

CAPITULO 23. INTRODUCCION A LOS SISTEMAS EFECTORES

Las conductas que realizamos se expresan a través de la actividad de músculos y glándulas, y el sistema nervioso controla esta actividad. Los órganos efectores y los circuitos nerviosos que los controlan constituyen los **sistemas efectores**. El conocimiento de estos sistemas va a ser el objetivo de este capítulo y de los siguientes.

ÓRGANOS EFECTORES

Existen diferentes tipos de órganos efectores de igual manera que hay diferentes tipos de receptores sensoriales. Las **glándulas** y los **músculos** son los dos tipos principales y corresponden a las dos formas de acciones efectoras: la **secreción glandular** y la **contracción muscular**.

Las glándulas son órganos formados por células especializadas en producir secreciones que son expulsadas fuera de la glándula. Estas células secretoras cuentan con algunas características peculiares como el aparato de Golgi que es el encargado de almacenar, concentrar y empaquetar sustancias específicas en vesículas denominadas **gránulos de secreción**, que permanecen en el citoplasma de la célula hasta que ésta es estimulada para que sean liberadas.

Existen dos tipos de glándulas: endocrinas y exocrinas. Las **glándulas endocrinas** sintetizan hormonas que son liberadas en la circulación sanguínea para actuar sobre células y órganos situados a distancia en el interior del organismo.

Las **glándulas exocrinas**, en contraposición, segregan sus productos en conductos especiales que los transportan a órganos diana adyacentes o al medio externo. La mayoría de estas glándulas están controladas de alguna manera principalmente por el SN autónomo. Así, las glándulas nasales, lacrimales, salivares y muchas glándulas gastrointestinales son estimuladas por el SN parasimpático. La estimulación del SN simpático, además de producir contricción de los vasos sanguíneos que irrigan las glándulas, tiene un efecto directo sobre algunas de ellas, como es el caso de las sudoríparas y apocrinas de las axilas.

La mayor parte de las glándulas, tanto endocrinas como exocrinas, están implicadas en funciones tan importantes como son el mantenimiento de la constancia del medio interno del organismo y la preparación para hacer frente a situaciones de emergencia.

Las secreciones se liberan cuando a estas células llega el estímulo apropiado. En las glándulas que están bajo control nervioso, la estimulación se produce por un neurotransmisor liberado desde la neurona eferente, que generalmente produce despolarización de la célula glandular y, como consecuencia, la liberación de sustancias secretoras.

Lo mismo que existen diferentes tipos de glándulas, los músculos también se pueden dividir en dos tipos principales: **estriados y lisos**.

La mayoría de los músculos que son activados de forma voluntaria son **músculos estriados**, denominados de esta manera debido a que las fibras musculares aisladas aparecen con bandas o estrías cuando se observan al microscopio. También se denominan **músculos esqueléticos** ya que todos los músculos que se fijan al esqueleto son de este tipo, además de otros que no lo hacen, como los músculos faciales.

Cada músculo esquelético, está formado por numerosas fibras que se extienden por toda su longitud. Las **fibras musculares** que forman la musculatura esquelética son enormes células formadas durante el desarrollo embrionario por la fusión de algunas células individuales. La membrana celular excitable que delimita la fibra muscular es el **sarcolema**.

Las células musculares deben sus propiedades funcionales a las especializaciones de su estructura. La mayor parte del citoplasma de la fibra muscular está formada por **miofibrillas**. Cada fibra muscular puede llegar a tener varios miles de miofibrillas y cada miofibrilla consta de una cadena de pequeñas uniones repetidas regularmente, denominadas **sarcómeros**, que confieren a la miofibrilla su apariencia estriada, con bandas claras y oscuras. Cada sarcómero contiene dos grupos de filamentos paralelos y parcialmente superpuestos: **filamentos gruesos**, que se extienden en la banda oscura, y **filamentos delgados** que se extienden en las bandas claras.

Cada filamento grueso es un haz compuesto por moléculas de **miosina**, mientras que los filamentos delgados están constituidos por monómeros de **actina**. Están implicadas en los movimientos celulares, se han especializado en producir la contracción de las fibras musculares que es la base de la mayoría de nuestros movimientos.

Los **músculos lisos** se localizan en órganos que han de ser capaces de mantener una cierta tensión durante mucho tiempo y su denominación se debe a que no presenta las estrías del músculo esquelético. Forman la porción contráctil de estómago, el intestino, el útero, el esfínter urinario, etc, donde es necesaria una contracción lenta y sostenida. Están compuestos de fibras mucho más pequeñas y de menor longitud. También contienen filamentos finos y gruesos aunque no están dispuestos siguiendo la distribución sumamente ordenada del músculo esquelético y no forman miofibrillas.

El **músculo cardíaco** tiene características que lo sitúan entre el liso y el estriado. Está compuesto de miofibrillas que contienen filamentos de actina y miosina y son casi idénticas a las del músculo esquelético, diferenciándose fundamentalmente en su disposición. Forman una especie de enrejado, lo que hace posible que cuando una célula se excita, el potencial de acción se difunda por todas las interconexiones del enrejado.

LA CONTRACCIÓN MUSCULAR

A cada fibra muscular llega un axón que procede del SNC que va a transmitir la orden para que se produzca la contracción del músculo. Ahora vamos a explicar los mecanismos moleculares que están en la base de la contracción muscular.

Los músculos se contraen cuando los filamentos se deslizan unos sobre otros acortando la longitud total de la fibra muscular. Cuando el músculo se contrae cada sarcómero se acorta debido a que la superposición entre los dos tipos de filamentos aumenta. Este **modelo de deslizamiento de los filamentos** fue fundamental para entender el mecanismo de la contracción.

La cuestión que se plantea es la relativa a qué hace que los filamentos desgados aumenten la superposición sobre los gruesos. Para resolver esto tenemos que empezar considerando las características del filamento de miosina. El filamento de miosina es una combinación de moléculas de miosina. En cada **molécula de miosina** se pueden distinguir dos partes: la cola, responsable del ensamblaje de moléculas de miosina para formar los filamentos gruesos, y la cabeza, de la que va a depender el desplazamiento de los filamento de actina adyacentes. Las cabezas de la molécula de miosina interaccionan con la actina formando **puentes cruzados** entre los filamentos gruesos y los delgados. Durante la contracción estos puentes pivotan, desplazando a los filamentos finos.

Estos mecanismos se desencadenan cuando una señal procedente del nervio motor pasa al músculo esquelético y dispara un potencial de acción en la célula muscular.

LA UNIÓN NEUROMUSCULAR

Los mecanismos que producen la contracción muscular, solo se inician cuando la fibra muscular recibe la orden directamente desde las neuronas motoras. La sinapsis que se establece entre el botón terminal de una neurona motora y la membrana de una fibra muscular constituye la **unión neuromuscular**.

Los músculos esqueléticos están inervados por los axones de las **motoneuronas** localizadas en las astas anteriores de la médula espinal. Las neuronas que establecen sinapsis con las fibras musculares conduciendo información desde el SNC y transformándola en una acción muscular son las **motoneuronas alfa**.

La mayoría de las fibras musculares están inervadas por una única motoneurona, sin embargo, cada axón motor que se ramifica dentro del músculo establece sinapsis con muchas fibras diferentes y todas las fibras inervadas por cada motoneurona están ampliamente distribuidas por todo el músculo lo que reduce los efectos que sobre la acción del músculo produce la lesión de alguna de la neuronas motoras. Cada motoneurona, su axón y las fibras musculares que inerva, constituyen una **unidad motora**, término que se utiliza para designar esta unidad básica de funcionamiento que subyace a cualquier conducta motora.

Cuando el axón de la neurona llega al músculo, pierde su envoltorio de mielina y se ramifica en un complejo de terminales nerviosas que se invaginan en la fibra muscular. Los botones sinápticos localizados en las ramificaciones del axón penetran hasta una región especializada de la membrana de la fibra muscular denominada **placa terminal**. El neurotransmisor liberado desde las zonas activas de los botones sinápticos es la **acetilcolina**

(Ach) y el receptor que se localiza en la membrana de la fibra muscular es el receptor **nicotínico**.

La fibra muscular es tan grande que, para transmitir los potenciales de acción al interior, hasta todas las miofibrillas, y evitar que se dispersen a lo largo de la membrana superficial, cuenta con un sistema de membranas especial llamado **sistema de túbulos transversales o túbulos T**. Estos túbulos son invaginaciones de la membrana plasmática que penetran hacia el interior de la fibra muscular.

Rodeando a cada miofibrilla se encuentra el **retículo sarcoplasmático**, formado por una capa de vesículas aplanadas que almacenan Ca^{2+} en grandes cantidades.

Consideraciones sobre la contracción muscular

La contracción de las fibras musculares va a producir los movimientos y el mantenimiento de la postura al sustentar el peso corporal. Los músculos se unen a los huesos por medio de tendones. Alrededor de una articulación se disponen diferentes músculos que realizan acciones opuestas. Los músculos que actúan juntos para mover la articulación en una dirección son **sinérgicos** entre sí. Los músculos sinérgicos que producen la flexión se denominan flexores, y los que causan extensión, extensores. Dado que los flexores y extensores mueven la articulación en direcciones opuestas, son **antagonistas** entre sí.

Los músculos están especializados en tareas rápidas o lentas. Las fibras musculares rápidas responden de una forma veloz y enérgica pero se fatigan con rapidez. Las fibras musculares más lentas alcanzan sus máximos más lentamente, tienen una contracción más duradera y mayor resistencia a la fatiga.

Cada músculo tiene una proporción de **fibras de contracción lenta y fibras de contracción rápida**. Aquellos músculos más grandes, como los que utilizamos para mantener la postura erecta y caminar, presenta una elevada proporción de fibras de contracción lenta. Por el contrario, las fibras de contracción rápida alcanzan el máximo valor poco tiempo después de recibir un potencial excitador y se relajan rápidamente, por lo que necesitan potenciales excitatorios para mantener la contracción.

En cuanto a la **fuerza** con la que se produce la contracción del músculo, se contrae con más fuerza cuanto mayor es el número de unidades motoras que se activan, pero además, va a depender de la frecuencia de los potenciales de acción de la motoneurona. Cuando las frecuencias de estimulación son muy elevadas, las fibras no pueden relajarse entre los sucesivos potenciales de acción, alcanzando un estado de contracción continua denominado **tétano**.

Las variaciones en la **precisión** con que controlamos nuestros movimientos van a estar en función de la densidad de los axones motores que alcanzan los diferentes grupos musculares. El control será preciso cuando un axón conecta con un menor número de fibras musculares. La proporción axones/fibras determina la **tasa de inervación**.

En los vertebrados, las sinapsis de la unión neuromuscular son siempre excitatorias lo que implica que un músculo sólo puede estar relajado cuando se suprime la actividad de la neurona motora. Esto significa que el control de la musculatura de los vertebrados depende exclusivamente del SNC.

RECEPTORES SENSORIALES DE LOS MÚSCULOS, PROPIOCEPCIÓN

Un elemento esencial del proceso que permite ejecutar los movimientos es la información que desde los músculos llega al SNC. Antes de iniciar el movimiento de una extremidad, el sistema de control motor debe tener información sobre la posición y orientación de la extremidad en ese preciso instante y de la longitud de los músculos que la controlan. Esta clase de receptores que nos informan de la deformaciones mecánicas que se producen en el interior de nuestro cuerpo y que nos hacen saber cuándo y cuánto movemos nuestros músculos son los **propioceptores**, término que significa *receptores de sí mismo*, mientras que **propiocepción** hace referencia a los mecanismo sensoriales que nos informan de los movimientos y posición del cuerpo. Esta información llega al SNC desde receptores especializados en los músculos, los tendones y articulaciones. En los músculos se localizan dos tipos de receptores sensoriales, los **husos musculares** y los **órganos tendinosos de Golgi**.

Husos musculares

Los husos musculares se sitúan en paralelo entre las fibras que constituyen el músculo esquelético. La densidad de husos varía en función de las características funcionales de cada músculo. Aquellos músculos más grandes y que producen movimientos menos precisos tienen relativamente pocos husos, mientras que aquellos que intervienen en los movimientos más finos, como son el movimiento de los ojos, cuentan con una mayor densidad.

En los husos musculares se pueden distinguir tres componentes fundamentales: las **fibras intrafusales** y los **terminales sensoriales y motores**.

Cada huso muscular está compuesto de 2 a 14 fibras musculares especializadas denominadas **fibras intrafusales**. Alrededor del huso muscular se localizan las fibras musculares que constituyen los elementos contráctiles del músculo. En algunas fibras intrafusales, los núcleos se agrupan en la región central de la fibra a la que se denomina bolsa, y a estas fibras se las conoce por **fibras de bolsa nuclear**. Hay dos tipos de fibras de bolsa clasificadas en función de su respuesta al estiramiento muscular: dinámicas y estáticas. En otras fibras intrafusales los núcleos se alinean formando una única fila, son las **fibras de cadena nuclear**.

La información captada por huso muscular es transmitida por axones sensoriales mielinizados de diferente tamaño y velocidad de conducción, que hacen contacto con la porción central no contráctil de las fibras intrafusales. Estas **fibras aferentes** que partiendo del huso envían información al SNC acerca del estado de las fibras musculares que lo rodean, son de dos tipos. Los axones aferentes del grupo **I_a**, los de más tamaño y velocidad, se ramifican en su terminación para enrollarse en espiral sobre todas las fibras del huso. Normalmente es un único axón **I_a** el que llega a todas las fibras y sus terminales constituyen los **receptores primarios**. Otro tipo de inervación la aferente proporciona los axones de menor tamaño del grupo **II** que inervan las fibras de bolsa estáticas y todas las fibras de cadena. Los terminales de los axones del grupo **II** son los **receptores secundarios** y también en este caso un único axón inerva cada huso.

Órganos tendinosos de Golgi

Estos receptores musculares se sitúan en serie con las fibras musculares y están localizados en la unión de estas fibras y el tendón. Los órganos tendinosos de Golgi, son receptores encapsulados formados por fibras de colágeno trenzadas, que le unen a las fibras musculares, y entrelazadas con numerosos terminales procedentes del axón aferente. Estos receptores están inervados por axones sensoriales mielinizados del grupo **I_b** algo más finos que los del grupo **I_a** que inervan los husos musculares.

El estiramiento del tendón, normalmente producido por la contracción del músculo, alarga los haces de colágeno. Esto provoca que los terminales nerviosos sean presionados y distorsionados lo que produce su despolarización y el disparo de un potencial de acción en el axón.

Diferencias funcionales de los receptores musculares

Los receptores musculares son capaces de proporcionar al SNC información de la longitud del músculo y del grado de tensión, de los cambios que se producen en la longitud, así como de la velocidad a la que tienen lugar los cambios. La actividad en las aferencias procedentes de los husos codifica la información de la **longitud muscular**, mientras que la actividad en las aferencias **I_b** procedente de los órganos tendinosos de Golgi codifica la información sobre la **tensión muscular**.

LOS REFLEJOS MEDULARES

Cualquiera de los movimientos que realizamos, por muy simple que nos pueda parecer, precisa de la acción coordinada de muchos músculos. El proceso mediante el cual se organizan las contracciones motoras de diferentes músculos para llevar a cabo una acción determinada se denomina **coordinación motora**. La más básica es proporcionada por la neurona de la médula espinal que median una serie de reflejos. Los **reflejos**, a los que se considera unidades elementales del comportamiento motor, son respuestas relativamente simples, estereotipadas y repetibles siempre que se produce un estímulo sensorial específico. Un reflejo tiene cinco

componentes: 1) un receptor sensorial, 2) una vía aferente del SNC, 3) una o más sinapsis en el SNC, 4) una vía eferente, y por último, 5) un efector.

El reflejo medular más sencillo y mejor estudiado es el **reflejo de extensión**, que como su denominación indica es provocado por la extensión de un músculo. El estiramiento de un músculo provoca la contracción refleja del mismo, como si se resistiera al estiramiento.

Las preparaciones realizadas por Sherrington permitieron comprobar que la extensión pasiva de las patas traseras, aunque fuese solamente unos milímetros, daba lugar a una fuerte contracción refleja y que, si se seccionaban los nervios que unen el músculo con la médula, ésta no se producía, poniendo de manifiesto de esta manera que la contracción dependía de una vía refleja que pasaba a través de la médula espinal. A este reflejo le denominó reflejo de extensión o **reflejo miotático**. Los reflejos de extensión permiten mantener un cierto grado de contracción de la musculatura extensora, el **tono muscular**, que se define como la fuerza por la que el músculo se resiste a la extensión.

A este reflejo también se le denomina **reflejo monosináptico**. Este reflejo es el único reflejo medular en el que interviene una única sinapsis. Todos los demás son **reflejos polisinápticos** ya que están controlados por circuitos donde una o varias interneuronas se intercalan entre la neurona sensorial y la motora.

El **reflejo de flexión** es elicitado en su grado máximo aplicando a una extremidad un estímulo nocivo, como un pinchazo o el calor de una llama, lo que provoca la contracción de todos los músculos flexores de la extremidad para retirar el miembro afectado (por esta razón también se le denomina **reflejo de retirada**).

La flexión del miembro estimulado está acompañada de la reacción opuesta en el miembro contralateral donde se produce la excitación de los músculos extensores y la inhibición de los flexores a través de otro reflejo, el **reflejo de extensión cruzado**. Tiene una utilidad biológica clara ya que mientras el miembro dañado se aparta del peligro, el otro miembro mantiene el equilibrio o participa en la locomoción.