

SIMPOSIO ACERCA DE LA ORGANIZACION
FUNCIONAL DEL SISTEMA NERVIOSO PARA
LA PERCEPCION SENSORIAL

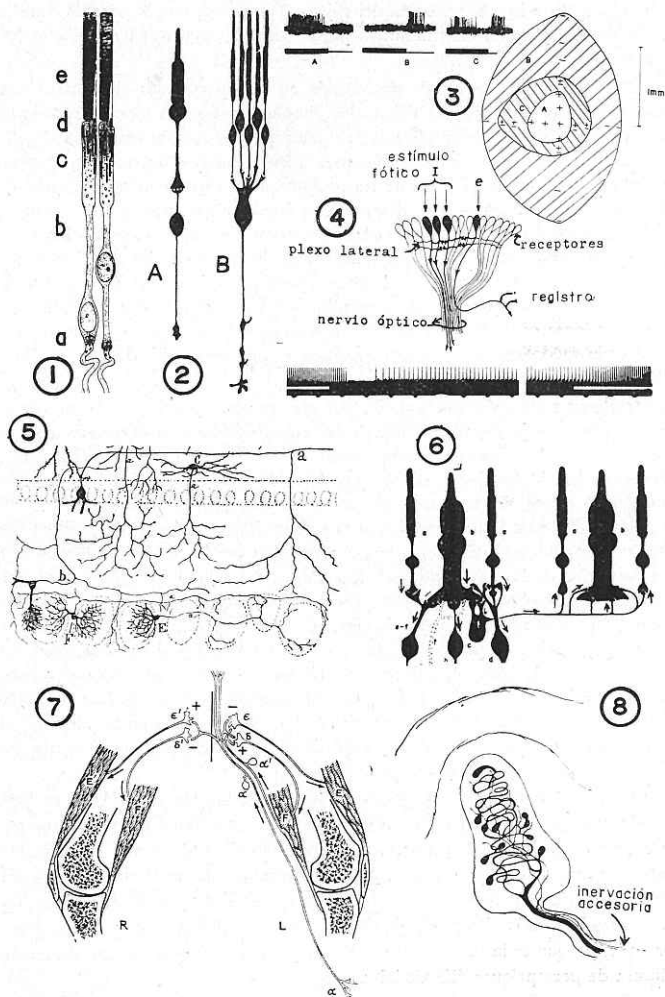
4

ASPECTOS FUNDAMENTALES DE LA ORGANIZACION
FUNCIONAL

DR. CARLOS ALCOGER CUARÓN

Los cambios que ocurren en el complicado sistema energético del medio ambiente (los estímulos), dan lugar en los organismos animales, a situaciones de la mayor trascendencia. Pueden desencadenar actividades nerviosas diferentes y, en consecuencia, producir variaciones en la conducta: la presión ocasionada por un objeto romo contra el pulpejo de la pata de un gato, puede dar lugar a un reflejo de apoyo; en tanto que la misma fuerza, concentrada sobre un área más reducida de la misma región, despierta una reacción protectora, el reflejo flexor. Se comprende por lo mismo, que este resultado haya intrigado y llevado a averiguar por qué un estímulo, con ser aplicado de manera diferente, en un caso activa los músculos extensores y en el otro a los flexores. Es evidente que la organización del sistema nervioso contribuye a tales resultados, cuya importancia

FIG. 1. Bastones retinianos. *a* Sinapsis, *b* Fibras del bastón, *c* Segmento proximal, *d* Tallo ciliar, *e* Segmento distal. (Tomado de Miller¹). FIG. 2. Unidades sensoriales. A de un solo receptor, B de varios receptores. FIG. 3. Esquema de un campo sensorial. En la parte superior: Registro de la estimulación de sus diversas porciones. A, descarga inicial por estimulación del área central (*On*). B, descarga final (*off*), por estimulación del área periférica. C descarga inicial-final (*on-off*), por estimulación del área intermedia. (Modificado de Kuffler²). FIG. 4. Esquema de la inhibición de la descarga del receptor fótico *e*, producida por la estimulación del grupo de receptores *i*. (Según Hartline y cols.³). FIG. 5. Fibra recurrente "*a*", que se desprende del axón de una célula mitral en el bulbo olfatorio. (Tomado de Cajal⁴). FIG. 6. Disposición retiniana en la cual las células horizontales *C*, establecen comunicaciones entre los bastones "*b*". (Modificado de Polyak⁵). FIG. 7. Esquema del principio de la inervación recíproca. (Según Sherrington⁶). FIG. 8. Inervación eferente de una terminación encapsulada.



es indudable para la sobrevivencia del sujeto. Tan es así, que la pérdida o disminución de la capacidad discriminativa puede conducir a graves lesiones e incluso la muerte.

La discriminación sensorial, considerada en su aspecto más elemental, o sea como capacidad para percibir diferencias, implica problemas menos serios cuando se refiere a modalidades sensoriales diferentes, puesto que cada una de ellas se realiza por medio de sistemas aferentes más o menos diferenciados, es decir, mediante la activación selectiva de los receptores correspondientes, por estímulos adecuados; este primer proceso desencadena impulsos aferentes que se propagan por la vía sensitiva específica; las conexiones centrales con diversos núcleos, activan circuitos neuronales diferentes, relacionados bien sea con las reacciones emocionales que acompañan a veces el proceso perceptivo, bien con las modificaciones impresas por los procesos del aprendizaje (según se ha visto previamente), las proyecciones centrales, por último, se sistematizan estrictamente, de manera que a cada modalidad corresponden sitios muy precisos de localización talámica y cortical.

Problemas serios, muchos todavía por ser resueltos por la fisiología, son los que se refieren a la discriminación de las submodalidades o características que tienen lugar en la misma modalidad sensorial; esto es, a la diferenciación de los colores y a la discriminación de dos puntos en la sensibilidad visual; a la discriminación de tonos, de intervalos, de timbre y a los diversos umbrales diferenciales en la auditiva; a la topognosia y a la diferenciación entre tacto, presión, frío, calor y dolor en la cutánea; y, como problemas generales, los referentes a la discriminación de la intensidad, y de la localización, a la adaptación y otros más. Resolver tales problemas, es de la mayor importancia para el clínico, para el psicólogo, para el fisiólogo. Para el primero, por la utilidad que sus datos le proporcionan para la exploración de aparatos y sistemas; para el segundo, por constituir su estudio la base para el análisis del proceso cognositivo; para el tercero, por implicar el conocimiento de los más interesantes circuitos que han permitido construir modelos, tales como los cerebros electrónicos y una gran cantidad de servomecanismos; para el último, porque le permiten llegar a conclusiones amplias, trascendentes y de carácter general.

Si bien casi todos los procesos discriminativos a que me referiré tienen lugar en todas y cada una de las modalidades sensoriales, me ocuparé sin embargo preferentemente de la visual, primero, por ser esa modalidad la que ha sido estudiada con mayor detalle; segundo, porque acerca de ella, existen los datos experimentales mejor cuantificados; y tercero, porque es la forma de sensibilidad que ha alcanzado el más alto grado de desarrollo en los primates y en el hombre y, por ende, porque es la modalidad en que es posible distinguir la mayor variedad y finura de percepciones diferenciales.

Los aspectos fundamentales de la discriminación dependen, en primer lugar, de la organización de los sistemas aferentes y no sólo de la activación exclusiva de los receptores correspondientes, como lo postulara la ley de la energía específica. Los problemas neurofisiológicos de la discriminación estarían casi totalmente resueltos, si cada percepción fuera iniciada en un tipo especial de receptor; es decir, si cada forma de la energía resultara adecuada para cada uno de los receptores descritos. Existen sin embargo, serias dificultades para poder aceptar esa afirmación: ante todo, porque nunca se ha demostrado tal correspondencia; antes bien, por el contrario, como ocurre en ciertas regiones cutáneas (como el lóbulo de la oreja) y en mucosas (como la conjuntiva) un solo tipo de receptor es capaz de originar diversas modalidades de sensación, como son las de tacto, presión, temperatura y dolor. Varias características discriminables, por otra parte, como son las de la percepción de colores, de olores y sabores, son originadas, en cada caso, por receptores únicos (conos, células del epitelio olfatorio y receptores gustativos, respectivamente). No obstante, fue este punto de vista el que sirvió para elaborar las primeras teorías de la discriminación. Helmholtz, de acuerdo con ello, suponía la existencia de un receptor retiniano especial, para la percepción de cada color fundamental. En igual forma, se ha asignado a los corpúsculos de Krause y de Ruffini, el papel de ser el punto de partida de las sensaciones térmicas de frío y de calor, respectivamente.

No existen pruebas directas, en el caso de la gran variedad de receptores diferenciados de la piel, que permitan dilucidar el problema de su posible especificidad; tampoco existe evidencia acerca de los procesos involucrados en la discriminación efectuada por medio de poblaciones homogéneas de receptores. Es, sin embargo, evidente que todo proceso discriminativo se inicia de manera alguna, a nivel de los receptores y, por lo mismo, conviene empezar por considerar el papel desempeñado por tales estructuras. Es indudable que cada receptor es más fácil y adecuadamente estimulado por una forma determinada de energía. Tratándose de los bastones retinianos,¹ su arreglo estructural (Figura 1) los hace capaces de responder a un solo cuanto de energía luminosa; es admirable que estímulo tan exiguo, al producir pequeños cambios fotoquímicos, a nivel de cada estrato, determine un efecto de fotomultiplicación, del que resultará una respuesta eléctrica suficientemente grande para desencadenar un impulso propagado en la vía visual. Para poner de manifiesto el alto grado de adecuación que tiene el estímulo fótico, basta compararlo con otro cualquiera, la compresión mecánica del globo ocular; ésta, para producir el mismo efecto de sensación luminosa, tiene que ser de intensidad varios millones de veces mayor. En la estimulación de la cóclea, la isquemia, como es sabido, origina sensaciones acústicas, e indica que los cambios químicos también son capaces de estimular receptores cuyo estímulo adecuado es mecánico.

Coopera a ser más acentuado el carácter adecuado de los estímulos, la parti-

cipación de ciertos arreglos calificados de parasensoriales, ya mencionados en las exposiciones anteriores, que amplifican o transforman la energía estimulante, como sucede con la transmisión ósea del oído medio,² con el aparato dióptrico ocular o con la disposición de los husos musculares, conectados en paralelo con relación a las fibras del músculo propiamente dicho.

Hay que insistir de modo muy especial en la importancia que tiene la organización periférica del sistema nervioso. En primer lugar, nos referiremos a las unidades sensoriales y a sus interrelaciones en las diferentes regiones corporales (Figura 2). Son unidades comparables por sus relaciones, a las que guardan entre sí las esferas operadas por las motoneuronas. Cada una comprende a una neurona sensitiva de primer orden, a todas sus ramificaciones y a los receptores que les dan origen. El área cubierta por cada una de ellas es considerada como su campo sensorial. Las dimensiones de los diversos campos son inversamente proporcionales a la capacidad discriminativa. En la región de la fóvea, cada campo está constituido por un solo receptor, en tanto que en la periferia de la retina en cada campo existen numerosos receptores. En otras palabras, con relación a la agudeza visual (caso particular de la discriminación de dos puntos), bastan para realizarla dos conos en la región de la fóvea y son precisos muchos más en las porciones periféricas de la retina. No menos importante es la superposición de campos³ que se combinan para dar respuestas con las características más variadas de la actividad receptora (Figura 3). En la piel, la estimulación de un punto activa no uno, sino varios campos, que en parte son activados en su porción periférica y en parte en la central. Es además sabido⁴ que la porción central de cada campo, responde al principio de la estimulación (respuesta *on*), en tanto que las porciones periféricas son activadas hacia el final del período estimulativo (respuesta *off*).

Los registros en los nervios sensoriales, realizados en fibra única, demuestran que cada una de estas unidades transmite señales según un código propio que, según se ha pensado, sería descifrado en el sistema nervioso central. El conjunto de los impulsos transmitidos por todas las fibras de un nervio, marcaría la pauta general para la discriminación sensorial. Hay bases para pensar que el código del mensaje en cada fibra, depende de la gama de sensibilidad de los receptores inervados por ella. Es muy de tomarse en cuenta además, que cada receptor está sujeto a influencias de los receptores vecinos,⁵ como se apreciará observando en la figura 4, de qué manera la estimulación de un foto-receptor (i) inhibe las respuestas del receptor vecino (e).

Se descubren arreglos análogos entre las neuronas de primero y segundo orden de las vías sensitivas.⁶ Así, v. gr.: las células mitrales que se comunican entre sí por medio de fibras recurrentes (Figura 5). En algunos órganos sensoriales, existen estructuras aparentemente especializadas para tal comunicación, como son las neuronas horizontales de la retina⁷ (Figura 6). Se ha demostrado

que las influencias de esta clase son de naturaleza inhibitoria, por lo que su papel funcional consistirá en contrastar los efectos de la estimulación producida en campos sensoriales vecinos, afinando con ello la discriminación.

Con relación a la organización central de las vías aferentes es razonable pensar que la discriminación sensorial obedece a principios de inervación recíproca, similares a los propuestos por Sherrington⁸ en relación a la organización motora (Figura 7). En favor de esta aseveración están, entre otros, los hechos experimentales publicados por Rosenzweig⁹ que demuestran la acción inhibitoria de las fibras cocleares sobre las neuronas de la oliva bulbar ipsilateral, concomitante a la influencia facilitadora contralateral.

Hasta hace pocos años era clásico pensar que los receptores, las neuronas de la vía aferente y las proyecciones centrales, eran caminos abiertos permanentemente a todas las señales originadas en los receptores; con lo cual, los sistemas sensoriales estarían a merced de todos los cambios energéticos ambientales. Sobre este punto han quedado presentadas algunas informaciones en el curso de este simposio, que ponen de manifiesto cómo las estructuras nerviosas centrales gobiernan la entrada de los impulsos aferentes, de acuerdo con las muy variables circunstancias del medio, en forma tal, que los ajustes de la percepción contribuyen a dar carácter de adecuación a la respuesta. En otras palabras, que la mayor o menor facilidad con que quedan abiertas las vías para la conducción de señales es variable. También quedó señalado el papel que desempeñan diversas estructuras centrales, en las modificaciones plásticas que tienen lugar en el sistema nervioso por el aprendizaje. Por efecto de ellas, los animales y el hombre adquieren capacidades discriminativas sorprendentes que hacen que los procesos orgánicos resulten todavía más adaptados a las cambiantes circunstancias del medio.

Conviene insistir en que las influencias centrífugas actúan sobre todos los niveles del sistema aferente, es decir, sobre los receptores, los arreglos parasensoriales y los diversos acúmulos neuronales, dispuestos a lo largo de la vía específica. Corresponden a esta categoría de influencias, las ejercidas por las fibras que descubrió Cajal⁶ en el sistema olfatorio a cuya función, relacionada con la reacción del despertar, hemos dedicado varios estudios;¹⁰ las que constituyen el haz olivo-coclear, descrito por Resmussen;¹¹ la inervación accesoria de las terminaciones encapsuladas (Figura 8); la influencia reguladora de las fibras motoras que inervan los músculos intrafusales;¹² las influencias del sistema nervioso autónomo sobre el iris, ya presentadas en este simposio, y las influencias simpática y adrenal que actúan sobre receptores y parareceptores, estudiadas por Heymans¹³ en el seno carotídeo, por Lowenstein¹⁴ en el corpúsculo de Pacini y en los mecanoreceptores cutáneos y por nosotros en los receptores olfatorios.¹⁵

La influencia humoral sobre las estructuras sensoriales, permite proponer una explicación acerca de la manera como el organismo regula la percepción, durante ciertas reacciones emocionales: sabido es que en circunstancias tales como el so-

bresalto, por una estimulación intensa, la reacción de alerta y otras, hay hiperactividad del sistema simpático adrenal, que hace aumentar la capacidad del individuo para reaccionar ante los estímulos. Por ello, W.B. Cannon consideró a dicho sistema como operante esencial en las situaciones de emergencia. El aumento de la actividad perceptual, demostrado electrofisiológicamente por potenciación de la respuesta de los receptores, sería la causa de la deshabitación por extraestimulación (aumento transitorio en la magnitud de los potenciales provocados de la vía específica). Esta explicación ha quedado reforzada por la demostración de que la adrenalina también ejerce acción potenciadora sobre varias estructuras centrales,¹⁶ relacionadas con la reacción del despertar, como ciertas áreas corticales y algunas formaciones grises centrales (como la reticular mesencefálica). Puede pues pensarse, que el sistema simpático-adrenal potencia la actividad perceptora, por acción directa sobre cada una de las estructuras que participan en la percepción sensorial.

Quede como conclusión general, que espero que los contribuyentes de este simposio, hayamos logrado exponer y dejar realzada ante ustedes, que la percepción sensorial es el resultado de la intervención de todas las partes integrantes de los sistemas sensoriales: receptores, arreglos parasensoriales, unidades y campos, organización de las vías aferentes y estructuras nerviosas centrales.

BIBLIOGRAFIA

1. Miller, W.H.: *Scient. Amer.*, 205:3, 1961.
2. Stevens, S.S., y Davis, H.: *Hearing: Its psychology and Physiol.* J. Wiley & Sons, Inc., 1938.
3. Adrian, E.D.: *The mechanism of nervous action.* Oxford University Press, 1932.
4. Kuffler, S.W.: *J. Neurophysiol.*, 16:37, 1953.
5. Hartline, H.K.; Wagner, H.G., y Rattliff, F. J.: *Gen. Physiol.*, 39:651, 1956.
6. Ramón y Cajal, S.: *Studies on the cerebral cortex*, Lloyd-Luke, Ltd, 1955.
7. Polyak, S.: *The vertebrate visual system.* The University of Chicago Press, 1956.
8. Sherrington, Ch.: *The integrative action of the nervous system*, Cambridge University Press, 1952.
9. Rosensweig, M.R.: *J. Comp. & Physiol. Psychol.*, 47:4, 269-76, 1954.
10. Lavin, A.; Alcocer-Cuarón, C., y Hernández Peón, H.: *Centrifugal arousal in the olfactory bulbe.* Science, 129:3345, 332-33, 1959.
11. Rasmussen, G.L.: *J. Comp. Neurol.* 99:61, 1953.
12. Hunt, C.C., y Kuffler, S.: *J. Physiol.*, 113:283, 1951.
13. Heymans, C., y Neil, E.: *Reflexogenic Areas of the Cardiovascular System.* J. Churchill, L.T.D. London, 1958.
14. Loewenstein, W.R.: *J. Physiol.*, 137:40, 1956.
15. Alcocer, C.; Eckhaus, E., y Villaseñor, C.: *Acta Physiol. Latin Amer.*, 9:145, 1959.
16. Bonvallet, M.; Dell, M., y Huguelin, A.: *J. Physiol. (Par.)* 46:262, 1954.