

Capítulo 48. Integración y control III: Percepción sensorial y respuesta motora

El sistema sensorial de un animal es el medio del que se vale para conocer el mundo que lo rodea. Por medio de la percepción sensorial los animales, entre los cuales nos incluimos, se enteran de la presencia de predadores y presas, de amigos y enemigos, de si algo es bueno para comer o no, y de los cambios en el clima y en las estaciones. Además, a través de los sentidos, los organismos pueden comunicarse; la transmisión de información entre miembros de la misma o de distinta especie resulta fundamental para una enorme variedad de actividades.

El sistema nervioso puede ser estudiado como una caja negra con "entradas" y "salidas". En este caso, la capacidad de un animal para actuar sobre la base de la información que le provee su equipo sensorial depende de las "salidas" provistas por sus músculos esqueléticos, por el sistema nervioso autónomo y por las respuestas endocrinas.

Los receptores sensoriales transducen los estímulos del ambiente en potenciales de acción. Así, la información puede ser transmitida y manejada por el sistema nervioso. Los receptores pueden clasificarse, de acuerdo con el tipo de estímulo al cual responden, en mecanorreceptores, quimiorreceptores, fotorreceptores, receptores de temperatura y receptores de dolor. También pueden ser clasificados funcionalmente como interorreceptores, propiorreceptores y exteroceptores.

Las fibras musculares esqueléticas se contraen en respuesta a la estimulación por una neurona motora. Las terminales axónicas de las neuronas motoras liberan acetilcolina, lo que causa la despolarización del sarcolema. El potencial de acción resultante viaja a lo largo de la fibra muscular por medio de la membrana de los túbulos transversales de las células musculares y provoca la contracción de los sarcómeros.

Estimulación sensorial e impulsos nerviosos

La información sensorial es, en general, recibida por el sistema nervioso periférico y procesada por neuronas y sinapsis sensoriales del cerebro y de la médula espinal. Es importante realizar la distinción entre los procesos de sensación, es decir, la respuesta de los receptores sensoriales frente a los estímulos específicos, de los de percepción, mediante los cuales centros nerviosos superiores integran las sensaciones en un todo explicable y consciente. Ambos procesos son estrictamente subjetivos y se inician con la descarga de los impulsos nerviosos en una neurona sensorial.

El proceso se inicia con la transducción de un estímulo en un potencial de acción. Los estímulos se producen en una gran variedad de formas: presión, calor o frío, sustancias químicas, vibraciones y luz. Diferentes tipos de receptores sensoriales están especializados en responder a diferentes tipos de estímulos. Sin embargo, en todos los casos, cuando un receptor sensorial ha sido estimulado suficientemente, la respuesta es que se altera la permeabilidad de su membrana o la de la neurona sensorial vecina y se inician los potenciales de acción que envían la información a otros centros del sistema nervioso. Cuanto más intenso es el estímulo, mayor es la frecuencia de los potenciales de acción.

Las diferencias entre los sentidos no radica en la forma en que las señales son codificadas y transmitidas -es decir, en el potencial de acción- sino más bien en la frecuencia de transmisión y en su recepción e interpretación en zonas especiales del sistema nervioso central.

Receptores sensoriales

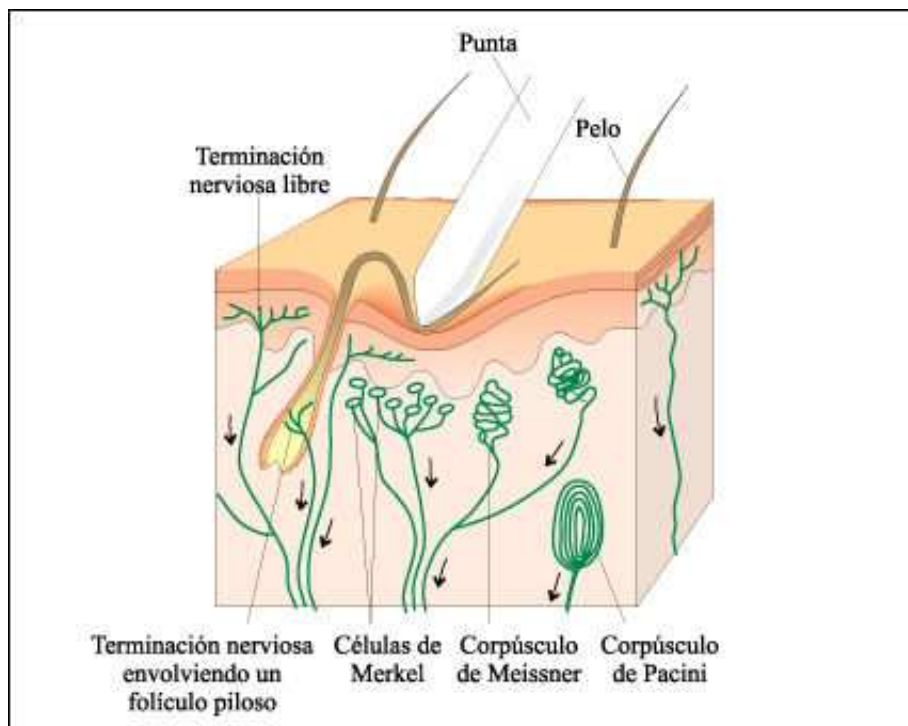
Los receptores sensoriales son muchos y diversos. La mayoría de los animales, incluido el ser humano, tiene mecanorreceptores (que responden al tacto, posición del cuerpo y audición), quimiorreceptores (que responden al sabor y al olor), fotorreceptores (que responden a la luz), receptores de temperatura y receptores de la sensación reconocida como dolor. Algunos animales, aunque aparentemente no Homo sapiens, tienen también electroreceptores y magnetorreceptores.

Desde el punto de vista funcional, los receptores sensoriales pueden ser clasificados en interorreceptores, propioceptores y exteroceptores. Los interorreceptores incluyen a los mecanorreceptores sensibles a la presión sanguínea, los quimiorreceptores sensibles a las concentraciones de O₂, CO₂ y H⁺ y los sensores de temperatura del hipotálamo son también interorreceptores. Habitualmente, no somos conscientes de las señales de estos receptores. Sin embargo, en algunas ocasiones, las señales resultan en percepciones como dolor, hambre, sed, náuseas, o la sensación, producida por receptores de tensión, de tener la vejiga o el intestino llenos.

Los propioceptores informan acerca de la orientación del cuerpo en el espacio y de la posición de los miembros. Los canales semicirculares del oído son los órganos propioceptores más importantes en muchos vertebrados y desempeñan una función semejante a la de los estatocistos de la medusa.

Los receptores sensoriales más familiares son los exteroceptores, que proveen información acerca del ambiente externo.

Los receptores más simples son terminales nerviosas libres, como los receptores de dolor y temperatura. Algo más complejas son las combinaciones de terminales nerviosas libres con un pelo y su folículo. Cada uno de estos pequeños órganos es un mecanorreceptor exquisitamente sensible.



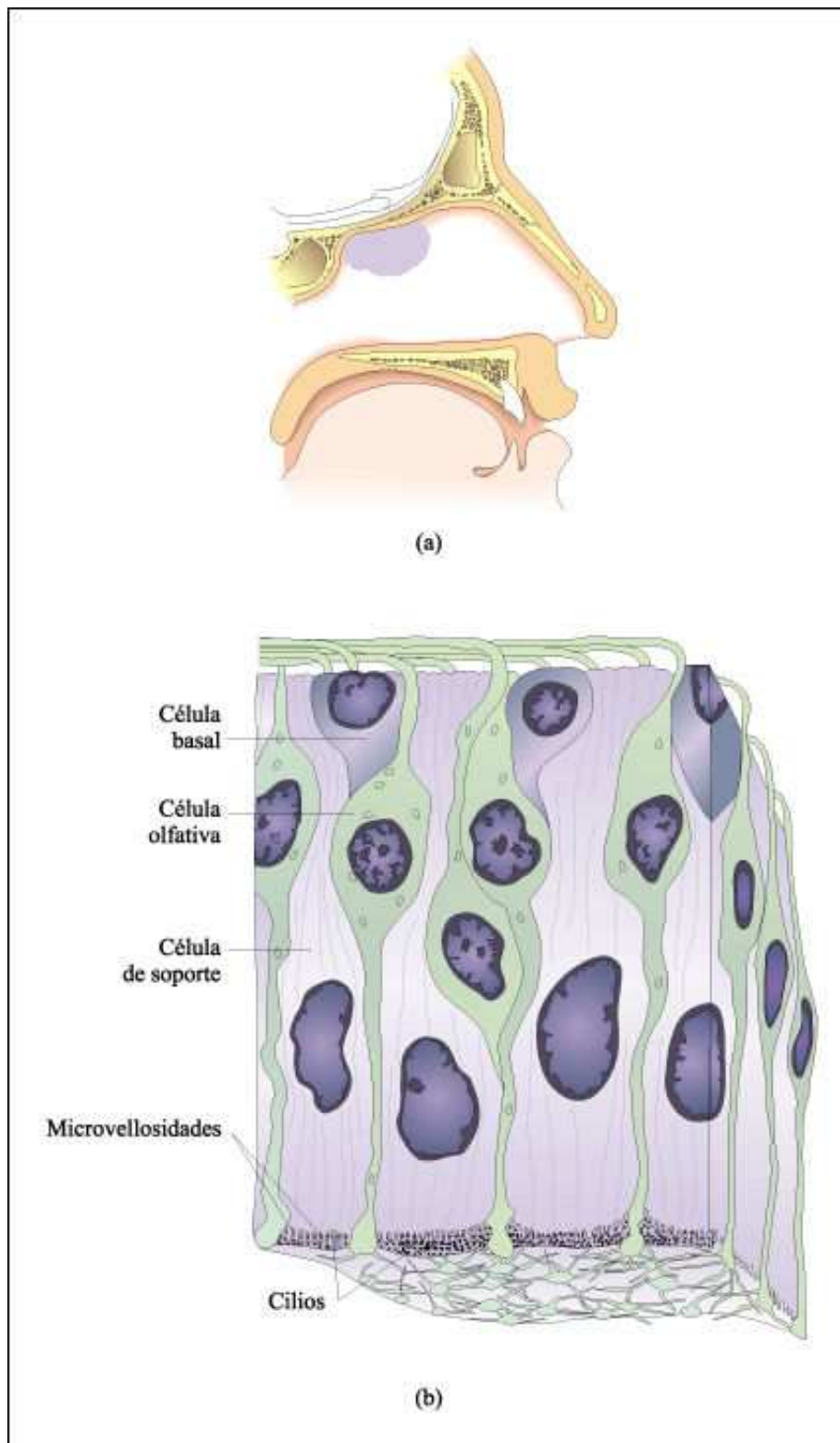
Algunos receptores sensoriales presentes en la piel humana.

Las terminales nerviosas libres son fundamentalmente receptores de dolor y de temperatura. Los receptores cutáneos mejor conocidos son los corpúsculos de Pacini. La terminal nerviosa especializada de una sola fibra mielínica está encapsulada por el corpúsculo, que se compone de muchas capas concéntricas de tejido conectivo. La presión sobre estas capas externas estimula la descarga de un potencial de acción en su terminal nerviosa. Las células de Merkel y los corpúsculos de Meissner también responden al tacto, como lo hacen las terminales nerviosas que rodean a los folículos del pelo.

Entre los quimiorreceptores de los vertebrados terrestres, las células gustativas están localizadas dentro de la boca. Los receptores gustativos y las células de soporte que los rodean constituyen las papilas gustativas que permiten distinguir cuatro sabores primarios: dulce, ácido, salado y amargo.

En los animales terrestres, el olor puede ser definido como la quimiorrecepción de sustancias transportadas por el aire. Sin embargo, para ser detectadas, estas sustancias deben primero estar

disueltas en una capa acuosa de moco que recubre a un tejido especializado, el epitelio olfativo. En los seres humanos, este tejido está localizado en el fondo de las fosas nasales.



El epitelio olfativo.

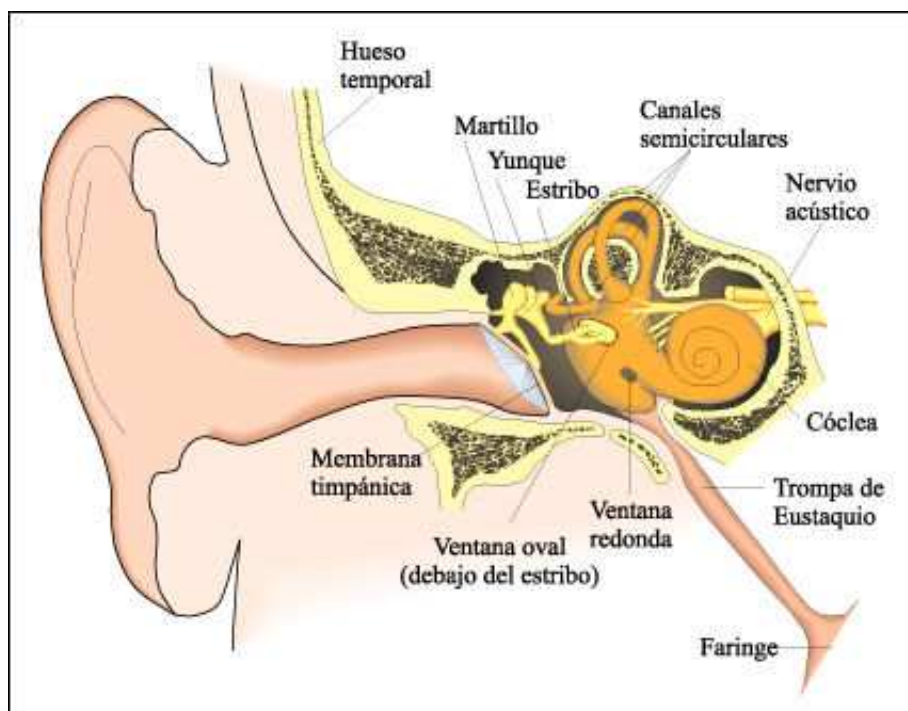
a) El epitelio olfativo es responsable de nuestro sentido del olfato y mucho de lo que paladeamos en la comida es el resultado de sustancias volátiles que llegan a este tejido. b) El epitelio olfativo está compuesto por células de soporte, células basales y células olfativas, que son los receptores sensoriales.

Las membranas de estas células contienen receptores específicos de moléculas de olor. La unión de una molécula de olor a su receptor inicia una serie de fenómenos que involucran al AMP cíclico. La integración de numerosas señales modifica el potencial de membrana y de acuerdo a esa modificación, finalmente la célula olfativa da inicio o no a los potenciales de acción y también

determina la frecuencia con que ellos ocurren.

Los seres humanos somos capaces de discriminar aproximadamente diez mil olores diferentes. Las neuronas sensoriales olfativas llevan información a través de una vía multisináptica a zonas específicas de la corteza cerebral. A partir de las señales recibidas de los varios tipos celulares diferentes, el cerebro construye un "cuadro" de un olor.

Los sentidos del equilibrio y la audición resultan de la mecanorrecepción que se relaciona con tres estructuras diferentes del oído. En los seres humanos, el oído externo funciona como un embudo que capta y encausa las ondas sonoras hacia la membrana timpánica. Las vibraciones de la membrana timpánica se transmiten por medio de los huesos del oído medio: el martillo, el yunque y el estribo. El movimiento del estribo contra la membrana de la ventana oval provoca movimientos en el fluido de la cóclea, en el oído interno. Los movimientos resultantes de la membrana basilar estimulan a las células ciliadas del órgano de Corti, que liberan neurotransmisores en las sinapsis con neuronas sensoriales que llevan la información al cerebro. La posición de la cabeza en el espacio es controlada de modo semejante por células ciliadas de los canales semicirculares llenos de fluido del oído interno.



El oído.

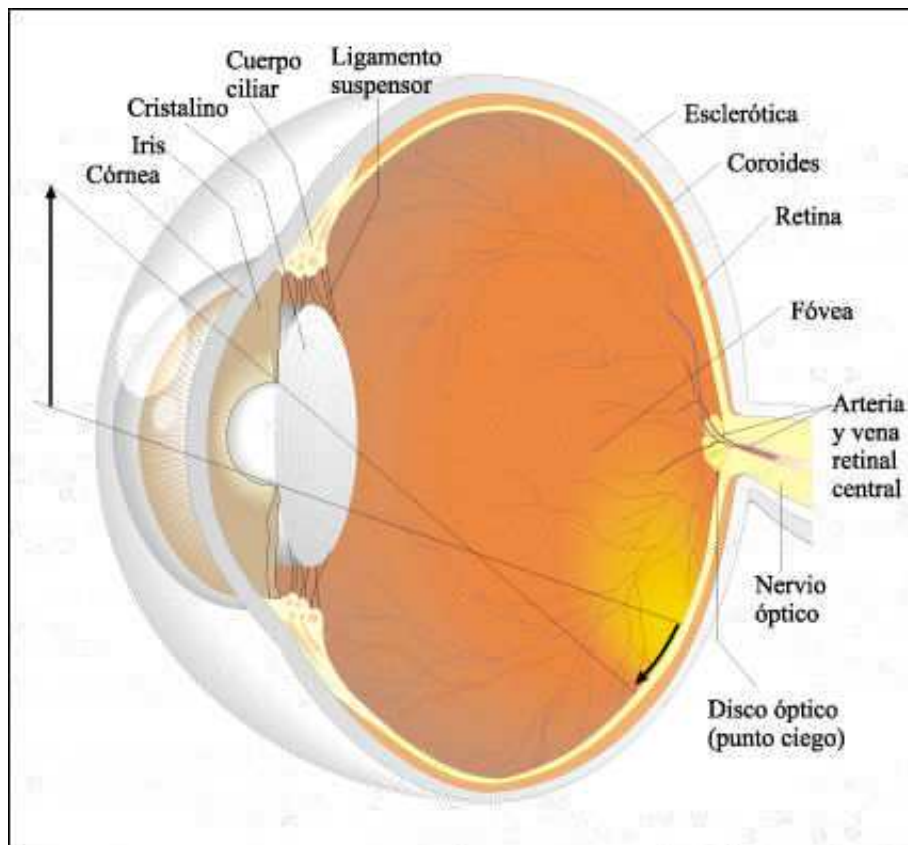
Las ondas sonoras que entran al oído externo humano hacen vibrar la membrana timpánica. Estas vibraciones son transmitidas a través del martillo, el yunque y el estribo a la membrana de la ventana oval. A su vez, las vibraciones de esta membrana generan vibraciones en los líquidos de la cóclea, la estructura del oído interno que está vinculada con la audición. Los tres canales semicirculares son cámaras adicionales llenas de fluido, dentro del laberinto óseo del oído interno. Cada una está en un plano perpendicular a los otros dos. Su función es controlar la posición de la cabeza en el espacio y mantener el equilibrio. Los movimientos de la cabeza hacen que el fluido de estos canales se mueva, activando células ciliadas sensibles y desencadenando potenciales de acción en neuronas sensoriales con las cuales hacen sinapsis.

Los ojos han aparecido independientemente varias veces en el curso de la historia evolutiva. Entre los sistemas de fotorreceptores modernos más desarrollados se encuentra el ojo compuesto de los artrópodos, el ojo del pulpo y el ojo de los vertebrados.

Tanto para las aves como para los mamíferos primates, el ojo aporta la mayor parte de la información necesaria sobre el ambiente. La capa externa transparente del ojo es la córnea, detrás de la cual se encuentra el cristalino. La imagen es enfocada sobre la retina sensible a la luz por la córnea y por cambios de conformación del cristalino producidos por los músculos ciliares. La luz pasa a través del globo ocular a la retina, que contiene células fotorreceptoras densamente

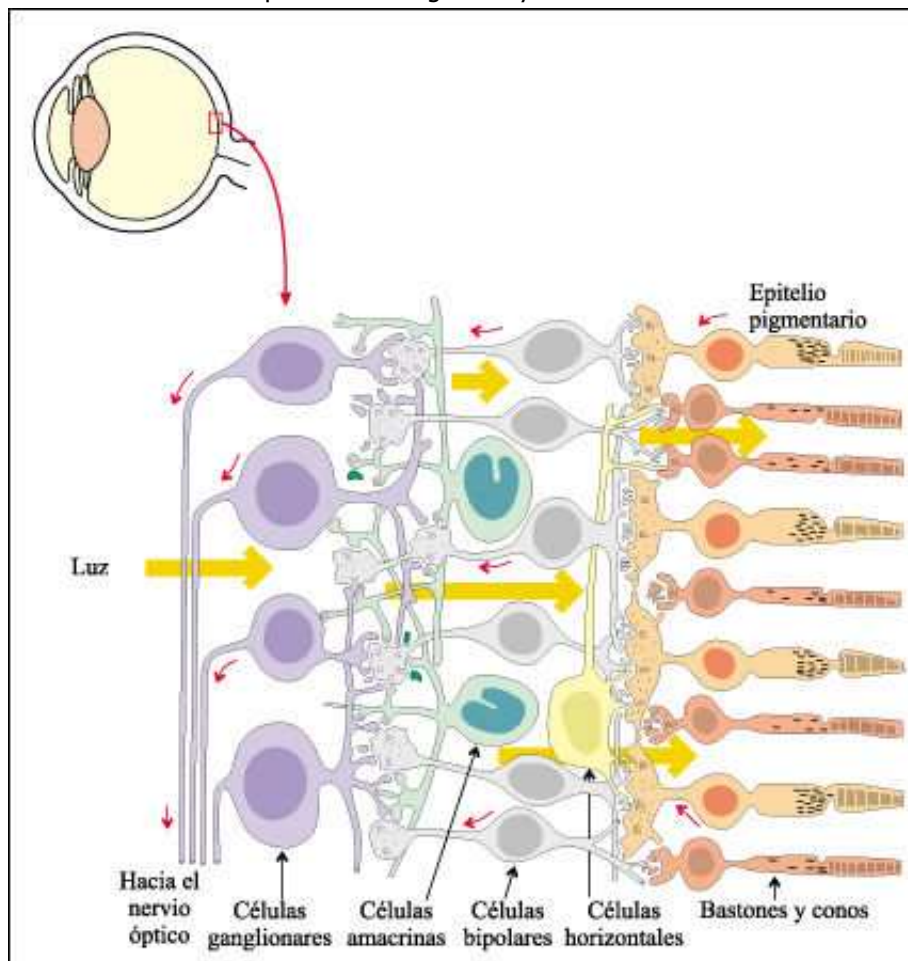
compactadas: los bastones y los conos. Los bastones, que son más sensibles a la luz que los conos, son responsables de la visión nocturna; los conos proveen mayor resolución que los bastones y son responsables de la visión en color. Las aves y los primates tienen áreas de la retina especializadas en la visión aguda conocida como fovea.

La fotorrecepción depende de la estimulación de pigmentos ξ sensibles a la luz en los fotorreceptores; estos pigmentos están formados por moléculas resultantes de la unión entre el retinal y la proteína opsina. La estimulación provoca cambios en la permeabilidad de la membrana de los fotorreceptores, alterando su liberación de neurotransmisores a las células bipolares con las que hacen sinapsis y, por lo tanto, alterando la liberación de neurotransmisores de las células bipolares a las células ganglionares. Los cambios en el patrón de descarga de los potenciales de acción por las células ganglionares, cuyos axones forman el nervio óptico, llevan la información al cerebro.



El ojo humano.

El ojo humano está compuesto de tres capas de tejido que forman una esfera llena de fluido. La capa externa, la esclerótica cumple una función protectora. La porción anterior, la córnea, es transparente. La capa media, la coroides, contiene vasos sanguíneos. Su porción anterior se modifica y forma el cuerpo ciliar, el ligamento suspensor y el iris. El cuerpo ciliar es un círculo de músculo liso desde el cual se extienden los ligamentos suspensores que mantienen al cristalino en posición. La parte coloreada del ojo, el iris, es una estructura circular unida al cuerpo ciliar. La pupila es un orificio en el centro del iris, cuyo tamaño es regulado por el control de los músculos circulares. La capa más interna del ojo, la retina, contiene las células fotorreceptoras: los bastones y los conos. La fovea, cerca del centro de la retina, es la zona de mayor agudeza visual. Sólo la parte frontal del ojo está expuesta; el resto del globo ocular se encuentra inserto y protegido por la cuenca ósea del cráneo.



La retina del ojo de los vertebrados.

La luz debe atravesar varias capas de células para alcanzar a los fotorreceptores (los bastones y los conos) que tapizan el interior del ojo. Las señales que envían las células fotorreceptoras estimuladas por la luz son transmitidas luego, a través de las células bipolares, a las células ganglionares, cuyos axones convergen y se transforman en el nervio óptico. Otras neuronas de la retina, participan también en las complicadas vías de transmisión.

En la retina ocurre un considerable procesamiento de la información antes de ser transmitida al cerebro. Muchos bastones convergen hacia una célula bipolar y, a su vez, varias células bipolares alimentan a cada célula ganglionar. Por lo tanto, desde los bastones no se transmite una representación punto a punto, como ocurre con una cámara de televisión, sino que en la retina misma ya hay un procesamiento de la información.

La respuesta a la estimulación sensorial: la contracción muscular

Los músculos esqueléticos son los efectores del sistema nervioso somático. Cada músculo está constituido por fibras musculares -células largas, multinucleadas- unidas por tejido conectivo. Cada fibra está rodeada por una membrana celular externa, el sarcolema. Cada célula muscular contiene entre 1.000 y 2.000 filamentos pequeños, las miofibrillas, que corren paralelas a la longitud de la célula. Cada miofibrilla está rodeada por retículo endoplasmático especializado, el retículo sarcoplasmático, y es atravesado por túbulos transversales -el sistema T- que están formados por una invaginación del sarcolema.

Las miofibrillas están constituidas por unidades llamadas sarcómeros, que consisten en filamentos delgados y gruesos alternados. La contracción ocurre cuando los filamentos se deslizan unos sobre otros. Los filamentos delgados están compuestos por actina, troponina y tropomiosina, y los filamentos gruesos, por miosina. Las cabezas globulares de las moléculas de miosina actúan como sitios de unión que enlazan a los filamentos gruesos y delgados durante la contracción y como enzimas para la escisión del ATP, que provee energía para la contracción muscular.

El músculo esquelético se compone de células cilíndricas -las fibras musculares- con varios núcleos.

Cada fibra está formada por muchas miofibrillas, que contienen proteínas contráctiles. Cada miofibrilla está dividida en segmentos, los sarcómeros. Cuando se produce la contracción, los sarcómeros se contraen y acortan. Cada sarcómero está constituido por filamentos gruesos y delgados. Cuando son estimulados, los filamentos gruesos y finos se deslizan uno sobre el otro y el sarcómero se acorta. Cada filamento delgado consiste en dos filamentos de actina enrollados entre sí en una cadena helicoidal. Cada cadena está compuesta por moléculas globulares de actina. Los filamentos gruesos son haces de miosina. Cada molécula de miosina está compuesta por dos cadenas proteicas enrolladas en una hélice; el extremo de cada cadena se encuentra plegado en una estructura globular, la "cabeza". Mecanismo molecular de la contracción muscular. Las cabezas globulares de miosina "cargadas" con ATP que sobresalen de los filamentos gruesos hacen de ganchos uniendo las moléculas de actina de los filamentos delgados y las arrastran hacia el centro de la zona H, acortando el sarcómero y contrayendo la miofibrilla. La energía para este proceso proviene de la hidrólisis de ATP. Cuando la molécula de ATP se "consume" la adición de nuevo ATP permite que la cabeza de miosina "deshaga" el puente de unión con la molécula de actina. Una vez "recargada" la molécula de miosina, puede unirse a otra molécula de actina

Las fibras musculares esqueléticas se contraen en respuesta a la estimulación por una neurona motora, cuyas terminales axónicas liberan acetilcolina, causando la despolarización del sarcolema. El potencial de acción resultante viaja a lo largo de la fibra muscular por medio de la membrana de los túbulos transversales. Esto hace que el retículo sarcoplásmico libere iones Ca^{2+} almacenados en el citoplasma de la fibra. El incremento repentino de la concentración de Ca^{2+} intracelular permite la interacción entre la actina y la miosina que origina la contracción de los sarcómeros.

La regulación de la contracción en el músculo esquelético depende de otros dos grupos de moléculas orgánicas, la troponina y la tropomiosina, así como de iones calcio (Ca^{2+}).

Cuando no hay iones Ca^{2+} presentes, las moléculas de tropomiosina bloquean los sitios de unión para la formación de puentes de enlace de las moléculas de actina con las cabezas de miosina. Las moléculas de troponina, que son proteínas globulares, están situadas a intervalos regulares sobre la larga cadena de tropomiosina. Cuando el ion Ca^{2+} se une a la troponina, la molécula de tropomiosina cambia de posición, exponiendo los sitios de unión y permitiendo que se formen los puentes de unión con las cabezas de miosina.

Una neurona motora típicamente tiene un sólo axón largo que se ramifica al llegar al músculo. Al final de cada rama, el axón emerge de la vaina de mielina y se inserta en un surco en la superficie de una fibra muscular, formando la placa o unión neuromuscular. Como ocurre con la mayoría de las sinapsis entre las neuronas, la señal pasa a través de la placa neuromuscular por medio de un neurotransmisor -en este caso la acetilcolina-. Sin embargo, a diferencia de la transmisión sináptica entre las neuronas, ésta es una relación directa y exacta que implica solamente excitación. La acetilcolina se combina con receptores del sarcolema, despolariza la membrana de la célula muscular e inicia un potencial de acción que corre a lo largo del sarcolema, incluyendo a las invaginaciones que forman el sistema T. Cuando el impulso electroquímico se mueve a través del sistema T, altera las propiedades de membrana del retículo sarcoplásmico, que entonces libera iones Ca^{2+} . Estos iones continúan liberándose sólo mientras la fibra es estimulada; una vez que se detiene la estimulación, los iones son bombeados hacia los sacos del retículo sarcoplásmico por transporte activo. Así, son los iones Ca^{2+} los que activan e inactivan la maquinaria contráctil.

