

LA REGULACION CENTRIFUGA DE LOS RECEPTORES SENSORIALES¹

DRES. CARLOS ALCOCER-CUARÓN^{2, 3} Y HUGO ARÉCHIGA³

Los datos que se presentan parecen suficientes para afirmar que los receptores sensoriales se encuentran sometidos en todo momento a influencias moduladoras de diversos orígenes, siendo las principales, los propios receptores vecinos, las neuronas aferentes de la misma vía, diversas neuronas asociativas y motoras que relacionan un grupo de receptores con otros de la misma modalidad sensorial y aún de otras modalidades sensoriales, lo que contribuye a la producción de complejas integraciones neurales. El sistema nervioso influye sobre la actividad receptora, no sólo mediante fibras centrífugas directas, sino también por la secreción de glándulas exocrinas y endocrinas que actúan directamente sobre las células receptoras. Se subraya que el aparato neuroefector aferente está constituido por el receptor y su parareceptor específico, que responden sinérgicamente a los mensajes centrífugos. (GAC. MÉD. MÉX. 98: 379, 1968.)

EL CONOCIMIENTO de las diversas modalidades que adopta la regulación de las funciones biológicas, aunado a la aplicación de los principios de la cibernética al estudio del funcionamiento de los seres vivos,¹ han producido en el último cuarto de siglo, una verdadera revolución en nuestros conceptos sobre la organización funcional del sistema nervioso. Así, la imagen clásica del arco reflejo (Fig. 1 A), en la cual un receptor capta las variaciones del medio ambiente y las transmite a una neurona



FIG. 1. MODELO CLÁSICO DEL ARCO REFLEJO. B. ESQUEMA QUE INCLUYE LAS COMUNICACIONES RECÍPROCAS QUE SE ESTABLECEN ENTRE LOS ELEMENTOS QUE INTEGRAN EL ARCO REFLEJO.

central, que a su vez integra la respuesta que luego será ejecutada por el efector, ha cedido paso a un nuevo modelo, en el que las estructuras integradoras, además de elaborar las órdenes que serán ejecutadas por los efectores, reciben

¹ Trabajo presentado en la sesión ordinaria del 19 de julio de 1967.

² Académico numerario.

³ Facultad de Medicina, Universidad Nacional Autónoma de México.

la información sobre el cumplimiento de dicha orden; así, la última etapa del mensaje centrífugo, o sea la activación del efector, es detectada por un propioceptor, enclavado en el seno de la célula efectora (Fig. 1 B) o en contacto externo con ella. Esta información es básica para determinar el sesgo que tomarán los siguientes mensajes eferentes.

Recientemente además, ha venido cobrando importancia otro aspecto de estas funciones de autorregulación neural, y según el cual, el sistema nervioso es capaz de controlar la cantidad de información que le llega de los diversos receptores, tanto los situados en contacto con el medio externo como los que captan las variaciones del medio interno. Así, se ha llegado a afirmar que el mensaje aferente suscitado por un estímulo, es la resultante de la compleja interacción del propio estímulo, con un fondo de actividad basal del sistema nervioso.² Los antecedentes de este postulado, provienen de diversas fuentes; a continuación revisaremos someramente los de mayor importancia:

Antecedentes

Desde fines del siglo pasado, la histología dio bases para establecer que los centros nerviosos influyen sobre la actividad de las células sensitivas periféricas, al describirse en diversas especies la presencia de fibras nerviosas centrífugas, algunas de las cuales fueron seguidas hasta los receptores mismos. Tal es el caso de las fibras encontradas por Cajal en el oído y en la

retina;³ estas últimas ya tratadas por nosotros en un trabajo anterior en esta misma Academia.⁴ Estudios ulteriores a lo largo de los últimos 50 años, han corroborado los datos clásicos y han multiplicado el número de ejemplos de estas vías, como se verá más adelante. La microscopía electrónica ha enriquecido la contribución histológica, al permitir la identificación de sinapsis neuroreceptoras. La histoquímica en cambio, no ha rendido los frutos que de ella se esperan, ignorándose aún la naturaleza química de los mediadores en las diversas sinapsis neuroreceptoras.

La contribución que la morfología ofrece a la solución de este problema puede resumirse en la siguiente expresión de Livingstone:⁵ "Casi todos los sistemas sensitivos presentan fibras eferentes del neuroeje a los órganos receptores". Por otra parte, los estudios conductuales llevan a suponer que en alguna forma el sistema nervioso central es capaz de seleccionar, durante los fenómenos de atención y aprendizaje, la información que le llega del medio externo.

La contribución de la electrofisiología al conocimiento de estas funciones ha sido fundamental y se sabe con certeza que los mensajes aferentes son modificados muy importantemente a lo largo de las vías específicas.^{5, 6} En el presente trabajo analizaremos sólo aquellas influencias moduladoras que se ejercen sobre los receptores sensoriales, dejando aparte la ya copiosa bibliografía sobre la regulación aferente a niveles superiores a la primera sinapsis.

Mecanismos de facilitación e inhibición de los receptores sensoriales

Efectos inhibitorios

Hartline y cols.⁷ demostraron en *Limulus polyphemus*, que la estimulación de un receptor visual inhibe la actividad de los receptores vecinos, fenómeno que calificaron de *inhibición lateral*. Ulteriormente, se comprobó⁸ que dicha inhibición es tanto más intensa cuanto mayor es la proximidad entre el receptor inhibido y su inhibidor, e incluso se ha descrito un mecanismo de desinhibición de un receptor por estimulación de otro distante, ya que, como puede apreciarse en la figura 2, al ser

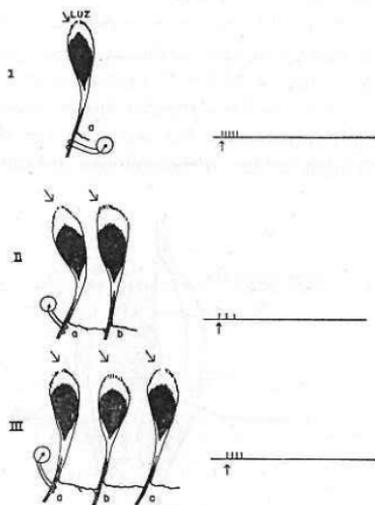


FIG. 2 INHIBICIÓN LATERAL EN EL LIMULUS. I RESPUESTA CONTROL DE UN FOTORRECEPTOR, II INHIBICIÓN DE *a* POR *b* III INHIBICIÓN DE *b* POR *a* CON DESINHIBICIÓN CONSECUTIVA DE *a*

estimulado *c*, inhibe al receptor *b*, quedando entonces el receptor *a* libre de la inhibición ejercida por *b*.

La inhibición lateral ha sido compro-

badada también en fotorreceptores de otros invertebrados,⁹ en células retinianas superiores a la primera sinapsis¹⁰ y en receptores de otras modalidades sensoriales, como es la audición, en la que Galambos y Davis¹¹ describieron que la estimulación de los receptores de un segmento coclear, por medio de un tono puro, es capaz de inhibir la actividad espontánea o la respuesta de los receptores correspondientes a segmentos vecinos; dado que este fenómeno persiste después de seccionar el nervio auditivo y aún de paralizar los músculos del oído medio, lo atribuyeron a influencias entre receptores vecinos, a través de las fibras espirales de la colea, descritas por Cajal y cuyo papel funcional había permanecido en la obscuridad. A la luz de los mencionados trabajos de Hartline y cols.⁷ parece muy posible que el mecanismo de este fenómeno sea la inhibición lateral. En mecanorreceptores cutáneos,¹² en receptores olfatorios¹³ y en los gustativos, ha sido descrita la inhibición de unos, concurrente con la excitación de otros, pero no hay pruebas suficientes de que exista una relación de causa a efecto entre ambas respuestas y aún cabe la posibilidad de que en algunos casos, tal fenómeno dependa de la interacción simultánea del estímulo con los receptores. Otra forma de inhibición de receptores sensoriales es la descrita por Kuffler y Eyzaguirre¹⁴ en las neuronas tensorreceptoras del acocil. Estos autores demostraron que una de las fibras eferentes que llega a dichos receptores, establece múltiples sinapsis axodendríticas y que al ser estimulada, inhibe la

respuesta normal del tensorreceptor, producida por el estiramiento del músculo. Mientras mayor es la frecuencia con que se estimula, más intensa es la inhibición resultante.

Al analizar el mecanismo de esta acción, se encontró que la inhibición es tanto más acusada cuanto mayor es la excitación previa del receptor y parece tratarse de un fenómeno repolarizante, que fija la magnitud del potencial de membrana en su valor de reposo, independientemente del grado de despolarización en que se encuentre. Por otra parte, se presenta aumento de la conductancia en las dendritas, con lo cual disminuye la amplitud de la despolarización local, capaz de alcanzar el umbral de descarga del receptor. Ambos efectos son reproducibles por aplicación tóxica de ácido gama aminobutírico (GABA) por lo que se ha sugerido que dicha sustancia puede ser el mediador químico en esta sinapsis inhibitoria;¹⁵ sin embargo, esta hipótesis aún no ha sido confirmada plenamente. En el caso de la inhibición lateral de *Limulus*, Tomita¹⁶ ha descrito también una acción repolarizante y un aumento en la conductancia de la membrana, suscitados durante la inhibición.

Un mecanismo distinto a los dos mencionados, pero que también causa inhibición, es el que se ha descrito en las fibras aferentes primarias, a su llegada a la médula espinal. En este caso, la acción inhibitoria consiste en una despolarización sostenida que, en última instancia, disminuye la cantidad del mediador químico liberado en la sinapsis, y que por tanto, reduce la respues-

ta postsináptica. Este mecanismo, aunque no corresponde propiamente al receptor, ha sido incluido en este trabajo por actuar sobre una estructura previa a la primera sinapsis de la vía sensorial.

Efectos facilitadores

En 1951, Hunt y Kuffler¹⁷ demostraron que la estimulación eléctrica de las fibras gama raquídeas produce aumento en la actividad eléctrica de los husos musculares. Comprobaron que la magnitud de dicha facilitación es proporcional a la frecuencia de estimulación y que el receptor es tanto más sensible a la facilitación, cuanto más distendido se halle.

El análisis de este fenómeno, puso de manifiesto que las fibras gama, como se indica en la fig. 3, provocan la contracción de las delgadas fibras musculares intrafusaes, las que a su vez distienden a las terminaciones tensorre-

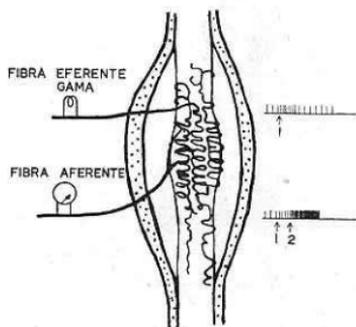


FIG. 3 ESQUEMA DE UN HUSO MUSCULAR INERVADO POR FIBRAS EFERENTES GAMA QUE ESTIMULAN A LOS MUSCULOS INTRAFUSALES, LOS QUE A SU VEZ, DISTIENDEN A LOS TENSORRECEPTORES. 1-DISTIENSION DEL HUSO MUSCULAR 2-ESTIMULACION DE LA FIBRA EFERENTE GAMA

ceptoras; es decir, se trata de un fenómeno centrífugo indirecto.

Otro tipo de facilitación fue el descrito por Loewenstein¹⁸ en la piel de la rana, al demostrar que la estimulación de las fibras simpáticas que la inervan, causa aumento de la actividad espontánea en los mecanorreceptores cutáneos y disminución de su umbral a los estímulos mecánicos. Este efecto fue reproducible por aplicación tópica de adrenalina en la cara interna de la piel. Además, Loewenstein y Altamirano Orrego¹⁹ comprobaron una acción análoga en el corpúsculo de Pacini, consistente en aumento de la amplitud del potencial generador y disminución del umbral a la estimulación mecánica, después de aplicar tópicamente adrenalina. Esta influencia facilitadora simpático-adrenal sobre los receptores sensoriales, ha sido comprobada luego en los receptores gustativos, por Kimura²⁰ y por Chernetski,²¹ en los olfatorios por Beidler²² y por nosotros.¹² Hunt²³ encontró en los husos musculares que la estimulación de sus fibras simpáticas causa aumento inicial de la actividad eléctrica, seguido por disminución hasta cifras aún inferiores al valor basal. El umbral a la distensión, primero disminuye y luego aumenta. Tales efectos no parecen ser vasomotores y son reproducibles por inyección intravenosa de adrenalina. Resultados similares han sido publicados por Paintal²⁴ y por Alfred y cols.,²⁵ aunque estos últimos autores incluyen en su explicación de los efectos adrenérgicos, a la vasoconstricción consecutiva a la inyección de adrenalina. El mecanismo de esta acción

no es de ninguna manera claro y cabe la posibilidad de que tampoco sea único, sino que concurren influencias directas sobre la membrana receptora, algunas de naturaleza facilitatoria y otras inhibitorias, e influencias indirectas sobre estructuras vecinas, que luego trataremos a propósito de parareceptores como fue sugerido por Loewenstein,¹⁸ quien propuso que en la potenciación adrenérgica de los mecanorreceptores cutáneos, participa un aumento en la tensión de la piel; Beidler,²² por otra parte explicó el aumento de la actividad eléctrica del nervio olfatorio, producido por estimulación de las fibras simpáticas nasales, como debido a la vasoconstricción nasal, que causa un aumento de la cantidad de aire que llega hasta los receptores olfatorios. La acción simpático-adrenal sobre la pupila y sobre la retina, estudiada por nosotros⁴ es otro buen ejemplo de este tipo de facilitación. Pero aún existen muchos problemas en la interpretación de los fenómenos de facilitación e inhibición centrífugas sobre receptores sensoriales. Así, Fex ha descrito,²⁶ que la estimulación del haz olivococlear causa simultáneamente, disminución de la actividad eléctrica en el nervio auditivo y aumento de la amplitud de la microfónica coclear.

Niveles de integración de las influencias centrífugas

Son muy variadas las actividades fisiológicas en las que se manifiestan los fenómenos de facilitación y de inhibición de los receptores sensoriales. Además, las células que los facilitan o in-

hiben pueden ser otros receptores vecinos a ellos, o bien ser neuronas muy distantes. Los niveles de integración de dichas influencias, así como su significación funcional, pueden agruparse de la siguiente manera:

Influencias entre receptores vecinos

El fenómeno ya citado de la inhibición lateral en el ojo del *Limulus*, ha sido relacionado con la percepción de contrastes,⁸ lo cual resulta muy verosímil, ya que si un receptor, además de enviar sus mensajes a los centros nerviosos, inhibe a sus vecinos, la información que transmita será recibida con mayor nitidez por las estructuras centrales. En los vertebrados, con su mayor riqueza en neuronas asociativas y su tendencia a la centralización, ya no parecen ocurrir influencias directas entre receptores, sino que éstas se ejercen a través de neuronas intermedias, como es el caso de las células horizontales de la retina; en la Fig. 4 puede apreciarse a una de ellas, unida por sus dendritas a unos receptores y por las ramificaciones de su axón a otro grupo de receptores. Sin embargo, Sjöstrand²⁷ ha descrito contactos directos entre receptores vecinos de la retina del conejo, y Nilson,²⁸ comunicaciones similares en la retina de la rana, lo cual sugiere la posibilidad de que opere un mecanismo análogo al descrito en los invertebrados. Las posibles interacciones de los receptores gustativos²⁹ y de los olfatorios¹³ ya mencionados son ejemplos de este mismo fenómeno. Asimismo, las exuberantes ramificaciones de las fibras sensitivas cutáneas estudia-

das por Wedell³⁰ inducen a suponer que en los abundantes plexos que forman, ocurran fenómenos como los descritos en este apartado.

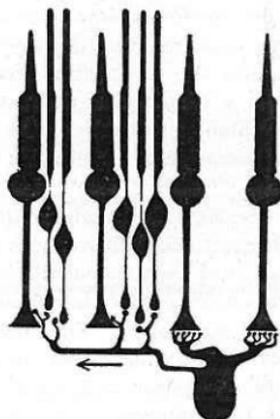


FIG. 4 CONEXIÓN ENTRE RECEPTORES A TRAVÉS DE CÉLULAS HORIZONTALES.

COMBINADO DE POLYAK(44) Y DE CAJAL(45)

Influencia de la neurona aferente de segundo orden, sobre la actividad de la neurona de primer orden

Este tipo de gobierno de la entrada de información al sistema nervioso central, puede ser ejemplificado por un circuito como el que se ilustra en la fig. 5 donde la llegada de un mensaje de la primera neurona, hace que en la segunda se origine otro, que, por medio de la fibra recurrente inhibe a la presináptica. Este fenómeno ha despertado gran interés y ha dado base a la teoría de Melzack y Wall³¹ sobre la percepción del dolor. Aunque estos autores sitúan el origen de la inhibición en las

pequeñas células de las sustancias gelatinosas, y no directamente en las células sensitivas del asta posterior, suponen que éstas intervienen como generadoras de los estímulos que ocasionan la activación de las células inhibitorias. Es decir, el dispositivo sería, como se ilus-

san a las capas plexiformes y aún a la glomerular, que es donde ocurre la primera sinapsis de la vía. Otra manera de influir la segunda neurona sobre la primera, podría ser a través de células centrífugas, como parece ocurrir en la retina, donde Polyak³² describió células bipolares con prolongaciones eferentes, razón por la que las denominó *células bipolares centrífugas*, que reciben fibras no sólo de las células centripetas retinianas, sino de regiones alejadas a los receptores. Estas células son, hasta ahora, la única comunicación neural posible entre las fibras centrífugas retinianas y los receptores.

Influencia de neuronas de orden superior sobre los receptores sensoriales

En la modulación de los receptores participan de modo fundamental los niveles superiores de integración nerviosa; así, en invertebrados, se ha descrito³³ que la supresión de las células ganglionares retinianas, modifica importantemente la actividad de los fotorreceptores; en los vertebrados, está demostrado que la actividad de los husos musculares es modificada por estimulación de la corteza motora,³⁴ estructuras subcorticales como el globo pálido, el núcleo caudado, el cerebelo, el hipotálamo, la formación reticular mesencefálica, la formación reticular bulbar, etc.^{35, 36} Las modificaciones son de naturaleza excitatoria o inhibitoria, y su mecanismo de acción parece ser indirecto, a través del sistema eferente gamma, que actuaría así como vía final común de las influencias centrífugas

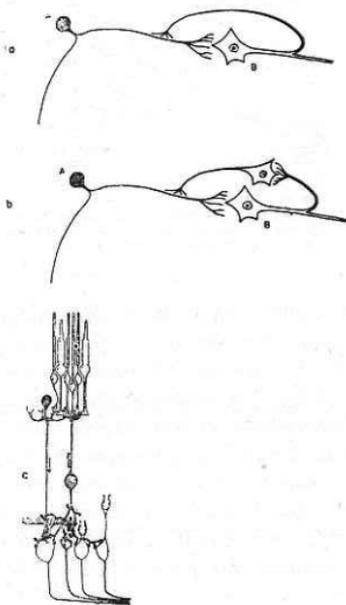


FIG. 5 INFLUENCIAS RECURRENTES SOBRE RECEPTORES a) DIRECTAS DE LA PRIMERA NEURONA POSTSINÁPTICA b) INDIRECTAS A TRAVÉS DE INTERNEURONAS c) DIRECTAS DE NEURONAS EFERENTES.

tra en la fig. 5-b, indirecto, a través de una interneurona. En otras modalidades sensoriales, hay datos histológicos que sugieren un fenómeno de esta naturaleza; así, los estudiados de Cajal en el bulbo olfatorio³ demuestran la presencia de fibras recurrentes de las células mitrales (2ª neurona) que regre-

sobre los husos musculares. En general, puede afirmarse que los receptores participan en los procesos generales de regulación de la transmisión aferente, sinérgicamente a como lo hacen el resto de los elementos en cada una de las vías sensitivas, en las que cada elemento parece influir sobre la actividad del precedente, sin que por ahora haya suficientes datos para evaluar la importancia de esta participación; sin embargo, al considerar la unidad receptor-parareceptor, como se analizará más adelante, resulta que sí constituyen una importante válvula en la entrada de impulsos al sistema nervioso.

Influencia de receptores sobre receptores, a través de circuitos polisinápticos

En invertebrados se han descrito conexiones directas entre fotorreceptores de un ojo con los del ojo contralateral, y aún interneuronas que reciben fibras de un determinado grupo de receptores; por ejemplo, en el acocil, existen neuronas que reciben fibras de los mecanorreceptores táctiles y envían a su vez, fibras eferentes a los receptores visuales.³⁷ En los vertebrados, las influencias de un grupo de receptores sobre los del órgano sensitivo contralateral parecen realizarse a través de neuronas asociativas; así, Fex,²⁶ ha demostrado que los receptores de una cóclea son capaces de activar neuronas en la oliva, que inhiben a los receptores cocleares contralaterales (fig. 6), e incluso llegan a recibir, reflejada, su propia influencia inhibitoria.

Influencias autorreguladoras a través de parareceptores

Se trata aquí también de un mecanismo polisináptico que, dadas las características funcionales de los parareceptores, como veremos luego, resulta muy variado en sus posibilidades. Antes de empezar, sin embargo, conviene des-

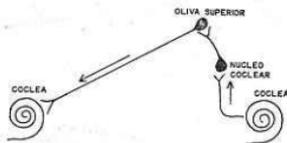


FIG. 6 LA ESTIMULACION DE RECEPTORES EN LA COCLEA CAUSA LA ACTIVACION DE NEURONAS EN LA OLIVA SUPERIOR, QUE INHIBEN A LOS RECEPTORES HOMOLOGOS CONTRALATERALES.

MODIFICADO DE FEX (26)

tacar, aunque sea de modo muy sucinto, lo que entendemos por parareceptor: En el curso de su evolución filogénica, al lado de las células sensitivas, se ha desarrollado un conjunto de estructuras no neurales que forman con ellas lo que conocemos como órganos sensoriales y cuya función es la de coadyuvar a la actividad específica de los elementos sensitivos. Su participación reviste caracteres diferentes en cada modalidad sensitiva. Sin embargo, es posible establecer algunos principios generales, aplicables a los diversos parareceptores.

Regulación de la intensidad de los estímulos que llegan a los receptores

Una función muy característica de los parareceptores, es la de participar en reacciones corporales que tienden a aumentar o disminuir la estimulación de

los receptores; algunas de estas reacciones son de naturaleza voluntaria, otras son reflejas. Así, en el reflejo de orientación descrito por Pavlov,³⁸ en el cual un animal explora su medio ambiente, se presentan, entre otros fenómenos: husmeo acompañado de dilatación de las aletas nasales, lo que aumenta la corriente de aire que llega a los receptores olfatorios; erección y movimientos orientados de las orejas cuyo resultado es la localización del sitio de origen de estímulos sonoros y movimientos de los ojos, que cubren el campo visual. En otras circunstancias, como en el caso del ojo durante la adaptación a la obscuridad, la sensibilidad de los fotorreceptores a la luz aumenta considerablemente.³⁹ En el vertebrado se suma a este fenómeno la acción pupilar, ya que la midriasis concurrente causa aumento de la incidencia de luz sobre la retina. Así, Fernández Guardiola y cols.⁴⁰ han demostrado que la actividad eléctrica retiniana, evaluada por la amplitud de la onda *b* del electroretinograma y la del potencial evocado en el quiasma, es, dentro de ciertos límites, proporcional al diámetro pupilar. El mecanismo contrario, es decir, la reducción de la intensidad del estímulo que llega a los receptores, se presenta también en circunstancias, reflejas unas y voluntarias otras; así, cuando la intensidad de la luz que incide sobre la retina es muy grande, sobreviene miosis refleja, que protege al ojo del exceso de estimulación. En el caso del oído, cuando aumenta excesivamente la intensidad de los sonidos de baja frecuencia, sobreviene una contracción refleja de los músculos tensor del tímpano y estapedio, que

aumentan la rigidez de las estructuras vibrátiles del oído medio, limitando así la amplitud de las vibraciones conducidas a los receptores auditivos. Estos reflejos protectores despertados por los estímulos intensos, son equivalentes a los reflejos flexores que, por alejar el miembro estimulado del agente nocivo, suprimen la llegada de estímulos a los receptores algógenos. Al igual que el aumento, la disminución de entrada de estímulos es regulable voluntariamente por mecanismos parareceptores, de lo cual son ejemplos evidentes la oclusión de los párpados y de los labios al impedir la estimulación, respectivamente, de los receptores visuales y gustativos. En forma parecida, los parareceptores participan activamente en otros procesos reguladores de la intensidad con que son estimulados los receptores. Por ejemplo, Fernández Guardiola y cols.⁴¹ demostraron que se produce miosis durante la habituación visual, fenómeno caracterizado por la reducción en la amplitud de los potenciales evocados en la vía aferente específica. Demostraron igualmente que en ausencia de dicho proceso, resulta muy difícil y, en ocasiones imposible, producir habituación. Además se ha comprobado que la atención a estímulos⁴² trae aparejadas fluctuaciones altamente significativas en el diámetro pupilar, ya que cuando los estímulos son agradables se observa midriasis, en tanto que ante estímulos desagradables, sobreviene miosis. En la vía auditiva, por otra parte, Guzmán Flores y cols.⁴³ entre otros, han descrito la participación de los músculos del oído medio en la habituación, y Shimazu y

cols.³⁶ han comprobado el aumento de la actividad eléctrica de los husos musculares durante la reacción de despertar.

Amplificación y filtrado de las señales que llegan a los receptores

Si bien es innegable que la especificidad de las modalidades sensoriales es función de sus receptores, la participación del parareceptor no es de ninguna manera despreciable. En efecto, sabemos que la energía específica, capaz de estimular a los receptores, es filtrada de forma tal que resulta amplificada o desamplificada de acuerdo con sus características (frecuencia, intensidad, etcétera).

Así, en el oído, la energía mecánica del sonido resulta amplificada por el sistema parareceptor, en una proporción tan importante, que la destrucción del oído medio provoca una notable pérdida de audibilidad. La adaptación entre parareceptor y receptor es extraordinariamente fina; se ha calculado que para excitar un receptor auditivo basta con un desplazamiento infinitesimal de la membrana timpánica. Por otra parte, la frecuencia óptima de audibilidad, que en el hombre va de los 1500 a los 4000 cps, corresponde a la frecuencia óptima de vibración de los huesecillos del oído medio; coincidiendo además, con las frecuencias de emisión de la voz humana. En el caso del ojo se sabe que los párpados funcionan como filtros de radiaciones infrarrojas; por otra parte, los mecanismos de acomodación a la visión cercana y a la visión lejana, rigen las distancias ópti-

mas para la visión, lo que hace que quede fuera toda la información que se halle alejada del punto de enfoque. En el caso de la sensibilidad táctil, es bien conocido que el umbral aumenta después de rasurar la piel, ya que los receptores resultan mejor estimulados por el desplazamiento de los vellos en torno a su punto de inserción.

Estimulación de receptores por parareceptores

El ejemplo más claro de este mecanismo es, quizá, la acción de las fibras musculares intrafusales sobre la descarga de los husos musculares. Como se mencionó anteriormente, la influencia centrífuga de las fibras gama sobre la actividad de los husos, es secundaria a la contracción de las fibras intrafusales, las que, a su vez, estimulan a los receptores.

En otros casos, la estimulación se manifiesta de manera distinta, por ejemplo, disminuyendo la adaptación de los receptores; así, Beidler⁴⁴ ha descrito que los movimientos de la lengua prolongan la duración de la respuesta de los receptores gustativos, al transformar la estimulación constante, que causaría adaptación, en una serie repetida de estímulos. Otro ejemplo comprobado es la desadaptación visual debida a un micronistagmo,⁴⁵ que tiene por resultado que la incidencia de la luz sea constante sobre distintos receptores. De todos los ejemplos citados, puede inferirse que en la regulación centrífuga de los receptores sensoriales, la participación de los parareceptores alcanza gran importancia.

Influencias reguladoras de naturaleza humoral

Aunque mucho menos estudiadas que las influencias neurales directas, su participación ha sido comprobada en varias modalidades. Así, la sensibilidad a la adrenalina ya ha sido estudiada en los pararreceptores cutáneos,¹⁸ el corpúsculo de Pacini,¹⁹ los husos musculares^{25, 23, 24} los receptores olfatorios,¹² los tensorreceptores del seno carotídeo,⁴⁶ y algunos interreceptores, lo cual ha dado lugar a proponer que el sistema simpático-adrenal funciona coordinadamente en ciertas reacciones conductuales en las que aumenta la entrada de información al sistema nervioso y como se aprecia en la fig. 7, la respuesta a la adrenalina, es la activación sinérgica de receptor, parareceptor y los diversos niveles de integración aferente, en este caso ejemplificados por el ojo y la vía visual. En determinadas condiciones parece posible que la reacción sea opuesta, es decir, que la entrada de señales disminuya.

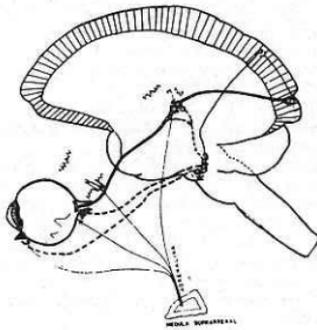


FIG. 7 LA ADRENALINA CAUSA SINERGICAMENTE MIDRIASIS, AUMENTO DE LA ACTIVIDAD ELECTRICA DE LA RETINA Y DE LA VIA VISUAL.

Otra influencia humoral es la de las hormonas sexuales, cuyo efecto facilitador de la actividad del receptor olfatorio hemos estudiado recientemente.

Se ha comprobado además, que la deficiencia en sal causa disminución del umbral gustativo a las sustancias saladas^{47, 48} y que la pancreatomecía

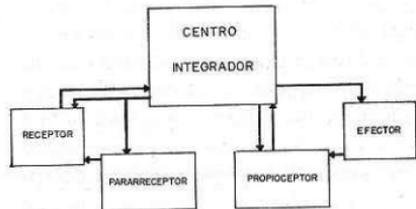


FIG. 8 MODELO INTEGRAL DEL CONTROL DE LOS RECEPTORES.

modifica la sensibilidad a las sustancias dulces. Además, existe relación entre los umbrales gustativos y la ingestión de alimentos.⁴⁹ Estos datos entre otros, inducen a suponer una influencia del medio interno sobre la percepción del medio externo. Sin embargo, el sustrato de estas influencias aún permanece desconocido; se ha pensado que pueda ser el receptor gustativo, aunque los experimentos realizados hasta ahora⁵⁰ han arrojado resultados negativos.

Otros agentes humorales, como el oxígeno y el bióxido de carbono, además de estimular de manera específica a algunos quimiorreceptores, parecen ejercer una influencia inespecífica sobre la excitabilidad de las neuronas sensitivas; así, Kerkut⁵¹ ha comprobado que la amplitud del potencial de membrana de las neuronas del ganglio visceral de *Aplysia* guarda relación directa con la concentración de O_2 e inversa con la

de CO₂. Además Svaetichin y cols.⁵² han demostrado que las células de Müller en la retina influyen sobre la actividad de las células sensitivas, lo que sugiere una influencia humoral entre células vecinas.

SUMMARY

The data presented seem to prove that sensorial receptors are subjected to modulating influences of various origins. The most important are the neighboring receptors, the afferent neurones of the same tract, diverse associative and motor neurones, relating one group of receptors with others of the same sensorial character, and even of other sensorial modalities. The nervous system influences the receptor activity, not only through direct centrifugal fibers, but also through the secretion of exocrine and endocrine glands, acting directly on the receptor cells. The afferent neuroeffector mechanism consists of a receptor and its specific parareceptor, responding in a synergistic way to centrifugal messages.

REFERENCIAS

- Wiener, N.: *Cybernetics*. New York. J. Wiley and Sons. 1948.
- Lashley, K. S.: *The problem of serial order in behavior*. En "Erebral mechanisms in behavior". *The Hixon Symposium*. Ed. por Jeffress, L. A., N. York, J. Wiley and Sons. 1951, p. 112.
- Ramón y Cajal, S.: *Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés*. Vol. I, p. 776 y vol. II, p. 324, París, Maloine, 1909.
- Alcoer, C., y Aréchiga, H.: *Procesos regulares de la actividad eléctrica de la retina*. GAC. MÉD. MÉX. 97: 1033, 1967.
- Livingstone, R.: *Central control of receptors and sensory transmission systems*. En "Handbook of Physiology", Ed. por Field, J. y cols. The American Physiological Society, 1959, Sec. I, Vol. I, p. 741.
- Hernández-Peón, R.: *Reticular mechanisms of sensory control*. En: "Sensory Communication". Ed. por Rosenblith, W. W. A. New York, J. Wiley & Sons. 1961, p. 497.
- Hartline, H. K., Wagner, H. G. y Ratliff, F.: *Inhibition in the eye of Limulus*. J. Gen. Physiol. 39: 651, 1956.
- Ratliff, F.: *Inhibitory interaction and the detection and enhancement of contours*. En: "Sensory communication". Ed. por Rosenblith, W. A. N. York. J. Wiley & Sons, 1961, p. 183.
- Dennis, P.: *Interactions between the five receptors of a simple eye*. En: *Invertebrate nervous systems*. Ed. por Wiersma, C. A. G. University of Chicago, Press. 229, 1957.
- Barlow, H. B.: *Summation and inhibition in the frog's retina*. J. Physiol. 119: 69, 1953.
- Galambos, R. y Davis, H.: *Inhibition of activity in single auditory nerve fibers by acoustic stimulation*. J. Neurophysiol. 7: 287, 1944.
- Alcoer, C., Aréchiga, H., Peñaloza, J. y Muñoz, B.: *Efectos de la adrenalina sobre el sistema olfatorio*. Res. VI Congreso Latinoamericano de Ciencias Fisiológicas 1964, p. 25.
- Gesteland, R. C., Lettvin, J. Y., Pitts, W. H. y Rojas, A.: *Odor specificities of the frog's olfactory receptors*. En: "Olfaction and Taste". Ed. por Zotterman, Y. New York The MacMillan Co 1963, p. 19.
- Kuffler, S. W. y Eyzaguirre, C.: *Synaptic inhibition in an isolated nerve cell*. J. Gen. Physiol. 39: 155, 1956.
- Kuffler, S. W.: *Excitation and inhibition in single nerve cells*. Harvey Lectures. 54: 176, 1958-1959.
- Tomita, T.: *Mechanisms of lateral inhibition in eye of Limulus*. J. Neurophysiol. 21: 419, 1958.
- Hunt, C. C. y Kuffler, S. W.: *Further study of efferent small nerve fibres to mammalian muscle spindles. Multiple spindle innervation and activity during contraction*. J. Physiol. 113: 263, 1951.
- Loewenstein, W. R.: *Modulation of cutaneous mechanoreceptors by sympathetic stimulation*. J. Physiol. 132: 40, 1956.
- Loewenstein, W. R. y Altamirano-Orrego: *Enhancement of activity in pacinian corpuscle by sympathomimetic agents*. Nature. 178: 1292, 1956.

20. Kimura, K.: *Factors affecting the response of taste receptors of rat*. Kumamoto Med. J. 14: 95, 1961.
21. Chernestski, K.: *Sympathetic enhancement of peripheral sensory input in the frog*. J. Neurophysiol. 27: 493, 1964.
22. Beidler, L. M.: *Mechanisms of gustatory and olfactory receptor stimulation*. En: "Sensory communication". Ed. por W. A. Rosenblith New York J. Wiley & Sons, 1961. p. 143.
23. Hunt, C. C.: *The effect of sympathetic stimulation on mammalian muscle spindles*. J. Physiol. 151: 332, 1960.
24. Paintal, A. S.: *Facilitation and depression of muscle stretch receptors by repetitive antidromic stimulation, adrenaline and asphyxia*. J. Physiol. 148: 252, 1959.
25. Eldred, E. H., Schitzlein, N., y Buchwald, J.: *Response of muscle to stimulation of the sympathetic trunk*. J. Exp. Neurol. 2: 13, 1960.
26. Fex, J.: *Auditory activity in centrifugal and centripetal cochlear fibres in cat*. Acta Physiol. Scand. 55: suppl. 189, 1962.
27. Sjöstrand, F. S.: *Ultrastructure of retinal rod synapses of the guinea pig eye as revealed by three dimensional reconstructions from serial sections*. J. Ultrastr. Res. 2: 122, 1958.
28. Nilsson, S. E.: *Interreceptor contacts in the retina of the frog (Rana pipiens)*. J. Ultrastruc. Res. 11: 147, 1964.
29. Andersen, H. T., Funakoshi, M. y Zotterman, Y.: *Electrophysiological responses to sugars and their depression by salt*. En: "Olfaction and taste". Ed. por Zotterman, Y. Chicago, The MacMillan Co., 1963. p. 177.
30. Weddell, G.: *The multiple innervation of sensory spots in the skin*. J. Anat. 75: 441, 1941.
31. Melzack, R., Wall, D. P.: *Pain mechanisms. A new theory*. Science. 150: 971, 1965.
32. Polyak, S.: *The vertebrate visual system*. Chicago, The University of Chicago Press, 1957.
33. Austrum, H.: *Naturwissenschaften*, 39: 290, 1952. Citado por Granit, R.: *Receptors and sensory perception*. New Haven, Yale University Press, 1953.
34. Mortimer, E. M. y Akert, K.: *Amer. J. Phys. Med.* 40: 228-248, 1961. Citado por Ruch, T. C. en "Physiology and biophysics". Ed. por Ruch, T. C. y Patton, H. D. New York, W. Saunders y Co., 1965. p. 271.
35. Euler, G. V. y Söderberg, U.: *The influence of hypothalamic thermoreceptive structures on the electroencephalogram and gamma motor activity*. Electroenceph. & Clin. Neurophysiol. 9: 391, 1957.
36. Shimazu, H., Hongo, T. y Kubota, K.: *Nature of central regulation of muscle spindle activity*. En: "Symposium on Muscle Receptors". Ed. por Barker D. Hong Kong University Press, 1962. 1962.
37. Wiersma, C. A. G.: *Visual central processing in crustaceans*. En: "Invertebrate nervous systems". Ed. por Wiersma, C. A. G. Chicago. The University of Chicago Press, 1967. p. 169.
38. Pavlov, I. P.: *Lectures on conditioned reflexes*. New York, International Publishers, 1928.
39. Fourtes, M. G. F., y Hodgkin, A. L.: *Changes in time scale and sensitivity in the ommatidia of Limulus*. J. Physiol. 172: 239, 1964.
40. Fernández-Guardiola, A. y Harmony, T.: *Modulation of visual input by pupillary mechanisms*. Bol. Inst. Est. Méd. Biol. Méx. 21: 321, 1963.
41. Fernández-Guardiola, A., Roldán, E., Fanjul, L. y Castells, L.: *Role of the pupillary mechanisms in the process of habituation of the visual pathways*. Electroenceph. clin. Neurophysiol. 13: 564, 1961.
42. Hess, E. H.: *Attitude and pupil size*. Scient. Amer. 212: 46, 1965.
43. Guzmán-Flores, C., Alcaraz, M. y Harmony, T.: *Role of the intrinsic ear muscles in the process of acoustic habituation*. Bol. Inst. Est. Med. Biol. Méx. 19: 135, 1960.
44. Beidler, L. M.: *Taste receptor stimulation*. Progress in Biophysics and Biophysical Chemistry. 12: 107, 1961.
45. Fender, D. H.: *Control mechanisms of the eye*. Scient. Amer. 211: 7, 24, 1964.
46. Heymans, C., Delaunois, A. L. y Heuvel-Heymans van den, M. D.: *Tension and distensibility of sinus wall, pressoreceptors and blood pressure regulation*. Circ. Res. 1: 3, 1953.
47. Richter, C. P.: *Total regulatory functions in animals and human beings*. Harvey Lectures. 38: 63, 1942.
48. Jensen, R. C.: *Influence of salt defi-*

- ciency on taste sensitivity in human subjects.* Nature. 191: 1472, 1958.
49. Furchtgott, E. y Friedman, M. P.: *The effect of hunger on taste and odor.* J. Comp. Physiol. Psychol. 53: 576, 1960.
50. Pfaffman, C. y Bare, J. K.: *Gustatory nerve discharges in normal and adrenalectomized rats.* J. Comp. Physiol. Psychol. 42: 320, 1950.
51. Kerkut, S.: *Biochemical aspects of invertebrate nerve cells.* En: "Invertebrate nervous systems". Ed. por Wiersma, C. A. G. Chicago. The University of Chicago Press. 1967. p. 5.
52. Svaetichin, G., Laufer, M., Mitarai, G., Fatchchand, R., Vallecalle, E. y Villegas, J.: *Glial control of neuronal networks and receptors.* En: "The visual system". Neurophysiology and Psychophysics. Ed. por Jung, R. Berlin. Springer Verlag, 1961. p. 445.
-