

CAPÍTULO 23: INTRODUCCIÓN A LOS SISTEMAS EFECTORES

Introducción

Sistemas efectores, son los sistemas utilizados tanto para actuar de un modo u otro sobre nuestro medio externo como para controlar el estado interno de nuestro organismo. La información recibida por los sistemas sensoriales junto con y en función de la situación interna de nuestro organismo da lugar a una serie de respuestas.

El **sistema motor** es uno de estos sistemas efectores. La capacidad que tienen los organismos para moverse les permite actuar sobre el entorno. Nuestro SN coordina las respuestas que damos a los estímulos de nuestro entorno y regula el estado interno de nuestro organismo. Este control se produce a través del **Sistema Nervioso Autónomo** y del **Sistema Endocrino**. Las respuestas dadas por nuestros órganos internos nos permiten mantener nuestro equilibrio interno y afrontar una gran diversidad de situaciones.

Las estructuras encargados de producir respuestas conductuales son los **efectores**. Los principales son los músculos y las glándulas, éstos están bajo el control de los sistemas reguladores del organismo: el SN y el Sistema Endocrino, como éste mantiene una estrecha relación con el SN es más adecuado referirnos a él como **Sistema Neuroendocrino**. El Sistema Neuroendocrino interviene en la regulación del ambiente interno de nuestro organismo y en diferentes conductas.

El sistema motor está compuesto por los músculos y los circuitos neurales que ordenan sus movimientos. El SNA es la división del SNP que regula la actividad de diferentes órganos para que de este modo nuestro organismo pueda mantener un equilibrio frente a las demandas del ambiente y ajustar su funcionamiento según las condiciones a las que estemos sometidos.

Tipos de Efectores

Un efector es la estructura encargada de configurar respuestas conductuales. Las **glándulas** y los **músculos** son los tipos principales de órganos efectores y corresponden respectivamente 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 el papel esencial que tiene el aparato de Golgi al ser 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 esta 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 a distancia en el interior del organismo. Las **glándulas exocrinas**

segregan sus productos en conductos especiales que los transportan a órganos diana adyacentes o al medio externo. La mayoría de estas glándulas (menos las digestivas) están controladas por alguna manera por el SN, principalmente por el SNA. Así, las glándulas nasales, lacrimales, salivares y muchas glándulas gastrointestinales son estimuladas por el SN parasimpático, además de producir constricción de los vasos sanguíneos que irrigan las glándulas tiene un efecto directo sobre algunas de ellas, como es el caso de las sudoríparas u las apocrinas de las axilas.

La mayor parte de las glándulas (endocrinas y exocrinas) están implicadas en funciones importantes como:

- 1) El mantenimiento de la constancia del medio interno del organismo
- 2) Su preparación para hacer frente a situaciones de emergencia y
- 3) permiten actuar al animal sobre el medio externo.

Ej.: para liberar toxinas y así defenderse de ataques de depredadores. La puesta en funcionamiento de estas glándulas implica el reconocimiento sensorial del estímulo apropiado y la activación de circuitos neurales que controlan la secreción glandular.

Las secreciones se liberan cuando las células glandulares son estimuladas. En las glándulas que están bajo el control nervioso, la estimulación se produce por un neurotransmisor liberado desde la neurona eferente, que generalmente produce una despolarización de la célula glandular y, como consecuencia, la liberación de hormonas u otro tipo de secreción (Fig. 23.1). La liberación de sustancias desde glándulas bajo control nervioso es similar a la liberación de neurotransmisor desde una célula nerviosa e implica mecanismos comunes. (Fig. 23.1)

Los músculos también se pueden dividir en dos tipos principales: **estriados** y **lisos**. Los **músculos estriados** están controlados por neuronas situadas en el SNC y son activados de forma voluntaria. Su denominación es debida a que las fibras musculares aisladas aparecen con bandas o estrías cuando se observan al microscopio óptico. 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 faciales. Los músculos se unen a los huesos por medio de tendones. La contracción de los músculos provoca el movimiento de los huesos a los que están unidos. El músculo estriado es filogenéticamente el más antiguo (en insectos y humanos).

Cada músculo esquelético esta formado por numerosas fibras¹ que se extienden por toda su longitud (Fig. 23.2). Las **fibras musculares** o **células musculares** que forman la musculatura esquelética son enormes células formadas durante el desarrollo embrionario por la fusión de algunas células individuales. Los núcleos de las células integrantes permanecen debajo de la membrana plasmática, por lo que estas células son multinucleares (Fig. 23.3). La membrana celular que delimita la fibra muscular es el **sarcolema**.

¹ Fibra muscular y célula muscular es lo mismo. No se ha de confundir con el termino fibra empleado para designar a los axones.

Las células musculares deben sus propiedades funcionales a las especializaciones de su estructura. La mayor parte del citoplasma de la fibra muscular esta formada por **microfibrillas** (Fig. 23.2). Cada microfibrilla consta de una cadena de **sarcómeros**, pequeñas unidades repetidas regularmente, que confieren a la microfibrilla una apariencia estriada con bandas oscuras y claras, y constituyen las unidades contráctiles de la fibra. 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 a través de las bandas claras y se solapan parcialmente con las bandas oscuras vecinas. Los sarcómeros están separados unos de otros por una línea densa situada en el centro de cada banda clara, que se conoce como línea Z o Disco Z (Fig. 23.4). Estos filamentos se encuentran en todas las células, si bien en los músculos estriados aparecen mucho mas desarrollados. Cada filamento grueso es un haz compuesto por moléculas de **miosina**, mientras que los filamentos delgados están constituidos por monómeros de **actina**. Estas proteínas filamentosas se han especializado en producir la contracción de las fibras musculares, que son la base de la mayoría de nuestros movimientos.

Los **músculos lisos** deben su denominación a que no presentan estrías. Están compuestos de fibras mucho más pequeñas y de menor longitud. También contienen filamentos finos y gruesos que no están dispuestos siguiendo la distribución ordenada del músculo esquelético y no forman microfibrillas, aunque básicamente son las mismas fuerzas de atracción entre filamentos de actina y miosina las que van a producir la contracción del músculo liso y en el músculo esquelético.

El **músculo cardíaco** tiene características que lo sitúan entre el liso y el estriado. Está compuesto de microfibrillas que contienen filamentos de actina y miosina y son casi idénticas a las del músculo esquelético, diferenciándose 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. Aunque algunas hormonas (catecolaminas) y la inervación de los nervios simpáticos y parasimpáticos adecuan el funcionamiento del corazón a las necesidades del organismo, el músculo cardíaco se contrae rítmicamente aún en ausencia de inervación y cada latido se difunde desde una región marcapasos, que es la zona del corazón donde las células se despolarizan espontáneamente generando la actividad que provoca el latido.

Introducción a los Sistemas Motores

Para que se produzca cualquiera de los movimientos que requieren destrezas especiales, se requieren mecanismos del SNC que los planifiquen, coordinen y seleccionen los músculos apropiados. Estos mecanismos van a constituir los **sistemas motores**. La posibilidad de moverse permite a los organismos liberarse de los condicionantes que impone el ambiente más próximo y busca el entorno más adecuado para vivir. La mejora de las capacidades motoras es uno

de los determinantes de la evolución que ha producido la diversidad de adaptaciones que caracterizan a las distintas especies.

La organización anatómica y fisiológica del SN de los mamíferos muestra la evolución de los mecanismos de control motor: desde los reflejos más simples que controlan la actividad muscular mediante un único grupo de conexiones sinápticas, pasando por el mayor nivel de complejidad que supone coordinar la actividad de los músculos de una extremidad mediante circuitos con múltiples sinapsis hasta, el desarrollo de centros encefálicos de control implicados en determinar el inicio de las actividades motoras. La medula espinal y el tronco del encéfalo contienen los circuitos más básicos y fundamentales para las condiciones reflejas y los movimientos voluntarios. La corteza cerebral tiene un papel esencial en el control motor, mientras que los ganglios basales y el cerebelo son los centros moduladores de todo el sistema.

Los sistemas sensoriales transforman la energía física en impulsos nerviosos; Los sistemas motores traducen las señales neurales en contracción muscular para producir movimiento. En el primer caso, la información se dirige (entra) hacia el SNC a través de vías **aferentes**, mientras que en los sistemas motores se dirige desde los centros de control del SN a la periferia (sale) a través de vías **eferentes**. Sin embargo, en la interacción que se establece con el medio ambiente, la sensorialidad y la motricidad no son aspectos separados. Para guiar nuestros movimientos necesitamos de la información que nos llega del ambiente y de nuestro propio organismo.

Para que se produzca la contracción del músculo estriado, nuestros músculos han de recibir la orden directamente desde las neuronas motoras espinales y troncoencefálicas. Un elemento fundamental del proceso que permite ejecutar los movimientos, es la información sensorial que desde los propios músculos señala en que estado se encuentran en cada momento.

Motoneuronas y Unidades Motoras

Las diferentes estructuras del encéfalo encargadas de controlar el movimiento de nuestro cuerpo elaboran órdenes motoras que confluyen en una vía final común: las **motoneuronas**. Las **motoneuronas alfa** son las neuronas que establecen sinapsis con las fibras musculares, conduciendo la información desde el SNC y transformándola en una acción muscular. Estas motoneuronas se localizan en las astas anteriores de la médula espinal y en los núcleos motores del tronco del encéfalo y constituyen el componente de salida del SN, en contacto directo con los efectores. En las motoneuronas alfa convergen todas las órdenes motoras iniciadas en diferentes zonas del encéfalo para ser enviadas de forma unificada a los músculos.

La secuencia de acontecimientos que produce la contracción muscular sólo se inicia cuando la fibra muscular recibe la orden directamente desde las neuronas motoras. La sinapsis se establece entre el botón terminal de una neurona motora y la membrana de una fibra muscular constituye la **unión neuromuscular**. Esta sinapsis fue la primera que se estudió con métodos de registro

intracelular. 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 (Fig. 23.5) y todas las fibras inervadas por la misma motoneurona se contraen como respuesta a los potenciales de acción que en esta se producen. Las fibras musculares inervadas por cada motoneurona están ampliamente distribuidas por todo el músculo y mezcladas con las inervadas por otras motoneuronas, lo que reduce los efectos que sobre la acción del músculo produce la lesión de alguna de las neuronas motoras. La **unidad motora** la constituyen cada motoneurona, su axón y las fibras musculares que inerva, este término es utilizado para designar la unidad básica de funcionamiento (Sherrington).

Cuando el axón de la neurona motora 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** (o **placa motora**). 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 densidad de receptores colinérgicos es muy elevada en los numerosos pliegues existentes en la membrana de la fibra muscular, denominados pliegues de unión, que aumentan en gran medida el área sobre la que puede actuar el neurotransmisor sináptico (Fig. 23.6) Los pliegues de unión están contenidos en una capa de tejido conectivo, la **membrana basal**, que cubre la fibra muscular.

Cuando un potencial de acción llega a los botones terminales del axón de la motoneurona, se produce la liberación de ACh. La unión de este neurotransmisor al receptor de la célula muscular abre los canales para Na^+ y K^+ . La entrada y salida respectivamente de estos iones produce una despolarización de la membrana postsináptica (**potencial de placa terminal**). El número de canales que se abren no puede por sí sólo disparar un potencial de acción en la fibra muscular, pero la despolarización producida por el potencial de placa abre los canales próximos de Na^+ dependientes del voltaje. De esta manera se activa un número de canales suficiente para permitir una entrada de Na^+ que puede producir la despolarización necesaria para disparar un potencial de acción (Fig. 22.7). Los potenciales de placa terminal se diferencian de los potenciales excitatorios postsinápticos, producidos en las sinapsis entre neuronas, en que son lo suficientemente amplios para generar un potencial de acción que provoque la contracción de la fibra muscular. La fibra muscular cuenta con un **sistema de túbulos transversales** o **túbulos T** para transmitir los potenciales de acción al interior, hasta todas las microfibrillas, y evitar que se dispersen a lo largo de la membrana superficial. Estos túbulos son invaginaciones de la membrana plasmática que penetran hacia el interior de la fibra muscular (Fig. 23.8). La despolarización de los túbulos va a provocar una serie de sucesos que finalmente producen la contracción muscular. (Cuadro 23.1).

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. Aunque algunos músculos no actúan sobre el esqueleto, la mayoría de los músculos esqueléticos producen movimientos alrededor de una articulación. 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 la extensión, **extensores**. Dado que los flexores y extensores mueven la articulación en direcciones opuestas son **antagonistas** entre si.

Los músculos están especializados en tareas rápidas o lentas (Ej: movimientos oculares rápidos). Para atender estas necesidades existen diferentes tipos de fibras musculares: **fibras de contracción rápida** responden de una forma veloz y enérgica pero se fatigan con rapidez y, **fibras de contracción lenta** 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 (para mantener la postura erecta, para caminar) presentan una elevada proporción de fibras de contracción lenta, las cuales pueden mantener la contracción durante algunas centésimas de segundo sin que tengan que recibir una nueva estimulación. Las fibras musculares rápidas alcanzan el máximo de contracción muy poco tiempo después de recibir un potencial excitador y se relajan rápidamente en ausencia de estimulación por lo que necesitan recibir constantemente potenciales excitatorios para mantener la contracción, pero en cambio permiten un control más exacto de la dinámica del movimiento.

En cuanto a la **fuerza** con la que se produce la contracción de un músculo no se trata de un fenómeno de todo o nada. El 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: a mayor frecuencia de descarga permite sumar la fuerza de las contracciones sucesivas. 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 llamado *tétano*.

La **precisión** va a estar en función de la cantidad de axones motores que alcanzan los diferentes grupos musculares y el número de fibras musculares que cada uno inerva. El control será más preciso cuando un axón conecta con un menor número de fibras musculares. La proporción de axones/fibras (**tasa de inervación**) varía desde 1/3 en los músculos de los ojos a 1/varios centenares en los músculos grandes de la pierna. La tasa de inervación de cada músculo es fija. El control de la musculatura de los vertebrados depende exclusivamente del SNC; en este control interviene un minucioso proceso de retroalimentación a partir de los músculos. (Resumen 966)

Receptores Sensoriales de los Músculos. Propiocepción

Un elemento esencial del proceso para ejecutar los movimientos es la información que desde los músculos llega al SNC y que permite conocer la posición relativa de cada una de las partes del cuerpo respecto a las demás y la posición del cuerpo en el espacio. 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 lo controlan. Mientras un acto motor se está realizando, es igualmente necesaria una información constante sobre el estado de los músculos, la posición de las extremidades y los cambios que se están produciendo.

Los mecanorreceptores cutáneos proporcionan información sobre los estímulos externos, pero además de éstos, existe otra clase de receptores que nos informan de las deformaciones mecánicas que se producen en el interior de nuestro cuerpo y que nos permiten conocer cuándo y cuánto movemos nuestros músculos. Estos son los **propioceptores**, término que significa *receptores de sí mismos*, mientras que la **propiocepción** hace referencia a los mecanismos sensoriales que nos informan de los movimientos y posición de nuestro cuerpo. Esta información llega al SNC desde los receptores especializados en los músculos, los tendones y las articulaciones. La información sobre la posición y el movimiento de la cabeza es proporcionada por los propioceptores y por el sistema vestibular.

Entre los propioceptores se encuentran los mecanorreceptores de las articulaciones (corpúsculos de Rufinni, de Pacini y terminaciones nerviosas libres) y los receptores sensoriales que se localizan en los músculos: los **husos musculares** y los **órganos tendinosos de Golgi** (Fig. 23.9)

Husos Musculares

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

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 4 fibras musculares especializadas llamadas **fibras intrafusales** rodeadas por una cápsula de tejido conectivo (Fig. 23.10) Alrededor del huso muscular se localizan las fibras musculares a las que también se denomina **fibras extrafusales** 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, 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 en cadena nuclear. El huso muscular típico tiene dos fibras de bolsa (una de cada tipo) y aproximadamente 5 fibras en cadena. Sólo las porciones más distales de ambos tipos de fibras se contraen, pero suponen una porción tan pequeña de las fibras que no se puede producir movimiento muscular. La información captada por el uso muscular acerca del estado de las fibras musculares es transmitida al SNC por axones sensoriales mielinizados de diferente tamaño y velocidad de conducción que hacen contacto con la porción central de las fibras intrafusales. Estas **fibras aferentes** son de dos tipos:

1) 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** (terminales primarios).

2) Otro tipo de inervación aferente la proporcionan los axones de menor tamaño del grupo **II** que inervan las fibras de las bolsas estáticas y todas las fibras en cadena. Los terminales de los axones del grupo II son los **receptores secundarios** (terminales secundarios) y también en este caso un único axón inerva a cada huso.

Cuando se produce el estiramiento de un músculo, los husos musculares también se estiran. El estiramiento del huso alarga la zona central de las fibras intrafusales, despolariza los terminales sensoriales al activarse los canales iónicos sensibles al estiramiento e inicia potenciales de acción en los axones del grupo I_a y del grupo II.

Tanto los terminales primarios como los secundarios pertenecen a neuronas cuyos somas están situados en los ganglios de la raíz dorsal de la médula espinal y cuyos axones llegan hasta las astas dorsales de la médula espinal. Estos axones que transmiten información propioceptiva tienen diferentes destinos. Algunos ascienden a través del sistema lemniscal hasta la corteza somatosensorial, mientras que otros alcanzan centros encefálicos de control motor. Una proporción de axones de las neuronas propioceptivas primarias (directamente o a través de interneuronas) establecen contactos sinápticos con las motoneuronas localizadas en las astas anteriores de la médula espinal. Estos circuitos básicos hacen posible algunos de los **reflejos**.

La **innervación eferente** del huso muscular está a cargo de las **motoneuronas gamma** (neuronas fusimotoras). Las motoneuronas gamma se localizan en el asta ventral de la medula espinal junto a la motoneuronas alfa que inervan las fibras musculares (extrafusales) implicadas en la ejecución del movimiento. Todo el sistema neural que controla el movimiento debe converger sobre estos dos tipos de motoneuronas. Las motoneuronas gamma tienen pequeños axones mielinizados que inervan las porciones contráctiles de las fibras del huso. La activación de las motoneuronas gamma provoca la contracción en los extremos de las fibras intrafusales lo que implica el estiramiento en las porciones centrales, pero en ningún momento su activación puede producir movimiento.

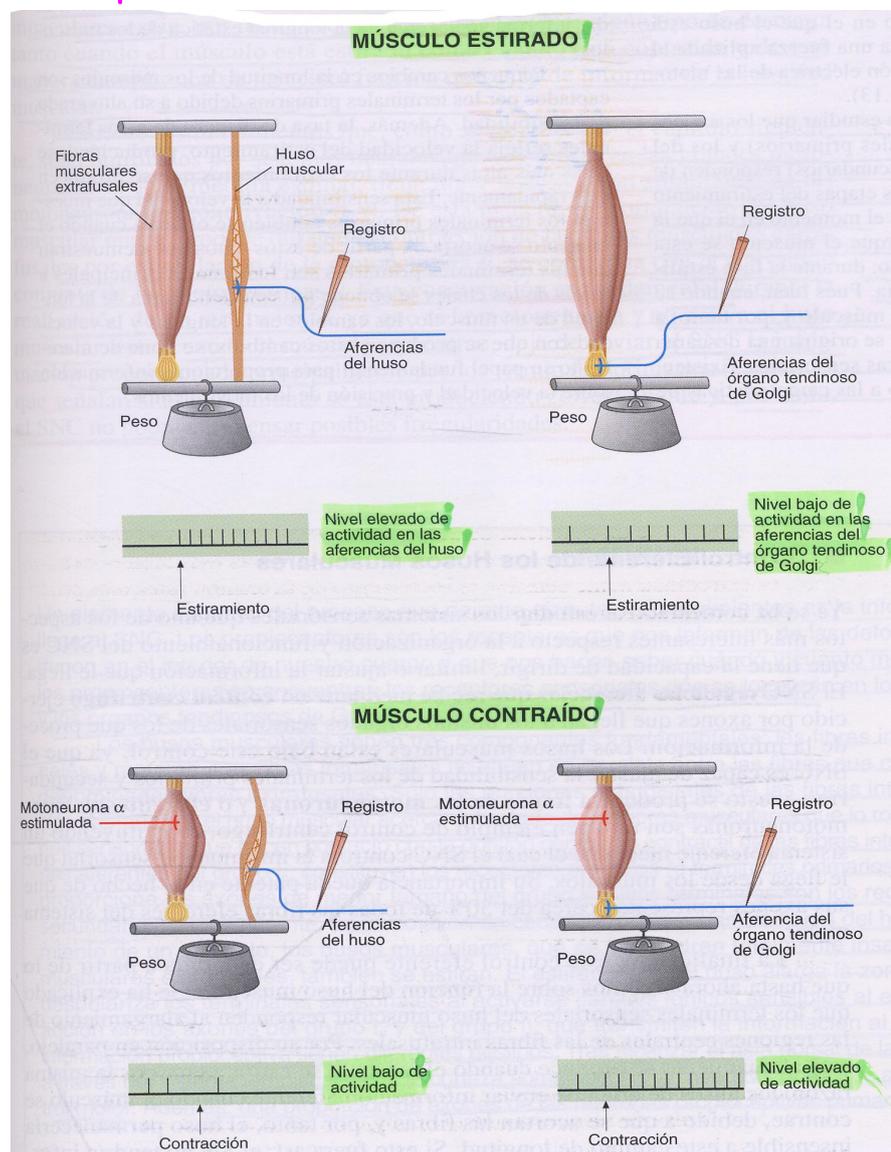
Órganos Tendinosos de Golgi

Los **órganos tendinosos de Golgi**, descubiertos por Golgi (Fig. 23.11), 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 (Fig. 23.12). 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 (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. El órgano tendinoso de Golgi es extremadamente sensible al incremento de la tensión muscular producido por la contracción del músculo.

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 y de la velocidad a la que tienen lugar los cambios. Esta información proporciona las sensaciones de posición necesarias para el mantenimiento de la postura y el movimiento.

Los husos musculares y los órganos tendinosos de Golgi van a proporcionar información distinta como consecuencia de la diferente disposición que muestran con relación a las fibras musculares extrafusales. El huso muscular se sitúa paralelo y el órgano tendinoso de Golgi lo hace en serie, esto provoca que tengan respuestas distintas al estiramiento y a la contracción del músculo. Cuando se estira el músculo, hay



una escasa deformación del órgano tendinoso y aunque se produce una respuesta en la fibra sensorial, es mucho menor que el aumento en la tasa de respuesta que tiene lugar en las aferencias del huso muscular. La parte central de las fibras intrafusales del huso muscular están inervadas por terminales de axones sensoriales que detectan los cambios en la longitud del músculo. Cuando el músculo se contrae, el órgano tendinoso se activa en proporción a la tensión del músculo. Las mismas fibras musculares contraídas tiran directamente de las fibras de colágeno del órgano tendinoso lo que tiene como consecuencia un aumento en la tasa de respuesta de los terminales nerviosos entrelazados con ellas. Esta diferente disposición determina la información que estos dos sensores proporcionan al SNC (Fig. 23.13) La actividad de las aferencias procedentes de los husos (Cuadro 23.2) 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**.

Control Eferente de los Husos Musculares

El SNC regula las aferencias que recibe mediante un **control centrífugo** ejercido por axones que llegan a los mismos órganos sensoriales de los que procede la información. Los husos musculares están bajo ese control, ya que el SNC es capaz de ajustar la sensibilidad de los terminales primarios y secundarios, y esto se produce a través de las **motoneuronas gamma o eferentes gamma**; estas son ejemplo de control centrífugo, constituyendo un sistema eferente mediante el cual el SNC controla la información sensorial que le llega desde los músculos. Sus axones representan cerca del 30% de todas las fibras eferentes del sistema motor.

Cuando la contracción se produce la activación de las motoneuronas gamma asegura que las aferencias del huso continúan transmitiendo información debido a que mantienen el estiramiento de las fibras intrafusales: la activación de las motoneuronas gamma hace que los elementos contráctiles, que se localizan en los extremos de las fibras intrafusales, se acorten, lo que a su vez provoca el estiramiento de la zona central y, por tanto, que se mantenga la actividad en las aferencias del huso. La misión principal de las eferencias que desde las motoneuronas gamma llegan al huso muscular es ajustar la sensibilidad del instrumento de medida que proporciona información del estado de los músculos para que pueda ser útil dentro de un margen amplio de longitud muscular. Los husos musculares están preparados para mantener algún tipo de descarga cuando el músculo está estirado y cuando está contraído, de esta manera cumple con su función de informar de la longitud muscular.

Durante los movimientos que son controlados por los sistemas neurales que convergen en las grandes motoneuronas alfa de la medula espinal, tiene lugar la activación simultánea de las motoneuronas gamma (**coactivación alfa - gamma**). Así el acortamiento del huso muscular que se produce durante la contracción de las fibras musculares extrafusales por estimulación de la motoneurona alfa, se compensa con la activación conjunta de las motoneuronas gamma. Esta

coactivación es fundamental durante la realización de un movimiento, ya que si la motoneurona gamma no activa el huso muscular, este, cuando el músculo se contrae, deja de enviar al SNC la información proporcionada principalmente por los terminales primarios (axones I_a) que señalan si el movimiento se está produciendo correctamente y, por tanto, el SNC no podrá compensar las posibles irregularidades. (Resumen 973)

Tipos de Movimiento

Podemos clasificar nuestros movimientos en función de su complejidad y del grado de control voluntario (Cuadro 23.3)

Los **movimientos reflejos** son considerados las unidades elementales del comportamiento motor en cuanto que actúan de modo continuado para mantener las condiciones posturales necesarias que permitan el desarrollo de conductas más complejas. Los movimientos reflejos son respuestas relativamente simples, rápidas y estereotipadas. Son involuntarias, se inician por estímulos sensoriales y una vez iniciadas no pueden ser modificadas hasta su terminación. Un reflejo tiene 5 componentes (Fig. 23.14):

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

En el reflejo más sencillo la neurona sensorial hace sinapsis directamente sobre la neurona motora, sin intervención de otros grupos neuronales del SNC.

Los **movimientos voluntarios** son los que realizamos de manera consciente y son los más complejos. Comer, vestirnos, conducir, etc. son movimientos que realizamos decidiendo su inicio, terminación y el modo en que los ejecutamos. Son movimientos en gran medida aprendidos y pueden realizarse de manera casi inconsciente (andar en bici), cuando mejoran con la práctica.

Los **movimientos rítmicos**, como la locomoción o la respiración, se realizan de forma automática y no requieren de nuestra atención, a no ser que aparezcan perturbaciones inesperadas. Voluntariamente podemos iniciarlos o terminarlos, pero una vez iniciados, la secuencia de movimientos repetitivos se ejecuta de forma automática. Para la realización de estos movimientos, los sistemas motores están organizados jerárquicamente en diferentes niveles de control.

Reflejos Medulares

La ejecución de la mayoría de nuestros movimientos está bajo el control de diferentes estructuras del encéfalo, pero la coordinación motora más básica es proporcionada por las neuronas de la medula espinal.

De los **reflejos medulares**, el más sencillo y mejor estudiado es el **reflejo de extensión** que es elicitado por la extensión de un músculo. El estiramiento de un músculo provoca la contracción refleja del mismo, como si se resistiera al

estiramiento. Ej.: El reflejo rotuliano, de la exploración médica. En la Fig. 23.15 se puede observar una de las finalidades de este reflejo: cuando colocamos una carga en la mano, el antebrazo empieza a descender y, como consecuencia de este movimiento, se produce la extensión del músculo, pero por acción del reflejo de extensión, el estiramiento del músculo provoca su contracción, lo que evita que el objeto se caiga.

Sherrington correlacionó los registros de la actividad en los nervios sensoriales y motores con el comportamiento observado y realizó minuciosas preparaciones para estudiar la implicación de los distintos niveles del SN en el control motor. Seccionó el tronco del encéfalo a nivel del mesencéfalo inferior y así, mediante esta preparación de *animales descerebrados*, pudo estudiar las funciones motoras propias de las estructuras del SN que quedaban por debajo del nivel de la sección al impedirse la modulación de los reflejos por los centros encefálicos superiores. Las preparaciones realizadas por Sherrington permitieron comprobar que la extensión pasiva de las patas traseras 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 que la contracción dependía de una vía refleja que pasaba a través de la médula espinal, el **reflejo miotático**. Los reflejos de extensión permiten mantener un cierto grado de contracción de la musculatura extensora, el **tono muscular** (Cuadro 23.4).

Circuito Neural del Reflejo de Extensión

El reflejo de extensión es elicitado por la extensión de un músculo, la cual provoca un incremento en la respuesta de los terminales sensoriales del huso, principalmente fibras aferentes del grupo I_a . Estos axones entran en la médula espinal a través de las raíces dorsales y se ramifican en las astas dorsales antes de llegar a las astas ventrales de la médula espinal donde van a efectuar sinapsis con neuronas motoras (Fig. 23.16) La mayor parte de las ramificaciones de las fibras I_a establecen conexiones excitatorias con las motoneuronas alfa que son las que provocan la contracción del músculo. Los axones I_a también hacen sinapsis con las motoneuronas alfa que inervan otros músculos que actúan juntos en la misma articulación para producir una acción similar (músculos sinérgicos). Éste es el mecanismo por el que el estiramiento muscular provoca una contracción refleja que se opone al estiramiento. El circuito que constituye este reflejo tiene una única sinapsis, la de las fibras aferentes I_a con las neuronas motoras alfa, al reflejo de extensión también se le denomina **reflejo monosináptico**.

El estiramiento de los músculos flexores del codo (Fig. 23.16) cuando colocamos un peso en la mano (Fig. 23.15) produce la contracción muscular de los flexores y, en consecuencia que éstos se acorten. Para poder contraer los músculos flexores del codo, se han de relajar sus antagonistas, los músculos extensores. La relajación de los músculos agonistas se deba a la inhibición simultánea de las motoneuronas alfa que inervan estos músculos. Las aferencias

I_a también hacen sinapsis con otro grupo de neuronas. Se trata de interneuronas que establecen sinapsis inhibitorias sobre las motoneuronas alfa que inervan los músculos antagonistas. Inhibiendo a estas motoneuronas, se reducen los potenciales de acción que llegan a los músculos antagonistas y, en consecuencia, también decrece la tensión de estos músculos. El descubrimiento de que un grupo de músculos es excitado al tiempo que sus antagonistas son inhibidos se deba a Sherrington, denominó a este mecanismo **inhibición recíproca**. El reflejo de extensión es el único reflejo medular en el que interviene una única sinapsis.

Reflejos Polisinápticos

Los **reflejos polisinápticos** son aquellos que están controlados por circuitos donde una o varias **interneuronas** se intercalan entre la neurona sensorial y la motora. A esas interneuronas llegan estímulos que controlan la expresión del reflejo y que proceden sobre todo de estructuras del encéfalo. La mayoría de los reflejos medulares no se producen de forma aislada, ya que son los componentes más básicos de movimientos complejos en los que intervienen centros del encéfalo que adaptan el reflejo a las necesidades de las acciones motoras específicas.

Principios básicos mediante los cuales van a operar los reflejos polisinápticos: la inhibición recíproca de una articulación. Los músculos se organizan en pares opuestos: la contracción provocada en un músculo (músculo agonista) por el reflejo de extensión hace que el antagonista se relaje. Las interneuronas en este proceso inhiben al antagonista de manera que la extremidad pueda moverse en la dirección determinada por el músculo agonista. Este mecanismo ilustra el papel fundamental desempeñado por las interneuronas en los circuitos medulares, donde no son sólo estaciones de relevo de la información, sino que ejercen una labor de coordinación de diferentes músculos en torno a una articulación para que constituyan una unidad funcional.

Los reflejos polisinápticos varían en cuanto a su complejidad; algunos son relativamente sencillos como el reflejo miotático inverso (Cuadro 23.5) y el reflejo de flexión. El **reflejo de flexión** se desencadena por la estimulación de receptores táctiles localizados en la piel y en las articulaciones. Este reflejo es elicitado en su grado máximo aplicando a una extremidad un estímulo nocivo, como un pinchazo, lo que provoca la contracción de todos los músculos flexores de la extremidad para retirar el miembro afectado (también se le denomina **reflejo de retirada**).

Como resultado de la actividad de los circuitos implicados en el reflejo de flexión, la estimulación de las fibras que conducen la información nociceptiva produce la excitación (contracción) de los músculos flexores ipsilaterales y la inhibición de los músculos extensores ipsilaterales (Fig. 23.17). La flexión del miembro estimulado esta 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**; este tiene una clara utilidad biológica, ya que mientras el miembro

dañado se aparta del peligro, el otro miembro mantiene el equilibrio o participa en la locomoción. Además pone de manifiesto que los reflejos no tienen lugar de una forma aislada, pues el circuito del reflejo de flexión no sólo controla la extremidad estimulada, sino que también entra en contacto con circuitos implicados en la coordinación de la otra u otras extremidades.

Las aferencias desde los nociceptores llegan al asta dorsal donde se ramifican antes de hacer sinapsis con diferentes interneuronas y de esta manera dar lugar a circuitos divergentes que distribuyen la información hacia las motoneuronas que controlan los músculos necesarios para la retirada. La inhibición recíproca también es el mecanismo implicado en este reflejo para inhibir los músculos antagonistas y facilitar el movimiento de la articulación (Fig. 23.17). El reflejo extensor cruzado continúa durante un tiempo prolongado que el reflejo flexor, probablemente por la acción de circuitos reverberantes entre las interneuronas.

A pesar de que el reflejo de flexión es una respuesta relativamente estereotipada, se producen variaciones en función de la intensidad del estímulo. Los circuitos integradores de la medula espinal hacen que se contraigan aquellos músculos que pueden alejar con máxima efectividad la parte del cuerpo dolorida del objeto que produce el daño y también median otros reflejos y acciones del SNC para mover la totalidad del cuerpo y escapar del estímulo nocivo.

Los circuitos del reflejo de flexión y de extensión cruzado median en la retirada de estímulos nocivos y están implicados en la coordinación de los movimientos en actividades tales como el salto, la carrera o la marcha. Estas actividades motoras se producen como consecuencia de la contracción y relajación rítmicas de los músculos flexores y extensores. La coordinación necesaria para una actividad motora rítmica es proporcionada por circuitos especializados denominados **generadores de acción central** o **generadores centrales de patrones**, que se encuentran localizados en la médula espinal y están controlados por señales sensoriales y por influencias descendentes desde los centros del encéfalo. (Resumen 983)

Sistema Nervioso Autónomo

El SNP está constituido por dos grandes divisiones: el Sistema Nervioso Somático y el Sistema Nervioso Autónomo. El sistema nervioso somático está constituido por los nervios aferentes que llevan información al SNC desde los receptores sensoriales y por los nervios eferentes que controlan el movimiento de los músculos estriados. La otra división del SNP, el **sistema nervioso autónomo (SNA)**, es la encargada de controlar nuestros órganos internos (Tabla 23.1) con el fin de mantener la **homeostasis**. Los mecanismos neurales esenciales para mantener un ambiente interno estable se localizan en el **hipotálamo**. Esta estructura del SN integra la información que recibe de muchas partes del encéfalo y genera una respuesta unificada a través de dos sistemas que están bajo su control: el SNA y el Sistema Endocrino.

El SNA es la división del SNP que participa en la regulación del ambiente interno del organismo. Incluye fibras **aférentes** que llevan información sensorial al SNC del estado de los órganos internos y modulan la actividad autónoma. Los cuerpos celulares se localizan en los ganglios de las raíces dorsales de la médula espinal y de los nervios craneales. Los axones que entran en la médula espinal terminan en la sustancia gris intermedia, mientras que los que llegan al tronco del encéfalo, en los nervios craneales VII, IX y X, terminan en el núcleo del tracto solitario. El SNA es considerado sobre todo un sistema **eférente**, un sistema de respuesta. Mientras que las fibras eferentes somáticas controlan la musculatura esquelética, las fibras eferentes del SNA ejercen control de la musculatura lisa, del músculo cardíaco y de las glándulas (Tabla 23.1). Estas fibras del SNA llegan a diferentes partes de nuestro cuerpo para intervenir en funciones muy diversas (Fig. 23.18). Entre otras, regulan la función secretora de las glándulas salivares, sudoríparas y lagrimales, y la liberación hormonal de la medula de las glándulas suprarrenales, inervan el sistema cardiovascular y respiratorio, controlan las funciones digestivas y metabólicas del tracto gastrointestinal, el hígado y el páncreas, y actúan sobre el intestino grueso, el recto y la vejiga urinaria, así como sobre los órganos reproductores.

El SNA no funciona autónomamente (se pensaba así al principio). Al SNA se le denomina también **involuntario** o **vegetativo**. Tal dicotomía no es del todo correcta pues, aunque la mayoría de la regulación autónoma se hace de manera automática, también algunos de los movimientos controlados por el Sistema motor somático son involuntarios, como los reflejos. Mientras que con entrenamiento es posible el control voluntario de las respuestas autónomas (ej.: la relajación) Las funciones controladas por el SNA suelen llevarse a cabo de una manera automática, sin un control voluntario ni consciente, y de una forma extraordinariamente coordinada. (Ej: Susto aunque no te muevas, la alteración interna es el resultado de la actividad del SNA)

Organización Anatómica de las Divisiones del Sistema Nervioso Autónomo

El SNA controla el funcionamiento de los órganos internos mediante reflejos con diferente grado de complejidad. Entre los reflejos que se establecen a nivel de la médula espinal están: los de defecación, micción y eyaculación. Si se secciona la médula espinal desaparecen aquellos reflejos espinales que se localizan por debajo del nivel de la sección, aunque posteriormente algunos se recuperan. Otros reflejos se establecen en el tronco del encéfalo. Cuando se secciona el encéfalo por encima del puente: las funciones respiratoria y cardiovascular se mantienen, debido a que algunos núcleos del tronco del encéfalo contribuyen a regular el SNA: **el núcleo del tracto solitario** es uno de ellos. Este núcleo del bulbo raquídeo, conectado con el hipotálamo, recibe la información sensorial procedente de las vísceras y controla el funcionamiento del SNA a través de un conjunto de circuitos reflejos.

Otras de las funciones del SNA requieren de la regulación de centros superiores del SNC: el **hipotálamo** es la estructura del encéfalo más relevante.

Otras zonas, como es el caso de la corteza cerebral, el hipocampo, la amígdala, la formación reticular y algunos núcleos talámicos suelen ejercer su influencia a través del hipotálamo. Este núcleo integra las aferencias que recibe desde diferentes centros del encéfalo y la información visceral, procedente de neuronas de la médula espinal y del tronco del encéfalo, en un patrón coherente de respuestas autónomas.

La información procedente del hipotálamo, de los diferentes núcleos troncoencefálicos implicados o de los circuitos locales que procesan la información visceral, llega a las neuronas de los núcleos motores viscerales del tronco del encéfalo (Fig. 13.15 - 13.17) y a las neuronas motoras viscerales de la médula espinal (13.5). Los axones de estas neuronas parten a través de los nervios craneales o de las raíces ventrales, respectivamente. Estos axones hacen sinapsis en los ganglios autónomos periféricos con neuronas cuyo axón alcanza el órgano a inervar. Para la inervación autónoma, dos neuronas unen el SNC a los órganos de la periferia, la **neurona preganglionar** y la **neurona postganglionar**. El cuerpo celular de la neurona preganglionar se localiza en el SNC, y el de la neurona postganglionar en el ganglio autónomo² (Fig. 23.19). Las neuronas que dan órdenes motoras a los músculos estriados se sitúan en el SNC, mientras que las neuronas que inervan los efectores del SNA se localizan fuera del SNC, en los ganglios autónomos.

El SNA tiene dos divisiones principales: el **SN Simpático** y el **SN parasimpático**. Existen diferencias en la organización anatómica de ambos sistemas (Fig. 23.18). El lugar del SNC donde se localizan las neuronas preganglionares es una de ellas. Las neuronas preganglionares del SN simpático tienen sus cuerpos celulares en las astas laterales de la médula espinal. Mientras que los axones preganglionares del SN parasimpático tienen su origen en neuronas localizadas en núcleos del tronco del encéfalo y en los segmentos sacros intermedios (S2 - S4) de la medula espinal desde donde viajan en nervios craneales (III, VII, IX o X) y con el nervio pélvico respectivamente. Otra diferencia es la localización de los ganglios periféricos: en la división parasimpática los ganglios se sitúan en los órganos que inerva (órgano diana) o muy cerca de ellos (son largos) . Los axones preganglionares simpáticos son generalmente cortos, sinaptando en ganglios muy próximos al SNC, la mayoría de ellos en los ganglios de la cadena paravertebral (Fig. 23.18)

Una tercera división del SNA, el **Sistema Nervioso Entérico**, se encuentra situada en su totalidad en la periferia y su actuación muestra una gran autonomía respecto del hipotálamo y del resto del SNC. Este sistema neural proporciona inervación a los órganos del sistema digestivo para mantener la contracción coordinada y rítmica de la musculatura lisa y controlar la liberación de moco lubricante y enzimas digestivas. Esta formado por una red de neuronas interconectadas formando dos plexos cuyos somas se localizan en múltiples

² La médula de las glándulas suprarrenales es una excepción a esta organización del SNA, ya que recibe inervación directa desde las neuronas preganglionares simpáticas.

ganglios. Este sistema recibe aferencias de los otros dos componentes del SNA, por lo que indirectamente le llegan influencias del SNC.

Los terminales axónicos de las neuronas autónomas liberan principalmente acetilcolina y noradrenalina. Los axones preganglionares simpáticos y parasimpáticos y los axones postganglionares parasimpáticos liberan acetilcolina. En los ganglios de ambas divisiones, la acetilcolina se une a receptores nicotínicos. En estas sinapsis también se liberan diferentes péptidos neuroactivos que tienen efectos moduladores.

Las fibras postganglionares simpáticas secretan principalmente noradrenalina que se une a los diferentes subtipos de receptores adrenérgicos localizados en distintas estructuras. El tipo y localización del receptor adrenérgico va a determinar el efecto producido por el neurotransmisor.

Funciones del Sistema Nervioso Autónomo

Las diferencias entre los sistemas simpático y parasimpático no sólo se observan a nivel anatómico sino también con relación a sus funciones. La regulación que ejercen las divisiones simpáticas y parasimpáticas sobre el corazón, los pulmones, etc. suelen ser opuestas (Tabla 23.2). En condiciones normales de reposo, el simpático mantiene el funcionamiento adecuado de estos órganos contrarrestando los efectos del parasimpático.

La función principal que desempeña el SN simpático es actuar como sistema de "urgencia", provocando cambios vasculares, hormonales, metabólicos y fisiológicos que permiten una respuesta conductual adecuada en situaciones de emergencia y otras condiciones que requieren actividad (Cuadro 23.6). Así, en toda situación de **estrés** producida tanto por estímulos físicos como psicológicos se produce un rápido aumento de la actividad simpática (La activación simpática: corazón más deprisa, respiración acelerada, etc.) A este conjunto de respuestas simpáticas se les denominó respuestas simpáticas de **reacción de "lucha o huida"**, ya que los procesos fisiológicos que se producen están dirigidos a conseguir un mayor flujo sanguíneo con un aporte suplementario de oxígeno y glucosa para que el músculo esquelético pueda desarrollar un mayor esfuerzo que permita afrontar la situación que amenaza nuestro bienestar. (Tabla 23.3) El SN parasimpático es el responsable de los procesos fisiológicos de carácter reparador que suelen ir asociados al reposo. Es la división especializada en la conservación de energía. El SN parasimpático estimula los procesos que tienen lugar en condiciones normales para asegurar el bienestar a largo plazo (ej.: digestión). Ya que ambas divisiones del SNA persiguen fines incompatibles, si se activaran a la vez los resultados serían desastrosos. Afortunadamente hay muchos elementos de seguridad que impiden que esto suceda. Los circuitos del SNC que activan el SN simpático inhiben al SN parasimpático al mismo tiempo (Tabla 23.2). Sobre algunos de ellos se da el equilibrio entre las divisiones simpática y parasimpática, y por ejemplo los músculos lisos del tracto gastrointestinal reciben una doble inervación. Los axones parasimpáticos contraen los músculos lisos del tracto gastrointestinal, lo que favorece la movilidad intestinal y por tanto la digestión, mientras que la

estimulación simpática la inhibe. (Al revés en el corazón). Algunas funciones que están bajo control del SNA requieren de la acción complementaria y coordinada de ambas divisiones. La regulación del tamaño de la pupila es una de ellas. El tamaño esta controlado mediante las acciones que las divisiones simpática y parasimpática ejercen sobre los músculos. La actividad simpática provoca la contracción pupilar. La inervación autónoma que recibe hace que los estímulos que activan el sistema tengan consecuencias sobre su tamaño. (Sobresalto, la pupila se dilata). Otro Ej. De coordinación de la actividad simpática-parasimpática es el control neural del la respuesta sexual masculina (cuadro 23.7)