de pequeño diámetro (fibras de tipo I), muy vascularizadas, con numerosas mitocondrias y poco glucógeno. Estas fibras se fatigan lentamente, por lo que se utilizan sobre todo en ejercicios poco enérgicos y prolongados.
- b) **Unidades motoras rápidas:** que contienen fibras blancas de mayor diámetro (fibras de tipo II), poco vascularizadas, con pocas mitocondrias y mucho glucógeno. Estas fibras se fatigan rápidamente, por lo que se utilizan en ejercicios breves pero intensos.

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

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

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

Musculatura cardíaca

a) Estructura del músculo cardíaco

Las estrías en el músculo cardíaco son similares a las del músculo estriado. Aunque sus fibras están separadas como las fibras del músculo esquelético, las membranas de las fibras contiguas se funden a menudo, lo que facilita la transmisión del impulso de una fibra a otra. Las membranas forman una serie de pliegues paralelos entre sí, que se denominan discos intercalares (siempre se dan en las bandas Z). Estas estructuras proporcionan una fuerte unión

entre las fibras, manteniendo la cohesión célula a célula, de manera que la acción de una unidad contráctil puede ser transmitida a lo largo de su eje a la siguiente. Debido a esto, el músculo cardíaco se comporta como si de una estructura única se tratara, aun no siéndolo. En resumen, cuando el músculo cardíaco es estimulado, todas las fibras responden en lugar de hacerlo solamente la que ha sido estimulada, como sucede en el músculo estriado.

b) Mecanismo de acción del músculo cardíaco

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

El músculo cardíaco no está controlado por la voluntad, y aunque recibe fibras nerviosas que regulan su actividad, continúa contrayéndose rítmicamente si se denerva. La ritmicidad inherente por la que el músculo cardíaco se contrae espontáneamente se debe a la inestabilidad de su potencial de reposo. En lugar de permanecer fijo a -80 mV, la negatividad disminuye lentamente hasta que llega un momento en el que la permeabilidad a los iones de Na^+ ha aumentado tanto que se produce un flujo rápido que genera el potencial de acción. A la disminución lenta de la negatividad del potencial de reposo, entre dos potenciales de acción, se le denomina Prepotencial. En el corazón de los mamíferos, solo encontramos prepotenciales en un área especializada en la aurícula, el nodo senoauricular (los potenciales de reposo del resto del corazón, son muy estables). Pero una vez que se produce la descarga en este punto, los potenciales de acción generados se propagan rápidamente al resto del corazón, y todas las fibras cardíacas se despolarizan. De esta forma, el nódulo senoauricular impone el paso o ritmo de la contracción del corazón. Por ello recibe el nombre de tejido marcapaso.

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

Musculatura lisa

a) Estructura del músculo liso

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

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

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

b) Mecanismo de acción del músculo liso

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

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

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

Cuestionario

1. Cuál de las siguientes funciones no está relacionada con los sentidos somáticos

- a) La propiocepción.
- b) La nocicepción.
- c) La visión.
- d) La percepción de la temperatura.

2. Cuál de las siguientes modalidades sensoriales no implica la participación de quimiorreceptores

- a) La nocicepción.
- b) El olfato.
- c) La propiocepción.
- d) El gusto.

3. La llamada radiación óptica

- a) Conecta el núcleo geniculado lateral con la corteza visual primaria.
- b) Constituye el nervio óptico.
- c) Se encuentra en la retina.
- d) Es lo que se conoce como quiasma óptico.

4. La transformación de las fuerzas mecánicas en impulsos nerviosos que median en el sentido del equilibrio se producen en los cilios de

- a) La cresta ampular de los canales semicirculares.
- b) La mácula del utrículo.
- c) La mácula del sáculo.
- d) Todas las opciones son correctas.

5. La corteza somatosensorial primaria

- a) No recibe información desde el tálamo.
- b) Está organizada en columnas.
- c) Se localiza en una posición anterior a la cisura central.
- d) Contiene una representación de las diferentes partes del cuerpo directamente proporcional al tamaño de cada una de esas partes del cuerpo.

Respuestas

1. c)
2. c)
3. a)
4. d)
5. b)

Bibliografía

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

- Bear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A., & Lienas Massot, B. (2008). Sistema sensorial somático Neurociencia: explorando el cerebro (3 ed., pp. 308-345). Barcelona: Wolters Kluwer.
- Cardinali, D. P. (2007). Fisiología del sistema somatosensorial. En D. P. Cardinali (Ed.), Neurociencia aplicada: sus fundamentos (pp. 97-140). Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- De Blas, M. R. (2001). Tacto y Dolor. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), Fundamentos biológicos de la conducta (2 ed., pp. 661-696). Madrid: Sanz y Torres.
- Martin, J. H. (2001). El sistema sensorial somático. En J. H. Martin (Ed.), Neuroanatomía (2 ed., pp. 125-159). Madrid: Prentice Hall.
- Pinel, J. P. J. (2007). Somestesia: tacto y dolor (M. J. Ramos Platón, Trans.). En J. P. J. Pinel (Ed.), Biopsicología (6 ed., pp. 188-194). Madrid: Pearson Educación.
- Purves, D. (2006a). Dolor. En D. Purves (Ed.), Neurociencia (3 ed., pp. 227-248). Madrid: Médica Panamerica.
- Purves, D. (2006b). El sistema somatosensitivo. En D. Purves (Ed.), Neurociencia (3 ed., pp. 205-226). Madrid: Médica Panamerica.
- Warren, S., Capra, N., & Yezieski, R. (2003a). Sistema somatosensorial I: discriminación táctil y sensibilidad postural. En D. E. Haines (Ed.), Principios de neurociencia (2 ed., pp. 255-272). Madrid: Elsevier Science.
- Warren, S., Capra, N., & Yezieski, R. (2003b). Sistema somatosensorial II: tactos, sensibilidad térmica y dolor. En D. E. Haines (Ed.), Principios de neurociencia (2 ed., pp. 273-292). Madrid: Elsevier Science.
- Young, P. A., & Young, P. H. (2004). Sistema Somatosensorial: anestesia y analgesia. En P. A. Young & P. H. Young (Eds.), Neuroanatomía clínica funcional (pp. 135-162). Barcelona: Masson.

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

- Bear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A., & Lienas Massot, B. (2008). Sistema auditivo Neurociencia: explorando el cerebro (3 ed., pp. 240-270). Barcelona: Wolters Kluwer.
- Cardinali, D. P. (2007). Fisiología de la audición, del gusto y del olfato. En D. P. Cardinali (Ed.), Neurociencia aplicada: sus fundamentos (pp. 173-192). Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.

- De Pablo, J. M. (2001). Audición y equilibrio. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 697-724). Madrid: Sanz y Torres.
- Dickman, J. (2003). Sistema vestibular. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 341-358). Madrid: Elsevier Science.
- Henkel, C. (2003). Sistema auditivo. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 323-340). Madrid: Elsevier Science.
- Kalat, J. W. (2004). Audición. En J. W. Kalat (Ed.), *Psicología biológica* (8 ed., pp. 166-173). Madrid: Thomson.
- Martin, J. H. (2001). Sistema auditivo y vestibular. En J. H. Martin (Ed.), *Neuroanatomía* (2 ed., pp. 197-222). Madrid: Prentice Hall.
- Pinel, J. P. J. (2007). Audición (M. J. Ramos Platón, Trans.) *Biopsicología* (6 ed., pp. 183-188). Madrid: Pearson Educación.
- Purves, D. (2006). Sistema auditivo. En D. Purves (Ed.), *Neurociencia* (3 ed., pp. 309-345). Madrid: Médica Panamerica.
- Young, P. A., & Young, P. H. (2004). Sistema auditivo: sordera. En P. A. Young & P. H. Young (Eds.), *Neuroanatomía clínica funcional* (pp. 245-260). Barcelona: Masson.

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

- Bear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A., & Lienas Massot, B. (2008). *Sistemas químicos Neurociencia: explorando el cerebro* (3 ed., pp. 188-208). Barcelona: Wolters Kluwer.
- Cardinali, D. P. (2007). Fisiología de la audición, del gusto y del olfato. En D. P. Cardinali (Ed.), *Neurociencia aplicada: sus fundamentos* (pp. 173-192). Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- Carpenter, M. B. (1994). Vías olfativas, formación del hipocampo y amígdala *Neuroanatomía: fundamentos* (4 ed., pp. 344-369). Madrid: Médica Panamericana.
- De Pablo, J. M. (2001). Introducción a los sistemas sensoriales. El gusto y el olfato. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 619-660). Madrid: Sanz y Torres.
- Pinel, J. P. J. (2007). Sentidos químicos: olfato y gusto (M. J. Ramos Platón, Trans.). En J. P. J. Pinel (Ed.), *Biopsicología* (6 ed., pp. 197-204). Madrid: Pearson Educación.
- Purves, D. (2006). Sentidos químicos. En D. Purves (Ed.), *Neurociencia* (3 ed., pp. 369-407). Madrid: Médica Panamerica.
- Sweazey, R. (2003). Olfato y gusto. En D. E. Haines (Ed.), *Principios de neurociencia* (2 ed., pp. 359-372). Madrid: Elsevier Science.
- Young, P. A., & Young, P. H. (2004). Sistema Gustativo y Olfatorio: ageusia y anosmia. En P. A. Young & P. H. Young (Eds.), *Neuroanatomía clínica funcional* (pp. 185-191). Barcelona: Masson.

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

- Ambrosio, E. (2001). La visión. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2 ed., pp. 725-761). Madrid: Sanz y Torres.

- Bear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A., & Lienas Massot, B. (2008). Sistema visual central Neurociencia: explorando el cerebro (3 ed., pp. 240-270). Barcelona: Wolters Kluwer.
- Cardinali, D. P. (2007). Fisiología de la visión. En D. P. Cardinali (Ed.), Neurociencia aplicada: sus fundamentos (pp. 141-172). Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007). Sistema visual Neuroanatomía. Texto y Atlas en color (3 ed., pp. 155-160). Barcelona: Elsevier-Masson.
- Curtis, H., & Barnes, N. S. (2001). Representación de la retina en la corteza visual. En H. Curtis & N. S. Barnes (Eds.), Invitación a la biología (5 ed., pp. 41-52). Madrid: Médica Panamericana.
- Hutchins, J., Naftel, J., & Ard, M. (2003). Sistema visual. En D. E. Haines (Ed.), Principios de neurociencia (2 ed., pp. 303-322). Madrid: Elsevier Science.
- Kalat, J. W. (2004). Visión. En J. W. Kalat (Ed.), Psicología biológica (8 ed., pp. 123-163). Madrid: Thomson.
- Martin, J. H. (2001). El sistema visual. En J. H. Martin (Ed.), Neuroanatomía (2 ed., pp. 125-159). Madrid: Prentice Hall.
- Pinel, J. P. J. (2007). El sistema visual (M. J. Ramos Platón, Trans.) Biopsicología (6 ed., pp. 141-169). Madrid: Pearson Educación.
- Purves, D. (2006). Visión: el ojo. En D. Purves (Ed.), Neurociencia (3 ed., pp. 249-283). Madrid: Médica Panamerica.
- Young, P. A., & Young, P. H. (2004). Sistema visual: anopsia. En P. A. Young & P. H. Young (Eds.), Neuroanatomía clínica funcional (pp. 163-175). Barcelona: Masson.

Tema 5. El sistema sensitivo-motor: localización cerebral de los centros sensoriomotores. Bases neurales del control motor

- Abril Alonso, A. (2001). Bases neurales del control motor. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), Fundamentos biológicos de la conducta (2 ed., pp. 795-836). Madrid: Sanz y Torres.
- Bear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A., & Lienas Massot, B. (2008a). Control central del movimiento Neurociencia: explorando el cerebro (3 ed., pp. 374-400). Barcelona: Wolters Kluwer.
- Bear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A., & Lienas Massot, B. (2008b). Control espinal del movimiento Neurociencia: explorando el cerebro (3 ed., pp. 346-373). Barcelona: Wolters Kluwer.
- Cardinali, D. P. (2007). Organización funcional del sistema motor. En D. P. Cardinali (Ed.), Neurociencia aplicada: sus fundamentos (pp. 205-216). Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- De Blas, M. R. (2001). Introducción a los sistemas efectores. En A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (Eds.), Fundamentos biológicos de la conducta (2 ed., pp. 763-793). Madrid: Sanz y Torres.
- Martin, J. H. (2001). Los sistemas de proyección descendentes y funcionamiento motor de la médula espinal. En J. H. Martin (Ed.), Neuroanatomía (2 ed., pp. 249-289). Madrid: Prentice Hall.
- Mihailoff, G., & Haines, D. E. (2003). Sistema motor I: influencias periféricas, troncoencefálicas y medulares que influyen en las neuronas del asta anterior. En D. E. Haines (Ed.), Principios de neurociencia (2 ed., pp. 386-403). Madrid: Elsevier Science.
- Purves, D. (2006). El movimiento y su control central. En D. Purves (Ed.), Neurociencia (3 ed., pp. 407-517). Madrid: Médica Panamerica.

UNIBERTSITATEKO ESKULIBURUAK
MANUALES UNIVERSITARIOS

INFORMAZIOA ETA ESKARIAR • INFORMACIÓN Y PEDIDOS

UPV/EHUko Argitalpen Zerbitzua • Servicio Editorial de la UPV/EHU
argitaletxea@ehu.eus • editorial@ehu.eus
1397 Posta Kutxatila - 48080 Bilbo • Apartado 1397 - 48080 Bilbao
Tfn.: 94 601 2227 • www.ehu.eus/argitalpenak

eman ta zabal zazu



Universidad
del País Vasco

Euskal Herriko
Unibertsitatea