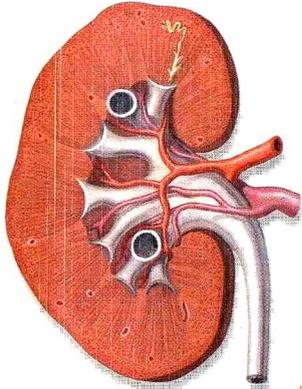
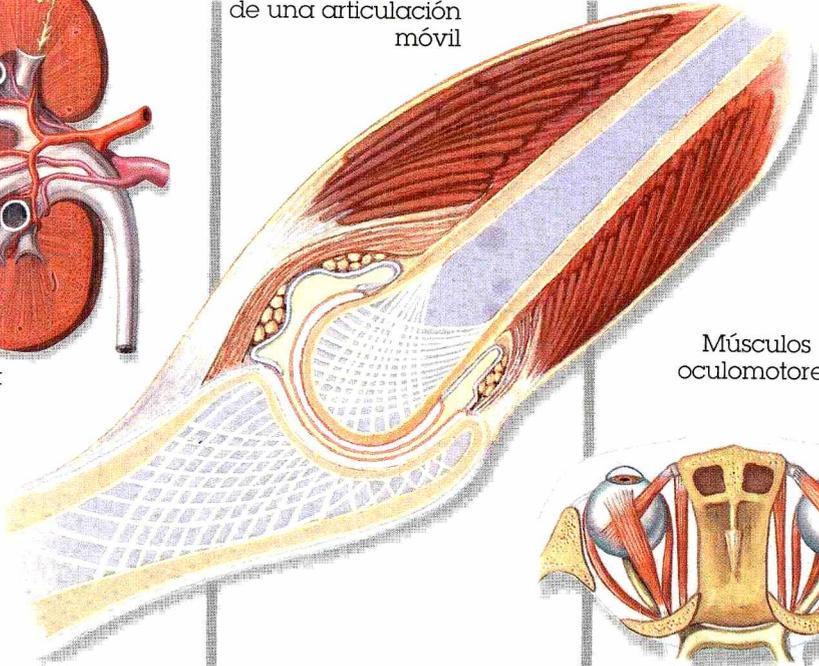


CUERPO HUMANO

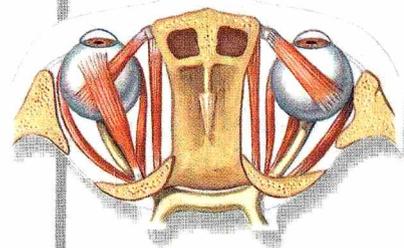


Estructura interna del riñón

Esquema de una articulación móvil



Músculos oculomotores



Estructura general del oído

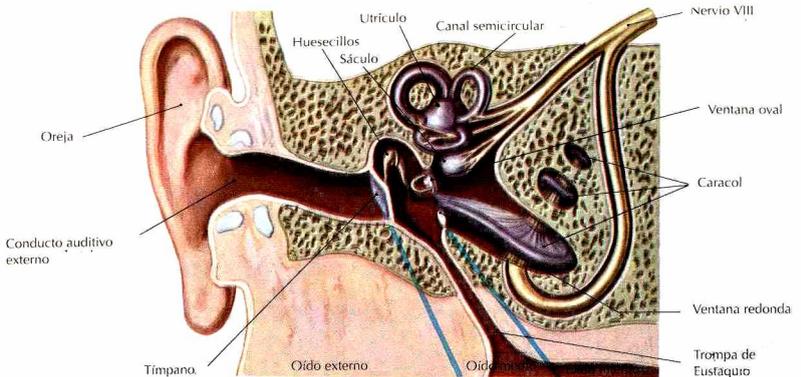


Fig. 1.- Estructura general del oído.

CUERPO

HUMANO

IDEA BOOKS, S.A.

www.FreeLibros.me

Título de la colección

ATLAS TEMÁTICOS

Texto e ilustración

© 1996 **IDEA BOOKS, S.A.**

Redacción / A. Fraile Ovejero, Catedrático
de Universidad

Ilustraciones / Alpe, Carlos Gutiérrez Marín,
Santiago Prevosti Pelegrín

Diseño de la cubierta / Lluís LLadó Teixidó

Printed in Spain by
Emegé, Industria Gráfica, Barcelona

EDICIÓN 1997

El conocimiento del propio cuerpo tanto en su estructura interna como en su funcionamiento, constituye para el hombre uno de los más acuciantes deseos, tal como se viene manifestando desde la más remota antigüedad. Sin embargo, han tenido que transcurrir milenios para que el hombre llegara a conocerse a sí mismo, físicamente. Unos cuatro siglos atrás, todavía los estudios sobre nuestro cuerpo eran de orden simplemente especulativo y se veían combatidos a un tiempo y de manera constante por las ideas metafísicas imperantes y por las supersticiones. No obstante, ya en el siglo XVI, hombres como Miguel Servet, que explicó la circulación de la sangre, y en el XVIII Haller, Spallanzani y otros, fundaron la fisiología experimental, la cual recibió, en la siguiente centuria, un gran impulso con Claude Bernard e Ivan P. Pávlov. En nuestros días, en fin, una pléyade de biólogos, médicos, cirujanos, radiólogos, farmacólogos y bioquímicos trabajan incansablemente, como es sabido, en sus respectivas disciplinas para conocer más y mejor los recónditos secretos de nuestro organismo. La presente obra constituye un preciso estudio, a la luz de los conocimientos actuales, de las principales y más generales funciones del cuerpo humano. En ella se exponen el «cómo» y el «porqué» acerca de la circulación de la sangre, que, impulsada por los movimientos cardíacos, invade todos los tejidos, nutriéndolos con las sustancias aportadas del exterior por los sistemas digestivo y respiratorio, así como acerca de la eliminación de los productos de desecho mediante el tubo intestinal y los riñones; los relativos a las sensaciones gracias a las cuales recibimos informaciones del mundo exterior y nos relacionamos con él; los tocantes a los músculos y huesos, que nos facultan para movernos; los referentes a los impulsos reproductores y del parto, y finalmente a los sistemas nervioso y endocrino, coordinadores de todas las demás funciones.

Esperamos que esta obra, junto con el Atlas del Hombre y el de Anatomía humana, así como el complemento de Cirugía, de esta misma colección, proporcionará al lector estudioso una cumplida y exacta idea de lo que, físicamente considerados, somos cada uno de nosotros.

LOS EDITORES

Organización funcional

GENERALIDADES

A partir de un cierto nivel de organización, en la escala filogenética la materia viva se distribuye en unidades discretas —células—, lo que permite un progresivo perfeccionamiento de las funciones. Entonces es posible la diversificación de las estructuras de forma tal que algunas células resulten especialmente capacitadas para desempeñar una determinada función; otras serán más aptas para realizar una función diferente, etc. Es decir, entra en juego un proceso de *diferenciación celular* en virtud del cual las células quedan funcionalmente especializadas y se opera la *división del trabajo fisiológico* entre todas ellas. (Fig. 1.)

Para que la función específica de una célula especializada se desarrolle al máximo de sus posibilidades es necesario que ésta quede libre del desempeño de otras funciones. Por ejemplo, una neurona, especialmente dotada para captar y transmitir informaciones del medio ambiente, no se «ocupa» de buscar alimento, ni de reproducirse ni de defenderse. Pero necesita vivir en un medio que garantice su supervivencia. El proceso evolutivo de los animales ha favorecido el desarrollo de los sistemas que tienden a crear y a mantener constante un *medio interno* en el que sus células encuentren las mejores condiciones de vida, sin depender de las fluctuaciones del medio exterior.

Considerando ahora el animal superior como un todo nos damos cuenta de que debe disponer de una cubierta aislante, encaminada a impedir que los cambios del medio externo alteren las características fisicoquímicas del interno. Pero, por otra parte, los procesos vitales reclaman una aportación continua de ciertas sustancias y conducen a la formación de otras que deben ser eliminadas. Esto obliga al animal a mantener relación con el exterior, relación que también le es necesaria para conseguir un conocimiento preciso de las condiciones ambientales y poder aprovecharse de ellas en algunos casos y protegerse en otros. Existe, pues, un compromiso entre la necesidad de aislarse y la de relacionarse con el exterior. El problema queda resuelto mediante la incorporación de los materiales procedentes del medio externo a través de pequeños orificios adecuadamente protegidos en cavidades abiertas en el interior del organismo, donde se realizan los verdaderos

contactos entre los medios externo e interno. Igual ocurre con la eliminación de los productos de desecho.

La figura 2 es un esquema de la organización funcional de un animal superior. En ella (abajo) representé una célula cualquiera del organismo. Su *hábitat* es la delgada película de líquido que le rodea (líquido tisular). El metabolismo celular le haría pronto inapropiado para la vida si no se renovara. Esta es la función que desempeña el *sistema circulatorio*, en el que un líquido circulante (la sangre) se pone en contacto, por una parte, con las cavidades en que se operan los intercambios con el medio exterior y, por otra, con el medio tisular. La sangre es impulsada por una bomba (el corazón) —el cual en el esquema se representa como dos órganos separados— y circula por un sistema de tubos impermeables (las arterias y las venas), que se ramifican profusamente, se hacen permeables y se distribuyen por entre todas las células del organismo (capilares).

La aportación de sustancias desde el exterior se realiza mediante los sistemas respiratorio y digestivo. A través del *respiratorio* llega el aire a los alvéolos pulmonares y pasa el oxígeno a la sangre para ser distribuido entre todos los tejidos. Los materiales sólidos y líquidos ingresan por el *digestivo*, donde, después de sufrir diversas transformaciones, son absorbidos a nivel de las vellosidades intestinales y transportados por la sangre hasta las células que han de consumirlos; un órgano intercalado en este circuito, es decir, el hígado, sirve de reservorio y de amortiguador e impide que varíe la composición de la sangre en los períodos interdigestivos.

La eliminación de los productos de desecho se efectúa por los dos sistemas anteriormente citados y por el *renal*. Los productos gaseosos (CO₂) se eliminan por los pulmones. Las sustancias hidrosolubles inútiles son excretadas por el riñón.

Diversos *receptores* nos informan de las características del mundo exterior y un sistema integrado por *músculos* y *huesos* dota al individuo de la capacidad de moverse.

Representamos también en el esquema el *sistema reproductor*.

Se comprende que el funcionamiento de todos estos sistemas ha de estar coordinado, y, en efecto, llevan a cabo esta coordinación el *sistema nervioso* y el *sistema endocrino*.

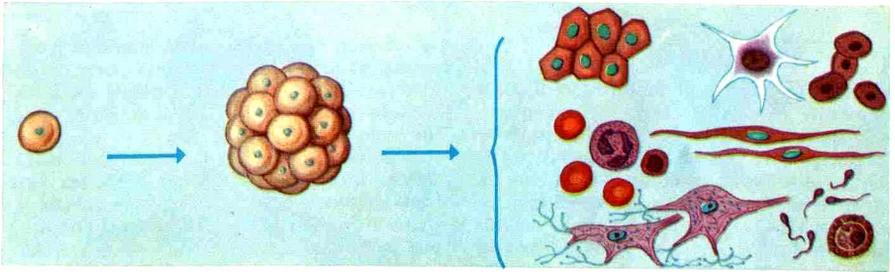


Fig. 1.- Diferenciación celular.

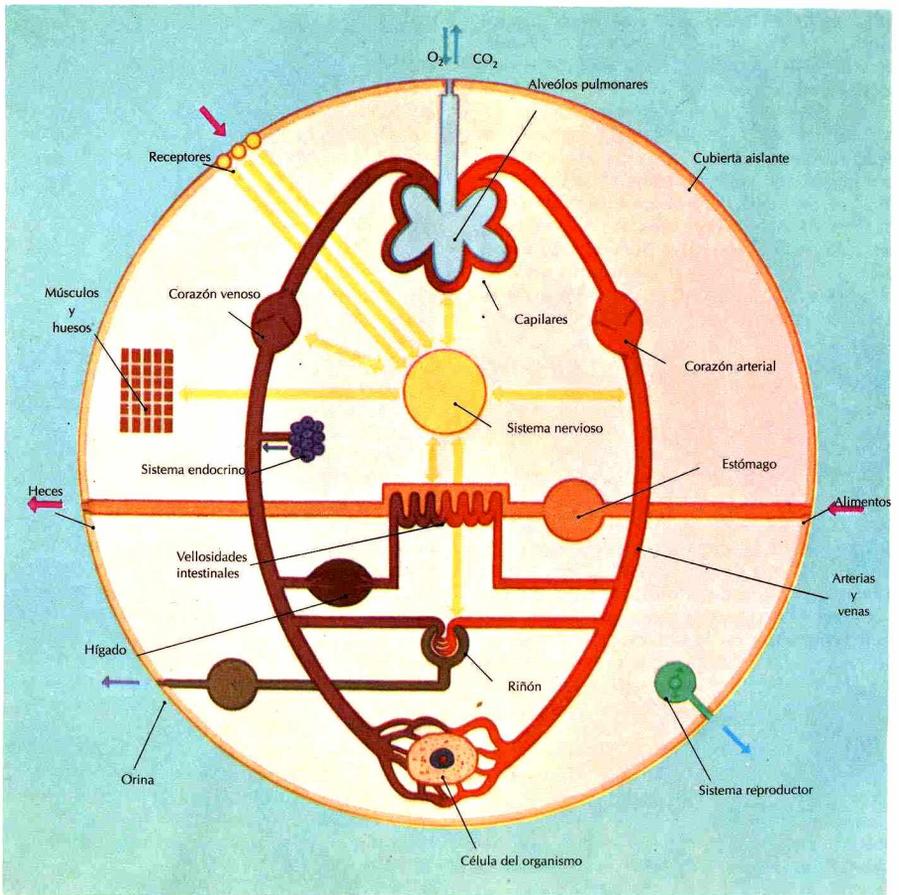


Fig. 2.- Organización funcional de un animal superior.

El sistema circulatorio

SU FUNCIÓN

Fundamentalmente, el sistema circulatorio suministra a todas las células del organismo los materiales necesarios para su consumo y las libera de los productos de desecho que se forman en las reacciones bioquímicas. La *sangre* es el vehículo apropiado para realizar esta función de transporte; los vasos sanguíneos constituyen la vía de distribución y el corazón aporta la energía que hace circular la sangre por todo el cuerpo. Por medio del sistema circulatorio llegan también a las células las hormonas y otras sustancias que intervienen en la regulación de sus actividades. Gracias a la circulación de la sangre tienden a igualarse las condiciones físicas y químicas de los diversos territorios orgánicos (fig. 1.) Así, por ejemplo, la temperatura corporal es prácticamente homogénea a pesar de que la producción de calor no es igual en unos tejidos que en otros. Pero el suministro de materiales a los distintos órganos ha de ajustarse a las exigencias impuestas por el estado funcional en que se encuentre cada uno de ellos, lo cual es posible porque el corazón es capaz de modificar su ritmo de actividad y los vasos sanguíneos orientan preferentemente el flujo de sangre hacia las zonas del organismo que realizan un mayor trabajo.

CARACTERÍSTICAS GENERALES

El *corazón* es, en esencia, un órgano hueco formado por células contráctiles que, al acortarse (contracción), impulsan el contenido de la cavidad en la dirección determinada por las válvulas que posee. Durante el período de relajación y reposo del músculo cardíaco penetra en él una nueva masa de sangre, que será bombeada en la contracción siguiente. La sangre sale del corazón intermitentemente y a elevada presión; una red de tubos —*arterias*— la conduce hasta las masas tisulares. Allí, por sucesivas ramificaciones, los vasos sanguíneos se convierten en *arteriolas* y *capilares* (fig. 2), y a través de la pared de estos últimos se realiza el intercambio de sustancias entre la sangre y el líquido tisular y los materiales procedentes del medio externo que han penetrado en las cavidades abiertas

al exterior. A su paso por las arteriolas y los capilares la sangre pierde gran parte de su presión. Por último, otro sistema de tubos —*venas*— devuelve la sangre al corazón, donde recibirá un nuevo impulso.

Las paredes de las arterias (fig. 3) son resistentes, distensibles y elásticas, y ello les permite conducir la sangre a elevada presión y convertir el trabajo intermitente del corazón en un flujo continuo a través de los capilares. Estas propiedades se deben a sus abundantes fibras elásticas y a su tejido muscular liso. En las grandes arterias, que reciben súbitamente un considerable volumen de sangre a cada contracción del corazón, abunda el tejido elástico, mientras que en las de menor calibre y en las arteriolas predomina la capa de fibras musculares dispuestas circularmente, cuyas contracciones hacen variar el diámetro de los vasos, regulando así el flujo de sangre a los distintos órganos. La pared capilar está reducida a una simple capa de células endoteliales, que permite el intercambio de sustancias a través de ella. Las venas, conductoras de sangre a baja presión, no son ni tan resistentes ni tan elásticas como las arterias. Sus paredes son mucho más delgadas y predomina en ellas el tejido fibroso. (Fig. 4.) Poseen válvulas que impiden el retroceso de la sangre, compensándose así la falta de una suficiente presión de la circulación.

La sangre llega a los distintos órganos y sistemas por circuitos dispuestos «en paralelo». Pero el intercambio gaseoso en los pulmones reclama un volumen de sangre tal que sería muy escasa la circulación por los restantes. Solución al problema la disposición «en serie» del circuito pulmonar. Al pasar por los capilares pulmonares, la sangre pierde presión, pero esto lo resuelve otra bomba impulsora interpuesta entre ellos y la red capilar general. El corazón derecho —que envía la sangre a los pulmones— y el izquierdo —que la impulsa hacia todos los tejidos del organismo— son, en realidad, dos bombas diferentes y el hecho de que constituyan un único órgano facilita su sincronismo funcional y simplifica las bases estructurales del sistema circulatorio (véase figura 1; y también la figura 2 de la lámina A/1).

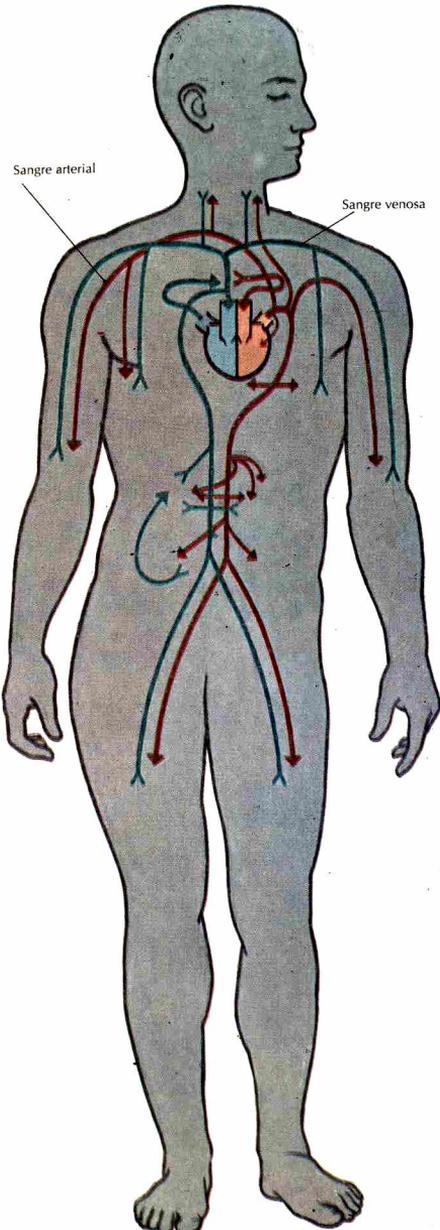


Fig. 1.- Esquema general de la circulación.

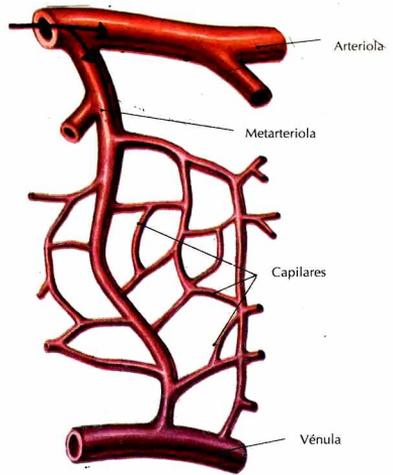


Fig. 2.- Capilarización de los vasos sanguíneos.

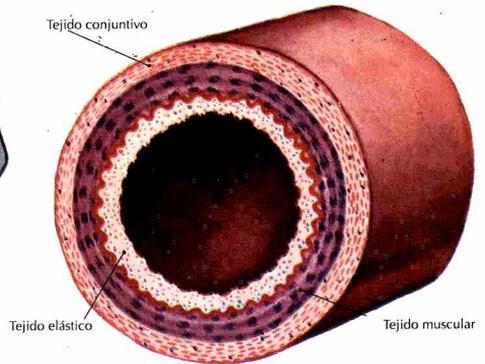


Fig. 3.- Arteria seccionada.

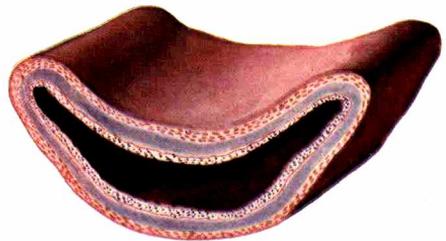


Fig. 4.- Vena seccionada.

LA SANGRE

Características generales. — La sangre es un líquido opaco, de color rojo escarlata o púrpura, que se convierte espontáneamente en una masa semisólida (coagulación) cuando sale del sistema vascular. Está constituida por diversos corpúsculos (eritrocitos, leucocitos y plaquetas) que se encuentran en suspensión en un líquido transparente amarillento (plasma). Los corpúsculos y el plasma se separan si se impide la coagulación y se deja la sangre en reposo; este proceso se puede acelerar mediante la centrifugación. Se llama *valor hematocrito* al tanto por ciento del volumen de la sangre total que ocupan los corpúsculos; este valor es de 45 por 100 en condiciones normales.

Los corpúsculos de la sangre son, como ya hemos dicho, de tres clases.

Eritrocitos. — Discos bicóncavos, no nucleados, de unas 7,5 μ de diámetro, cuyo principal componente es la hemoglobina. Hay 5.000.000 de eritrocitos por milímetro cúbico de sangre. Se forman en la médula roja de los huesos, a partir de unas células indiferenciadas llamadas eritroblastos, que en sucesivas etapas de maduración se transforman en normoblastos, reticulocitos y eritrocitos. (Fig. 2.) Su función principal es transportar el oxígeno.

Leucocitos. — Células completas, de distintas formas y tamaños. Atendiendo a sus características y a la afinidad que tienen con determinados colorantes se distinguen cinco tipos: neutrófilos, eosinófilos, basófilos, linfocitos y monocitos. En un milímetro cúbico de sangre hay unos 7.000 leucocitos, de los que el 65 por 100 son neutrófilos, el 3 por 100 eosinófilos, el 1 por 100 basófilos, el 25 por 100 linfocitos y el 6 por 100 monocitos. Los tres primeros (llamados granulocitos) derivan de los mieloblastos, que se encuentran extravascularmente en la médula ósea. Los linfocitos se forman, a partir de los linfoblastos, en el tejido linfoide de los ganglios linfáticos y en el bazo. Los monocitos parecen tener su origen en el sistema reticuloendotelial diseminado por todo el organismo.

Los leucocitos intervienen en los mecanismos de defensa del organismo gracias a su actividad fagocitaria y al papel que desempeñan en los procesos de inmunidad.

Plaquetas. — Fragmentos citoplasmáticos irregulares, de unas 2 μ de longitud, que tienden espontáneamente a aglutinarse y desencadenan así el proceso de la coagulación. Su número en la sangre normal es muy variable,

del orden de las 300.000 por milímetro cúbico. Proceden de unas células gigantes, pluri-nucleadas, llamadas megacariocitos que se encuentran en la médula ósea, y de las que se desprenden trozos de citoplasma.

Plasma sanguíneo. — Es una solución acuosa de proteínas (7 por 100), sales inorgánicas (1 por 100) y otras diversas sustancias químicas en muy pequeña proporción. Atendiendo a su peso molecular y a otras características fisicoquímicas, las proteínas del plasma se dividen en albúminas y globulinas (α , β y γ). (Fig. 1.) Constituyen un reservorio de materiales protéicos utilizables por el organismo; de ellas depende la presión osmótica coloidal del plasma, que tanta importancia tiene en la circulación capilar; algunas intervienen en las reacciones inmunitarias, y otras son indispensables en el proceso de la coagulación. En cuanto a las sales minerales, se encuentran en el plasma, como iones más abundantes, los siguientes: Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , Cl^- , CO_3H^- , PO_4H^- y SO_4^- . No solamente influyen en el funcionalismo celular sus cantidades absolutas, sino también las proporciones relativas en que se hallan; existen, pues, mecanismos reguladores que limitan sus variaciones. Otros compuestos presentes en el plasma son: urea, glucosa, colesterol, diversos aminoácidos, vitaminas, hormonas, etc., algunos de los cuales son productos de desecho, otros son fuente de energía, otros estimulan la actividad de ciertos órganos, etc.

El análisis, tanto morfológico como químico, de la sangre es de gran interés. Los recuentos globulares se hacen mediante cámaras especiales (fig. 3) en las que se coloca una gota de sangre convenientemente diluida. La «fórmula leucocitaria» se determina por observación microscópica de extensiones de sangre teñidas con colorantes adecuados. (Fig. 4.) Para valorar los componentes del plasma se recurre a los métodos conocidos del análisis químico.

Volemia. — El volumen total de sangre en el hombre adulto es de unos cinco litros, o sea el 7 por 100 de su peso. Este valor se mantiene constante, y cuando, a consecuencia de una hemorragia intensa, disminuye, se restaura con gran rapidez. Se repone el plasma al desplazarse los líquidos tisulares hacia el sistema vascular, a la vez que se reduce la formación de orina y aumenta la sensación de sed.

Por otra parte, el bazo pone en circulación los eritrocitos que tenía almacenados y se acelera la eritropoyesis en la médula ósea. También se estimula la síntesis proteica.

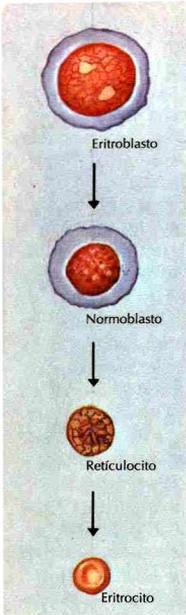


Fig. 2.- Escala de maduración del eritrocito.

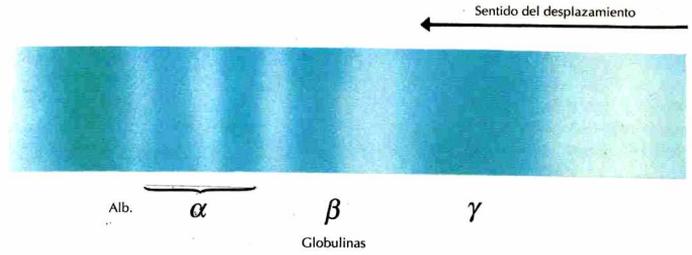


Fig. 1.- Proteínas del plasma separadas por electroforesis.

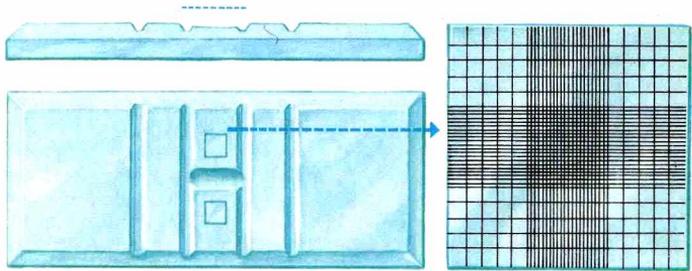


Fig. 3.- Cámara cuentaglóbulos y retículo.

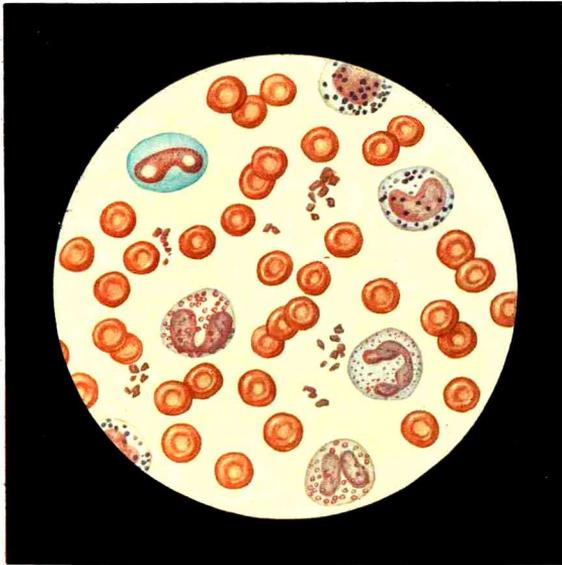


Fig. 4.- Campo microscópico con eritrocitos y varias clases de leucocitos.

La coagulación de la sangre. — La sangre se coagula porque una proteína de elevado peso molecular que se encuentra en el plasma, el *fibrinógeno*, se convierte en fibrina, y ésta forma una especie de red esponjosa en la cual quedan retenidos los corpúsculos de la sangre y la masa líquida. El coágulo así formado experimenta una retracción posterior y exuda el suero, cuya composición química es similar a la del plasma original, pero que, aparte otras diferencias de menor importancia, carece de fibrinógeno. La conversión del fibrinógeno en fibrina se debe a la influencia de la trombina, una proteína que no existe como tal en la sangre pero que se forma a partir de la *protrombina*. Esta última es un componente normal del plasma y, como muchas otras proteínas, se sintetiza en el hígado. Una sustancia que se encuentra en las plaquetas, la *tromboplastina*, activa la transformación de protrombina en trombina, en presencia de iones Ca^{++} . La ruptura de las plaquetas es, pues, el desencadenante del proceso de coagulación. Ciertas globulinas del plasma, llamadas *factores antihemofílicos*, facilitan la liberación de la tromboplastina. (Fig. 1). Se han descrito otras sustancias en los extractos de tejidos y en el plasma capaces de iniciar la coagulación; se les da el nombre genérico de tromboquininas.

Aunque continuamente hay lisis de plaquetas en la sangre circulante, no se alcanza la concentración suficiente de tromboplastina para iniciar el proceso de coagulación. Además, las pequeñas cantidades de trombina que puedan formarse son inactivadas por dos sustancias que se hallan en el plasma: la *heparina* y la *antitrombina*.

La coagulabilidad de la sangre es una garantía contra las pérdidas sufridas por hemorragia. Continuamente se están rompiendo pequeños vasos sanguíneos en el organismo; las plaquetas, muy adherentes, se fijan a los bordes de la brecha y dan lugar a la formación de un «trombo blanco» y, después, de un coágulo, que taponaa el orificio. En estas condiciones se da tiempo a la restauración de la pared vascular deteriorada. Los individuos que padecen *hemofilia* están en constante peligro a consecuencia de la imperfección de este mecanismo.

Por otra parte, la formación intravascular de coágulos (trombos) puede ocasionar la muerte al impedir el riego sanguíneo de un tejido de importancia vital, como el corazón o de-

terminados centros nerviosos del encéfalo. Las causas más frecuentes de *trombosis* son la aparición de rugosidades en la pared interna de los vasos sanguíneos y el descenso del nivel de heparina en la sangre.

Grupos sanguíneos. — Algunos componentes proteicos de la pared de los eritrocitos de ciertos individuos se comportan como proteínas extrañas (antígenos) para otras personas y reaccionan con sustancias específicas (anticuerpos) existentes en su plasma sanguíneo. Como consecuencia de esta reacción los eritrocitos se aglutinan y posteriormente se desintegran. Los antígenos eritrocitarios se llaman aglutinógenos, y los anticuerpos del plasma aglutininas. (Fig. 3.) En relación con el sistema ABO, que es el más importante, los individuos humanos pertenecen a uno de los cuatro grupos siguientes: O, desprovistos de aglutinógenos; A, con el aglutinógeno A; B, con el aglutinógeno B; y AB, con ambos aglutinógenos. La aglutinina anti-A se llama α , y la anti-B, β . Naturalmente, no pueden coexistir en el mismo individuo un aglutinógeno y su aglutinina correspondiente; pero sí existen los elementos no incompatibles. Así, pues, la sangre del tipo A contiene aglutinina β , la del tipo B contiene α y la del O posee ambas aglutininas. Cuando se hace una transfusión sanguínea es necesario estar seguros de que las sangres del donante y del receptor son compatibles. Lo son si pertenecen al mismo grupo, pero también en otros casos, pues lo que importa son los aglutinógenos del donante y las aglutininas del receptor, ya que las aglutininas del donante se diluyen considerablemente. Para determinar el grupo sanguíneo de una persona se mezcla una pequeña cantidad de sangre con sueros que contienen las aglutininas específicas, y pocos minutos después se observa la aparición de grumos (Fig. 2.)

Aparte el ABO, se han identificado en la sangre humana muchos otros sistemas. Es de gran importancia el sistema Rh por su estrecha relación con la llamada «enfermedad hemolítica del recién nacido», que se presenta cuando una madre Rh-negativa engendra un hijo Rh-positivo. Un 15 por 100 de las personas de raza blanca son Rh-negativas. La aglutinina anti-Rh no preexiste en el plasma: se forma en respuesta al ingreso del antígeno, bien por transfusión de sangre Rh⁺, bien por paso de eritrocitos Rh⁺ a la madre a través de las fisuras del corion.

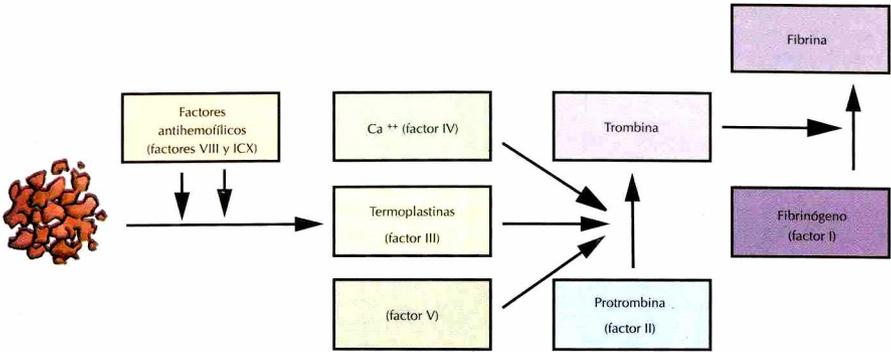


Fig. 1.- Mecanismo de la coagulación de la sangre.



Fig. 2.- Determinación del grupo sanguíneo por el método del portaobjetos. La sangre pertenece al grupo A.

RECEPTOR		DONANTE				
		GRUPO →	0	A	B	A B
Agglutinógenos →			—	A	B	A y B
Agglutininas →			—	A	B	A y B
0	α y β	—	+	+	+	
A	β	—	—	+	+	
B	α	—	+	—	+	
A B	—	—	—	—	—	

— Indica que no hay aglutinación: transfusión posible.
 + Indica que hay aglutinación: transfusión imposible.
 Los individuos del grupo 0 son donantes "universales".
 Los que pertenecen al grupo AB son receptores "universales".

Fig. 3.- Cuadro de incompatibilidades en las transfusiones sanguíneas.

EL CORAZÓN

El músculo cardíaco. — El corazón está formado esencialmente por un tejido contráctil de un tipo especial: el músculo cardíaco o *miocardio*. Posee éste miofibrillas longitudinales y estriaciones transversales, como el músculo estriado somático; pero sus células son más cortas y mononucleares, y se comunican unas con otras convirtiendo toda la masa tisular en un vasto *sincicio* funcionalmente continuo. (Fig. 1.) Su actividad es espontánea y rítmica, es decir, se autoestimula a intervalos regulares. No obstante, la frecuencia y la fuerza de sus contracciones dependen de determinadas influencias del exterior, como son la temperatura, las concentraciones iónicas y la llegada de impulsos nerviosos al corazón; en ningún caso, sin embargo, se puede modificar la actividad del órgano por un esfuerzo de la voluntad. Otra importante propiedad del miocardio es tener un período refractario muy largo, es decir, no es excitable hasta después de haber transcurrido la fase de contracción, lo que se adapta a las características funcionales del corazón, que trabaja como una bomba aspirante-impelente.

Estructura del corazón. — El corazón presenta cuatro cavidades. Cada aurícula comunica con su correspondiente ventrículo a través de una válvula (*tricúspide* en el lado derecho y *mitral* en el izquierdo); pero ni las aurículas ni los ventrículos se comunican entre sí. La sangre (venosa) procedente de la circulación general entra en la aurícula derecha por las venas cavas, y la que viene de los pulmones (sangre arterial) desemboca en la aurícula izquierda a través de las venas pulmonares. El ventrículo derecho impulsa la sangre venosa hacia los pulmones después de forzar la válvula *semilunar* que guarda la entrada de la arteria pulmonar; de la misma forma la sangre arterial sale del ventrículo izquierdo por la aorta y se distribuye entre todos los vasos de la circulación general. (Fig. 2.) El grosor de las paredes de las cuatro cavidades guarda relación con el trabajo que han de desarrollar. Así, las aurículas, que actúan como simples bombas de cebamiento, completando el llenado de los ventrículos inmediatamente antes de su contracción, son de paredes delgadas. La resistencia que ofrecen los vasos pulmonares a la circulación de la sangre es relativamente pequeña y, en consecuencia,

las paredes del ventrículo derecho no son muy gruesas. Por el contrario, el ventrículo izquierdo lanza la sangre por una compleja red de tubos que cubre todo el organismo y, concordantemente, el grosor de sus paredes es mucho mayor. (Fig. 3.)

La superficie interna del miocardio está cubierta por una trama conjuntiva sobre la que se apoya una capa de células endoteliales, a la que continúa la que tapiza interiormente todo el sistema vascular. El corazón está cubierto exteriormente por una membrana serosa de doble pared: el *pericardio*.

Latido cardíaco. — En una pequeña zona situada en la aurícula derecha y próxima a la desembocadura de las venas cavas; las fibras cardíacas presentan características especiales: es el llamado *nódulo senoauricular* (nódulo S-A); su ritmo de autogeneración de impulsos es superior al de cualquiera otra parte del corazón. El nódulo S-A late normalmente unas 72 veces por minuto; el miocardio auricular, aislado de la influencia del anterior, da 60 latidos por minuto, y el ritmo propio de los ventrículos es de 25-30 contracciones por minuto. Todo el miocardio queda así dominado por la actividad del nódulo S-A, que, por esta razón, recibe el nombre de «marcador del paso». El impulso se propaga por ambas aurículas y ocasiona su contracción al paso de la onda de excitación. El miocardio auricular y el ventricular sólo se comunican por una franja estrecha de tejido cardíaco modificado, pues un anillo fibrotendinoso dispuesto alrededor de los orificios entre aurículas y ventrículos rompe la continuidad del tejido contráctil. El referido puente de unión parte del *nódulo auriculoventricular* (nódulo A-V) situado en la porción inferior de la pared auricular derecha, y atraviesa el anillo fibroso. Aunque la onda de excitación, una vez salvado este obstáculo, se puede propagar por todo el miocardio ventricular, hay un sistema especial de fibras cardíacas modificadas que conducen los impulsos a mayor velocidad. Está formado por el *fascículo de His*, que nace del nódulo A-V, se divide en dos ramas y se extiende por el tabique interventricular, y por la *red de Purkinje*, que le continúa distribuyéndose a toda la masa de los ventrículos. (Fig. 4.) Gracias al sistema de Purkinje el impulso cardíaco llega a todos los puntos de ambos ventrículos casi simultáneamente y el esfuerzo propulsor desarrollado por éstos al contraerse coordinadamente es el máximo.



Fig. 1.- Músculo cardíaco.

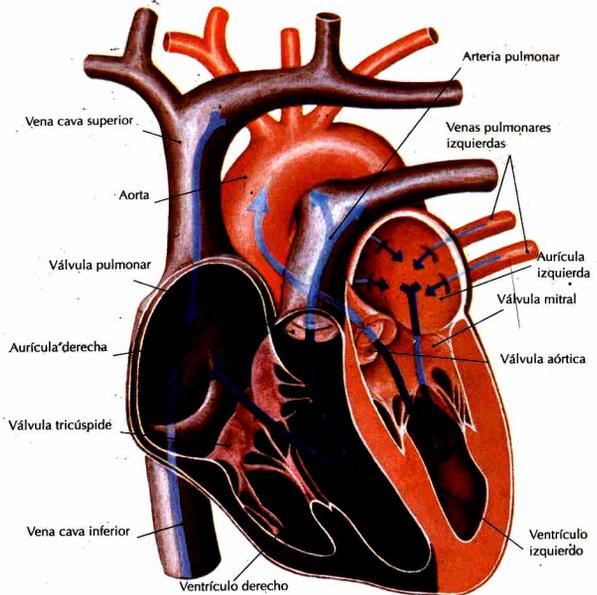


Fig. 2.- Estructura interna del corazón y circulación intracardiaca.

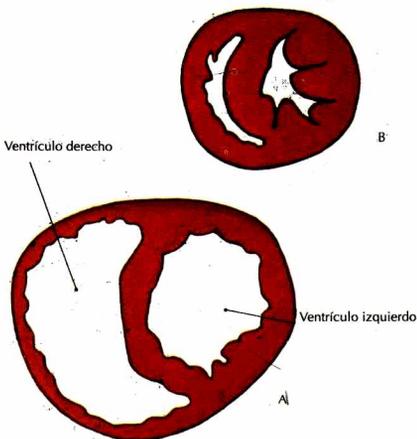


Fig. 3.- Sección transversal de los ventrículos por su parte media, en diástole (A) y en sístole (B).

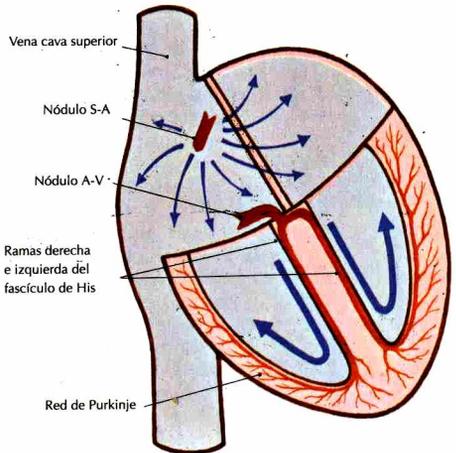


Fig. 4.- Sistema conductor del impulso cardíaco.

Ciclo cardíaco. — Cada 0,8 segundos nace en el nódulo S-A un impulso cardíaco. Las aurículas se contraen (sístole auricular o pre-sístole) y fuerzan la sangre que contienen hacia los ventrículos a través de las válvulas A-V, que ya estaban abiertas. El impulso llega al nódulo A-V y se propaga rápidamente por el sistema de Purkinje, provocando la contracción de los ventrículos (sístole). Mientras tanto se ha autoanulado la onda de excitación en las aurículas y sus fibras se relajan. Al aumentar la presión de la sangre en los ventrículos las válvulas A-V se cierran, y cuando se supera el valor de la presión arterial las válvulas semilunares se abren y la sangre es impulsada hacia las arterias. Al anularse después el impulso cardíaco en los ventrículos, éstos se relajan (diástole); la presión ventricular disminuye bruscamente; también desciende la arterial, pero ésta con más suavidad por la mayor elasticidad de las paredes de los vasos; las válvulas se cierran en el momento en que la presión en los ventrículos es menor que en las arterias, y se abren las A-V cuando la relajación del miocardio ventricular es completa. Fluye la sangre desde las venas y va llenando las aurículas y, después de la apertura de las válvulas tricúspides y mitral, también los ventrículos, hasta que con la aparición de un nuevo impulso en el nódulo S-A se inicia otra vez el ciclo cardíaco. (Fig. 1).

La actividad del corazón va acompañada de cambios de potencial eléctrico en las distintas regiones del órgano; las corrientes eléctricas resultantes se difunden por los líquidos del organismo y llegan a la superficie del cuerpo, donde generalmente son detectadas mediante un aparato: el electrocardiógrafo. En la figura 1 se representa un *electrocardiograma* —derivación II: electrodos situados en el brazo derecho y en la pierna izquierda— haciendo coincidir sus diferentes ondas con las fases del ciclo cardíaco a que corresponden. También se representan los *ruidos cardíacos*, producidos por el juego de las válvulas y la vibración de las paredes del corazón y de los grandes vasos.

Gasto cardíaco. — Como consecuencia del trabajo realizado por el corazón, sale de cada ventrículo una cierta cantidad de sangre, dotada del impulso necesario para vencer la resistencia que ofrece el sistema vascular a la circulación. En condiciones normales, un

ventrículo expulsa unos 70 ml de sangre en cada latido, y como el número de latidos por minuto es 70, resulta que cada ventrículo lanza a la circulación unos cinco litros de sangre por minuto. Este es, pues, el gasto cardíaco normal.

Consignaremos los siguientes hechos: 1) El gasto del corazón es igual al retorno venoso, pues de lo contrario se acumularía sangre en el órgano. 2) El gasto de ambos ventrículos es el mismo; de no ser así quedaría sangre estancada bien en los vasos pulmonares, bien en los sistémicos. 3) El valor del gasto cardíaco en cada momento depende de las demandas de riego sanguíneo de los tejidos, y sus factores determinantes son, por una parte, el retorno de sangre al corazón y, por otra, la frecuencia del latido y la fuerza de la contracción del miocardio.

Regulación de la actividad cardíaca. — El trabajo que el corazón ha de realizar para mantener constante el gasto es tanto mayor cuanto mayor sea la resistencia que se opone al flujo de sangre por el sistema vascular, y ésta varía continuamente. Por otra parte, el gasto cardíaco se acomoda a las necesidades del organismo, por lo que se observan amplias variaciones en determinadas circunstancias; así, por ejemplo, el ejercicio muscular intenso hace aumentar el gasto hasta cifras de 30-40 litros por minuto. ¿Qué mecanismos entran en juego para ajustar automáticamente el trabajo del corazón a los requerimientos en cada instante? Son, fundamentalmente, dos. Uno radica en el propio órgano, y se basa en la propiedad que tiene el miocardio de contraerse tanto más enérgicamente cuanto más distendido está en el momento de iniciarse la contracción. (Figura 2.) Se trata, pues, de un mecanismo de autorregulación, y la ley que lo expresa (ley de Starling) dice concretamente que «la fuerza de la contracción sistólica es proporcional, dentro de ciertos límites, al volumen del corazón en diástole». El otro mecanismo es nervioso, y está regulado por los sistemas simpático y parasimpático. El simpático estimula y el parasimpático frena, por su parte, la actividad cardíaca. Un *centro cardiorregulador* situado en el bulbo raquídeo recibe información de diversas regiones del cuerpo y envía impulsos nerviosos al corazón de manera que su actividad se ajuste constantemente a las condiciones imperantes. (Fig. 3.)

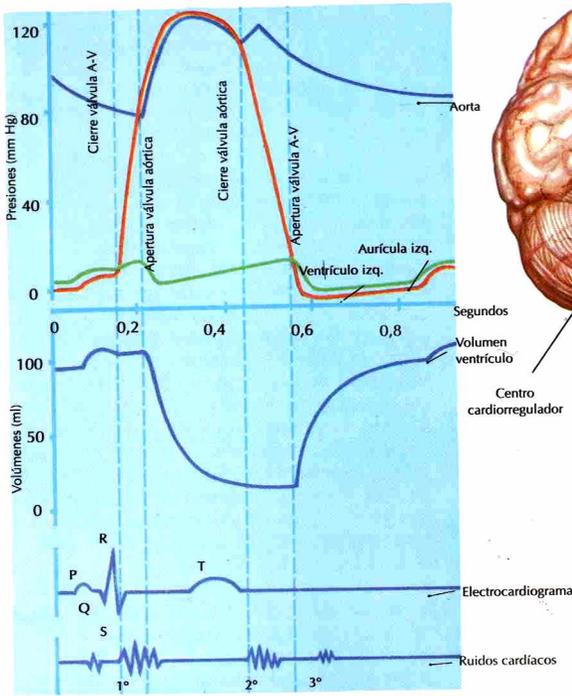


Fig. 1.- Cambios que se observan durante el ciclo cardíaco.

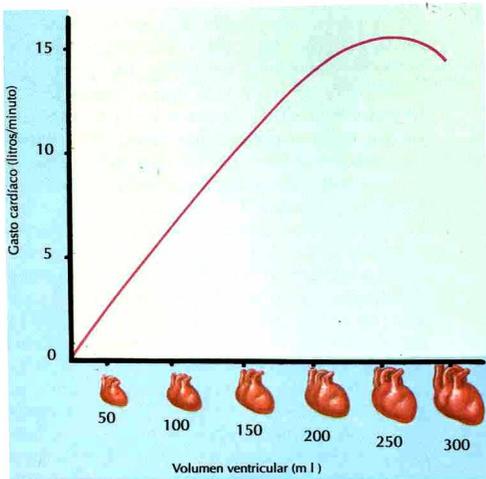


Fig. 2.- Efecto de la distensión del corazón sobre el gasto cardíaco.

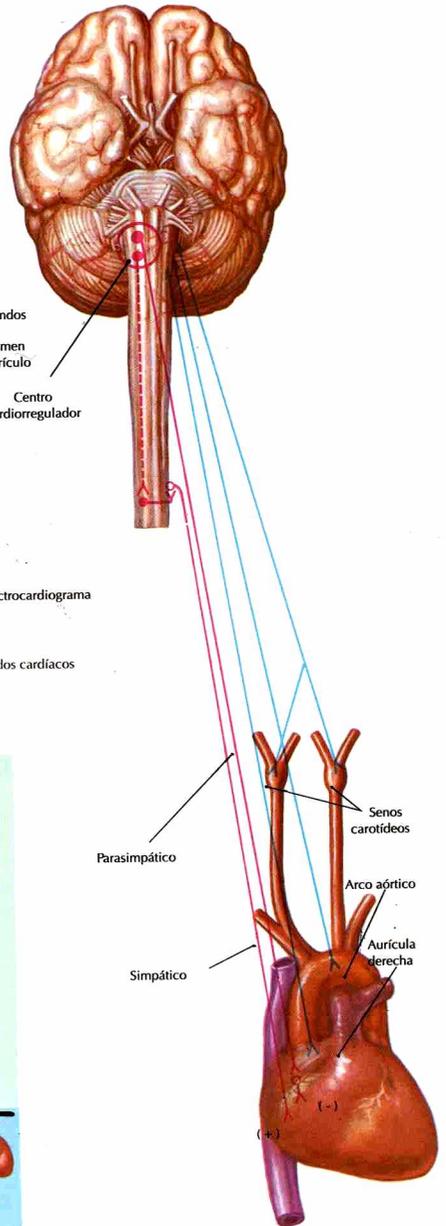


Fig. 3.- Regulación nerviosa de la actividad cardíaca.

CIRCULACIÓN VASCULAR

Dinámica circulatoria. — La circulación de la sangre por el sistema vascular se rige de acuerdo con la *ley de Poiseuille*, según la cual el flujo de un fluido a lo largo de un tubo es directamente proporcional a la diferencia de presiones en sus extremos y a la cuarta potencia de su diámetro e inversamente proporcional a la longitud del tubo y a la viscosidad del fluido:

$$\text{Flujo} = K \times \frac{\text{presión} \times \text{diámetro}^4}{\text{longitud} \times \text{viscosidad}}.$$

La sangre que el corazón lanza a la circulación se reparte por los distintos circuitos de la red vascular en la forma expresada en la citada ley, y puede observarse que es el diámetro de los vasos sanguíneos el factor más importante. Pequeños cambios del diámetro vascular causan grandes variaciones del flujo sanguíneo en la zona correspondiente del cuerpo. Las arteriolas están particularmente dotadas para modificar su calibre a consecuencia del gran desarrollo de la capa muscular de sus paredes y de la abundancia de fibras nerviosas vasomotoras que llegan a ella. Así, pues, depende principalmente de las arteriolas la distribución del caudal de sangre por el sistema vascular.

Al pasar un fluido por el interior de un tubo ejerce sobre sus paredes una presión lateral tanto mayor cuanto mayores son el flujo y la resistencia que se opone a él en la porción distal respecto del punto considerado:

$$\text{Presión} = \text{flujo} \times \text{resistencia}.$$

La resistencia es esencialmente idéntica a la fricción y depende de la longitud y el calibre del tubo y de la viscosidad de la sangre. Por lo tanto: 1.º, la presión lateral disminuye progresivamente, y 2.º, el flujo de sangre por los vasos es laminar. (Fig. 1.)

Podemos representar esquemáticamente el sistema vascular sanguíneo como aparece en la figura 2. A medida que se ramifican las arterias y las arteriolas va disminuyendo el diámetro de los vasos; pero el área de la sección transversal total aumenta enormemente. Sucede lo contrario al pasar de los capilares a las grandes venas.

Capacidad del sistema circulatorio. — El volumen de sangre que se aloja en cada región del sistema circulatorio es igual al área de la sección transversal total multiplicada por la longitud media de los vasos. A pesar de que

el área de la sección en la región capilar es mayor que en cualquiera otra de las partes del sistema, los capilares sólo contienen el 4 por 100 de la sangre, por ser su longitud pequeña. Las venas y vénulas y los senos venosos dan cabida a más del 60 por 100 de la sangre total del cuerpo y constituyen así el más importante *reservorio sanguíneo* del individuo; la plasticidad de sus paredes hace que la capacidad del sistema venoso se acomode en todo momento al volumen de sangre disponible y, al mismo tiempo, experimenta dilataciones o contracciones en respuesta a impulsos nerviosos y a determinadas sustancias químicas con las que se pone en contacto. Es claro que las variaciones de capacidad del sistema venoso alteran notablemente la dinámica circulatoria.

Velocidad de la sangre. — Si el flujo permanece constante, la velocidad y el área de la sección transversal son inversamente proporcionales. En consecuencia, la velocidad de la sangre es mínima en los capilares (fig. 2), lo cual es importante desde el punto de vista funcional, ya que es allí donde se realizan los intercambios entre la sangre y el líquido tisular.

Presión sanguínea. — Como consecuencia de la actividad del corazón y de la entrada de sangre en la red vascular se establece un gradiente de presiones, a lo largo de todo el sistema, que es el determinante de la circulación sanguínea. Las paredes de las arterias, distensibles y elásticas, amortiguan de tal modo la intermitencia del trabajo cardíaco que ya en las arteriolas deja de percibirse la onda pulsátil. La caída de presión es más pronunciada en las arteriolas (fig. 2) coincidiendo con el hecho de que en estos tubos, largos y estrechos, la resistencia al flujo de sangre es muy grande: los capilares, aunque de menor calibre, son mucho más cortos y no influyen tanto sobre la presión.

Presión del pulso. — La presión en las arterias oscila entre un valor máximo, correspondiente a la sístole ventricular, y un valor mínimo o diastólico. La diferencia entre ambos se conoce con el nombre de presión del pulso, que en las personas jóvenes normales es de 40 mm Hg (120-80). Si las arterias fueran rígidas, la presión sistólica subiría rápidamente a un nivel muy elevado y la caída de presión durante la diástole sería casi instantánea y del mismo orden que en los ventrículos. Así, con la edad, y en diversos procesos patológicos, la arteriosclerosis por ejemplo, al disminuir la elasticidad de las arterias aumenta progresivamente la presión del pulso. (Fig. 3.)

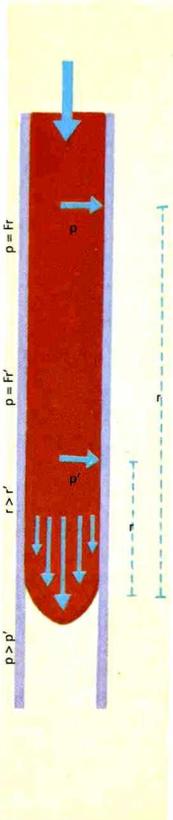


Fig. 1.- Flujo laminar y caída de presión a lo largo de un tubo.

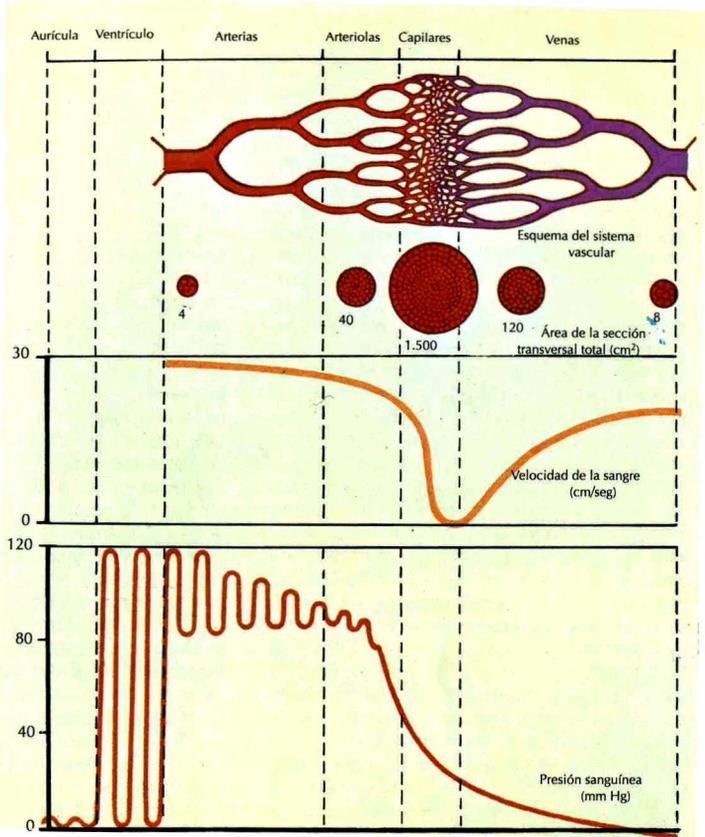


Fig. 2.- Presiones y velocidades en las distintas partes del sistema vascular (circulación general).

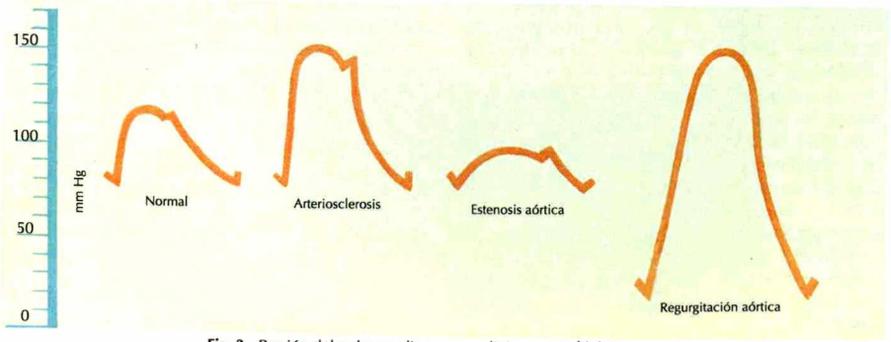


Fig. 3.- Presión del pulso en diversas condiciones patológicas.

Regulación de la presión arterial. — Los factores más importantes entre los que determinan el valor de la presión arterial son la actividad cardíaca y la resistencia periférica, y esta última depende principalmente del calibre de las arteriolas. La presión arterial media en condiciones normales es de unos 100 mm Hg. (Se llama presión media al promedio de todos los valores de la presión durante un ciclo cardíaco, pero en la práctica se considera como tal la media aritmética de las presiones sistólica y diastólica.) Parece ser que esta «cabeza de presión» es suficiente para asegurar un adecuado flujo de sangre por los tejidos cuando la resistencia que se opone a la circulación es normal. Si las necesidades del organismo reclaman un mayor riego sanguíneo, o en el caso de que aumente la resistencia al flujo, se hace necesario un reajuste de las condiciones circulatorias. Un aumento de la presión arterial resuelve ambas situaciones, logrando que se incremente el flujo capilar, en el primer caso, o que se mantenga frente a una mayor resistencia, en el segundo. Pero esta solución no es la más favorable para el organismo, ya que obliga al corazón a realizar un trabajo excesivo. La hipertensión, en efecto, es un recurso fisiológico de urgencia y siempre pasajero; cuando se manifiesta con carácter crónico constituye un proceso patológico. El mismo resultado que con la hipertensión se consigue con la vasodilatación, y este procedimiento tiene la ventaja de ser selectivo, esto es, de poder aplicarse concretamente a un territorio orgánico en el que de manera particular se presente el problema de la insuficiencia de riego sanguíneo. Por otra parte, su influencia sobre el flujo es mucho mayor que la ejercida por el aumento de presión. Ahora bien, la vasodilatación, aunque sea local, ocasionaría descenso de la presión arterial al disminuir la resistencia periférica, y es en definitiva el corazón el que la mantendría dentro de los límites normales, si bien el rendimiento de su trabajo adicional sería ahora mayor puesto que habría disminuido la fuerza que se opone al flujo de sangre.

A casi todas las arterias, arteriolas y venas del organismo llegan fibras nerviosas pertenecientes al sistema simpático. (Fig. 3.) Los impulsos nerviosos que ellas transmiten provocan generalmente vasoconstricción. Algunos vasos, como los musculares y los coronarios, se dilatan en respuesta a los estímulos simpá-

ticos; otros reciben fibras parasimpáticas vasodilatadoras; y otros, en fin, están en contacto con ramificaciones de algunas neuronas sensitivas y experimentan dilatación cuando se estimulan los receptores correspondientes. (Fig. 1.) Continuamente llegan impulsos que mantienen el músculo liso de las paredes arteriolas parcialmente contraído y modifican, según aumente o disminuya su número, el calibre de estos vasos. Diversas sustancias químicas modifican también su diámetro. (Fig. 4.)

Existe en el bulbo raquídeo, estrechamente relacionado con el centro cardiorregulador, un conjunto de neuronas que envían impulsos nerviosos a todos los vasos sanguíneos del cuerpo; es el llamado centro vasomotor, y su función consiste en adaptar el diámetro de los vasos y, por lo tanto, su resistencia a las circunstancias de cada momento. Si la presión arterial aumenta, se estimulan unos receptores específicos situados en determinadas regiones del sistema vascular, los cuales envían información al centro cardiorregulador (véase lámina B/5) y al vasomotor: automáticamente disminuye la actividad del corazón y aumenta el calibre de las arteriolas. Ambas respuestas ocasionan descenso de la presión arterial. Sucede lo contrario cuando se inicia una hipotensión.

Regulación local del flujo sanguíneo. — La constricción de las arteriolas causa aumento de la presión arterial pero disminuye el flujo de sangre por los capilares que tienen su origen en ellas. Para que aumente el riego sanguíneo en una región capilar deben dilatarse las arteriolas locales sin que la presión arterial descienda. El CO_2 producido en el metabolismo celular causa dilatación arteriolar y al mismo tiempo es un potente estimulador del centro vasoconstrictor. (Fig. 1.) En los tejidos activos se forma mayor cantidad de CO_2 , se dilatan las arteriolas y aumenta el flujo sanguíneo por aquella región; el CO_2 en exceso, transportado por la sangre, alcanza el centro vasomotor, que responde ocasionando una vasoconstricción general; pero la mayor concentración local de CO_2 en el tejido activo mantiene dilatadas las arteriolas y la sangre deriva principalmente hacia aquella región. (Fig. 4.) Gracias a este mecanismo el CO_2 se asegura automáticamente su propia eliminación del organismo.

Los reflejos axónicos (fig. 2) y la descarga de histamina son otros medios de aumentar el flujo local.

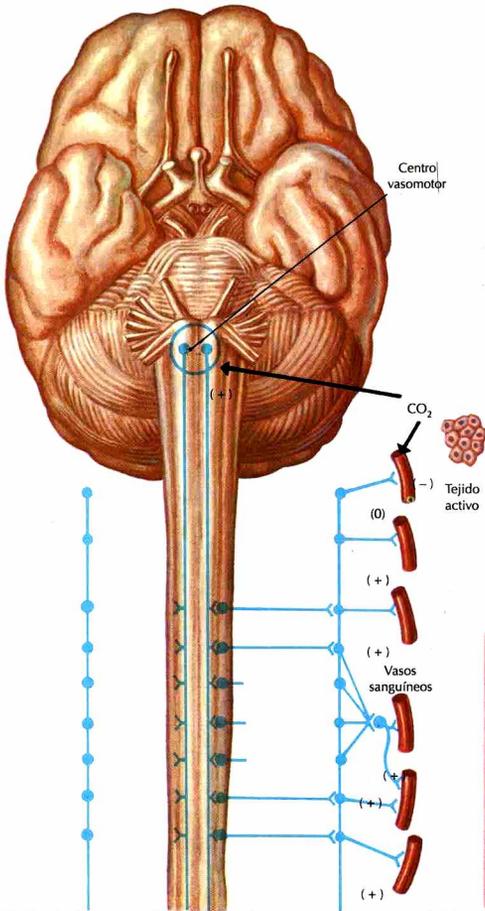


Fig. 1.- Acciones vasodilatadora local y vasoconstrictora general del CO₂. (+) = estímulo y vasoconstricción; (-) = vasodilatación.

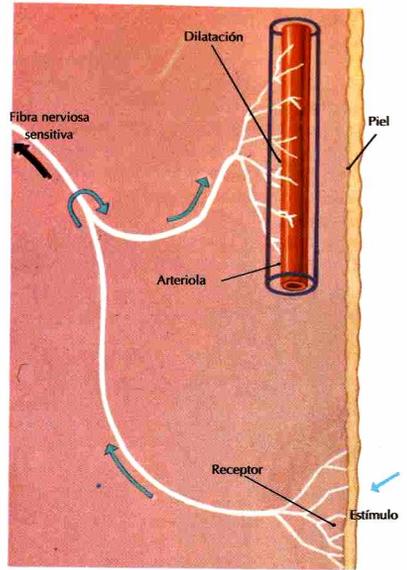


Fig. 2.- Reflejo axónico

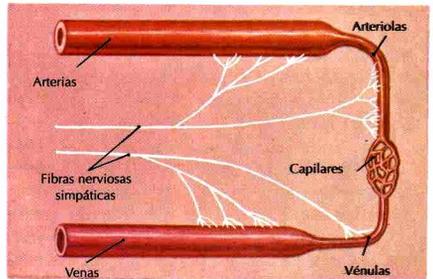


Fig. 3.- Inervación de los vasos periféricos.

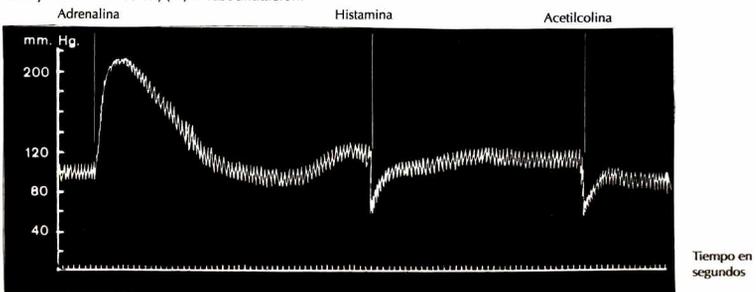


Fig. 4.- Registro gráfico de la presión arterial. Efecto de varias sustancias vasomotoras. La adrenalina produce vasoconstricción; la histamina y la acetilcolina son vasodilatadoras.

Circulación en los capilares. — La circulación permite que los líquidos tisulares se renueven, para lo cual ha de llegar un volumen adecuado de sangre a los territorios capilares: únicamente en ellos es posible el intercambio de sustancias entre el interior y el exterior de los vasos sanguíneos. El flujo de sangre por un área capilar depende de la presión arteriolar, de la presión venosa y del estado en que se encuentren los esfínteres precapilares. Efectivamente, en determinadas condiciones, el lecho capilar de una zona se cierra a la circulación por contraerse dichos esfínteres. La presión de la sangre al llegar a los capilares es de 35-40 mm Hg y disminuye hasta 15-20 mm Hg a lo largo de su recorrido.

Se calcula en más de 3.500.000.000 el número de capilares del cuerpo humano; su longitud y su diámetro son pequeñísimos, y la sangre circula por ellos a muy pequeña velocidad. La pared capilar está formada por una sola capa de células endoteliales que permite el paso a través de ella de todos los componentes del plasma sanguíneo, a excepción de las grandes moléculas proteicas. El líquido de los espacios tisulares puede entrar asimismo en el capilar y distribuirse por todo el sistema circulatorio. El intercambio de sustancias entre el plasma y el líquido tisular es un proceso puramente físico en el que intervienen la presión hidrostática y la presión osmótica coloidal. (Fig. 1.) La presión de la sangre es, en el extremo arteriolar del capilar, de unos 40 mm Hg; en sentido contrario, el líquido tisular ejerce, a su vez, una presión de 5 mm Hg. Por otra parte, la presión osmótica de las proteínas plasmáticas —que no abandonan el capilar— es de 26 mm Hg, y esta fuerza tiende a retener el plasma en el interior del vaso; también hay proteínas en el líquido tisular, pero su concentración normal es pequeña y sólo representa 1 mm Hg de presión de sentido opuesto. En resumen, la resultante de todas las fuerzas en el extremo proximal del capilar es:

$$\begin{aligned} \text{Presión eficaz} &= (40-5) - (26-1) = \\ &= 10 \text{ mm Hg} \end{aligned}$$

Esta es, pues, la fuerza que determina el escape de plasma hacia los espacios tisulares. Pero la presión capilar va disminuyendo y las proteínas plasmáticas se van concentrando, de manera que en el extremo distal del capilar los valores de la presión hidrostática eficaz y de la presión osmótica coloidal son 15 y 23 mm Hg, respectivamente. La presión de

filtración es, entonces, $15 - 23 = -8$ mm Hg. Es decir, una fuerza de 8 mm Hg impulsa al líquido tisular hacia los capilares, en los que penetra.

La permeabilidad de la pared capilar no es constante. Diversas sustancias químicas la modifican, y cuando se hace muy grande pasan incluso proteínas plasmáticas a los espacios tisulares; el retorno de los líquidos al sistema vascular es imperfecto y esta acumulación de líquido en los tejidos se llama *edema*.

Sistema linfático. — Los capilares sanguíneos y las venas constituyen un sistema de drenaje para los líquidos tisulares. La cantidad de proteínas en el líquido intersticial es muy pequeña, pero aumenta considerablemente en ciertas condiciones, y parece improbable que reingresen en el capilar. Hay un segundo sistema de drenaje —el linfático— cuya función principal es precisamente retirar de los espacios tisulares las proteínas en exceso. Este sistema tiene su origen en numerosos tubos cerrados que forman una red de finos vasos en los espacios tisulares. Son los *capilares linfáticos* (fig. 2), de calibre similar al de los sanguíneos, que se unen y dan origen a vasos cada vez mayores, algunos de los cuales poseen una capa de músculo liso y son contráctiles. Todo el sistema linfático está provisto de válvulas, que obligan a la linfa a circular en una sola dirección. Los linfáticos procedentes de las extremidades inferiores y de las vísceras abdominales confluyen, la *cisterna de Pecquet*, de la que arranca el *canal torácico* que, junto con los vasos procedentes de la parte superior izquierda del cuerpo, desemboca en la vena subclavia izquierda inmediatamente a la yugular. Los linfáticos procedentes de la parte superior derecha del cuerpo forman el *conducto linfático derecho*, que desemboca en el punto de unión de las venas subclavia y yugular derechas. (Fig. 4.)

El líquido que circula por el sistema linfático se llama *linfa* y tiene una composición similar a la del plasma sanguíneo, pero con menor cantidad de proteínas. Además contiene numerosos linfocitos, procedentes de los *ganglios* o *nódulos linfáticos* (fig. 3), que se encuentran localizados en determinadas regiones del organismo a lo largo de este último sistema.

La circulación de la linfa obedece a la diferencia existente entre la presión tisular y la presión venosa, al masaje ejercido por los músculos al contraerse y, tal vez, a la actividad contráctil de los propios vasos linfáticos.

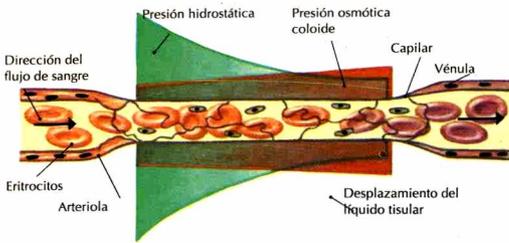


Fig. 1.- Intercambio entre el plasma y el líquido tisular.

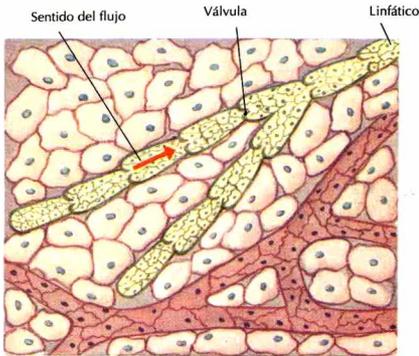


Fig. 2.- Capilares linfáticos y sanguíneos en un tejido.

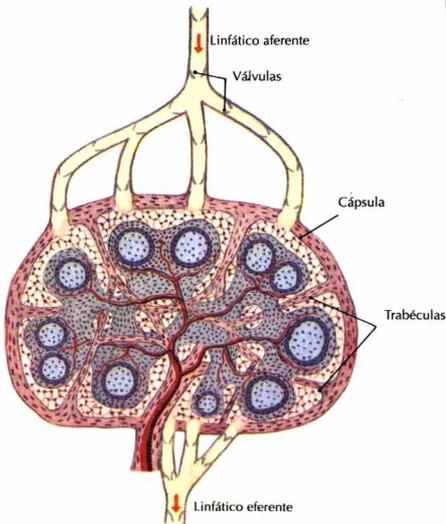


Fig. 3.- Estructura de un ganglio linfático.

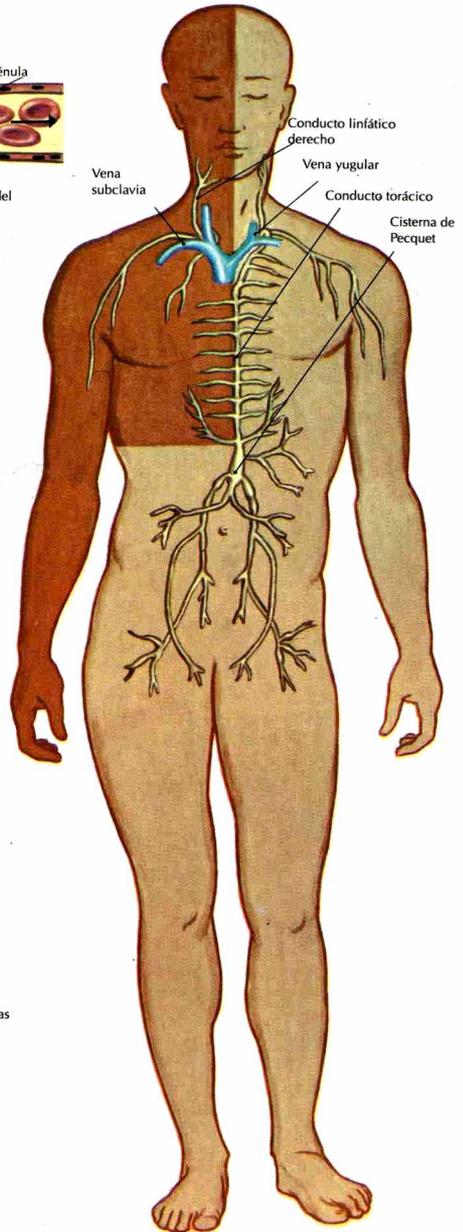


Fig. 4.- Disposición general del sistema linfático.

La respiración

Función del sistema respiratorio. — La energía que necesitan las células del organismo para desempeñar sus funciones específicas procede, en último término, de la combustión de determinadas sustancias químicas. Estas y otras reacciones bioquímicas hacen necesaria una aportación continua de oxígeno. Este elemento se encuentra en el aire atmosférico en la proporción del 21 por 100, pero la barrera cutánea impide su acceso directo a los tejidos.

Sólo a través del sistema respiratorio se pone el aire en contacto con la sangre, y ésta es la que transporta el oxígeno a todas las células del organismo. Por otra parte, en el metabolismo celular se forman sustancias gaseosas —concretamente CO_2 , que carecen de utilidad para la célula y deben ser eliminadas; es también el sistema respiratorio el que desempeña esta función excretora de las sustancias gaseosas.

La función respiratoria, en su sentido más amplio, comprende los siguientes procesos: a) el paso del aire atmosférico a través de los conductos respiratorios hasta alcanzar los alvéolos pulmonares; b) el paso a la sangre del oxígeno alveolar; c) el transporte del oxígeno por la sangre y su distribución por todo el organismo; d) la utilización del O_2 en las células e) la producción celular de CO_2 , f) el transporte del CO_2 por la sangre; g) el paso del CO_2 desde la sangre a los alvéolos pulmonares, y h) la expulsión del aire fuera de los pulmones.

Los procesos de utilización del O_2 y de producción de CO_2 constituyen la llamada *respiración celular* y no serán considerados en este apartado.

Estructura general del aparato respiratorio (fig. 1). — El aparato respiratorio está formado por los orificios de entrada del aire (nariz y boca) y por una serie de conductos que, después de ramificarse profusamente, terminan en unas estructuras saculares llamadas *alvéolos pulmonares*. Es aquí donde se realiza el intercambio de gases. La membrana alveolar es muy fina, y alrededor de cada alvéolo hay una tupida red de capilares sanguíneos. (Fig. 2.) Se calcula en 100 m^2 la superficie de contacto de los alvéolos con los capilares.

El aire que llega a los alvéolos pulmonares ha de estar desprovisto de partículas en suspensión y tener una temperatura y una humedad adecuadas. Asimismo la composición química del aire alveolar ha de permanecer constante. De lo contrario se alteraría la

constancia del medio interno. En efecto, el tortuoso camino que recorre el aire hasta llegar a los sacos alveolares permite filtrarle de partículas extrañas al tiempo que se humedece y se calienta; y las variaciones automáticas que experimentan los movimientos respiratorios ayudan a compensar cualquier anomalía en la composición del aire alveolar.

En la *nariz* desempeñan un importante papel las secreciones mucosas y los cilios de que están provistas sus células epiteliales, que arrastran hacia la faringe las partículas adheridas al mucus. La *faringe* es una vía de cruce de los aparatos respiratorio y digestivo. La *laringe*, en la parte superior de la tráquea, tiene una particularidad: poseer unas membranas tendinosas —cuerdas vocales— cuya vibración al paso del aire causa sonidos articulares en palabras. La *tráquea* está formada por anillos cartilagosos incompletos y recubierta interiormente por tejido epitelial ciliado. Los *bronquios* y *bronquiólos* de diverso orden, formados por sucesivas ramificaciones, son tubos de diámetro cada vez más pequeño, en cuya estructura va siendo cada vez mayor la proporción de tejido elástico y de músculo liso. Estos conductos, con los alvéolos, los vasos sanguíneos de la circulación menor y otros componentes, constituyen la masa esponjosa y elástica que recibe el nombre de *pulmones* y que ocupa la mayor parte del tórax. Una membrana firmemente adherida a la superficie externa de los pulmones (pleura visceral), que se vuelve sobre sí misma y tapiza interiormente la caja torácica (pleura parietal), mantiene permanentemente distendidos los elementos elásticos del pulmón, al que obliga a adaptarse en todo momento a la capacidad del tórax cuando el volumen de éste se modifica. (Fig. 3.) Es decir, si aumenta el volumen de la caja torácica los pulmones se distienden y entra aire por la nariz (o la boca) para llenar el vacío parcial ocasionado. Una pequeña cantidad de líquido entre las dos capas de pleura hace posible el deslizamiento suave de los pulmones sobre la superficie interna del tórax. Por la distensión normal de las fibras elásticas del pulmón, la presión intrapleural es inferior a la atmosférica, y si se perfora la cavidad pleural con una aguja penetra aire en su interior al tiempo que el pulmón correspondiente se colapsa. (Fig. 4.)

La parte media del tórax, entre los pulmones, constituye el *mediastino*. En él se encuentran el corazón, los grandes vasos sanguíneos y el esófago.

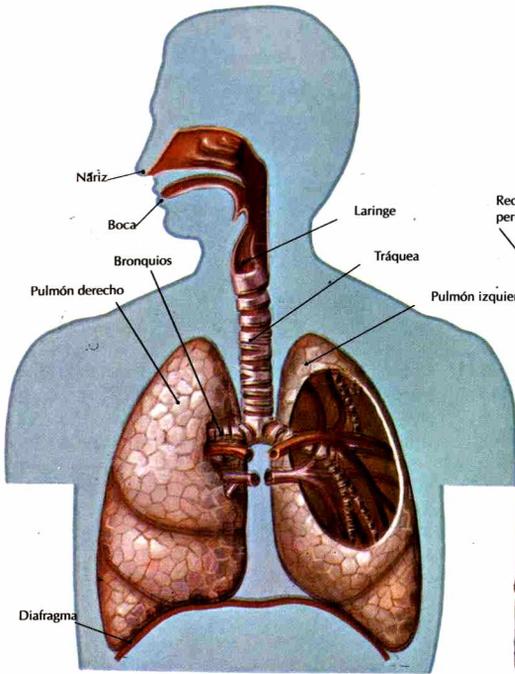


Fig. 1.- Disposición general del sistema respiratorio.

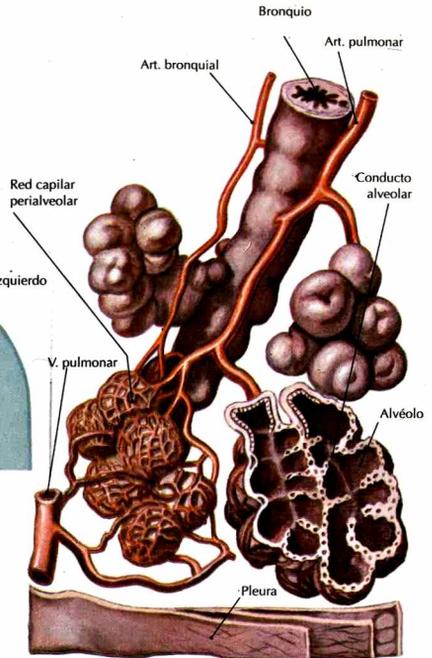


Fig. 2.- Alvéolos pulmonares y capilares sanguíneos.

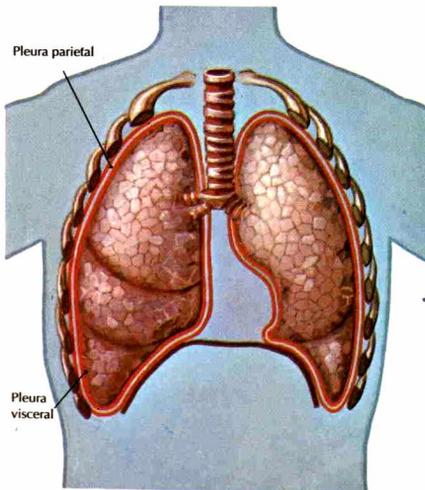


Fig. 3.- Membrana pleural.

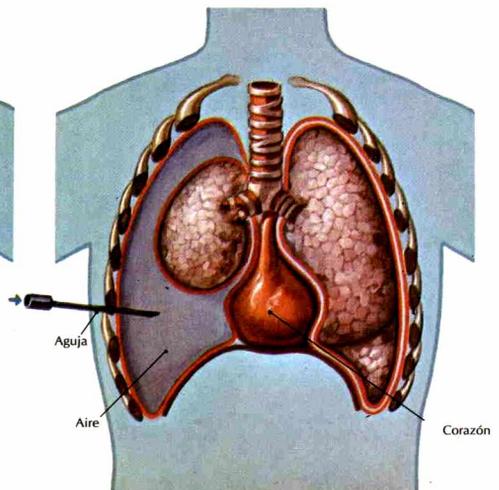


Fig. 4.- Pulmón derecho colapsado.

Mecánica respiratoria. — La penetración de aire en los pulmones es consecuencia del aumento de volumen del tórax. La caja torácica está formada por las costillas, el esternón, los músculos intercostales y una lámina musculotendinosa (el diafragma) que la limita por su parte inferior. El primer par de costillas es fijo, pero la articulación de las demás con la columna vertebral permite un cierto grado de giro. Cuando se contraen, los músculos intercostales externos elevan las costillas y —a causa de su forma y de su disposición en reposo— aumentan las distancias anteroposterior y lateral del tórax. El diafragma en reposo es convexo hacia la parte superior y se aplana al contraerse, lo que hace aumentar también la capacidad torácica. (Fig. 1.) Estos movimientos que determinan la entrada de aire en los pulmones constituyen la *inspiración*. La vuelta a su posición de reposo es generalmente un proceso pasivo, que se efectúa al relajarse los músculos mencionados: *expiración*. La intensidad de los movimientos respiratorios depende del grado de contracción de los músculos inspiratorios. Normalmente es pequeño y predomina la actividad del diafragma, aumentando el volumen torácico en unos 500 ml (aire basal); pero si se fuerza al máximo la inspiración se consigue aumentar su volumen unos tres litros más (aire complementario). Aunque la espiración es pasiva, también puede forzarse por contracción de los músculos intercostales internos —que hacen descender las costillas— y de los músculos abdominales —que presionan el contenido del abdomen contra el diafragma, aumentando su convexidad— con lo que se logra una expulsión adicional de aire: de un litro (aire suplementario). La suma del aire basal, el complementario y el suplementario se conoce con el nombre de *capacidad vital*. (Fig. 2.) Aun después de una espiración forzada queda aire en los pulmones: es el aire residual, que sólo escapará si se perfora la cavidad pleural. Se llama espacio muerto al volumen de aire contenido en los conductos respiratorios que no participa en el intercambio de gases con la sangre; su valor es de unos 150 mililitros.

Tanto la intensidad como la frecuencia respiratoria pueden experimentar variaciones. Normalmente realizamos dieciséis respiraciones por minuto. Así, pues, la cantidad de aire que pasa a través de nuestros pulmones en un minuto (ventilación pulmonar) es $16 \times 500 = 8.000$ mililitros. La frecuencia respiratoria puede aumentar hasta 100 por minuto,

si bien entonces la cantidad de aire movilizado en cada ciclo respiratorio es pequeña. La ventilación pulmonar máxima que se puede alcanzar combinando intensidad y frecuencia respiratorias es del orden de 100 litros por minuto.

Regulación de la respiración — Los músculos torácicos y el diafragma son estriados y, por lo tanto, voluntarios. En efecto, podemos alterar a capricho la función respiratoria. Pero normalmente se realiza de una manera automática, y hay también un perfecto ajuste automático entre las necesidades de oxígeno del organismo en cada momento y la ventilación pulmonar. La actividad respiratoria está gobernada por un conjunto de neuronas situadas en el tronco encefálico, que constituyen el *centro respiratorio*. Estas neuronas están en contacto con las que inervan los músculos intercostales y el diafragma. El ritmo de descarga del centro respiratorio determina la frecuencia y la intensidad de la respiración. La actividad del centro está supeditada a diversas influencias que se ejercen sobre él, unas químicas y otras de naturaleza refleja. La más importante de las primeras es el aumento de CO_2 en la sangre: cuando la presión parcial de este gas aumenta un 6 por 100, la ventilación pulmonar se eleva al doble. Así se asegura la eliminación de este metabolito cuando se ha producido en exceso. Aunque menos sensibles al CO_2 que el propio centro respiratorio, hay también quimiorreceptores en el arco aórtico y en los senos carotídeos que informan al centro, por vía refleja, de un aumento de CO_2 en la sangre, y estimulan por ello su actividad. Mayor importancia tienen los receptores sensibles a la disminución del O_2 en la sangre; están localizados en los mismos lugares y estimulan, también por vía refleja, el centro respiratorio. (Fig. 4.) Un importante mecanismo es el que limita el grado de expansión del tórax en cada inspiración: hay receptores sensibles a la distensión en los pulmones, que descargan a medida que progresa el movimiento inspiratorio; estos impulsos llegan, por medio de los nervios vagos, al centro respiratorio y lo inhiben; con ello queda interrumpida la inspiración y sobreviene pasivamente la espiración. Si se seccionan los nervios vagos, la respiración se hace más profunda y menos frecuente. (Fig. 3.) Hay otros mecanismos, principalmente el llamado reflejo neumotáxico, que sustituyen el reflejo que había sido destruido e impiden la parálisis respiratoria en el momento de la inspiración.

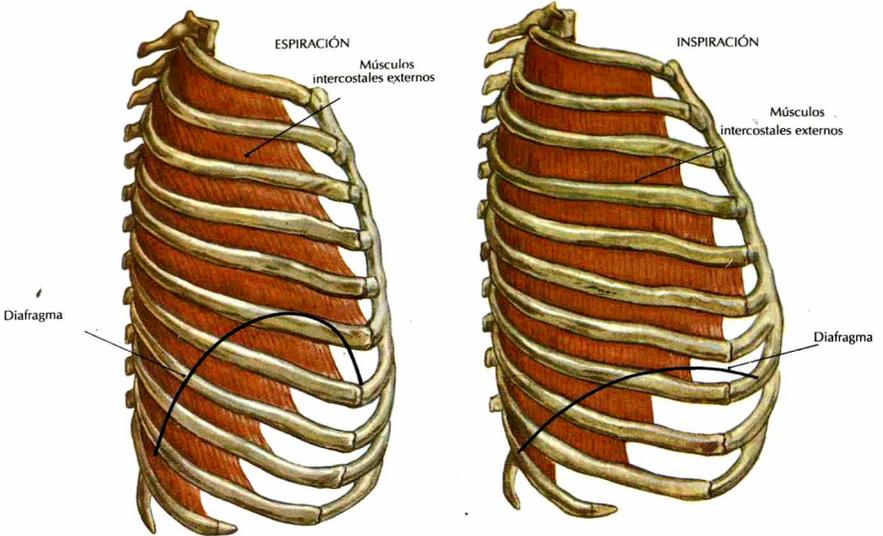


Fig. 1.- Aumento de la capacidad torácica por contracción de los músculos intercostales y el diafragma.

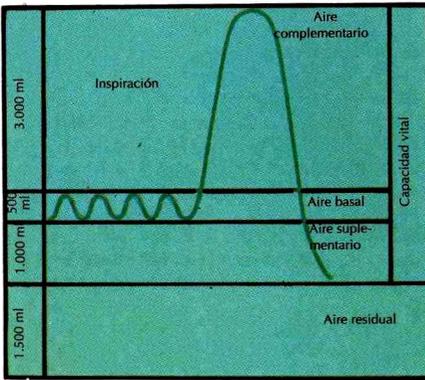


Fig. 2.- Volúmenes de aire movilizados en la respiración normal y en la respiración forzada.



Fig. 3.- Movimientos respiratorios después de seccionar los nervios vagos.

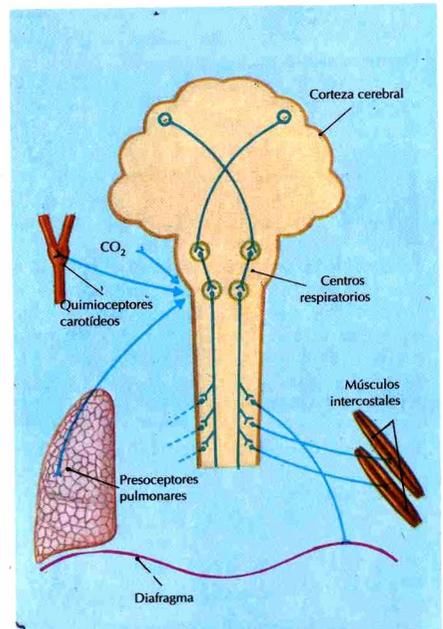


Fig. 4.- Regulación de los movimientos respiratorios.

Intercambio gaseoso en los pulmones. — El desplazamiento de un gas a través de una membrana depende de la permeabilidad de ésta y de la presión parcial de aquél a ambos lados de ella. Dos membranas muy finas, el epitelio alveolar y el endotelio capilar, separan el aire alveolar de la sangre que llega a los pulmones: su permeabilidad a los gases es suficientemente grande en condiciones normales y no constituye ningún factor que limite los intercambios gaseosos. En el aire atmosférico, la presión parcial del O_2 es, a la presión normal de una atmósfera (21 por 100 de 760 mm Hg), de 160 mm Hg; pero al entrar en el sistema respiratorio se mezcla con el aire, ya viciado, de los conductos y cuando llega a los alvéolos su presión parcial se ha reducido a 100 mm Hg. Del mismo modo, aunque la cantidad de CO_2 en el aire atmosférico es insignificante (presión parcial = 0,3 mm Hg), en el aire alveolar se encuentra en la proporción del 5,5 por 100 (p.p. = 40 mm Hg). (Fig. 5.)

La sangre que llega a los capilares pulmonares es sangre venosa procedente de todos los tejidos del organismo, a los que ha cedido una parte de su oxígeno y en los que se ha cargado de CO_2 . Las presiones parciales de estos gases varían según la actividad metabólica de las células, pero podemos dar como valores medios en la sangre venosa mezclada los siguientes: $pO_2 = 40$ mm Hg y $pCO_2 = 46$ mm Hg. A lo largo de su recorrido por los capilares que tocan con los alvéolos la sangre difunde los gases en el sentido impuesto por el correspondiente gradiente de presión; esto es, pasa O_2 desde los alvéolos (p.p. = 100) a la sangre (p.p. = 40), y CO_2 desde la sangre (p.p. = 46) a los alvéolos (p.p. = 40). (Fig. 1.) El equilibrio se alcanza sin que se modifiquen las concentraciones de ambos gases en los alvéolos, pues toda la actividad respiratoria está encaminada a mantener constante la composición del aire alveolar. Es decir, las presiones parciales de O_2 y de CO_2 en la sangre arterial son idénticas a las del aire alveolar.

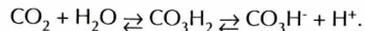
Intercambio gaseoso en los tejidos. — Cuando la sangre llega a los capilares tisulares lleva una carga de O_2 , que representa una presión parcial de 100 mm Hg, y una cantidad de CO_2 equivalente a una presión parcial de 40 mm Hg. El entorno celular se ha empobrecido en O_2 y se ha enriquecido en CO_2 a consecuencia de la actividad metabólica. La intensidad de estos cambios depende del tejido de que se trate y de su estado funcional; en todo caso, puesto que la membrana capilar es permeable a ellos, difunde los gases

obedeciendo a los gradientes de presión hasta alcanzar el equilibrio con una pérdida de O_2 para la sangre y un aumento de su concentración de CO_2 .

Transporte de O_2 por la sangre. — La cantidad de O_2 que es capaz de fijar un volumen de sangre es cien veces superior a lo que cabría esperar de la solubilidad de este gas en el plasma. La causa de ello es la particular afinidad de la hemoglobina (Hb) con el oxígeno. La Hb es un cromoproteído, cuyo peso molecular es 67.000, que se encuentra en el interior de los eritrocitos. Se combina reversiblemente con el O_2 y da oxihemoglobina (HbO_2). El porcentaje de Hb que pasa a HbO_2 depende de la presión parcial del O_2 en contacto con la sangre. La función que liga ambas variables no es lineal; su representación gráfica es una curva sigmoidea (fig. 3): la curva de disociación de la oxihemoglobina.

La sangre humana normal contiene 15 g de Hb por 100 ml, y como cada gramo de Hb se combina con 1,34 miligramos de O_2 , resulta que 100 ml de sangre son capaces de transportar 20 ml de O_2 . Si, efectivamente, contiene 20 volúmenes de O_2 por ciento se dice que su porcentaje de saturación es 100. Es costumbre expresar de esta forma el contenido de O_2 en la sangre. Cuando la presión parcial del oxígeno en contacto con la sangre es de 100 mm Hg o más, toda la Hb pasa a HbO_2 ; así pues, la sangre se satura de O_2 al máximo a su paso por los pulmones. En presencia de CO_2 la curva de disociación de la HbO_2 se desplaza hacia la derecha, y como la cantidad de CO_2 es diferente en los pulmones y en los tejidos, ninguna de las representadas en la figura 2 corresponde a las condiciones fisiológicas; la curva normal va del punto A al B, lo que favorece al organismo, al permitir una mayor cesión de O_2 a los tejidos.

Transporte del CO_2 por la sangre. — El CO_2 disuelto en la sangre forma CO_3H_2 con el agua, que se disocia en CO_3H^+ y H^+ .



Según la ley de acción de masas, la reacción progresará hacia la derecha (y se fijará, por lo tanto, mayor cantidad de CO_2) cuando alguno de los productos finales es retirado de la solución. Esto es lo que hacen las sustancias «tampón» con la concentración de hidrogeniones. Así se comportan las proteínas del plasma y la hemoglobina de los eritrocitos. En las figuras 3 y 4 se resumen los cambios químicos más importantes que se producen en el plasma y en los eritrocitos.

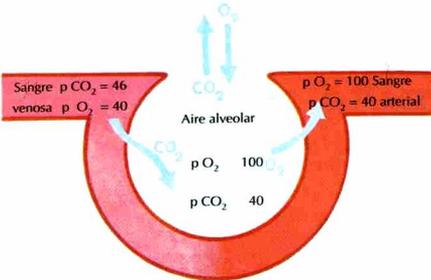


Fig. 1.- Intercambio gaseoso en mm de alvéolo pulmonar.

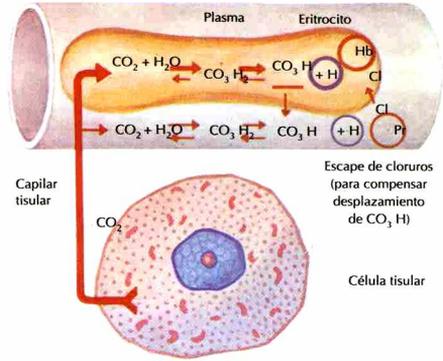


Fig. 2.- Transporte de CO₂ por la sangre (mayor efecto "tampón" en los eritrocitos que en el plasma).

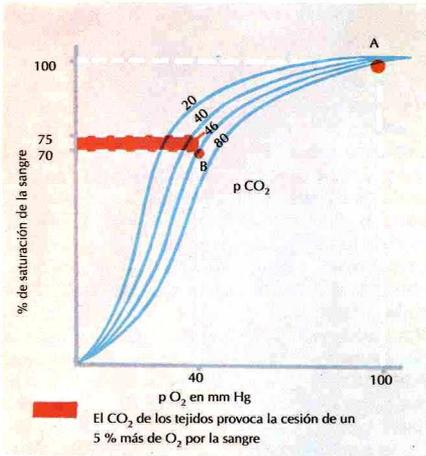


Fig. 3.- Curvas de disociación de la HbO₂.

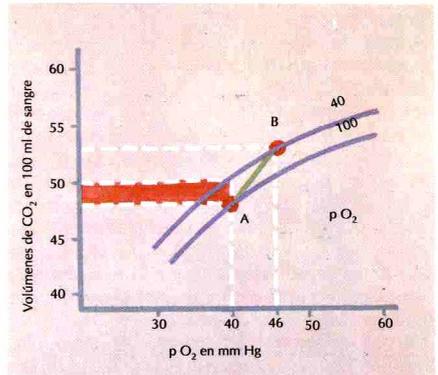


Fig. 4.- Cesión de CO₂ en los pulmones; influencia de mayor pO₂.

Gas	Aire atmosférico		Aire alveolar		Sangre arterial	Sangre venosa
	%	mm Hg	%	mm Hg	mm Hg	mm Hg
O ₂	20,94	159,1	14,2	101	100	40
CO ₂	0,04	0,3	5,5	39	40	46
N ₂	79,02	600,6	80,3	573	573	573
Total	100,00	760,0	100,0	713	713	659

Fig. 5.- Presiones parciales de los gases respiratorios.

La digestión

Función del sistema digestivo. — El organismo debe tomar del exterior una serie de materiales (alimentos) necesarios para desarrollar y mantener sus estructuras y como fuente de energía que haga posibles sus actividades específicas. Dichos materiales no son, en general, directamente utilizables por las células, y han de sufrir un tratamiento previo a su incorporación al organismo.

La transformación de los alimentos en sustancias utilizables se realiza en una cavidad tubular, abierta al exterior por dos orificios; diversas glándulas vierten en ella sus productos de secreción, algunos de cuyos componentes (enzimas o fermentos) (fig. 4) tienen la propiedad de hidrolizar las sustancias alimenticias convirtiéndolas en moléculas más pequeñas, capaces de atravesar la pared de la cavidad digestiva, incorporarse a los líquidos circulantes (sangre y linfa) y distribuirse por todo el organismo.

Aunque la digestión, en sentido estricto, es la transformación de los alimentos en sustancias asimilables, debemos considerar los siguientes procesos implicados en el problema: a) la entrada del alimento en el aparato digestivo y su progresión a lo largo de él; b) la división mecánica del alimento; c) la secreción de las glándulas digestivas; d) los cambios químicos que experimentan las sustancias alimenticias; e) el paso de las sustancias asimilables a través de la pared intestinal, y f) la expulsión de los restos no aprovechables del alimento y de otros materiales de diverso origen.

Estructura general del aparato digestivo. (Fig. 1.) — El aparato digestivo es un largo tubo de diverso calibre, ensanchado en determinadas partes y constituido fundamentalmente por dos capas: una glandular y otra muscular. Un epitelio mucoso tapiza interiormente el tubo digestivo, y a través de numerosos orificios vierten en él sus secreciones las glándulas alojadas en la capa subyacente.

Otras glándulas, más o menos distantes del tracto digestivo, desembocan también en el tubo por medio de conductos bien patentes. La capa muscular está formada por fibras musculares lisas (figura 2), excepto en los extremos del tracto, en los cuales el músculo es de naturaleza estriada, sobre todo en el extremo anterior (boca y primera porción del esófago).

La primera porción del aparato digestivo es la *boca*, que comunica con el exterior a voluntad, merced al movimiento de las mandíbulas y de los labios. Intervienen en la digestión bucal varios músculos de la cara (maseteros,

temporales, bucinadores), la lengua, los dientes y las glándulas salivares (sublinguales, submaxilares y parótidas). La parte posterior de la cavidad oral comunica, por entre los pilares del paladar, con la *faringe*, en donde se cruzan los aparatos respiratorio y digestivo. El *esófago* es un tubo que tiene su origen en la parte inferior de la faringe y discurre a lo largo del cuello por detrás de la tráquea, atraviesa el tórax por el mediastino, entra en el abdomen y desemboca en el estómago. Es esencialmente musculoso y presenta un esfínter (cardias) en su extremo final. El *estómago* desempeña el papel de depósito de alimento y regulador de su paso al intestino, además de desempeñar importantes funciones digestivas. Se distinguen en él tres porciones: fundus, cuerpo del estómago y píloro. Un esfínter (esfínter pilórico) (fig. 3) le pone en comunicación con el *intestino delgado*, largo tubo que recibe sucesivamente los nombres de *duodeno*, *yeyuno* e *íleon*. En el duodeno desembocan dos importantes glándulas anejas: el páncreas y el hígado; ambos órganos tienen, además, otras funciones ajenas a la digestión. Otras numerosas glándulas vierten también sus secreciones en la luz del intestino. La mucosa intestinal presenta abundantes vellosidades ricamente vascularizadas a través de las cuales se realiza la absorción de las sustancias digeridas. La desembocadura del intestino delgado en el *grueso* está protegida por el esfínter ileocecal. Se llama *ciego* a la parte situada por debajo del esfínter, que forma una especie de fondo de saco. A continuación sigue el *colon* y por último, el *recto*, que comunica con el exterior a través del ano. Dos esfínteres mantienen normalmente cerrado el orificio de salida: el esfínter anal interno, de músculo liso y, por lo tanto involuntario, y el externo, de músculo estriado y voluntario. La actividad digestiva del intestino grueso es de escasa importancia, no obstante lo cual es digno de señalar el papel que la flora microbiana desempeña en la síntesis de ciertas vitaminas y también en la degradación de diversos componentes del alimento. Sin embargo, la abundancia de microorganismos en esta región del aparato digestivo tiene, en el hombre, mayor interés desde el punto de vista de la Patología que desde el de la Fisiología. Las heces fecales, que se expulsan a través del ano, están formadas no sólo por los restos inútiles del alimento ingerido, sino también por materiales procedentes del propio aparato digestivo, y, principalmente por bacterias intestinales.

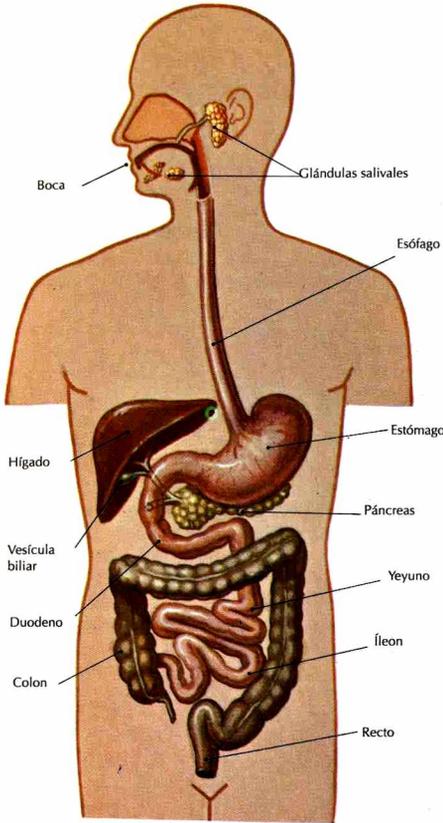


Fig. 1.- Disposición general del aparato digestivo.

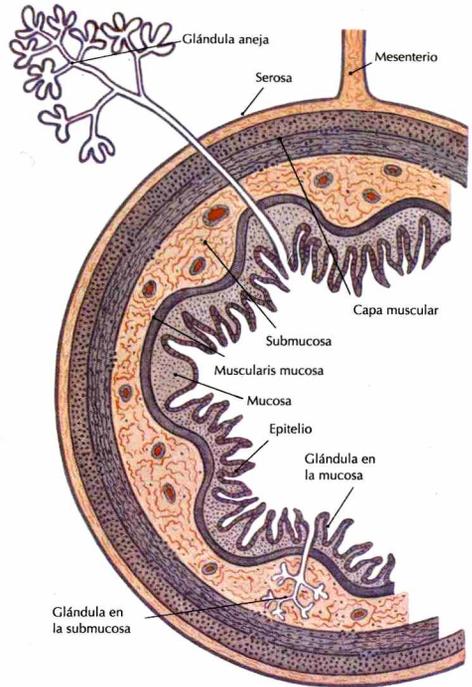


Fig. 2.- Plan estructural del tracto digestivo.

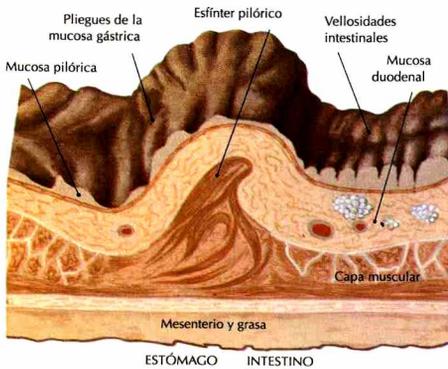


Fig. 3.- Esfínter pilórico visto en sección

Jugo	Enzimas	Sustrato	Productos finales
Saliva	Ptialina	Almidón	Dextrinas maltosa
Jugo gástrico	pepsina (como pepsinógeno)	Proteínas	Proteosas, peptonas
	Cuajo	Caseínógeno (leche)	Caseína
Jugo pancreático	Tripsina (como tripsinógeno)	Proteínas	Aminoácidos
	Lipasa	Grasas	Ac. grasos glicerina
	Amilasa	Almidón	Maltosa
	Disacararasas	Disacáridos	Monosacáridos
Jugo entérico	Enteroquinasa	Tripsinógeno	Tripsina
	Peptidasas	Polipéptidos	Aminoácidos
	Amilasa	Almidón	Maltosa
	Lipasa	Grasas	Ac. grasos, glicerina

Fig. 4.- Tabla de los enzimas digestivos.

Digestión en la boca — En relación con los procesos alimenticios, la boca realiza las siguientes funciones: aprehensión, selección y división mecánica del alimento, así como el comienzo de su transformación química.

Los dientes, provistos de un borde agudo, cortan y desgarran el alimento; los premolares y molares, con una superficie relativamente plana, lo muelen durante el proceso de la *masticación*, cuando la mandíbula inferior, accionada por varios músculos de la cara, se mueve de arriba abajo y de abajo arriba y también lateralmente. La lengua sitúa convenientemente el alimento entre las muelas.

Comienza ya en la boca el desdoblamiento enzimático de las sustancias alimenticias. Tres pares de glándulas anejas, cuyos conductos desembocan en la cavidad oral (fig. 1), y numerosas glándulas pequeñas diseminadas en la mucosa de la boca elaboran y segregan un líquido llamado *saliva*, que contiene diversos iones, mucina y un fermento, la *ptialina*, que hidroliza parcialmente el almidón, descomponiéndolo en una mezcla de dextrinas y maltosa. Esta acción enzimática se realiza a un pH aproximadamente neutro, que es el que tiene la saliva, y cuando el alimento se mezcla con el jugo gástrico, fuertemente ácido, se interrumpe. A pesar de que el alimento permanece en la boca muy poco tiempo, más del 50 por 100 del almidón ingerido es hidrolizado por la ptialina, pues la acidez gástrica no impregna inmediatamente el bolo alimenticio que entra en el estómago y la ptialina sigue actuando en el interior de la masa.

Además de su acción digestiva, la saliva realiza otras funciones; así, humedece y lubrica el alimento, para su deglución, disuelve muchos de sus componentes, posibilitando la apreciación del sabor; limpia la boca y protege la mucosa oral y los dientes.

El hombre segrega de uno a dos litros de saliva al día. Hay un flujo basal continuo, de poca importancia, que evita la desecación y el deterioro de la mucosa. Pero la presencia de alimento en la boca desencadena un copioso flujo de saliva. Este fenómeno es un acto reflejo, iniciado por los estímulos mecánicos de la cavidad oral y químicos sobre las papilas gustativas; los impulsos nerviosos que tienen su origen en los receptores llegan al bulbo, donde se encuentran los núcleos salivatorios, a los que excitan, y éstos envían impulsos a las glándulas a través del sistema nervioso parasimpático. (Fig. 2.) Las glándulas salivales reciben nervios del parasimpático y

del simpático; ambos estimulan la secreción, aunque mucho más intensamente el primero. El solo hecho de ver u oler la comida, o de pensar en ella, bastan para activar la secreción salival. Trátase en este caso de un reflejo condicionado.

Las glándulas salivales son arracimadas; sus células secretoras forman acinos; su cavidad comunica con los segmentos intercalares, y éstos con los conductos excretores. Según el material que elaboran se dividen en mucosas (que segregan una saliva densa, viscosa, rica en mucina) y serosas, cuya secreción es fluida y contiene ptialina. Las parótidas son serosas, y las submaxilares y sublinguales, mixtas.

Deglución. — El alimento, reducido a finas partículas y mezclado con la saliva durante la masticación, queda convertido en una masa pastosa que recibe el nombre de *bolo alimenticio*. Porciones sucesivas de esta masa se sitúan en la parte posterior de la boca y, mediante la contracción de los músculos de la lengua, son impulsadas hacia la faringe. A partir de este momento, la progresión del bolo será gobernada por una serie de actos reflejos independientes de la voluntad. Existe en el bulbo raquídeo un conjunto de neuronas que rigen el proceso de la deglución. El paso del alimento por la faringe laríngea, en donde se cruzan los conductos digestivo y respiratorio, pone en juego un mecanismo que asegura la entrada del material deglutido en el esófago y no en la tráquea. En efecto, en el momento oportuno se eleva el hioides y con él la parte superior de la tráquea, que queda bajo la epiglotis y ocluida por ella; al mismo tiempo se interrumpen los movimientos respiratorios (apnea de deglución), y el alimento atraviesa entonces esta región y penetra en el esófago. (Fig. 3.)

El paso del bolo alimenticio por el esófago no reviste especial interés. La capa mucosa, que tapiza interiormente el tubo, asegura un deslizamiento suave del alimento, y la gruesa capa muscular es asiento de ondas peristálticas que lo recorren de arriba abajo en toda su longitud, impulsando el contenido. Las ondas peristálticas aparecen en respuesta a la distensión del conducto en un punto, lo que provoca la contracción de las fibras circulares posteriores y la relajación de las anteriores; así se favorece el arrastre del agente causal hacia adelante.

El esfínter cardial, que guarda la entrada del estómago, ejerce una tensión muy pequeña y es fácilmente salvado por el bolo alimenticio.

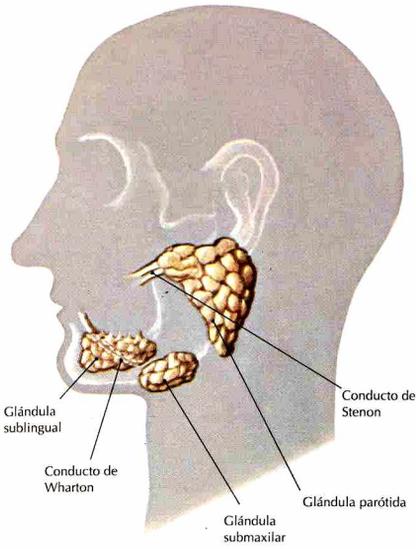


Fig. 1.- Situación de las glándulas salivales.

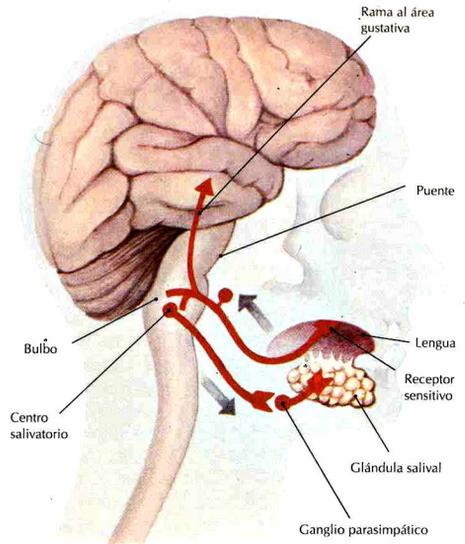


Fig. 2.- Reflejo salivatorio.

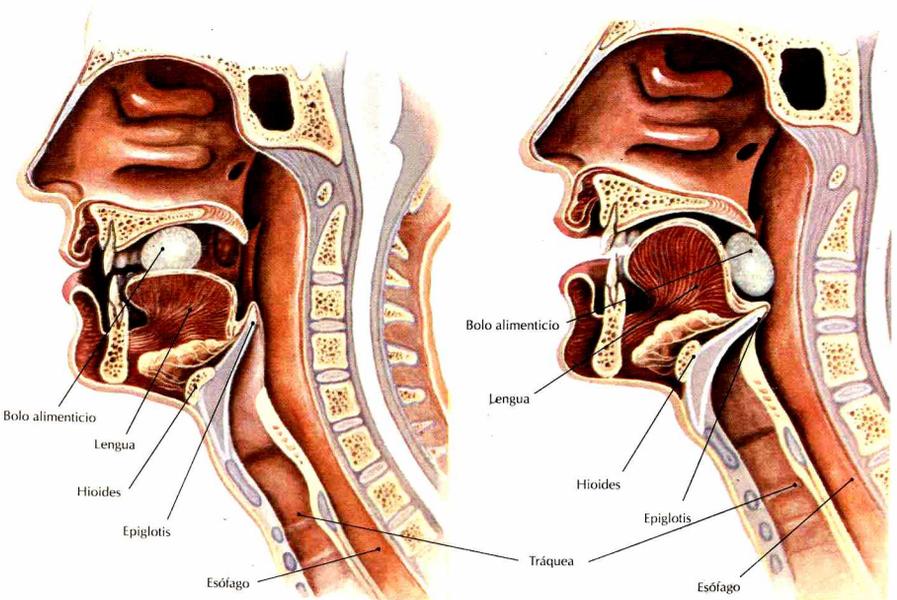


Fig. 3.- Deglución.

Digestión en el estómago. — El alimento, según su naturaleza, permanece en el estómago de una a cinco horas. Durante este tiempo está sometido a intensas actividades mecánicas y químicas. La musculatura gástrica experimenta fuertes contracciones peristálticas mientras hay alimento en el estómago. Estas contracciones permiten que se mezcle la masa alimenticia con el jugo gástrico; al mismo tiempo proporcionan la fuerza propulsora que hace pasar a intervalos el contenido del estómago al intestino. También aparecen ondas de contracción de gran intensidad cuando el estómago está vacío, y estas ondas coinciden con la sensación de hambre. (Fig. 1.)

Varios millones de glándulas tubulares se alojan en la capa mucosa y desembocan en la cavidad gástrica a través de otros tantos orificios visibles en su superficie. (Fig. 3.) Las células que constituyen estas glándulas son de distintos tipos: las situadas en el cuello de la glándula producen *mucus*; en la parte más profunda se encuentran las llamadas *células principales*, productoras de una proteína, el *pepsinógeno*, que es el precursor de un enzima; y sobrepuestas a las anteriores y repartidas irregularmente a lo largo de los tubos glandulares aparecen las *células parietales* u *oxínticas*, que pueden elaborar ácido clorhídrico. Esta compleja estructura de las glándulas gástricas se observa en la región fúndica, pero no en la pilórica. (Fig. 2.)

El *jugo gástrico* es una mezcla, en proporciones variables, de las secreciones individuales de todas las células consideradas, más las del propio epitelio mucoso. Es un líquido acuoso que contiene mucina, ácido clorhídrico, pepsinógeno y renina como productos más importantes.

Los mecanismos que regulan la actividad de las glándulas del estómago son de dos tipos: nerviosos y humorales. (Fig. 4.) El sistema parasimpático, por medio de una rama del nervio vago, estimula la secreción gástrica. El simpático parece ser inhibidor. El contacto del alimento con la mucosa oral, primero, y con la mucosa gástrica, después, pone en marcha sendos mecanismos reflejos que activan las glándulas gástricas a través del vago. Ver comida, o simplemente pensar en ella, produce un efecto similar (reflejo condicionado). La presencia en el estómago de ciertos componentes del alimento determina, por otra parte, la liberación de una hormona, la *gastrina*, formada en la pared del estómago, que pasa a la sangre, llega por esta vía a las

glándulas gástricas y estimula la secreción de jugo. El paso de la masa alimenticia al intestino causa también alteraciones de la actividad secretora de las glándulas gástricas, pues algunas de las sustancias que se absorben son estimulantes de la secreción gástrica; por el contrario, la presencia de grasas en la primera porción del intestino produce la liberación de otra hormona, la *enterogastrona*, que ejerce un efecto inhibitor sobre la secreción y la motilidad del estómago.

El pepsinógeno segregado por las células principales se convierte en *pepsina* (fermento activo) gracias al ClH y la pepsina así formada en principio autocataliza después masivamente esta transformación. La pepsina hidroliza las proteínas, convirtiéndolas en péptidos más sencillos, pero sin llegar a descomponerlas en sus unidades fundamentales, los aminoácidos. Se requiere un pH fuertemente ácido para que se manifieste la actividad proteolítica de la pepsina, y éste es proporcionado por el ClH que segregan las células oxínticas. El ácido clorhídrico tiene también importancia como disolvente e hidrolizante de algunos componentes del alimento, y como antiséptico, pues evita la putrefacción del contenido del estómago. Contra la acidez del jugo gástrico y la pepsina, la mucina actúa como barrera defensiva.

La renina o cuajo convierte el caseinógeno (proteína de la leche) en caseína, proteína insoluble; ésta es digerida después por la pepsina y los demás fermentos proteolíticos.

Vaciamiento gástrico. — La masa alimenticia procedente de la boca, después de mezclada con el jugo gástrico, parcialmente digerida y amasada en el estómago, recibe el nombre de *quimo*. Las ondas peristálticas lo impulsan hacia el píloro, y las porciones más fluidas pasan a través del esfínter. El vaciamiento del estómago depende de las presiones relativas en el antro pilórico y en el bulbo duodenal y del tono del esfínter; en realidad, estas tres regiones actúan como una unidad fisiológicamente coordinada, y el duodeno es el que regula principalmente la actividad del conjunto. En efecto, la presencia de ácidos, de soluciones hipertónicas, de grasas y de proteínas parcialmente digeridas o de una masa voluminosa en el duodeno inhibe reflejamente o por vía humoral el tono y la motilidad del estómago, retrasando el vaciamiento gástrico. El esfínter pilórico, normalmente abierto, permite un cierto grado de regurgitación del contenido intestinal hacia el estómago.

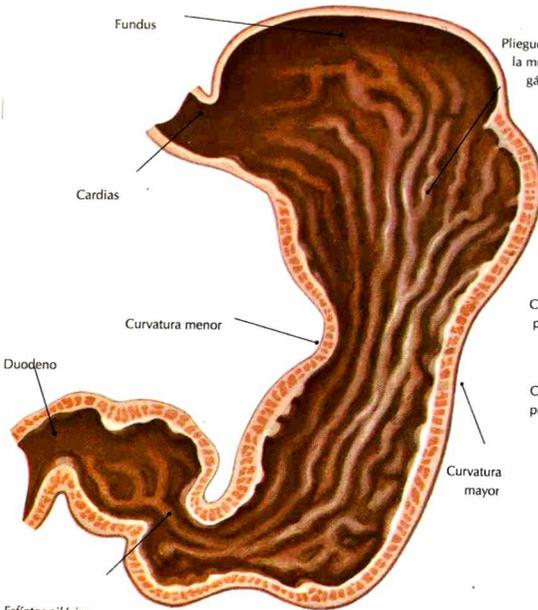


Fig. 1.- Sección longitudinal del estómago.

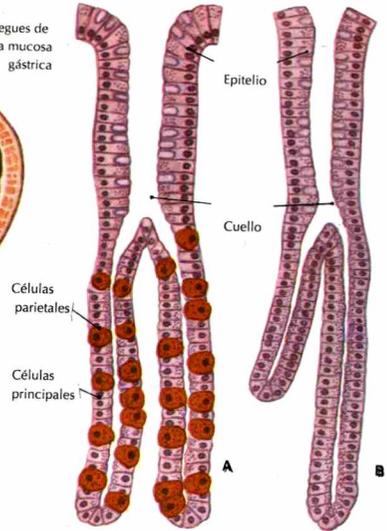


Fig. 2.- Glándulas fúndicas (a) y pilóricas (b).

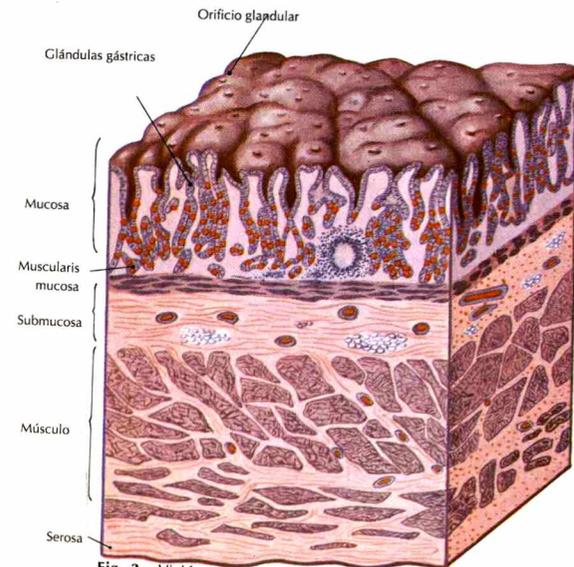


Fig. 3.- Visión esquemática tridimensional de un fragmento de estómago.

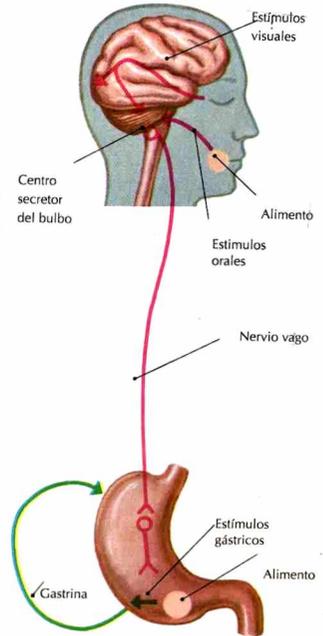


Fig. 4.- Mecanismos secretores del jugo gástrico.

Digestión en el intestino delgado. — El intestino delgado, de unos seis metros de longitud, consta también, esencialmente, de una capa mucosa y de otra muscular; esta última formada por fibras lisas, dispuestas unas circularmente y otras en sentido longitudinal. La capa mucosa se repliega sobre sí misma y forma abundantes pliegues circulares (fig. 1), y toda su superficie presenta elevaciones, a manera de dedos de guante, conocidas con el nombre de *vellosidades intestinales* (fig. 2); se incrementa así enormemente la superficie en contacto con la luz del intestino. Entre las vellosidades, y constituyendo pequeñas invaginaciones del epitelio, se hallan las *criptas de Lieberkühn*, glándulas tubulares que segregan el jugo entérico. En la primera porción del duodeno hay otras glándulas, llamadas de *Brunner*, alveolares, mucoides, que desembocan en las criptas de Lieberkühn. (Fig. 3.)

El jugo *entérico* es alcalino y contiene gran cantidad de mucus. Se ha señalado la presencia de numerosas enzimas en el jugo entérico, pero probablemente la mayor parte son enzimas intracelulares que se liberan al desintegrarse las células de descamación de la mucosa intestinal que invariablemente contaminan el jugo. Se consideran como enzimas propios: la *enteroquinasa*, que convierte el tripsinógeno en tripsina; diversas peptidasas, que desdoblan los polipéptidos; la lipasa, que hidroliza las grasas, y asimismo una amilasa, que descompone el almidón.

Jugo pancreático. — Es segregado por las células acinares del páncreas, que constituyen el componente exocrino de la glándula. Por medio de un sistema de conductos llega la secreción al canal de *Wirsung* y, a través del esfínter de Oddi, vierte en el duodeno. Aunque el sistema nervioso, por medio del vago, estimula reflejamente la secreción del jugo pancreático, tiene mayor importancia el mecanismo humoral, a cargo de dos hormonas, la *secretina* y la *pancreozimina*, que se hallan en la mucosa duodenal, pasan a la sangre en respuesta a la llegada del quimo ácido al duodeno y estimulan la descarga de jugo al alcanzar el páncreas. (Fig. 4.) Se segregan unos 750 ml de jugo pancreático al día.

El jugo pancreático es alcalino y rico en bicarbonato sódico, y contiene, como principales enzimas, los siguientes: tripsina y quimotripsina, que continúan la digestión de las proteínas; lipasa, que descompone las grasas en ácidos grasos y glicerina; amilasa, que hidroliza parcialmente el almidón; maltasa, sacarasa y lactasa, que descomponen los correspondientes disacáridos en los monosacá-

ridos constituyentes: glucosa, fructosa y galactosa. La tripsina y la quimotripsina se segregan como tripsinógeno y quimotripsinógeno, los cuales, siendo inactivos, son activados por la enteroquinasa del jugo intestinal y posteriormente por un proceso autocatalítico.

Bilis. — Es la secreción exocrina de las células hepáticas, cuyos componentes más importantes son las sales y los pigmentos biliares. La bilis carece de fermentos. Las sales biliares desempeñan un importante papel en la digestión de las grasas al favorecer su emulsificación y hacer posible su ataque por las lipasas.

La bilis se forma continuamente y se almacena, concentrándose, en la vesícula biliar. Cuando llegan al duodeno el quimo, y, en particular, sus componentes grasos, se libera una hormona, la *colecistoquinina*, que causa contracción de la vesícula biliar y relajación del esfínter de Oddi; la bilis preformada pasa al intestino y ejerce su actividad en el momento oportuno. (Fig. 4.) Una gran parte de las sales biliares se reabsorben en el intestino y regresan al hígado, en donde estimulan la secreción de más bilis, a la que ellas mismas se incorporan.

Movimientos intestinales. — La progresión del alimento a lo largo del intestino depende de los movimientos peristálticos de la capa muscular de éste. Alternativamente se producen contracciones de otro tipo, que aseguran la mezcla del contenido intestinal y su contacto íntimo con la superficie absorbente. Son éstos los movimientos de segmentación, en los que se contraen alternativamente diferentes porciones del intestino, y los movimientos pendulares, que se manifiestan como rítmicos acortamientos y distensiones de un asa intestinal.

Intestino grueso. — Carece de actividad enzimática propia, si bien la flora microbiana que posee puede tener alguna influencia en la digestión. El contenido intestinal que atraviesa el esfínter ileocecal está prácticamente exento de sustancias nutritivas y las funciones básicas del grueso se limitan a la absorción de agua, con lo que se ajusta la consistencia de las heces, y a la lubricación de la mucosa para facilitar el tránsito del bolo fecal. La mucosa del intestino grueso carece de vellosidades, pero hay en ella glándulas de Lieberkühn que segregan mucus. El colon permanece inmóvil durante el llenado, y nada más que dos o tres veces al día experimenta unas fuertes contracciones, que son las que hacen avanzar el contenido hacia el recto.

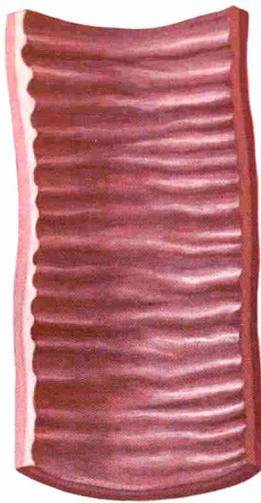


Fig. 1.- Trozo de intestino, abierto longitudinalmente para mostrar los pliegues.

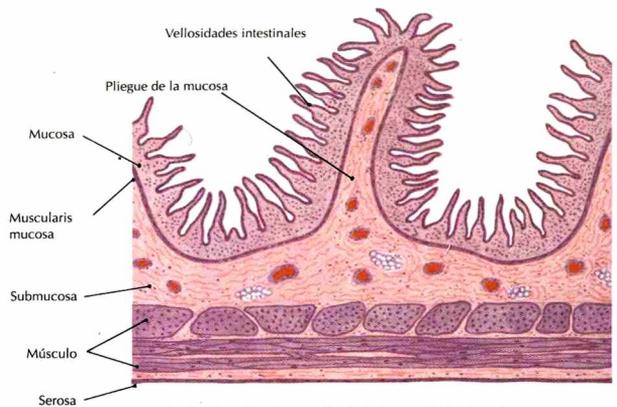


Fig. 2.- Sección longitudinal de la pared del intestino.

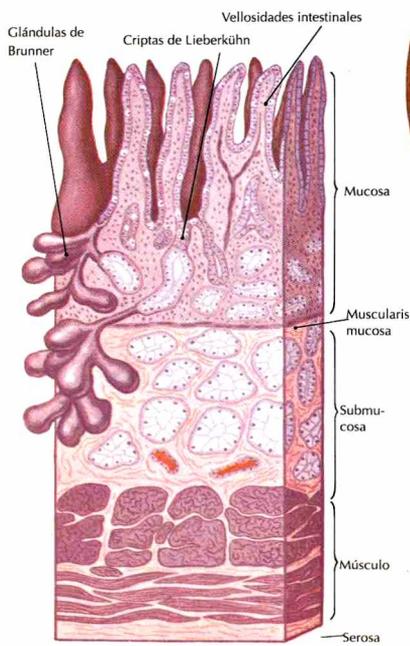


Fig. 3.- Visión esquemática tridimensional de un fragmento de duodeno.

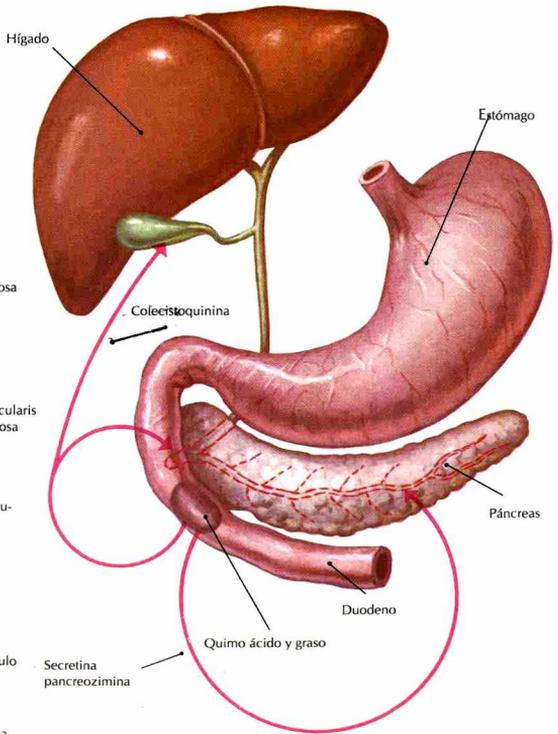


Fig. 4.- Mecanismos hormonales secretores del jugo pancreático y de la bilis.

Absorción. — Los componentes mayoritarios del alimento (carbohidratos, proteínas y grasas) dan, como productos finales de su digestión, monosacáridos, aminoácidos y ácidos grasos, respectivamente. Sustancias todas que, juntamente con el agua aportada por los alimentos, la ingerida como bebida y la segregada con los jugos digestivos, las sales minerales, las vitaminas y otros compuestos de pequeño tamaño molecular presentes en la dieta o liberados durante la digestión de las sustancias alimenticias (bases púricas y pirimidínicas, glicerina, esteroides, etc.), pueden atravesar la pared del tracto digestivo e incorporarse así al organismo.

El intestino delgado es el lugar en donde se realizan los más importantes procesos de absorción. Gracias al sistema de pliegues de la mucosa y a la existencia de vellosidades, la superficie absorbente eficaz supera los 10 metros cuadrados. Cada vellosidad intestinal (fig. 1) está constituida por un epitelio de revestimiento, cuyas células presentan en su cara libre numerosas expansiones citoplasmáticas que tienen forma de cepillo, lo que aumenta aún más su superficie y facilita la absorción. (Fig. 2.) En el estroma de la vellosidad se encuentran una red vascular sanguínea y un vaso linfático central.

Las sustancias del contenido intestinal sólo pueden llegar a la sangre o a la linfa atravesando el epitelio de revestimiento (por el citoplasma o por el cemento intercelular) y el endotelio capilar o linfático. Intervienen en este proceso las diferencias de concentración de cada sustancia en los distintos compartimientos y las de presión hidrostática y de presión oncótica, la permeabilidad de las membranas y las afinidades químicas entre los compuestos. Pero los fenómenos fisicoquímicos conocidos no bastan para explicar todo el mecanismo de la absorción y es preciso aceptar la intervención de «procesos activos», de origen metabólico y de carácter específico, en virtud de los cuales determinadas sustancias son transportadas contra un gradiente de concentración o a velocidades superiores a las que cabría esperar de su coeficiente de difusión.

La absorción del agua se debe a la presión oncótica de las proteínas del plasma y a la desintegración del material coloide del alimento durante el proceso digestivo, que hace disminuir progresivamente la presión osmótica coloide del contenido intestinal.

El factor más importante en la absorción de los minerales es la solubilidad del elemento en contacto con la membrana absorbente,

pero en cada caso particular intervienen otros muchos factores; así, la influencia de la vitamina D en la absorción del calcio y del fósforo, la variable absorción del hierro, etc.

La glucosa y los aminoácidos se absorben con la colaboración de mecanismos de transporte activo. Por los capilares sanguíneos son llevados a la vena porta, y de ésta al hígado antes de llegar a la circulación general.

Los ácidos grasos liberados por las lipasas penetran en las células del epitelio intestinal, donde se recombinan con la glicerina. Una parte de la grasa se absorbe como tal, sin hidrolizar, en estado de finísima emulsión. Unas y otras pasan después a los vasos linfáticos de las vellosidades, que adquieren por ello un aspecto lechoso (*lacteales*), y por último desembocan con la linfa en el sistema venoso.

METABOLISMO

Las sustancias que penetran en el organismo intervienen en los innumerables procesos químicos que se desarrollan a nivel celular. Gracias a ellos el individuo crece, se mantiene la individualidad del ser a pesar del continuo desgaste de sus tejidos y las células realizan sus actividades específicas. Las reacciones que, en conjunto, conducen a la síntesis de los complejos constituyentes de los tejidos se agrupan bajo el nombre de *anabolismo* y son en general endergónicas. La energía necesaria para estas reacciones, así como también la que requieren las células para realizar su trabajo, procede de la descomposición de determinadas sustancias en otras más simples. Este tipo de procesos químicos es llamado *catabolismo*. Sólo una parte de la energía liberada se aprovecha como trabajo (mecánico, químico, osmótico, etc.) y el resto se disipa en forma de calor. En último término, la oxidación de las sustancias alimenticias — o de los componentes del organismo a los que éstas sustituyen — es la fuente de energía metabólica.

Es evidente que los requerimientos energéticos del individuo serán tanto mayores cuanto mayor sea su actividad. Aun en completo reposo, el organismo consume energía para mantener su temperatura, contraer el corazón y los músculos respiratorios, sintetizar diversas sustancias químicas, etc. Esta actividad metabólica mínima recibe el nombre de *metabolismo basal* y generalmente se determina recurriendo a la medición del consumo de oxígeno por unidad de tiempo, mediante el empleo de un respirómetro. (Fig. 3.)

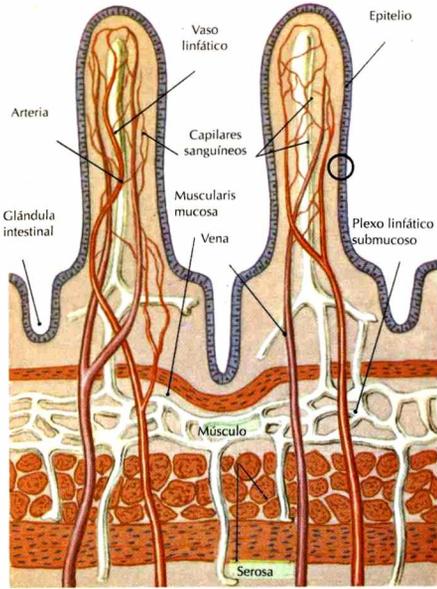


Fig. 1.- Estructura de las vellosidades intestinales.



Fig. 2.- Dos células epiteliales del intestino delgado (círculo de la fig. 1) vistas al microscopio electrónico.

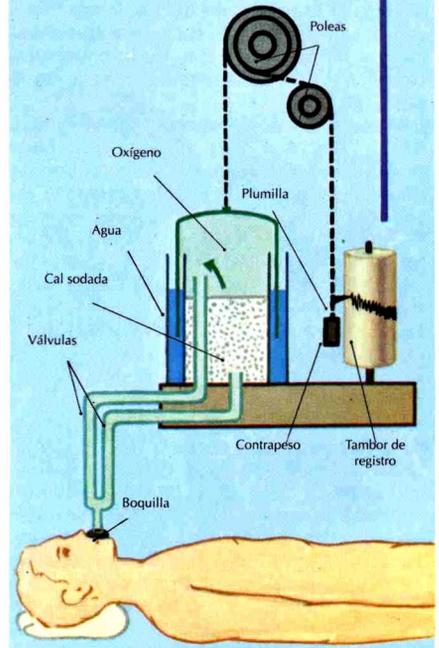
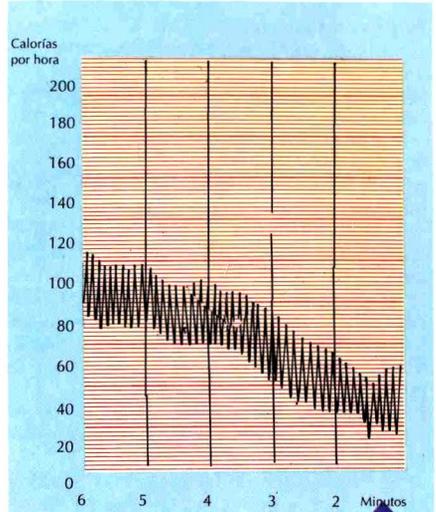


Fig. 3.- Respirómetro para medir el metabolismo basal. El papel de registro está calibrado para convertir los consumos de oxígeno en calorías/hora.

La excreción

Función del sistema excretor. — La renovación de los constituyentes del organismo y la ininterrumpida formación de productos metabólicos finales, inútiles o tóxicos para las células, hacen necesario un dispositivo mediante el cual se eliminen tales productos de desecho, al tiempo que se mantiene el equilibrio de las sustancias útiles ajustando su eliminación al ritmo con que se forman o ingresan en el organismo. Ya hemos visto que el aparato respiratorio sirve como vía de excreción de un importante metabolito gaseoso — el CO_2 —. Otras sustancias de desecho son descargadas en el tracto digestivo (como los pigmentos biliares, que resultan de la degradación de la hemoglobina) o a través de la piel.

Pero el órgano excretor más importante es el riñón, cuyas funciones principales son las siguientes:

a) La eliminación de las sustancias extrañas al organismo y de las que derivan del metabolismo celular, en particular de los metabolitos tóxicos; b) la regulación del equilibrio acuoso; c) la regulación del equilibrio mineral; d) el mantenimiento de la presión osmótica, y e) el mantenimiento de la concentración de H^+ (pH) de la sangre dentro de los límites normales.

Estructura general del aparato excretor renal.

(Fig. 1.) — Los riñones, situados en la parte posterior del abdomen, en la región lumbar, uno a cada lado de la columna vertebral, están constituidos, en esencia, por dos sistemas de conductos que se ponen en íntimo contacto: por una parte, una rama del aparato circulatorio sanguíneo, que arranca de las arterias renales, se divide sucesivamente hasta formar los capilares glomerulares y peritubulares y éstos, reuniéndose de nuevo, constituyen al final las venas renales. Por otra parte, un segundo sistema de tubos se inicia en las llamadas *cápsulas de Bowman*, especie de fondos de saco ensanchados que, en número superior a 1.000.000 en cada riñón, se localizan en la corteza renal. A la cápsula de Bowman continúa un largo y flexuoso *túbulo renal* en el que se distinguen tres partes: el túbulo proximal, el asa de Henle y el túbulo distal; el asa de Henle es una porción más delgada y sin flexuras que penetra radialmente en la zona medular del riñón y vuelve a la corteza. Se llama *nefrona* al conjunto de cápsula de Bowman y túbulo renal. (Fig. 2.) Las nefronas desembocan en los *tubos colectores*, los cuales se reúnen en conductos cada vez más gruesos que van a constituir las *pirámides renales*; los

tubos de cada pirámide se reúnen en el *conducto de Bellini*, que vierte su contenido en uno de los *cálices menores*, y éstos en la *pelvis renal*. (Fig. 3.)

Para comprender el funcionamiento del riñón es de la mayor importancia prestar atención al detalle de las relaciones entre los vasos sanguíneos y los conductos renales. De las arterias interlobulares, que se dirigen hacia la periferia del órgano, arrancan numerosas ramas laterales, las *arteriolas aferentes*, que penetran en las cápsulas de Bowman resolviéndose en una masa capilar llamada *glomérulo*; estos capilares se reúnen de nuevo, dentro aún de la cápsula, constituyendo no una vénula, sino otra arteriola, la *arteriola eferente*, que vuelve a capilarizarse alrededor de los túbulos renales (*). La cápsula de Bowman, con su glomérulo incluido, recibe el nombre de *corpúsculo de Malpighi*. (Fig. 4.) Dos capas de células separan la sangre de la luz de los conductos renales: el endotelio capilar y el epitelio de los conductos, que es pavimentoso en la cápsula y cúbico con expansiones citoplasmáticas de aspecto de cepillo en los túbulos. A través de esta doble barrera filtranse determinados componentes del plasma sanguíneo y se producen los complejos fenómenos que conducen a la elaboración de la orina.

A la pelvis renal continúa el *uréter*, largo tubo formado por músculo liso y un epitelio mucoso, que va desde el riñón hasta la vejiga urinaria, situada en la región pelviana del abdomen. Los uréteres desembocan en la parte posterior e inferior de la vejiga. La orina es forzada a entrar en la vejiga con ayuda de las contracciones peristálticas de los uréteres. La *vejiga urinaria* es un órgano hueco constituido esencialmente por músculo liso; este músculo se relaja a medida que aumenta su contenido, dentro de cierto límite, de manera que apenas hay incremento de la presión intravesical hasta que alcanza un determinado volumen. De la vejiga urinaria sale la *uretra*, un canal que comunica con el exterior y que posee en su arranque, a la salida de la vejiga, dos esfínteres cuyo estado de contracción o de relajación regulariza la descarga de orina.

(*) Una doble capilarización en un mismo circuito circulatorio constituye lo que se llama un *sistema porta*. El sistema portahepático del aparato digestivo difiere del porta renal en que en aquél el vaso que resulta de la confluencia de los capilares intestinales es una vena (la vena porta), que experimenta otra capilarización en el hígado.

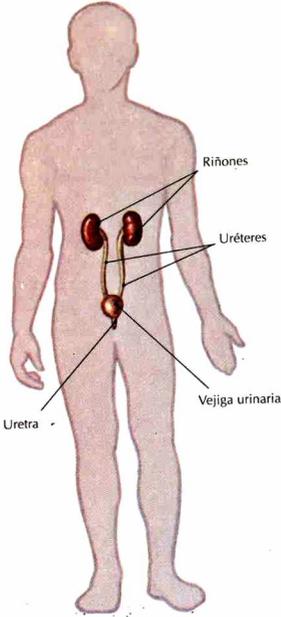


Fig. 1.- Disposición general del aparato excretor renal.

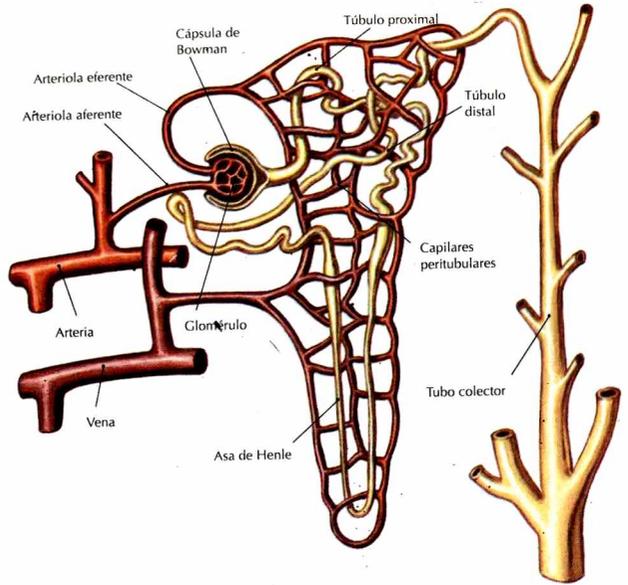


Fig. 2.- Estructura de una nefrona.

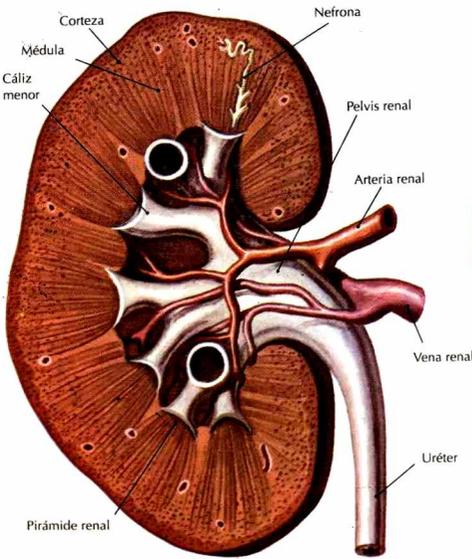


Fig. 3.- Estructura interna del riñón.

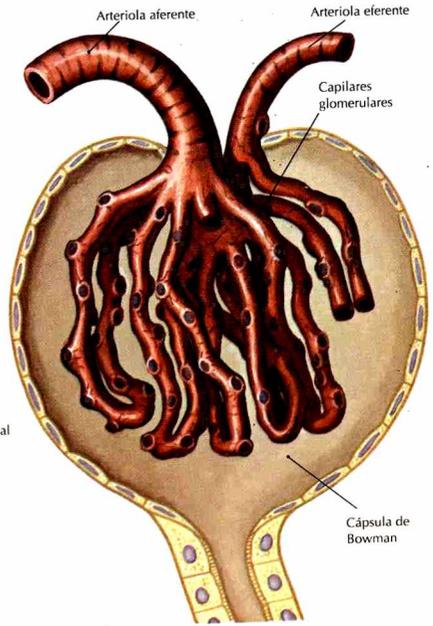


Fig. 4.- Detalle de un corpúsculo de Malpighi.

Formación de la orina. — La formación de orina comienza con un simple proceso de filtración del plasma sanguíneo a nivel de los corpúsculos de Malpighi. El líquido filtrado en la cápsula de Bowman pasa después a los túbulos y sufre una compleja serie de modificaciones a consecuencia de los fenómenos de reabsorción y de secreción selectivas que se operan a través del epitelio tubular.

Filtración glomerular. — El endotelio de los capilares glomerulares y el epitelio capsular interno son prácticamente permeables a todas las sustancias de peso molecular inferior a 65.000. Así, pues, se filtran a través de ellos el agua y todos los componentes del plasma, excepto las proteínas, con una intensidad que viene determinada por la diferencia entre la presión de la sangre en el glomérulo y los factores que se oponen al escape de líquidos de la luz capilar, que son, por una parte, la presión osmótica de las proteínas del plasma y, por otra, la presión de los líquidos en el interior de la cápsula de Bowman. La sangre llega a los glomérulos renales con una presión de 65 mm Hg aproximadamente y la presión osmótica coloidal es del orden de 25 mm Hg. Se calcula que la presión intracapsular media es de unos 15 mm Hg. Entonces, la *presión eficaz de filtración* resulta ser:

$$65 - (25 + 15) = 25 \text{ mm Hg}$$

Absorción tubular. — La mayor parte del líquido capsular se reabsorbe a su paso por los túbulos renales; en efecto, la producción normal de orina es 1 ml por minuto, mientras que se forman 125 ml por minuto de filtrado glomerular. Por el proceso de reabsorción afecta en distinto grado a los diferentes componentes del líquido capsular. (Fig. 1.)

El transporte de sustancias desde la luz del túbulo hasta los capilares peritubulares se verifica en virtud de dos mecanismos: uno puramente físico, de difusión y ósmosis, que tiene su origen en la mayor presión hidrostática de la sangre en los capilares peritubulares y en su mayor presión osmótica coloidal por haberse concentrado las proteínas del plasma, y otro, de naturaleza metabólica, específico de cada sustancia o de grupos de sustancias, al que se califica de «proceso activo». Este segundo mecanismo parece estar basado en la presencia de «portadores» especiales en las células del epitelio tubular, que, combinándose con la sustancia en cuestión en la superficie de la célula, la transportan al otro

lado. (Fig. 2.) Así se reabsorben la glucosa, los aminoácidos, las proteínas y la mayor parte de los electrólitos. Como consecuencia de la absorción activa de estas sustancias se acentúa la diferencia de presión osmótica entre el líquido tisular que rodea a los túbulos y el líquido tubular, lo que favorece la reabsorción de agua por un fenómeno de ósmosis. Una cierta cantidad de agua, sin embargo, se reabsorbe merced a un proceso de transporte activo en el túbulo distal. Las sustancias que, como la urea y el ácido úrico, son productos finales del metabolismo y carecen de interés funcional no experimentan reabsorción activa, y su retorno a la sangre está limitado por la escasa velocidad de difusión con que atraviesan las paredes de los túbulos. La mayoría de las sustancias extrañas al organismo se comportan así y algunas, como la inulina, no se reabsorben en absoluto. (Fig. 1.)

Secreción tubular. — Un proceso activo análogo al señalado anteriormente pero que opera en sentido contrario es el que hace que determinadas sustancias aparezcan en la orina a una concentración superior a la máxima posible, de no intervenir más que los procesos de filtración glomerular y de reabsorción tubular. Muchos compuestos exógenos (medicamentos, etc.) son segregados en los túbulos, pero también se segregan la creatinina y el potasio, y es probable que otras sustancias experimenten a la vez reabsorción y secreción.

Regulación de la función renal. — De los factores que influyen sobre la intensidad de la filtración glomerular los más importantes son el flujo de sangre al riñón y la presión arteriolar. La función glomerular regúlase por ajustes circulatorios con intervención del sistema nervioso simpático y descarga de sustancias vasomotoras.

Las funciones tubulares están reguladas principalmente por el sistema endocrino, y son independientes los mecanismos que regulan el transporte de las diversas sustancias. Así, la hormona antidiurética influye sobre la reabsorción de agua (fig. 3), la aldosterona gobierna la reabsorción del sodio, etc. Cuando el equilibrio mineral se altera en algún sentido la actividad de la glándula endocrina correspondiente se modifica de forma que tiende a compensarse el trastorno.

El riñón interviene en la regulación del pH de la sangre conservando o eliminando selectivamente los iones bicarbonato, intercambiando iones sodio por hidrogeniones y formando amoníaco en caso necesario.

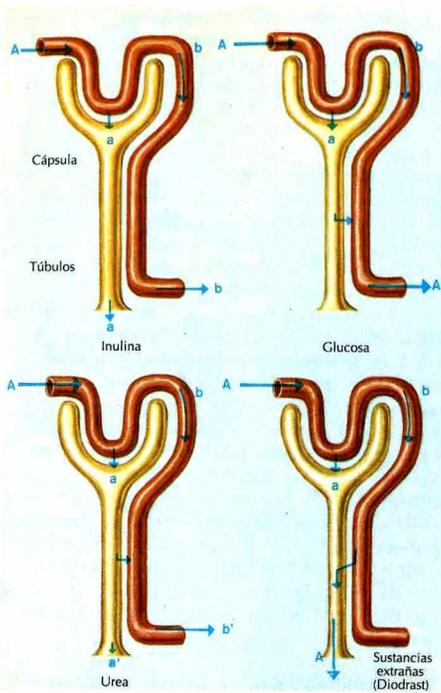


Fig. 1.- Representación esquemática de las funciones de la nefrona con respecto a varias sustancias.

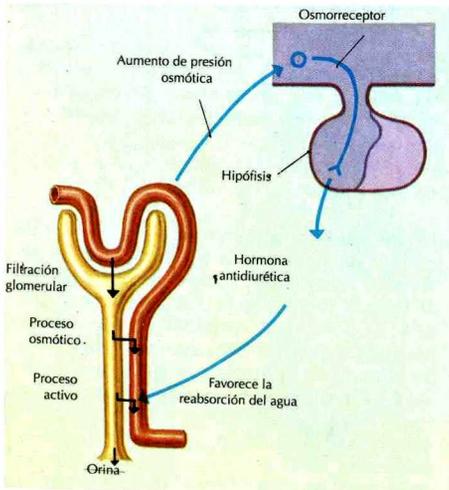


Fig. 3.- Regulación del equilibrio acuoso.

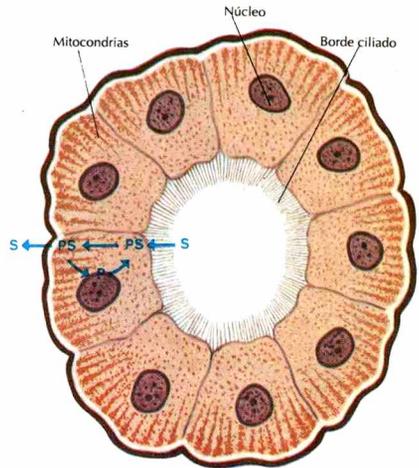


Fig. 2.- Mecanismo del transporte activo de sustancias. Sección transversal de un túbulo renal.

	Concentración en plasma (o/oo)	Concentración en orina (o/oo)	Cambio de concentración en el riñón
Agua	90-93	95	-
Proteínas, grasas	7-9	0	-
Glucosa	0,1	0	-
Urea	0,03	2	60
Ácido úrico	0,003	0,05	17
Creatinina	< 0,001	0,1	> 100
Na	0,32	0,35	1
K	0,02	0,15	7
Ca	0,008	0,015	2
Mg	0,0025	0,006	2
Cl	0,37	0,6	2
PO ₄	0,009	0,27	30
SO ₄	0,004	0,16	40

Fig. 4.- Composición química del plasma sanguíneo y de la orina. Trabajo concentrador del riñón.

Micción. — La orina formada en las nefronas fluye por los tubos colectores y llega a la pelvis renal de manera continua. Después los uréteres la conducen a la vejiga urinaria; pero la entrada de orina en la vejiga se realiza de manera intermitente, y ello porque los uréteres no son simples conductos pasivos, sino que manifiestan movimientos peristálticos que hacen avanzar a intervalos su contenido en dirección a la vejiga. Estas ondas peristálticas aparecen en el hombre a un ritmo de 3 a 6 minutos y recorren el uréter en menos de un minuto.

El músculo liso que forma la vejiga urinaria tiene la propiedad de «acomodarse» a la distensión, de manera que, aunque la vejiga aumenta de volumen a medida que se va acumulando orina en ella, la presión intravesical aumenta muy poco, porque sus fibras musculares se relajan pasivamente. Sin embargo, esta capacidad de acomodación tiene un límite, que se alcanza cuando el contenido de la vejiga llega a los 400-500 ml; a partir de este volumen la entrada de nuevas porciones de líquido determina incrementos considerables de presión. (Fig. 1.)

Existen en la pared vesical ciertos receptores sensibles a la distensión, que son excitados cuando el volumen de orina acumulado en la vejiga supera los 400-500 mililitros. Los impulsos nerviosos iniciados en dichos receptores llegan a la región sacra de la médula espinal y excitan las neuronas parasimpáticas que inervan la propia vejiga urinaria y el esfínter interno; en consecuencia, se contraen las paredes de la vejiga y se relaja el esfínter. Pero la orina no puede salir porque se lo impide el esfínter externo. Al mismo tiempo, parte de la corriente nerviosa iniciada en los receptores se propaga hasta los centros superiores del sistema nervioso, en donde determina el deseo consciente de orinar. El esfínter externo está subordinado a la voluntad, y no se efectúa la micción hasta que voluntariamente no se relaje dicho esfínter, lo cual se realiza en respuesta al deseo de orinar si el momento es oportuno. (Fig. 3.) Con la inhibición voluntaria del reflejo automático de la micción desaparece el deseo de orinar durante cierto tiempo, aunque reaparece después con más intensidad.

LOS LÍQUIDOS CORPORALES

En el hombre adulto el agua representa un 65 por 100 de su peso. Esta agua está repartida entre el interior y el exterior de las células y en ambos territorios disuelve numerosas sustancias. El agua intracelular, con las sustan-

cias disueltas, es el llamado *líquido intracelular*. En un sentido análogo se habla de *líquido extracelular*. Pero éste se encuentra repartido en diferentes compartimientos, y por ello es conveniente subdividirlo; así, la parte del líquido extracelular que ocupa los espacios intercelulares y baña todos los tejidos es el *líquido intersticial*; el que circula por los vasos sanguíneos es el *plasma* (fig. 2); el que se aloja en el sistema linfático es la *linfa*; otras porciones, como el líquido cefalorraquídeo, el líquido sinovial, los humores del ojo, del oído, etc., tienen funciones específicas y sólo interesan en relación con la fisiología de los órganos correspondientes.

Agua total. — La cantidad total de agua del organismo se mantiene sensiblemente constante, lo que indica que hay mecanismos adecuados para mantener un equilibrio entre el agua que ingresa y el agua que se elimina. La ingestión de agua está regulada por la sensación de sed, la que a su vez depende de la desecación de la cavidad oral y, probablemente, de la deshidratación celular. Por otra parte, el control de la eliminación de agua se ejerce principalmente a nivel renal por medio de la hormona antidiurética de la hipófisis, que modifica la reabsorción tubular de agua.

Líquido intracelular. — El líquido contenido en todas las células del organismo humano representa el 41 por ciento del peso corporal, lo que equivale a unos 29 litros. Aunque su composición química varía según el tejido considerado, e incluso se modifica al variar su estado funcional, son patentes las grandes diferencias que se observan al compararlo con los líquidos extracelulares. (Fig. 4.) El mantenimiento de estas diferencias de composición depende de fenómenos de membrana y de procesos metabólicos activos.

Líquidos extracelulares. — El volumen del líquido extracelular en el hombre adulto es de unos 17 litros, de los cuales 14 corresponden al líquido intersticial y 3 al plasma sanguíneo. La composición química de ambos es muy semejante; la diferencia más notable entre ellos es su contenido en proteínas. El líquido intersticial y el plasma se relacionan a través de las paredes de los capilares sanguíneos (véase lámina B/8), y es precisamente la existencia de una mayor concentración de proteínas —no difusibles— en el plasma lo que explica las pequeñas diferencias de concentración de los restantes electrolitos en ambos «espacios» (equilibrio de Donnan).

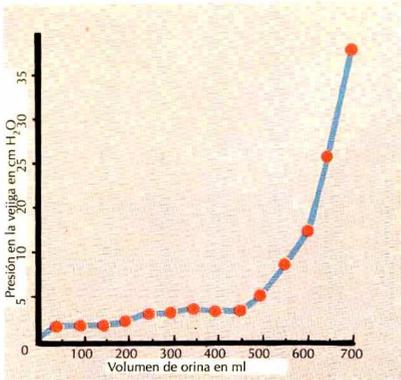


Fig. 1.- Cambios de presión intravesical a medida que se va acumulando la orina.

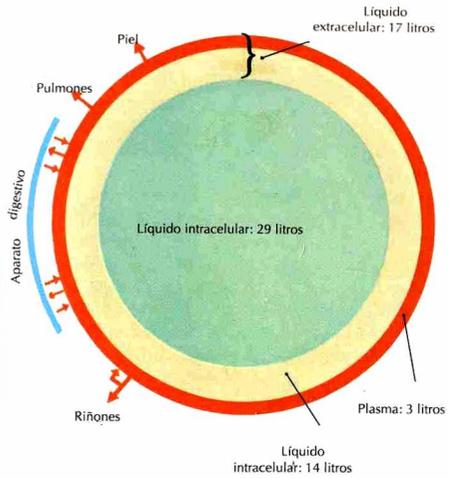


Fig. 2.- Distribución de los líquidos corporales.

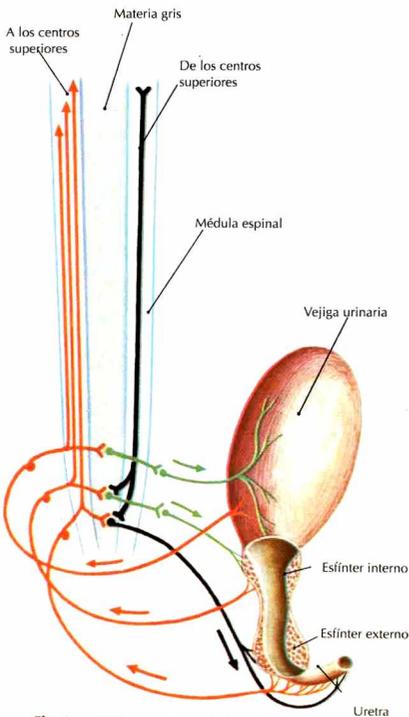


Fig. 3.- Control nervioso de la micción. En rojo, nervios sensitivos; en negro, nervios motores; en verde, nervios autónomos.

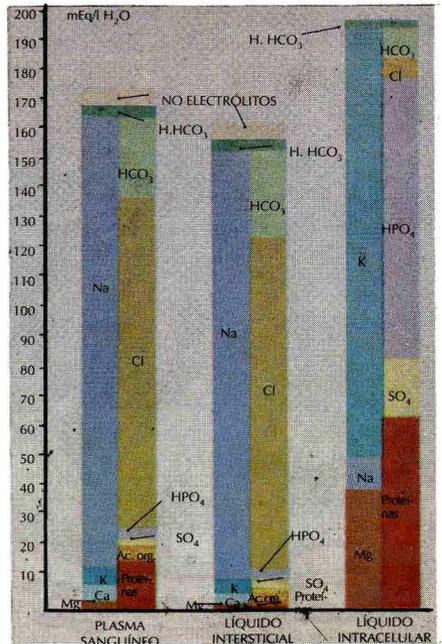


Fig. 4 Composición de los líquidos del cuerpo.

GENERALIDADES

Las actividades motoras del organismo se manifiestan no sólo por la posibilidad de desplazarse en un todo en el espacio y por los cambios de posición de unas partes respecto de otras, sino también por la actividad de muchos órganos viscerales que, como el corazón o el intestino, hacen progresar determinados materiales por un sistema de tubos. Las variaciones de calibre de los vasos sanguíneos y de los conductos respiratorios son también actividades motoras como asimismo lo son los movimientos de los cilios del epitelio interno de la tráquea o los desplazamientos ameboideos de los leucocitos en el seno de los tejidos.

Músculos. — Se distinguen tres tipos de músculos: estriado (somático, esquelético), cardíaco (miocardio) y liso (visceral). El cardíaco ya fue estudiado en el texto de la lámina B/4. Las diferencias entre unos y otros se refieren tanto a su morfología (figs. 1 y 2) y situación en el organismo como a su funcionalismo. Las células musculares son alargadas, y reciben por ello el nombre de fibras. Poseen abundantes filamentos intraprotoplasmáticos, llamados *miofibrillas*, que se disponen paralelamente a lo largo del eje mayor de la célula y ocupan casi toda la masa celular. Forman el resto de la célula el *sarcoplasma*, o citoplasma fundamental, y uno o varios núcleos, según se trate de músculo liso o estriado, respectivamente. Una fina membrana, *sarcolema*, envuelve a toda la célula. Las miofibrillas de las fibras musculares lisas son aparentemente homogéneas, pero las del músculo estriado presentan alternativamente zonas de distinta refringencia, lo que se debe a la particular disposición de los dos componentes principales de las miofibrillas: las proteínas *miosina* y *actina*. Las zonas claras son isótropas (fig. 4), se designan con la letra *I* y presentan en su porción media una línea oscura, birrefringente llamada línea *Z* o de Krause. Las zonas oscuras son anisótropas, se designan por la letra *A* y tienen una banda clara en su parte central que recibe el nombre de línea *H*, o de Hensen. La porción comprendida entre dos líneas *Z* se llama *sarcómero*. Así, pues, podemos considerar la miofibrilla como una sucesión de sarcómeros. En las miofibrillas de una misma fibra muscular se corresponden las bandas claras y oscuras de todas ellas, lo cual confiere a la célula un aspecto característico, como si estuviera estriada transversalmente. (Fig. 3.)

Además de estas diferencias estructurales, los músculos lisos y los estriados son diferentes por su origen, distribución y funciones en el organismo. Los músculos estriados somáticos están más o menos directamente relacionados con el sistema óseo e intervienen en los movimientos del esqueleto, mientras que la actividad motora de los órganos internos (excepto el corazón) corre a cargo de los músculos lisos dispuestos, con frecuencia, en capas formando tubos o cavidades globosas (intestino, vasos sanguíneos, vejiga urinaria, útero); otras veces forman láminas circulares (iris) y haces fusiformes (músculos horripiladores).

Los músculos estriados son de contracción rápida, están innervados por el sistema nervioso somático y su actividad puede ser modificada voluntariamente. Por el contrario, los músculos lisos son de contracción lenta, están innervados por el sistema nervioso autónomo y su actividad es involuntaria; generalmente presentan contracciones y relajaciones espontáneas sin causa aparente, y son capaces de modificar su tono basal acomodándose pasivamente a las tensiones a que están sometidos.

Músculo estriado somático. — Un músculo es un conjunto de fibras musculares orientadas convenientemente y unidas entre sí merced a una trama de tejido conjuntivo laminar que se intercala entre las células musculares (*perimisio*). En los músculos que son cortos las fibras son tan largas como el músculo, pero, por lo general, su longitud es menor, y alguno de sus extremos —o ambos— queda libre en algún punto intermedio del músculo, sujeto por la trama conjuntiva. Gracias a esta misma armazón conjuntiva la contracción de cualquier fibra muscular o grupo de fibras se manifiesta en toda la masa del músculo.

Contracción muscular. — El acortamiento de una fibra muscular es la consecuencia del deslizamiento de los filamentos de actina sobre los de miosina en las miofibrillas, lo que hace disminuir la distancia entre las bandas *Z*. (Fig. 5.) Este proceso es endergónico, y la aportación inmediata de energía corre a cargo del adenosintrifosfato (ATP), que se descompone en ADP y un resto de fosfato activo a la vez que libera energía en gran cantidad. La regeneración del ATP se realiza por una serie complicada de reacciones bioquímicas, pero la energía proviene, en último término, de la transformación del glucógeno en ácido láctico (anaerobia) y de la combustión de éste hasta formar CO_2 y agua.

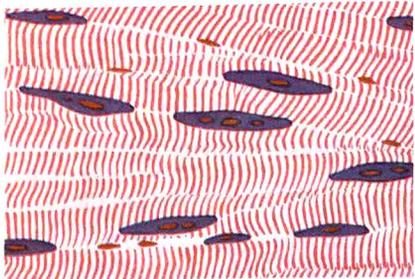


Fig. 1.- Corte histológico de músculo estriado.

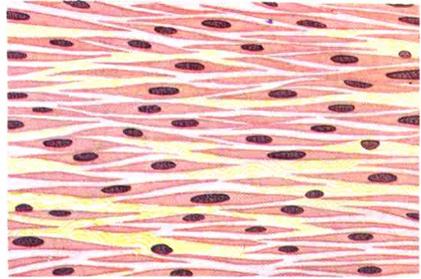


Fig. 2.- Corte histológico de músculo liso.

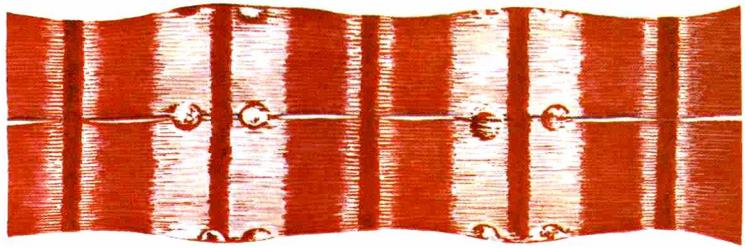


Fig. 3.- Estructura ultramicroscópica de un fragmento de fibra muscular estriada.

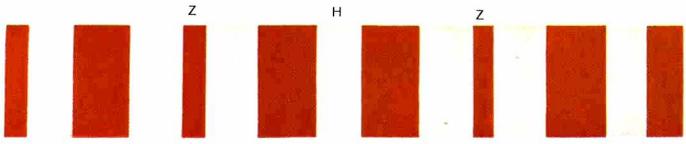


Fig. 4.- Alternancia de las bandas isotropas en una miofibrilla.

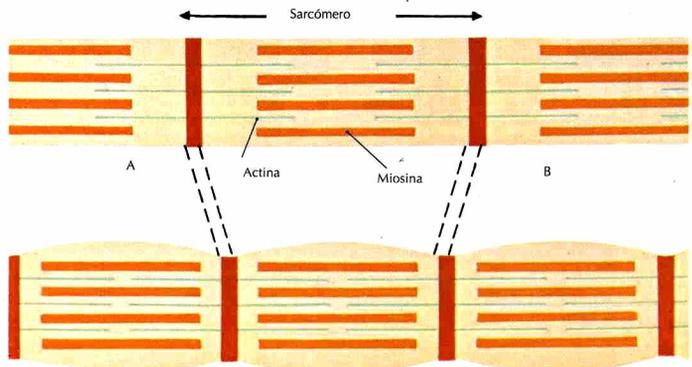


Fig. 5.- Esquema de la disposición de los filamentos de miosina y de actina en los sarcómeros. A, en reposo; B, en contracción.

Registro gráfico de la contracción muscular.

— Un estímulo aplicado al músculo directamente o a través de su nervio motor produce una contracción. El acortamiento que experimenta el músculo al contraerse puede ser registrado simplemente fijándolo por uno de sus extremos y atando el otro a una palanca que inscribe sobre un cilindro en movimiento (quimógrafo). En este tipo de dispositivos, el músculo se contrae contra una resistencia constante —la carga de la palanca—, y se dice entonces que la contracción es *isotónica*. (Fig. 1.) También se puede disponer el músculo de forma que ambos extremos estén fijos, si bien uno de ellos está conectado a un resorte, que sufre una deformación cuando el músculo intenta contraerse. En estas condiciones no hay acortamiento apenas (*contracción isométrica*) pero la tensión desarrollada modifica proporcionalmente el resorte (torsión de una lámina de acero, por ejemplo) y el cambio se registra también sobre un quimógrafo. (Fig. 2.)

Las gráficas que se obtienen mediante estos sistemas no reflejan fielmente el proceso que en realidad se desarrolló en el músculo, pues la contracción es muy rápida y los dispositivos mecánicos poseen mucha inercia. Los aparatos de registro óptico y de registro electrónico con transductores han resuelto en gran parte estos inconvenientes.

Mecanograma. — Es la representación gráfica de una contracción muscular en función del tiempo. Su duración total varía según el músculo de que se trate (10 milisegundos en los músculos oculares; 100 milisegundos en el sóleo); pero siempre se aprecian tres fases: 1) un período latente, muy corto, entre el momento en que se aplica el estímulo y el momento en que aparece el primer signo de cambio en la gráfica; 2) período de contracción, durante el cual el músculo se acorta o desarrolla tensión, y 3) período de relajación, que dura algo más que el anterior y cuyo final es el restablecimiento de la normalidad aparente. (Fig. 3.)

Período refractario. — Inmediatamente después de aplicar un estímulo eficaz a un músculo, éste se hace inexcitable durante un breve período de tiempo (1 m/seg. aproximadamente). Se dice entonces que el músculo se halla en estado refractario. Dicho estado coincide con la aparición de los cambios eléctricos que se efectúan a nivel del sarcolema como resultado del aumento de permeabilidad y la subsiguiente despolarización de la membrana (v. «Impulso nervioso», H/3).

Intensidad del estímulo y magnitud de la respuesta.

— Las fibras musculares obedecen individualmente a la «ley del todo o nada»; esto es, un estímulo o es ineficaz o causa una contracción máxima. Pero cuando se trabaja con músculos, y no con fibras aisladas, se observa que al aumentar la intensidad del estímulo aumenta gradualmente la magnitud de la respuesta hasta alcanzar un valor máximo. (Fig. 4.) Este fenómeno se debe a que el número de fibras musculares que entran en actividad va siendo mayor a medida que el estímulo es más fuerte. Llega un momento en que todas ellas son excitadas y un posterior aumento de la intensidad del estímulo no provoca incremento alguno de la respuesta.

Sumación y tétanos. — Cuando se aplican a un músculo dos estímulos sucesivos, distanciados lo suficiente para que el segundo no coincida con el período refractario del primero, la respuesta que se obtiene es mayor y más prolongada. Las contracciones parcial o totalmente superpuestas se dice que están «sumadas». (Fig. 5.) La aplicación de estímulos repetidos, con una frecuencia adecuada, causa un estado de contracción mantenida que se conoce con el nombre de «tétanos». (Figura 6.) Si los estímulos están algo más separados, la sumación de las respuestas no es total y la curva presenta oscilaciones suaves; este estado se llama «clonus». Para conseguir experimentalmente una contracción mantenida es necesario alcanzar el estado de tétanos, en el que todas las fibras musculares se encuentran contraídas; es, por lo tanto, una respuesta máxima. Por el contrario, las contracciones musculares en el individuo vivo son graduables y mantenidas. La débil tensión que presentan los músculos en reposo de un animal vivo, conocida como *tono muscular*, obedece también a un mecanismo activador de pequeños grupos de fibras que se van turnando.

Fatiga. — La estimulación repetida de las fibras musculares, tanto si las respuestas se suman como si se suceden independientemente unas de otras, hace disminuir su rendimiento, lo que se manifiesta, en el caso del tétanos, por una progresiva caída del nivel máximo de la contracción, y, cuando las respuestas son sucesivas, por aumento del período de latencia, menor altura de la onda de contracción y fase de relajación más prolongada e imperfecta. (Fig. 7.)

Las causas de la fatiga son el consumo de sustancias energéticas y, por otra parte, la acumulación de productos metabólicos (ácido láctico, etc.).

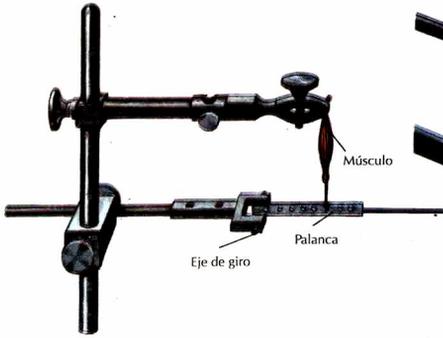


Fig. 1.- Dispositivo para registrar contracciones.

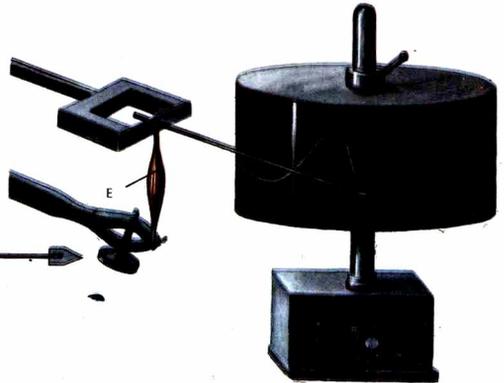


Fig. 2.- Registro gráfico de una contracción isométrica.

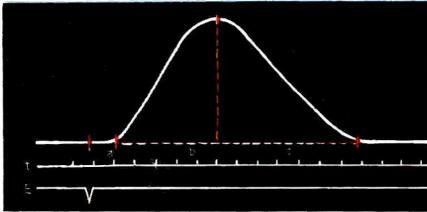


Fig. 3.- Mecanograma: t = tiempos (m/seg); E = estímulo; a = período latente; b = contracción; c = relajación.

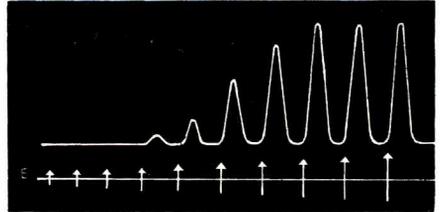


Fig. 4.- Aumento gradual de las respuestas al aumentar la intensidad del estímulo.

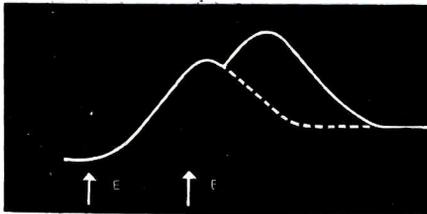


Fig. 5.- Sumación de respuesta.

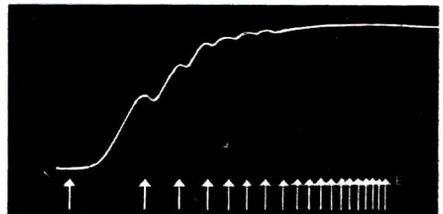


Fig. 6.- Tetanización de un músculo al aumentar la frecuencia de los estímulos.



Fig. 7.- Curvas de contracción sucesivas para ilustrar el fenómeno de la fatiga. t = 5 m/seg.

Postura y locomoción. — Los cambios de posición de unas partes del cuerpo respecto de otras, de los que se deriva no sólo la «manera de estar», sino también la posibilidad de desplazarse en el espacio y otras muchas actividades del individuo (escribir, hablar, mover los ojos, etc.), se realizan gracias a la contracción de los músculos estriados somáticos. Dichas contracciones han de estar perfectamente ajustadas en intensidad y sucesión en el tiempo para que de ellas resulte un acto útil al individuo, y esta organización superior de las funciones la efectúa el sistema nervioso (v. texto lám. H/7).

Huesos. — Los huesos están constituidos por un tejido duro e inelástico, el tejido óseo, formado por células estrelladas —los *osteocitos*— y abundante sustancia intercelular que consiste en una matriz orgánica infiltrada de sales cálcicas. La materia ósea está dispuesta en capas concéntricas alrededor de unos canales interconectados, que forman el llamado *sistema de Havers* y que sirven de vía de distribución de los vasos sanguíneos destinados a nutrir el tejido. (Figs. 1 y 2.) La superficie del hueso está recubierta por el periostio, capa de tejido fibroso en la que es frecuente encontrar también *osteoblastos*, células relacionadas con la formación de nuevo tejido.

Los huesos son de formas y tamaños muy diversos. Atendiendo a su forma se dividen en largos, planos e irregulares. Por su estructura se distinguen el hueso compacto y el esponjoso; de estructura compacta son la caña de los huesos largos y la capa superficial de los planos; la estructura esponjosa, constituida por una delicada red tridimensional de laminillas óseas, es la de los extremos (epífisis) de los huesos largos y abunda en los planos.

Articulaciones. — Se llama articulación a la conexión entre dos huesos contiguos. Su estructura es muy variada y de ella depende el grado de movimiento que ambos huesos pueden tener. Se clasifican en:

Sinartrosis, cuando hay contacto íntimo entre los huesos, no existe cavidad articular y el movimiento es imposible. Los huesos están unidos por tejido fibroso —como en las suturas de los huesos del cráneo— o por cartílago hialino.

Anfiartrosis. Permite movimientos muy limitados. La unión se efectúa mediante fibrocartílago y hay ligamentos que mantienen los huesos en posición. A este tipo de articulación pertenecen las uniones entre las vértebras.

Diartrosis. Los movimientos posibles son de

intensidad variable. Provistos de una capa de cartílago sobre sus superficies articulares, los huesos están separados por una cavidad articular; una serie de ligamentos impide que se desvíen de sus posiciones de relación. La amplitud de los movimientos depende de la forma de los extremos articulares de los huesos y de la disposición de los ligamentos. La cavidad articular está recubierta por la membrana sinovial, cuyas células segregan un líquido que llena la cavidad y lubrica las superficies en contacto. Los cartílagos articulares y el líquido sinovial hacen que el rozamiento de los huesos al moverse uno contra otro sea mínimo. (Fig. 3.)

Ligamentos. — Son masas de tejido conjuntivo en las que las fibras de colágeno están muy reforzadas y forman haces de gran consistencia, dispuestos siguiendo las líneas de mayor tensión mecánica. Generalmente se extienden de hueso a hueso a ambos lados de las articulaciones.

Tendones. — Las uniones de los músculos a los huesos no se hacen directamente, sino por intermedio de bandas de tejido conjuntivo, que constituyen los tendones. A las cubiertas conjuntivas de los haces de fibras musculares continúan las fibras tendinosas, las cuales, por el otro extremo, pasan al interior del periostio y pueden incluso penetrar en la sustancia dura del hueso.

Dinámica del esqueleto. — La producción de movimientos y el desarrollo de fuerzas de resistencia frente a cualquier tensión obedecen a la actividad de los músculos que actúan sobre el esqueleto, que es un complejo sistema de palancas. Los tres tipos clásicos de palancas tienen representación en el cuerpo humano. Así, por ejemplo, la flexión del codo corresponde al funcionamiento de una palanca de tercer género. (Fig. 5.) El rendimiento mecánico de estos sistemas depende, entre otros factores, del punto de aplicación de la fuerza y de la dirección del esfuerzo, y el análisis de cada caso particular demuestra que la inserción de los músculos en los huesos y su orientación son las más apropiadas para el fin que se persigue.

Por regla general los músculos no actúan aisladamente, sino que en cada movimiento intervienen varios, cuyas actividades se refuerzan o se contrarrestan (agonistas en el primer caso, antagonistas en el segundo). El mero acto de mantenerse en pie exige el concurso de numerosos músculos; la figura 4 representa esquemáticamente las acciones de algunos de ellos.

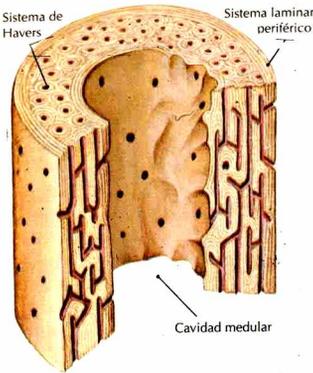


Fig. 1.- Fragmento de un hueso largo.

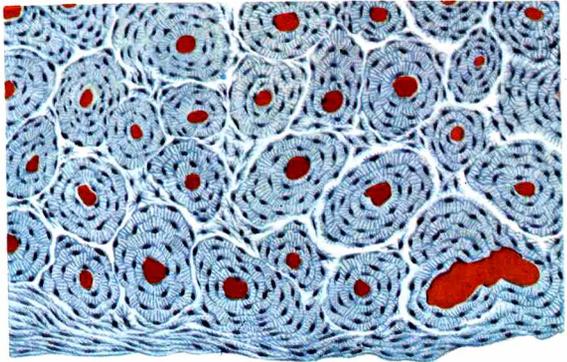


Fig. 2.- Aspecto microscópico de una sección transversal de un hueso largo.

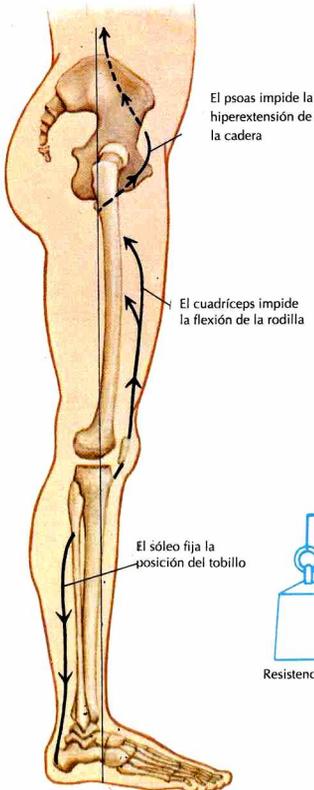


Fig. 4.- Acciones de algunos músculos que intervienen en el mantenimiento de la postura erecta.

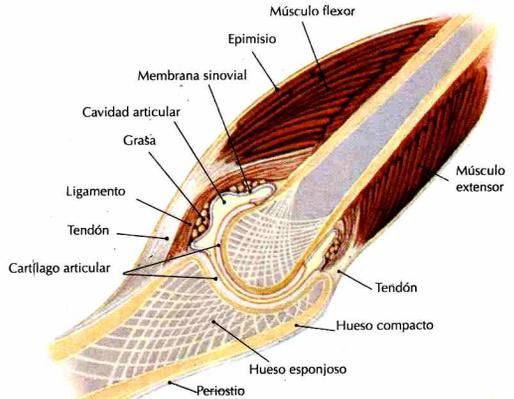


Fig. 3.- Esquema de una articulación móvil.

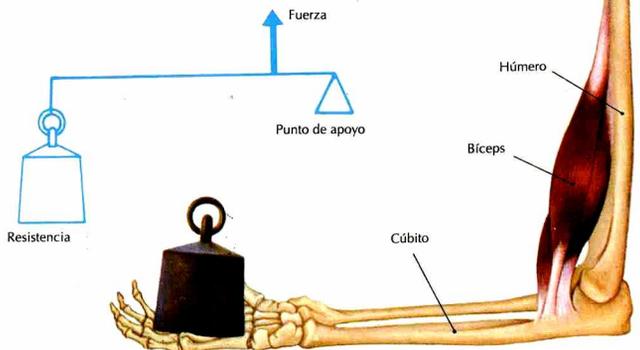


Fig. 5.- Fuerzas que intervienen en la flexión del antebrazo.

La sensación

GENERALIDADES

El necesario ajuste de las relaciones internas del ser vivo a las variables condiciones del medio en que vive sólo es posible porque existe un sistema capaz de percibir los cambios de dicho medio ambiente y de transmitir la información a los órganos que efectúan la regulación de las funciones del organismo. Las células especializadas en la percepción de tales cambios se denominan *receptores*. En realidad, todo protoplasma es excitable, y todas las células pueden ser consideradas, por lo tanto, como receptores. Pero sólo algunas han desarrollado esta propiedad hasta el extremo de apreciar cambios mínimos de un carácter determinado (presencia de ciertas sustancias químicas, temperatura, tensiones mecánicas, etc.) y están dotadas de la capacidad de convertir la información local recibida en un mensaje que llegará a los centros reguladores. La vía de comunicación entre los receptores y los centros es generalmente un nervio, que recibe por ello el calificativo de «sensitivo».

En la mayoría de los casos, los receptores son células o grupos de células altamente especializadas, que, con frecuencia, asociadas a otras auxiliares, constituyen un complejo dispositivo de gran eficacia funcional llamado «órgano sensorial» (ojo, oído, etcétera).

Clasificación de los receptores. — Podemos atender a su situación en el cuerpo, a la naturaleza de los estímulos para los que son sensibles o al tipo de sensación que evoca en el individuo cuando son estimulados. En el primer caso distinguimos los *exteroceptores*, localizados en la piel y en órganos proyectados al exterior (ojo, oído, nariz, boca), que nos informan de los acontecimientos que ocurren en el medio externo; los *propioceptores*, que se encuentran en los músculos somáticos, en los tendones y en las articulaciones, y cuyos mensajes son interpretados como cambios de posición y estado de tensión de los músculos (acaso habría que incluir en este grupo los receptores laberínticos); y los *viscerosceptores*, estratégicamente situados en el interior del organismo y que acusan las variaciones que experimenta el medio interno y la actividad de las vísceras.

Atendiendo a la naturaleza de los estímulos, los receptores se dividen en mecanorreceptores, quimioceptores, termosceptores, fotoceptores y nociceptores, según su capacidad para captar las respectivas energías específicas a que hacen referencia los correspondientes nombres.

La estimulación de un receptor puede provocar una sensación consciente o bien se limita a modificar alguna actividad orgánica, de manera automática y sin que el individuo se dé cuenta de ello; en este caso se habla de «sensaciones inconscientes».

Características de la sensación. — 1) Cada receptor es específicamente sensible a un determinado tipo de estímulo en un cierto intervalo, por ejemplo los receptores de la retina humana son sensibles a la energía electromagnética de una longitud de onda comprendida entre 400 y 760 m μ . 2) Se aprecian diferencias cualitativas dentro de un mismo tipo de sensación. 3) Hay una relación logarítmica entre la intensidad del estímulo y la intensidad de la sensación. 4) La estimulación mantenida de un receptor ocasiona un proceso de *adaptación* de forma que la intensidad de la sensación va disminuyendo con el tiempo. 5) Los receptores convierten la energía del estímulo en series de potenciales eléctricos que, cuando se trata de sensaciones conscientes, llegan a los centros analizadores del sistema nervioso, en donde son interpretados.

Sensaciones cutáneas. — Se aprecian en la piel y en las mucosas externas varias modalidades de sensación, como son las sensaciones de tacto, dolor, calor y frío. Se ha demostrado, por otra parte, la existencia de diferentes tipos de receptores, y los estudios realizados permiten adscribir (aunque con reservas) cada modalidad de sensación a un determinado tipo de receptor. Así, los receptores para el dolor son las terminaciones nerviosas desnudas que se distribuyen por debajo de las células de las capas profundas de la epidermis y entre ellas; las sensaciones táctiles corren a cargo de los corpúsculos de Pacini, de Meissner y de la red de fibras nerviosas que rodea los folículos pilosos; en la sensación de frío intervienen los corpúsculos de Krause y los de Ruffini, en la de calor. (Fig. 1.)

Excepto en el caso de las terminaciones nerviosas libres, todos los receptores cutáneos están constituidos por formaciones conjuntas en íntimo contacto con una fibra nerviosa, que es la que lleva la información, cuando el receptor es estimulado, al sistema nervioso central. A título de ejemplo se presenta en la figura 2 un corpúsculo de Pacini cortado transversalmente para apreciar mejor la disposición concéntrica de las laminillas de tejido conjuntivo, y en la figura 3 un modelo en el que se pone de manifiesto el origen celular de estas laminillas.

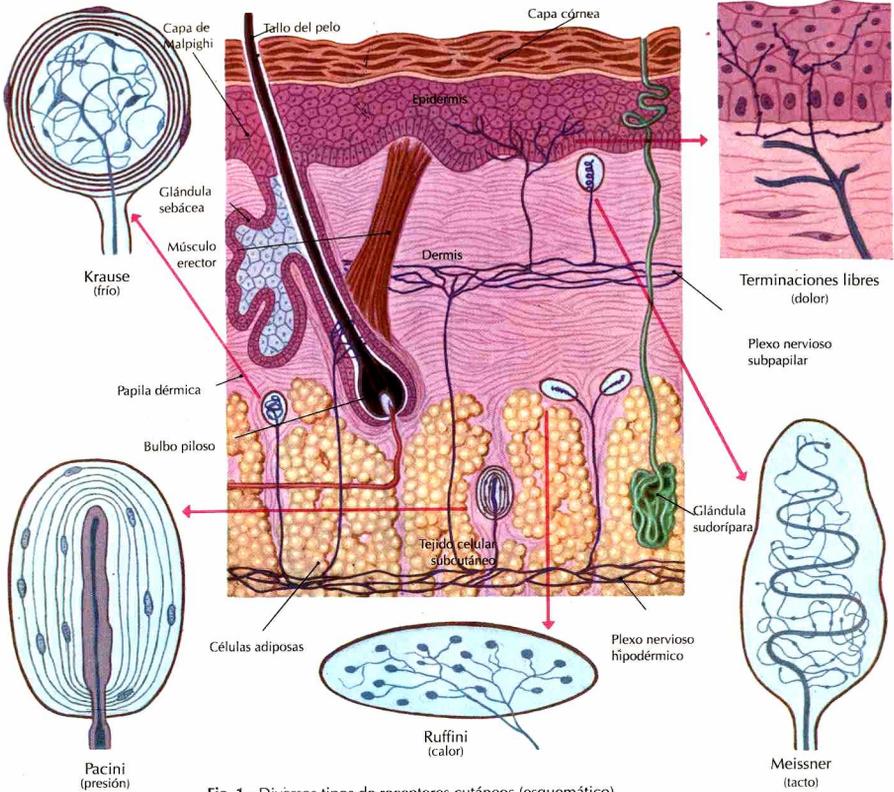


Fig. 1.- Diversos tipos de receptores cutáneos (esquemático).

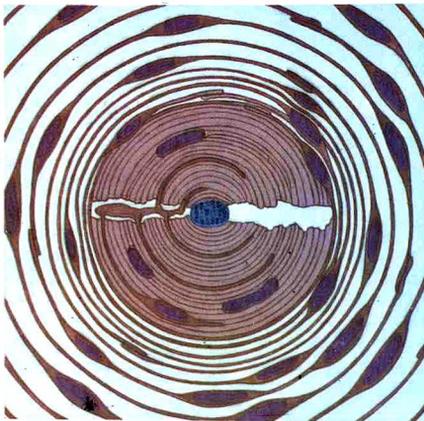


Fig. 2.- Corte transversal de un corpúsculo de Pacini.

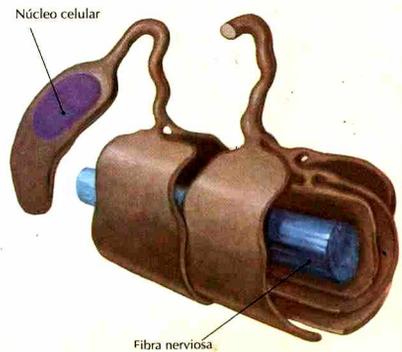


Fig. 3.- Detalle de la estructura de un corpúsculo de Pacini.

LA VISTA

Los receptores sensibles a la luz forman parte de un órgano complejo —el ojo (fig. 1)— en cuya constitución intervienen también otras muchas células y estructuras asociadas que proporcionan al órgano la capacidad de obtener un mayor rendimiento funcional y hacen posibles los complejos mecanismos de regulación automática. Gracias a la existencia de un sistema óptico apropiado, los rayos de luz procedentes del exterior son dirigidos ordenadamente y concentrados sobre la superficie fotosensible en forma de imágenes.

El ojo actúa, pues, como una cámara fotográfica. Una cubierta externa, dura y resistente (la *esclerótica*), da forma adecuada al globo ocular y le mantiene indeformable. Una segunda capa (la *coroides*), que tapiza interiormente la esclerótica, desempeña la doble función de servir de soporte a los vasos sanguíneos que distribuyen la sangre a las células del ojo y de impedir los deslumbamientos internos por estar fuertemente pigmentada. En la capa más interna (la *retina*) es en donde se alojan los fotorreceptores. Estas cubiertas sufren profundas transformaciones en su porción anterior: la esclerótica se convierte en córnea, transparente y más convexa; la coroides y la retina forman el *cuerpo ciliar* (fig. 2), muy vascularizado y provisto de fibras musculares lisas, del cual arranca el iris, lámina muscular con un orificio en el centro (la *pupila*), que actúa como un diafragma; también parten del cuerpo ciliar los ligamentos suspensorios del *crystalino*, cuerpo biconvexo transparente y elástico situado a unos 2 mm por detrás de la córnea. El espacio comprendido entre la córnea y el cristalino está ocupado por el *humor acuoso*, líquido nutricio segregado por el cuerpo ciliar y que drena por el canal de Schlemm (v. fig. 2). El espacio de detrás del cristalino lo ocupa, todo, el *cuerpo vítreo*, constituido por una delicada red de fibras conjuntivas embebida en *humor vítreo*, similar al acuoso, pero más viscoso.

Los ojos están situados en las cuencas orbitarias. Una membrana fibrosa forra interiormente la cavidad orbital y cubre la parte posterior del globo ocular. (Fig. 3.) La parte anterior del globo ocular está protegida por una membrana mucosa (la *conjuntiva*) adosada a ella y que cubre también la superficie interna de los párpados.

Morfológicamente se distinguen en la retina dos clases de receptores: los *bastones* y los *conos*. Los primeros, más abundantes y localizados en las zonas periféricas, son muy sensibles a la luz, pero sólo aprecian diferencias cuantitativas de iluminación. Los conos, exclusivamente presentes en la zona central de la retina, tienen menor sensibilidad, pero discriminan tonos de color. Todos están situados en la capa retiniana más externa y hacen sinapsis con neuronas bipolares, y éstas con neuronas ganglionares; los axones de estas últimas forman el nervio óptico. (Fig. 4.)

Para llegar a las células fotosensibles la luz ha de atravesar la conjuntiva, la córnea, el humor acuoso, el cristalino, el cuerpo vítreo y gran parte de la retina. A su paso por todos estos medios el rayo de luz sufre refracciones. El poder refringente del sistema óptico del ojo humano en reposo es de 60 dioptrías (equivalente al de una lente cuya distancia focal sea de 16,7 mm). A esta distancia se encuentra exactamente la retina y en ella se forma, por lo tanto, la imagen nítida de un objeto lejano. Pero la visión de los objetos próximos sería borrosa, pues la imagen se formaría por detrás de la retina. Esto no ocurre porque el órgano visual dispone de un sistema automático de ajuste mediante el cual el cristalino se hace más convexo y aumenta así su potencia refringente (*acomodación*). También es automático el fenómeno de *convergencia*, por el que los ojos se orientan hacia el objeto que se mira, de forma que sus imágenes caigan en puntos equivalentes de ambas retinas; de no ser así veríamos doble. La cantidad de luz que penetra en el ojo se regula por variaciones automáticas del diámetro pupilar. (Fig. 5.)

Los receptores visuales son estimulados por la energía electromagnética de longitudes de onda comprendidas entre 400 y 760 m μ ; pero además discriminan cualitativamente las diferentes longitudes de onda en forma de colores, pudiendo distinguir el hombre unos 130 tonos de color. Esta apreciación cromática se debe a la existencia de diferentes receptores con capacidad específica para captar determinadas radiaciones. Se admite que existen tres tipos de conos con sensibilidad máxima para uno de los tres colores fundamentales (rojo, amarillo y azul), de cuyas mezclas resultan todos los tonos posibles de color. Estas mezclas se realizan en los centros nerviosos de percepción sensorial.

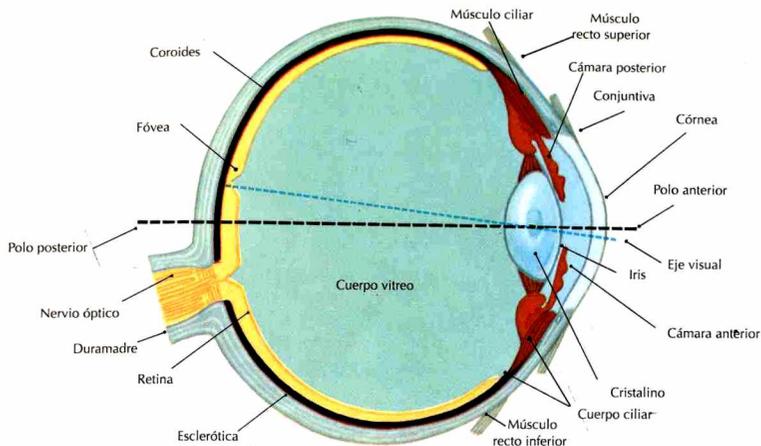


Fig. 1.- Esquema de la estructura general del ojo.

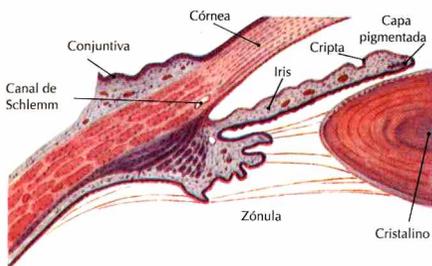


Fig. 2.- Detalle del cuerpo ciliar.

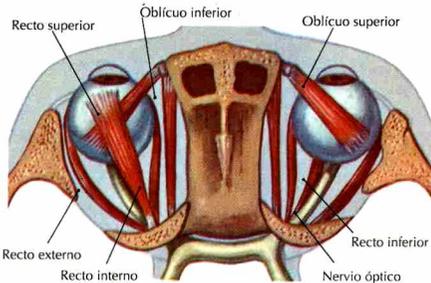


Fig. 3.- Músculos oculomotores.

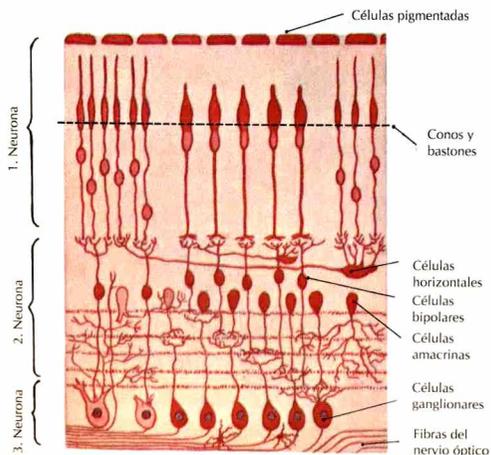


Fig. 4.- Esquema de la organización histológica funcional de la retina.

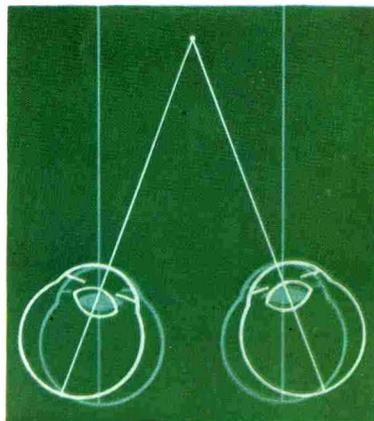


Fig. 5.- Acomodación, convergencia y menor admisión de luz, para la visión cercana.

EL OÍDO

La energía vibratoria que nuestros analizadores sensoriales del cerebro interpretan como sonidos es la que se extiende desde los 20 a los 18.000 ciclos por segundo. Estas vibraciones estimulan a determinadas células situadas en el caracol auditivo, una de las partes de que consta el órgano de la audición.

El oído (fig. 1) puede considerarse dividido en tres partes: externa, media e interna. El *oído externo* consta del pabellón u oreja y del conducto auditivo externo, que termina en la membrana timpánica. El *oído medio* es una cavidad ósea con cuatro orificios: el mayor, cubierto por el tímpano, comunica con el conducto auditivo externo; las ventanas oval y redonda, también protegidas por membranas, le ponen en relación con el oído interno; el cuarto orificio es la embocadura de la trompa de Eustaquio, que termina en la faringe y cumple la función de asegurar el equilibrio de las presiones del aire a ambos lados del tímpano. Una cadena de huesecillos (martillo, yunque y estribo) se aplica por un extremo al tímpano y por el otro a la membrana de la ventana oval. El *oído interno* está formado por diversas estructuras relacionadas anatómicamente entre sí, pero de funciones distintas.

El caracol auditivo es un túnel en espiral dividido longitudinalmente por dos membranas —la basilar y la de Reissner—, de lo que resultan tres conductos o rampas de la misma forma: la rampa media que constituye, la ventana oval), la rampa vestibular y la rampa timpánica (en contacto con la ventana redonda). Las rampas vestibular y timpánica están llenas de perilinfa. La rampa media contiene endolinfa, la membrana basilar se vuelve sobre sí misma y forma una especie de dosel (membrana tectorial) sobre las células ciliadas; éstas, con las células acompañantes y las estructuras asociadas constituyen, el *órgano de Corti*. (Figura 3.)

El pabellón u oreja recoge las ondas sonoras, que llegan al tímpano y le hacen vibrar armónicamente. La cadena de huesecillos actúa como un sistema de palancas que amplifica la vibración del tímpano 2,5 veces; por otra parte, la superficie de la membrana de la ventana oval es unas ocho veces menor que la del tímpano y, en consecuencia, la energía mecánica de las ondas sonoras se multiplica, en total, por 20 (2,5 x 8). Esta fuerza crea una onda de presión en la perilinfa de la rampa vestibular, que repercute sobre la membrana

basilar a través de la endolinfa de la rampa media. Los movimientos vibratorios de la membrana basilar son causa de que se estimulen las células ciliadas, lo que provoca la descarga de impulsos nerviosos en las neuronas con las que están en contacto. Las vibraciones de alta frecuencia se «extinguen» antes que las de baja frecuencia (fig. 2) y, por lo tanto, las primeras hacen entrar en actividad menor número de fonorreceptores que las segundas; así es como podemos explicar la discriminación de los tonos del sonido. La apreciación de la intensidad depende del grado de deformación de los cilios de las células de Corti.

Aparato vestibular. — Consta de los canales semicirculares, el utrículo y el sáculo. (Fig. 4.) Todos ellos son formaciones membranosas, llenas de endolinfa, alojadas en cavidades óseas de forma similar, pero de mayor diámetro, el espacio comprendido entre ellos está lleno de perilinfa. El *utrículo* es una especie de bolsa en cuya pared hay una estructura llamada *mácula* (fig. 5) en la que se aprecian células ciliadas cubiertas por una membrana incrustada de pequeños cristales de carbonato cálcico (otolitos). La posición de la cabeza respecto de un campo gravitatorio determina un cierto esquema de distribución de estímulos sobre las células sensibles de la mácula, al doblarse más o menos sus cilios por el peso de los otolitos. Los *canales semicirculares* son tres finos tubos orientados en planos perpendiculares entre sí y que desembocan en el utrículo. Cada uno de ellos tiene un ensanchamiento o ampolla en donde se aloja el aparato receptor llamado *cresta*. (Figura 6.) Las células sensibles de las crestas son también ciliadas, pero sus cilios están embebidos de una masa gelatinosa alta que ocupa casi toda la ampolla. Los movimientos bruscos de la cabeza en cualquier dirección crean corrientes endolinfáticas en el interior de los canales, a causa de la inercia; la masa gelatinosa se inclina a un lado o a otro, y con ella los cilios, lo cual ocasiona el nacimiento de impulsos en las fibras nerviosas con las que están en contacto. Éstas, como las relacionadas con los receptores de la mácula, pertenecen a neuronas bipolares alojadas en el ganglio de Scarpa.

El aparato vestibular, además de proporcionarnos la noción sensorial de posición, desencadena mecanismos de carácter automático que tienden a mantener el equilibrio.

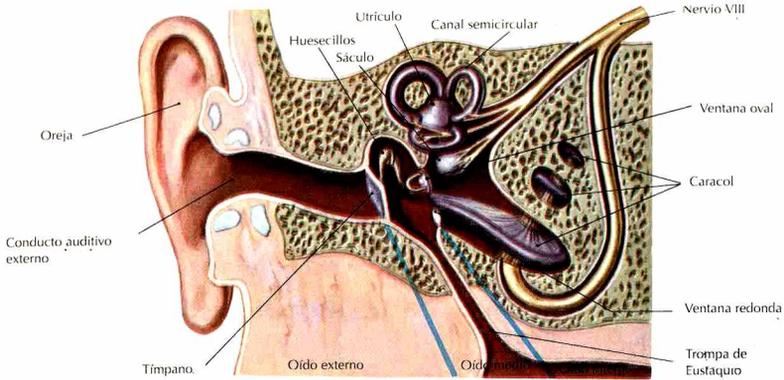


Fig. 1.- Estructura general del oído.

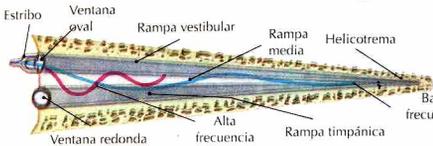


Fig. 2.- Progresión de las ondas de presión, según su frecuencia.

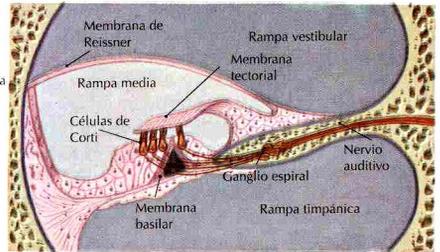


Fig. 3.- Órgano de Corti.

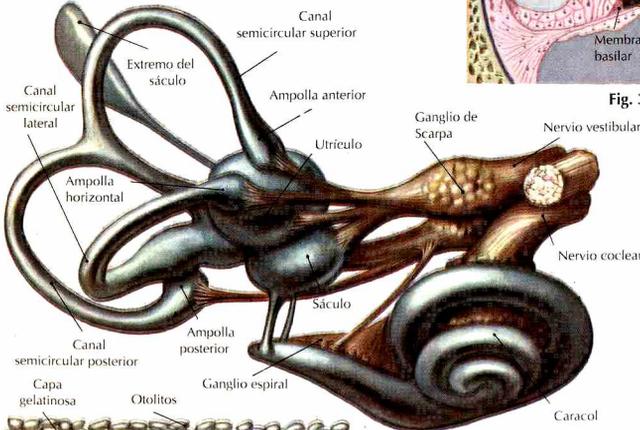


Fig. 4.- Aparato vestibular y el caracol auditivo; éste, algo desplazado de su posición anatómica normal.

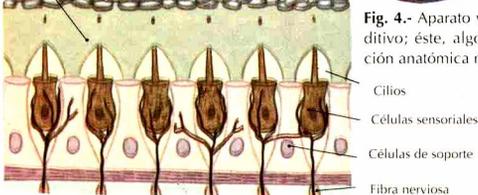


Fig. 5.- Estructura de una mácula

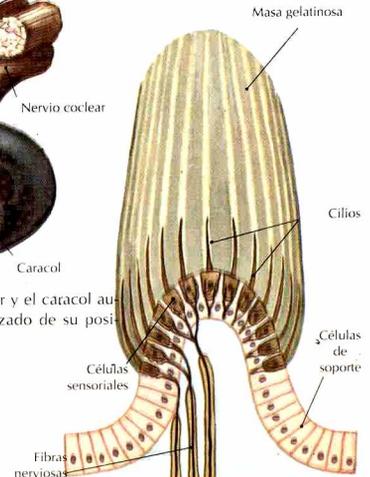


Fig. 6.- Estructura de una cresta.

EL GUSTO

La presencia de determinadas sustancias en la boca causa una sensación consciente que llamamos gusto, mediante la cual apreciamos ciertas cualidades químicas del producto de que se trate.

Los receptores gustativos son células neuroepiteliales, fusiformes, provistas de una corta prolongación pilosa en su extremo apical, y que están en íntimo contacto con fibras nerviosas sensitivas de determinados nervios craneales. Generalmente aparecen reunidas varias células gustativas formando estructuras de aspecto de tonel, mezcladas con otras de soporte; un pequeño poro que se abre a la superficie mucosa da acceso al interior del «botón gustativo». (Fig. 1.) Estos botones están localizados en los bordes y en el dorso de la lengua pero también se encuentran en la epiglotis, el paladar blando y la faringe.

Mediante el sentido del gusto apreciamos numerosos sabores diferentes y grados de intensidad. Es imposible relacionar cada modalidad de sabor con una clase particular de receptor gustativo; pero, al igual que ocurre con la visión de los colores, también aquí podemos hablar de sensaciones primarias de cuya mezcla resulta la amplia gama de sabores perceptibles. Los sabores primarios son: salado, ácido, dulce y amargo; el salado y el dulce se aprecian más intensamente en la punta de la lengua, el ácido en los bordes laterales y el amargo en la parte posterior. (Fig. 2.)

EL OLFATO

El olfato es también un sentido químico; pero así como los receptores del gusto son estimulados por sustancias químicas disueltas en la saliva y en íntimo contacto con ellos, los olfatorios denotan la proximidad de seres u objetos que emiten sustancias volátiles. Actúan, pues, como receptores a distancia y su sensibilidad es muy superior a la de los receptores gustativos. Por otra parte, está muy desarrollada en ellos la capacidad de adaptación, de manera que, una vez informado el individuo de la presencia de un olor, la sensación se extingue rápidamente y la posible molestia que causa desaparece.

Los receptores del olfato están localizados en una pequeña área de la mucosa nasal, en los cornetes superiores adosada al hueso etmoides. (Fig. 3.) Se distinguen allí dos tipos de células: las olfatorias y las de soporte. Las primeras son los verdaderos receptores y consisten en neuronas bipolares transforma-

das: la prolongación periférica es gruesa y termina en numerosos y finos apéndices a manera de cilios, que quedan embebidos por la capa de mucus que recubre la mucosa; la prolongación central atraviesa la placa cribosa del etmoides y termina en el bulbo olfatorio del encéfalo. (Fig. 4.) Las sustancias volátiles, al ponerse en contacto con los cilios del receptor, determinan la descarga de impulsos nerviosos, que son propagados por la misma célula hasta la segunda neurona que se encuentra en el bulbo olfatorio. Las células de soporte son epiteliales prismáticas y no presentan características de interés especial.

PROPIOCEPTORES

El hombre es consciente de su postura en el espacio, de la posición relativa de las diferentes partes de su cuerpo y de las tensiones a las que están sometidos sus músculos. Una parte de esta información la adquiere gracias al sentido de la vista, al estímulo de los receptores laberínticos y a las impresiones táctiles. Pero hay también en los músculos, en los tendones y en las articulaciones varios tipos de receptores cuyos mensajes se integran con los anteriormente citados para proporcionar un conocimiento más adecuado de la situación. Los propioceptores mejor conocidos son los husos musculares y los órganos musculotendinosos de Golgi. Los primeros son fibras musculares transformadas, que tienen su porción central recubierta de una fina red de fibras nerviosas sensitivas con las que hacen íntimo contacto. (Fig. 5.) Cualquier distensión del músculo da origen a la aparición de impulsos nerviosos en las fibras sensitivas. Los receptores de Golgi son terminaciones muy ramificadas de neuronas sensitivas, que se distribuyen por los tendones en las zonas de unión con el músculo. Su estímulo nos informa sobre la intensidad del esfuerzo muscular realizado en la contracción.

VISCEROCEPTORES

La mayoría de los receptores localizados en las vísceras tienen la función de inducir respuestas automáticas mediante las cuales se ajusta el funcionamiento de los órganos internos a las condiciones de cada momento; esto generalmente no va acompañado de sensación consciente. Pero también hay sensaciones viscerales conscientes, que se manifiestan casi siempre como dolor o malestar mal localizados. Las sensaciones de hambre y sed se incluyen entre las viscerales.

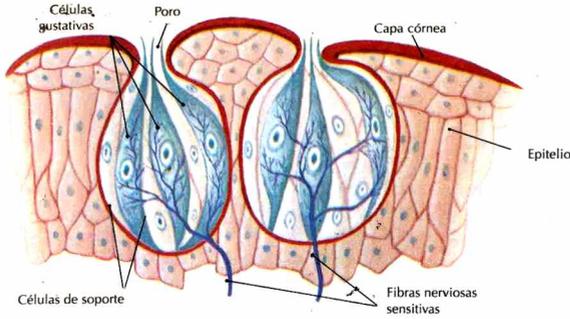


Fig. 1.- Botones gustativos.

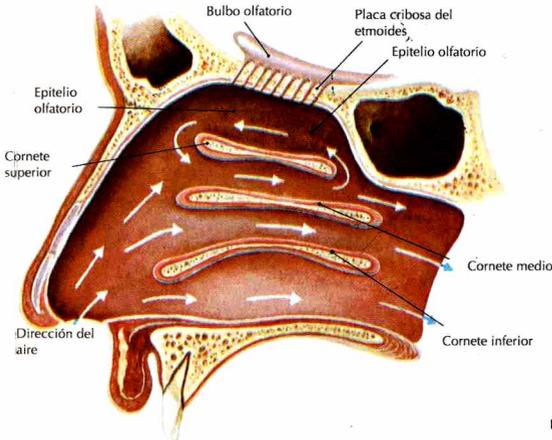


Fig. 3.- Situación de la mucosa olfatoria.

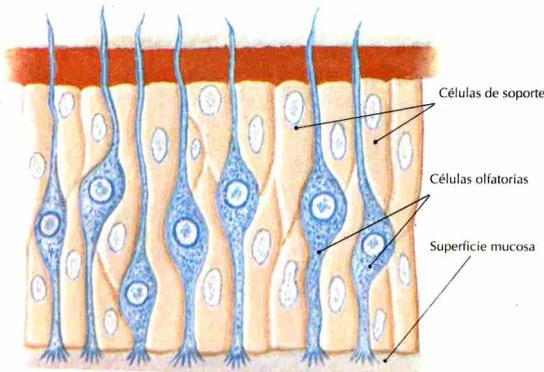


Fig. 4.- Receptores del olfato.

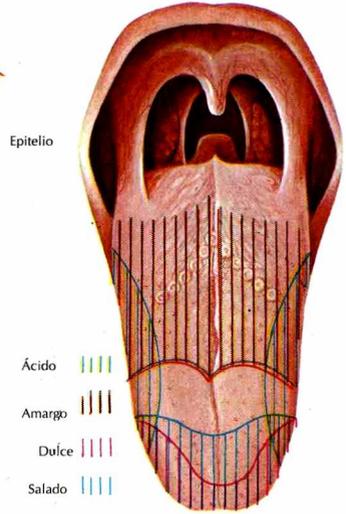


Fig. 2.- Zonas de máxima sensibilidad gustativa en la lengua.

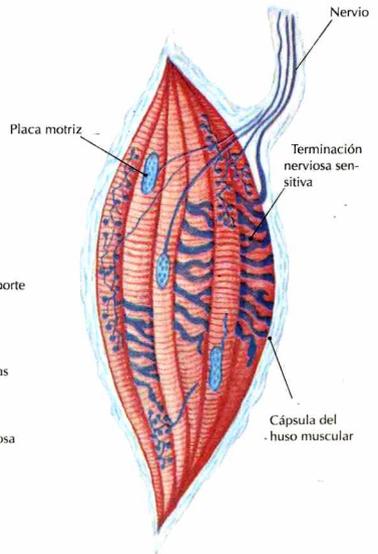


Fig. 5.- Huso muscular.

El sistema nervioso

Función del sistema nervioso. — Su función primaria consiste en *poner en comunicación* las células especializadas en la captación de estímulos (receptores) con las particularmente capacitadas para realizar un acto, bien sea motor o bien secretor (efectores). Pero la actividad del organismo en un momento dado es sumamente compleja pues son innumerables los efectores que entran en juego simultánea o sucesivamente.

También son numerosos los receptores que se estimulan al mismo tiempo, y el sistema nervioso debe integrar toda la información que recibe del aparato sensorial y transmitir órdenes adecuadas a los órganos efectores para que las respuestas de éstos sean *coordinadas*, de lo que resulta una actividad global del individuo mejor adaptada a las condiciones del momento. La integración sensorial y la coordinación motora son influidas por el particular estado funcional del propio sistema nervioso. Éste posee la propiedad de retener en parte la información que recibe y de almacenar la experiencia pasada (memoria), y realiza ciertas funciones singulares que se manifiestan como procesos de razonamiento, capacidad de abstracción, estados de conciencia, etc., difícilmente caracterizables con precisión y conocidas en conjunto como *funciones superiores*.

En resumen, el sistema nervioso central recibe numerosos mensajes de los receptores: por una parte los analiza, crea un particular estado de conciencia y los memoriza; por otra parte, estos mensajes son integrados en los recuerdos de pasadas experiencias y sometidos a tratamiento por las actividades superiores del sistema, de todo lo cual resulta un cierto «modelo» de actividad coordinada que es transmitido en forma de órdenes a los distintos efectores del organismo. (Fig. 1.)

Estructura general del sistema nervioso. — Durante el desarrollo embrionario, en el ectodermo dorsal se produce un engrosamiento a lo largo del eje mayor y se forma la placa neural, que posteriormente se invagina y constituye el tubo neural (fig. 2), el cual se ensancha en su parte anterior formando tres vesículas, cuyas paredes reciben los nombres de prosencéfalo, mesencéfalo y rombencéfalo. Posteriores engrosamientos, segmentaciones y migraciones van originando las distintas partes del sistema y modelando su forma definitiva. (Fig. 3.)

La primera vesícula da origen a los dos ventrículos laterales y al tercer ventrículo cerebral, y el prosencéfalo se convierte en telen-

céfalo (hemisferios cerebrales, núcleos basales) y diencéfalo (tálamo, hipotálamo, hipófisis, epífisis). El telencéfalo rodea los ventrículos laterales y el diencéfalo se forma alrededor del tercer ventrículo. La segunda vesícula se reduce a un estrecho conducto —el acueducto de Silvio— y el mesencéfalo se diferencia, dando como estructuras definitivas el «tectum» (tubérculos cuadrigéminos) y el «tegmentum» (pedúnculos cerebrales). La tercera vesícula pasa a constituir el cuarto ventrículo cerebral, y el rombencéfalo se transforma en metencéfalo (cerebelo y puente) y mielencéfalo (bulbo raquídeo).

El resto del tubo neural constituye el canal epidurmario, y sus paredes forman la médula espinal. (Fig. 5.)

El sistema nervioso está constituido por células muy diferenciadas, que tienen la propiedad de dar origen a un tipo de actividad conocida con el nombre de impulso nervioso, el cual se propaga con gran rapidez a lo largo de sus prolongaciones. Entre los elementos nerviosos se hallan otras células, llamadas gliales, que desempeñan funciones de soporte y de nutrición.

Las necesarias conexiones del sistema nervioso central con los receptores y los efectores se establecen por medio de nervios. Del encéfalo parten 12 pares de nervios (craneales) y de la médula espinal 31 pares (raquídeos). (Fig. 4.)

El sistema nervioso se encuentra alojado en un recinto óseo formado por los huesos del cráneo y las vértebras. Entre la superficie interna de los huesos y la materia nerviosa hay tres membranas (meninges) y un líquido especial (líquido cefalorraquídeo), que también llena las cavidades ventriculares y el canal epidurmario. La membrana más externa es la duramadre, fibrosa; resistente y adherida al hueso; la más interna es la piamadre, que recubre toda la superficie externa del encéfalo y de la médula, es fina y contiene numerosos vasos sanguíneos; entre ambas, pero directamente aplicada a la duramadre, se encuentra la aracnoides. Entre ésta y la piamadre queda un espacio —el espacio subaracnoideo— atravesado por trabéculas conjuntivas y ocupado por líquido cefalorraquídeo.

El líquido cefalorraquídeo se forma a nivel de los plexos coroides (crestas muy vascularizadas de la piamadre, que penetran en los ventrículos) y drena por las vellosidades aracnoides de los senos venosos, que forman a modo de hernias de la aracnoides en la duramadre.

Neuronas. — Son las células específicas del tejido nervioso. Su forma y su tamaño son muy variables (fig.1), pero generalmente se distinguen en ellas un *cuerpo celular o soma* y una o varias prolongaciones citoplasmáticas. Una vez diferenciadas, pierden su capacidad de multiplicarse.

Los cuerpos celulares se localizan en la materia gris del sistema nervioso central y en los ganglios —concretos o difusos— relacionados con dicho sistema. Una membrana plasmática limita toda la célula. En el soma se aloja un núcleo grande y esférico que tiene un único nucléolo. El citoplasma presenta las estructuras típicas de toda célula, pero contiene elementos específicos, como son los corpúsculos de Nissl y un sistema de neurofibrillas que atraviesa la neurona en todas direcciones.

Las prolongaciones neuronales son de dos tipos: *dendritas* y *cilindroje* o *axón*. Las primeras son expansiones citoplasmáticas cuya estructura es igual a la del soma y que generalmente se ramifican con profusión, haciéndose cada vez más delgadas. El axón es único y de grosor casi constante; emerge del cono axónico y carece de corpúsculos de Nissl, pero tiene neurofibrillas dispuestas longitudinalmente. Puede tener longitud considerable y emitir otras colaterales. (Fig. 2.)

Fibras nerviosas. — En esencia, la fibra nerviosa es el cilindroje de una neurona. Pero los axones, poco después de su arranque, se relacionan con otras estructuras y constituyen formaciones más o menos complejas. Desde hace mucho tiempo se distinguen dos tipos de fibras nerviosas: las *mielínicas* y las *amielínicas*. Las primeras aparecen envueltas por una sustancia lipoproteica, llamada mielina, mientras que las segundas son aparentemente axones desnudos. Todas las fibras nerviosas son desnudas mientras están confinadas en la materia gris, pero cuando pasan a la materia blanca algunas adquieren la cubierta de mielina. (Es la mielina la que da el aspecto blanco a estas regiones). Cuando las fibras se incorporan a un nervio se recubren de una membrana conjuntiva, llamada neurilema, y se observan núcleos celulares por debajo de ella. (Fig. 2.) La capa de mielina experimenta estrangulaciones (nodos de Ranvier) a intervalos de 0,8-1,0 mm, con lo que queda dividida en segmentos internodales; cada segmento corresponde a una, llamada célula de Schwann, que se enrolla en espiral alrededor del axón. Las células de Schwann son elementos periféricos de la neuroglia y su función es aislar y proteger las fibras nerviosas cuando abando-

nan el eje cerebroespinal; las membranas de las células de Schwann, dispuestas laminarmente, constituyen la cubierta de mielina. (Fig. 3.) Las fibras amielínicas también se hallan en relación con células de Schwann, pero éstas no envuelven completamente el axón, que queda alojado en un repliegue de su membrana. (Fig. 4.)

Nervios. — Son asociaciones de fibras nerviosas de diferentes tipos y diámetros, dispuestas en el mismo sentido y mezcladas con elementos conjuntivos, que salen del sistema nervioso central. El tejido conjuntivo, en forma de láminas de colágeno, aísla grupos de fibras y recubre la totalidad del nervio: recibe los nombres de perineuro y epineuro. Una red vascular interna distribuye la sangre entre los componentes celulares. (Fig. 5.)

Sinapsis. — Cada cuerpo neuronal, juntamente con sus prolongaciones, constituye una unidad discreta, que no se anastomosa con ninguna otra, de forma que la neurona es la unidad anatómica y funcional del sistema nervioso (Cajal). Los axones y sus colaterales establecen contacto con otras neuronas o con células de otros tejidos subordinados a ellas, pero jamás hay continuidad entre los citoplasmas. Poco antes de su terminación pierden la vaina de mielina, si la tenían. La zona de contacto entre dos neuronas recibe el nombre de sinapsis. Las sinapsis se establecen entre el axón de una neurona y las dendritas o el cuerpo neuronal de otra, pero nunca entre dendritas o entre axones. Morfológicamente son muy diferentes y su número en una misma neurona puede ser superior al millar: ello indica que cada neurona es el lugar de convergencia de muchas otras. La microscopía electrónica ha demostrado que la terminación presináptica (axón) está separada de la membrana del soma o de las dendritas de la otra neurona por un espacio de 150-500 Å, y que contiene numerosas mitocondrias y gran número de vesículas, que son más abundantes en la proximidad de la brecha sináptica. (Fig. 6.) Parece ser que estas vesículas contienen una sustancia química que se descarga en el espacio sináptico cuando llega un impulso nervioso, afectando localmente a la neurona postsináptica, la cual entra en actividad si el número de zonas estimuladas simultáneamente rebasa cierto mínimo; así, pues, la excitación se transmite de una neurona a otra con intervención de un mediador químico. La sinapsis desempeña un papel sumamente importante, fundamental, en la fisiología del sistema nervioso.

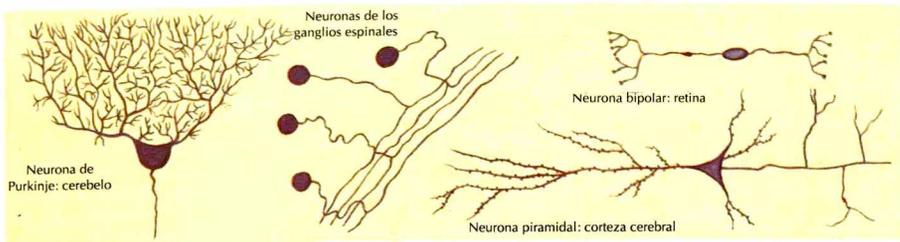


Fig. 1.- Diferentes tipos de neuronas.

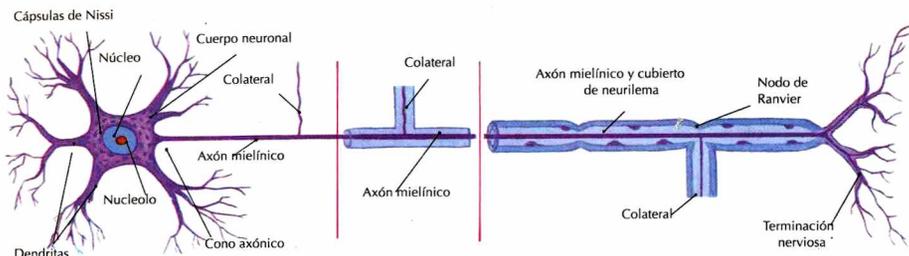


Fig. 2.- Esquema de una neurona.

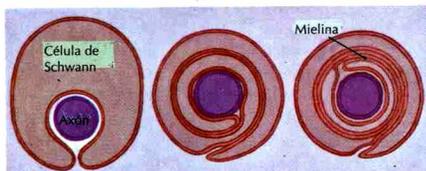


Fig. 3.- Formación de la vaina de mielina a partir de las células de Schwann.

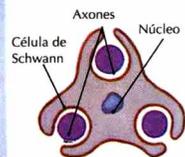


Fig. 4.- Relación entre las fibras amielínicas y las células de Schwann.

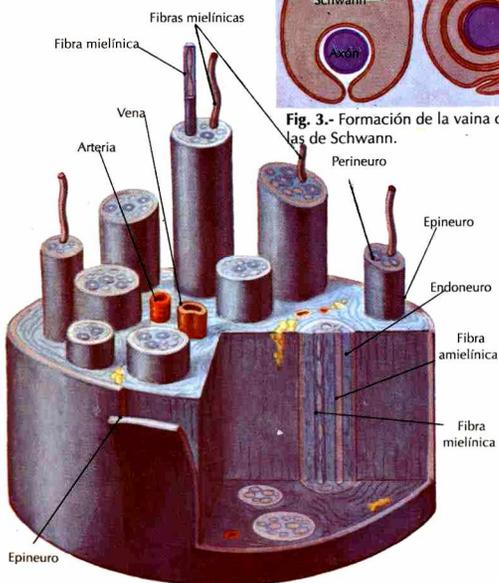


Fig. 5.- Representación esquemática de un nervio.

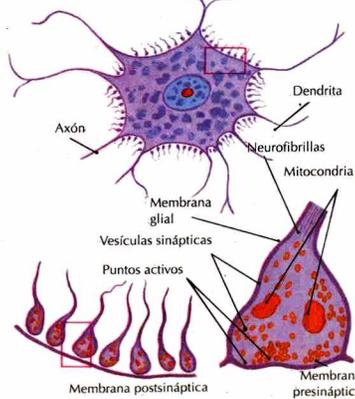


Fig. 6.- Botones sinápticos sobre una neurona y detalle de una sinapsis.

Impulso nervioso. — La aplicación de un estímulo adecuado a una neurona produce un cambio local en sus condiciones de reposo que, si es suficientemente intenso, se propaga a toda la célula. El estudio experimental de este fenómeno se ha hecho principalmente trabajando con fibras nerviosas (las fibras gigantes del calamar, de cerca de un milímetro de diámetro, son particularmente útiles). La membrana plasmática, como la de cualquier célula viva, está polarizada; es decir, hay un reparto desigual de cargas eléctricas entre el interior y el exterior de la célula y, por lo tanto, una diferencia de potencial, de forma que la superficie externa es positiva. (Fig. 1.) Este desequilibrio eléctrico depende de la distinta permeabilidad de la membrana para los diferentes iones: los grandes aniones orgánicos intracelulares no pueden difundirse al exterior, mientras que el K^+ se difunde con relativa facilidad en ambos sentidos; en cambio, la permeabilidad para el Na^+ es mucho menor y, además, el protoplasma tiene la propiedad de expulsar activamente el ión sodio, mecanismo éste que recibe el nombre de «bomba de sodio». Como resultado de todo ello se establece una diferencia de potencial de unos 80 milivoltios a los lados de la membrana (potencial de reposo).

Todo estímulo eficaz afecta a la permeabilidad de la membrana, que aumenta súbitamente y permite la entrada de iones Na^+ , impulsados por el gradiente de concentración (la concentración de sodio en los líquidos extracelulares es de 10 a 15 veces superior a la intracelular). Disminuye así el potencial de reposo, y, si cae por debajo de un cierto valor crítico, el fenómeno se hace explosivo, se intensifica la penetración de Na^+ y el potencial de membrana no sólo se anula, sino que se invierte, haciéndose negativo el exterior respecto del interior. La zona inicialmente estimulada, muy permeable ahora, hace de «sumidero» de iones Na^+ , que emigran de las zonas adyacentes; éstas se despolarizan primero de manera gradual hasta alcanzar el punto crítico, y repentinamente una vez llegado a éste, con lo que se desplazarán nuevos iones sodio de las áreas vecinas; así se propaga la onda de excitación (impulso nervioso) por toda la fibra. (Fig. 2.) Inmediatamente después la membrana recupera su impermeabilidad para el sodio, pero de la fibra escapa potasio, impulsado por el gradiente de concentración, y de nuevo se hace electronegativo el interior (repolarización); no se vuelve al estado original hasta que los Na^+

del interior de la célula y los K^+ últimamente desplazados al exterior vuelven a sus sitios respectivos, lo cual se logra merced a la bomba de sodio.

Todos estos cambios ocurren en unos pocos milisegundos. Se comprende que para poder registrar tan pequeños y tan rápidos cambios de potencial haya que recurrir a dispositivos especiales, de gran sensibilidad y poca inercia, pues los galvanómetros corrientes no sirven. El aparato más usado es el osciloscopio de rayos catódicos, cuyo esquema se representa en la figura 3. Los electrodos —impolarizables— se sitúan uno en el interior y otro en el exterior de la fibra.

El impulso nervioso es, pues, una onda de negatividad que recorre la superficie de la fibra y que surge a consecuencia de cambios pasajeros de la permeabilidad de la membrana provocados por el estímulo. Los cambios eléctricos que experimenta un punto de la fibra al paso del impulso nervioso se manifiestan en los aparatos de registro como una curva (fig. 4) en la que se distinguen tres partes: espiga, potencial negativo y pospotencial positivo. Tanto su magnitud como su duración son constantes para cada fibra particular y no dependen de la intensidad del estímulo aplicado; es decir, un estímulo o es insuficiente y no produce respuesta o es eficaz y determina un potencial de espiga de altura constante. También es constante la velocidad de propagación, y lo único que puede variar en una fibra nerviosa dada es la frecuencia de impulsos. Esta última queda limitada por la duración del período refractario de la fibra: durante el tiempo que la membrana está despolarizada resulta ineficaz un nuevo estímulo aplicado a aquel punto. En las fibras más «rápidas» la repolarización ocurre en un plazo de 0,4 milisegundos y, por lo tanto, la máxima frecuencia de impulsos es, teóricamente, de 2.500 por segundo.

La velocidad de propagación de los impulsos nerviosos depende de la naturaleza de la fibra y de su diámetro. Las fibras amielínicas conducen los impulsos a velocidad más reducida que las mielínicas y, entre éstas, los conducen más rápidamente las de mayor diámetro. La vaina de mielina actúa como aislante, por lo que sólo es posible la despolarización del axolema a nivel de los nodos de Ranvier en las fibras mielinizadas, y entonces el impulso se propaga de manera discontinua (conducción saltatoria) (fig. 5), lo cual parece reportar considerables ventajas al mecanismo conductor, ya que economiza energía y aumenta la velocidad.

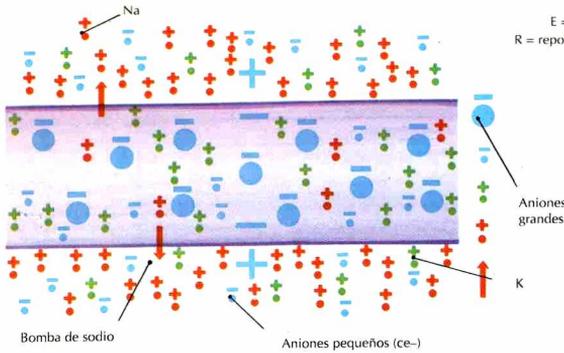


Fig. 1.- Desigual distribución de los iones en el interior y en el exterior de la fibra nerviosa y aparición del potencial de la membrana.

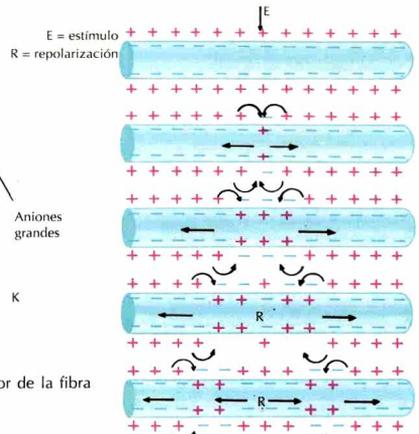


Fig. 2.- Origen y propagación del impulso nervioso y proceso de repolarización.

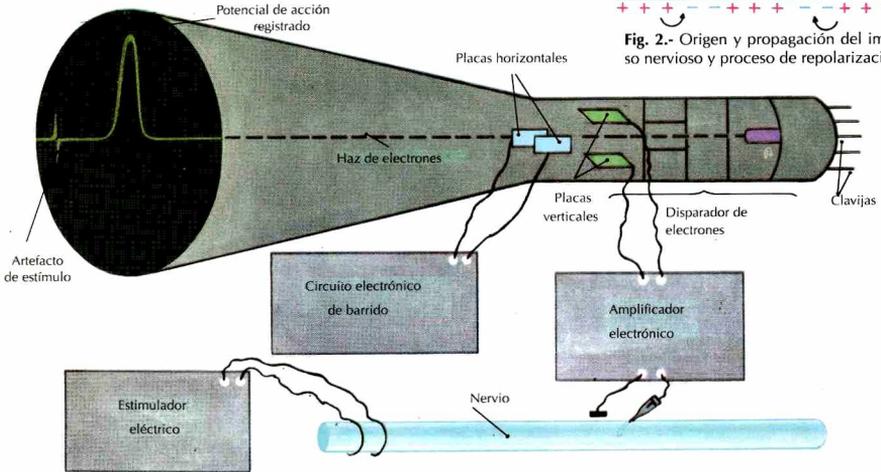


Fig. 3.- Esquema de un osciloscopio.

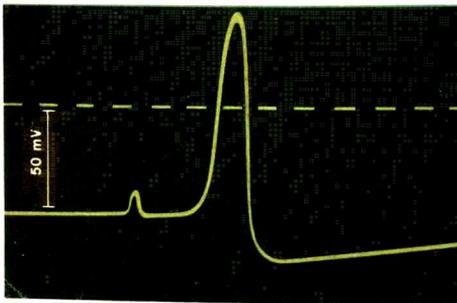


Fig. 4.- Registro gráfico de un impulso nervioso.

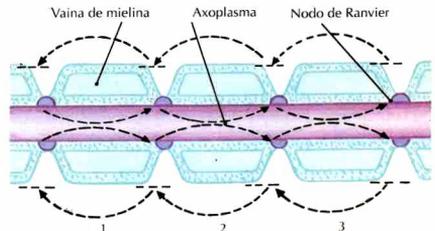


Fig. 5.- Conducción saltatoria en una fibra mielínica.

Estimulación de un tronco nervioso. —

Cuando se aplica un estímulo suficiente para excitar todas las fibras que componen un nervio y se observan los cambios de potencial en un punto próximo al estimulado, la gráfica es semejante a la de un solo impulso nervioso. Pero si el electrodo analizador se sitúa más alejado de los estimuladores, la curva aparece descompuesta en tres o más, que se superponen (fig. 1), y cada cresta corresponde a un grupo de fibras que conducen los impulsos a la misma velocidad. La mayor velocidad de conducción (de 80 a 150 metros/segundo) corresponde a las fibras A α , mielínicas, de 12 a 20 μ de diámetro, motoras de los impulsos con destino a los músculos somáticos y sensitivas de los procedentes de los propioceptores; las más lentas son las llamadas fibras C, amielínicas, de diámetro inferior a 1 μ , pertenecientes en su mayoría al sistema nervioso autónomo, que conducen a 1-2 metros/segundo.

Origen natural de los impulsos nerviosos. —

Algunas neuronas del organismo intacto pueden descargar impulsos espontáneamente y de una manera más o menos rítmica, independientemente de los estímulos externos; otras son excitadas por estímulos específicos en sus terminaciones especializadas que forman parte de un receptor, o como consecuencia de alteraciones del medio en que viven: otras, en fin, son estimuladas por la llegada de impulsos nerviosos a través de los axones de otras neuronas con las que están en contacto. En todos los casos, la neurona que entra en actividad no descarga un solo impulso nervioso, sino una serie de ellos — todos iguales—, y su número depende de la intensidad del estímulo y del estado funcional en que se encuentre. (Fig. 2.)

Transmisión de la excitación en las sinapsis.

— La llegada de un impulso nervioso a un botón sináptico provoca la descarga de la sustancia almacenada en las vesículas, que pasa al espacio interneuronal y modifica localmente la permeabilidad de la membrana de la neurona postsináptica. Si aumenta la permeabilidad para el Na⁺, la zona afectada hace de sumidero de iones y se crea un flujo de corriente alrededor de la célula (fig. 3); pero generalmente un solo impulso nervioso no es suficiente para rebajar el potencial de membrana del cono axónico —que es en donde se inicia la descarga de la segunda neurona— hasta su valor crítico. Sin embargo, se origina un *potencial excitador postsináptico* (EPSP) que dura unos 10-20 m/seg, y si llegan nuevos impulsos en este intervalo sus efectos se van acumulando y pueden alcanzar el um-

bral de descarga (sumación temporal). Más general es el fenómeno de la sumación espacial, que consiste en la llegada simultánea de impulsos nerviosos por dos o más vías, ya que, como hemos dicho, cada neurona recibe numerosas terminaciones de otras varias neuronas: el efecto combinado de la despolarización local en varios puntos hace subir el EPSP por encima del valor crítico. La neurona postsináptica descarga una sucesión de impulsos, con una frecuencia tanto mayor cuanto mayor haya sido el exceso sobre el umbral.

Algunas terminaciones presinápticas segregan una sustancia inhibitoria, hiperpolarizante de la membrana, que hace más difícil el proceso de excitación; se dice entonces que hay un *potencial inhibitorio postsináptico* (IPSP). Los fenómenos de facilitación y de inhibición en las sinapsis se explican en virtud de estos EPSP y IPSP.

La transmisión de la onda de excitación en las sinapsis se realiza en una sola dirección, del axón de la primera neurona al soma o a las dendritas de la segunda.

Otra importante característica de las sinapsis es que cuando entran en actividad con mucha frecuencia quedan permanentemente facilitadas, lo que parece influir en la elaboración de los procesos de memoria y de aprendizaje.

Transmisión al tejido efector. —

Los órganos que entran en actividad, o que modifican su ritmo propio, como consecuencia de la llegada de impulsos nerviosos por sus nervios motores, lo hacen en respuesta a ciertas sustancias químicas que los citados nervios descargan de sus terminaciones. Así, por ejemplo, la terminación de una fibra nerviosa motora en un músculo somático forma una compleja estructura llamada *placa motriz*. (Fig. 4.) Entre los pies terminales del axón y el sarcolema de la fibra muscular queda un estrecho espacio comparable al espacio sináptico, y en él se vierte, cuando llega un impulso, el contenido de las numerosas vesículas existentes en el axoplasma de las terminaciones nerviosas. El transmisor químico en este caso es la acetilcolina, que actúa también como mediador en muchos otros efectores y en numerosas sinapsis.

Las propiedades de la placa motriz son semejantes a las de la sinapsis; pero en aquélla, a diferencia de ésta, un solo impulso nervioso es suficiente para provocar la contracción de la fibra muscular. La transmisión sufre un retraso de cerca de un milisegundo al atravesarlas, y ambas se fatigan con relativa facilidad.

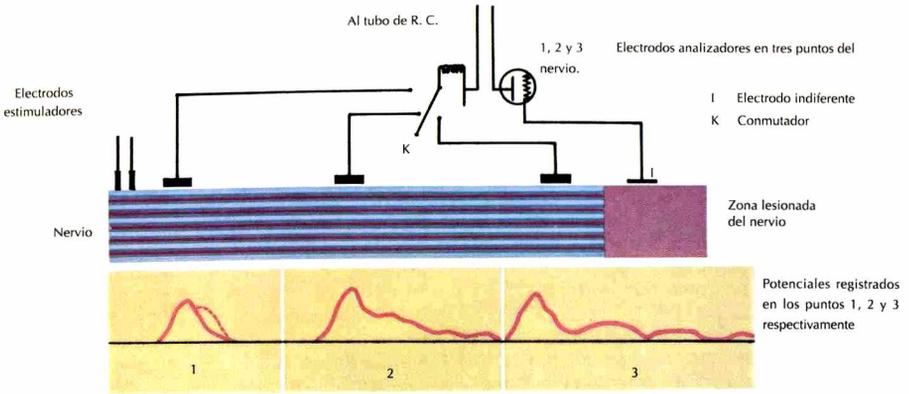


Fig. 1.- Registro de los cambios de potencial en un nervio.

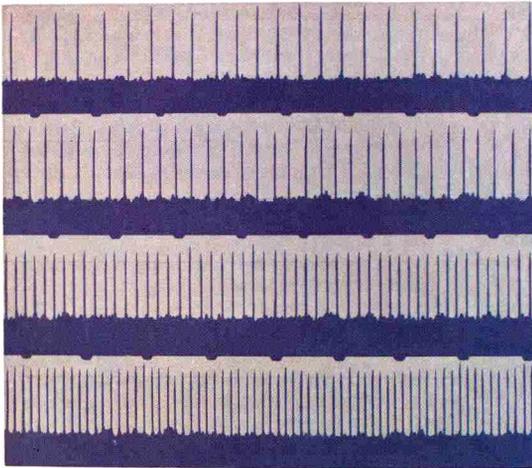


Fig. 2.- La frecuencia de impulsos en una fibra nerviosa aumenta al incrementar la intensidad del estímulo aplicado al receptor.

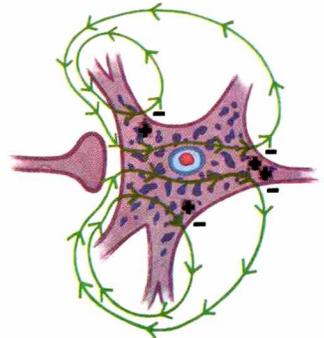


Fig. 3.- Flujo de corriente creado en la neurona postsináptica por descarga del mediador químico en un botón sináptico.

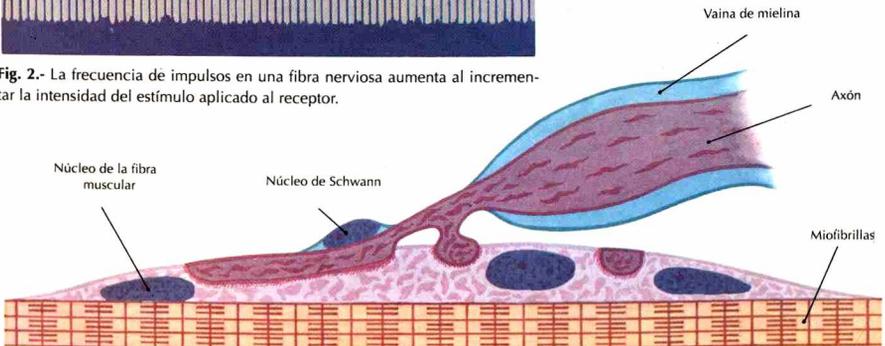


Fig. 4.- Representación esquemática de una placa motriz.

Circuitos neuronales. — Todas las neuronas del sistema nervioso están directamente o indirectamente conectadas entre sí; por lo tanto, cuando una neurona cualquiera entra en actividad, la onda de excitación puede alcanzar teóricamente a cualquier punto del sistema. Pero las brechas sinápticas ofrecen resistencia al paso de la corriente de acción —resistencia variable, que depende del potencial postsináptico— y limitan a unos pocos los caminos utilizables. Así, pues, la corriente nerviosa sigue las líneas de menor resistencia, determinadas por la «arquitectura» general del sistema, el número de sinapsis, la naturaleza de las neuronas que las forman y su estado funcional. (Fig. 1.)

Es característico del sistema nervioso central que las neuronas se agrupen en determinadas zonas y se organicen de determinada manera. Así, por ejemplo, a lo largo de la médula espinal, y localizadas en las astas anteriores, vemos grandes neuronas cuyos cilindroejes salen por los nervios espinales y entran en contacto con los músculos somáticos del cuerpo; sobre estas motoneuronas inciden las terminaciones nerviosas de otras neuronas de diversa localización (ganglios espinales, área 4 de la corteza cerebral, núcleo rojo, núcleos vestibulares, etc.) En la corteza cerebral, por su parte, se aprecian neuronas piramidales y estrelladas de diferentes tipos, dispuestas en capas, que se conectan entre sí formando circuitos de diversa complejidad; las ramas descendentes de sus axones las ponen en comunicación con otras agrupaciones neuronales, y a su vez reciben fibras aferentes que proceden principalmente del tálamo. Se podrían describir, de manera similar, las características estructurales de los restantes centros nerviosos.

Las distintas ramas en que se divide el axón de una neurona pueden estar en contacto con dos o más neuronas, cada una de las cuales puede a su vez establecer contacto con otras varias, y así sucesivamente. (Fig. 2)..Un dispositivo de este tipo recibe el nombre de *circuito divergente* o *amplificador*, y hace posible una amplia respuesta del organismo a estímulos localizados. Por otra parte, cada neurona recibe, en general, numerosas terminaciones nerviosas procedentes de otras varias neuronas, lo que conduce al establecimiento de *circuitos convergentes* (figura 3), gracias a los cuales se da el caso de que el organismo responda de la misma manera frente a estímulos muy diversos. La fibra ner-

virosa de la neurona en la que convergen varias recibe el nombre de *vía final común*.

Es frecuente el caso de conexiones recíprocas entre neuronas en el cual dos de ellas, en cadena, A → B, establecen también contacto, directo o indirecto, en sentido contrario (fig. 4) de manera que la corriente nerviosa recorre una y otra vez el circuito (*circuitos recurrentes* o *reverberantes*). Son numerosas las funciones que pueden desempeñar estas cadenas neuronales en el sistema nervioso. En fin, los *circuitos en paralelo* obligan a la neurona final a descargar repetidas veces en respuesta a un solo estímulo. (Fig. 5.)

En virtud de todo lo dicho, y teniendo en cuenta que los diferentes tipos de circuitos se entremezclan de múltiples maneras, que el umbral de excitación de las distintas neuronas es distinto y variable, que algunas presentan actividad rítmica espontánea, y que continuamente llegan a los centros neuronales trenes de impulsos nerviosos procedentes de los innumerables receptores del organismo, se comprende que la actividad del individuo sea extraordinariamente compleja y casi siempre imprevisible.

Acto reflejo. — Sin embargo, la estimulación de determinados receptores provoca siempre una misma respuesta; por ejemplo, la distensión brusca de un músculo es seguida de su contracción; un pinchazo en un dedo nos obliga a retirar la mano; la entrada de alimento en la boca produce secreción de saliva, etc. Los actos reflejos son respuestas automáticas frente a estímulos determinados, que en la mayoría de los casos tienden a proteger al organismo o a ejecutar las actividades rutinarias sin exigir la intervención de los niveles de integración más elevados del sistema nervioso.

Es evidente que la neurona sensitiva que procede del receptor y la neurona motora que inerva al efector están conectadas, bien directamente, bien a través de interneuronas, y que las sinapsis de esta cadena, e incluso una sola, ofrecen poca resistencia al paso de la onda de excitación. El camino predeterminado que siguen los impulsos nerviosos desde el receptor hasta el efector, pasando por el sistema nervioso central, es lo que constituye el *arco reflejo*. (Fig. 6.) Estos arcos pueden ser muy sencillos, como en los reflejos tónicos, que son monosinápticos, o muy complejos y delicadamente coordinados, como los que se ponen en juego durante la marcha o los que ajustan el ritmo respiratorio a las necesidades del organismo.

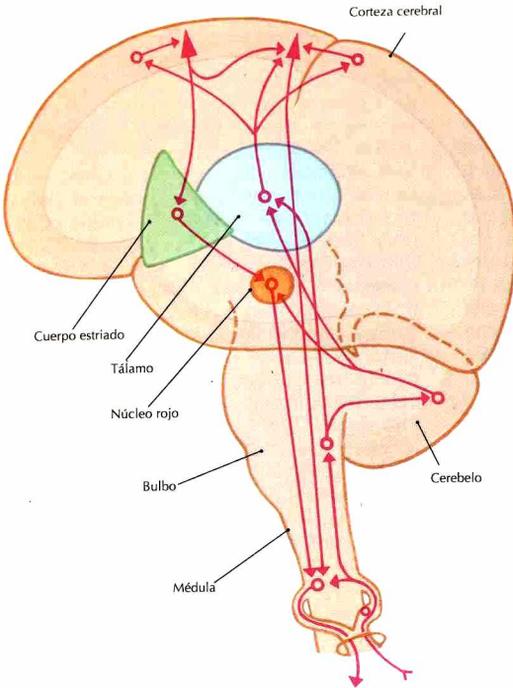


Fig. 1.- Representación esquemática de los principales circuitos funcionales en el sistema nervioso central.

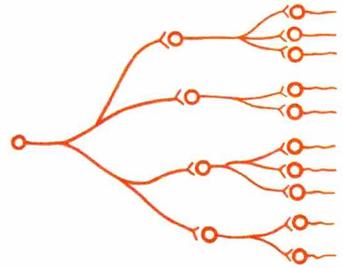


Fig. 2.- Circuito divergente.

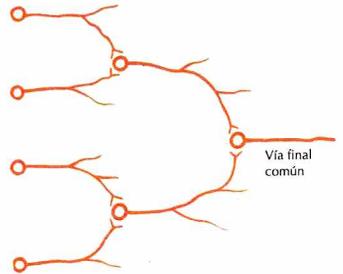


Fig. 3.- Circuito convergente.

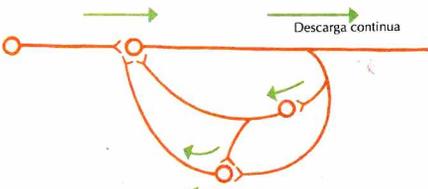


Fig. 4.- Circuito recurrente.

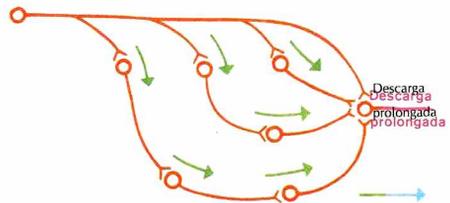


Fig. 5.- Circuito en paralelo.

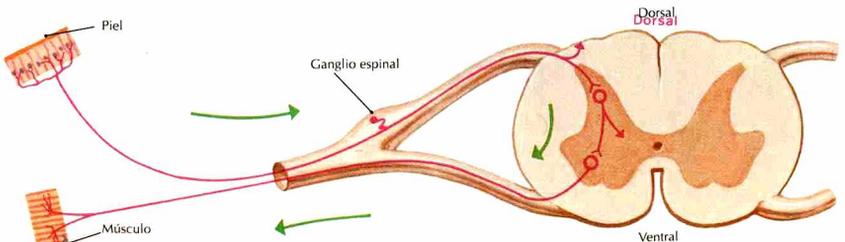


Fig. 6.- Arco reflejo elemental.

Vías sensitivas. — Las corrientes nerviosas generadas en los receptores de todo el cuerpo penetran en el eje cerebroespinal a través de los nervios sensitivos y mixtos; es decir, los 31 pares de nervios espinales y los pares craneales I, II, V, VII, VIII, IX y X llevan fibras sensitivas. (Los nervios I, II y VIII son exclusivamente sensitivos.) Ya en el neuroeje, estas fibras se ramifican y entran en contacto con otras muchas neuronas (fig. 1), de manera que el flujo de impulsos enviados por ellas puede desencadenar respuestas automáticas de determinados efectores. Pero algunas ramas ascienden a niveles superiores del sistema nervioso central, en donde la llegada de impulsos nerviosos se interpreta como una «sensación». Las vías procedentes del mismo tipo de receptores agrúpanse en el sistema nervioso central en haces o tractos de localización anatómica más o menos precisa.

Sensibilidad somestésica (fig. 2). — Procede de los receptores cutáneos y de los propioceptores. La primera neurona está situada en los ganglios espinales o en los de los nervios V, VII, IX y X. Su cilindroeje penetra en la médula por la raíz posterior de un nervio espinal o por el nervio craneal correspondiente. Las fibras procedentes de los receptores de dolor y de temperatura hacen sinapsis inmediatamente con una segunda neurona, cuyo axón cruza al otro lado y asciende hasta el tálamo por los *tractos espinotalámicos*. Las fibras táctiles y propioceptivas ascienden por las *columnas posteriores* hasta el bulbo sin hacer sinapsis; pero la hacen allí con la segunda neurona, que cruza al otro lado y sube hasta el tálamo por el *lemnisco medio*. (Muchas de las fibras procedentes de los propioceptores siguen la vía de los haces espinocerebelosos para terminar en el cerebelo: sensibilidad inconsciente.)

En el tálamo hay una primera interpretación consciente de la sensación, pero el análisis más fino de la percepción sensorial y de su localización se realiza en la corteza cerebral. Desde los núcleos talámicos adonde van a parar las fibras antedichas salen otras (tercera neurona) que se proyectan en las áreas 1, 2 y 3 de la corteza cerebral situadas por detrás de la fisura de Rolando. Allí está representada exactamente toda la superficie del cuerpo, pero la extensión que ocupa en la corteza cada región del organismo depende, no de su magnitud real, sino de la densidad de receptores en la zona. La representación del organismo según esta escala es denominada «homúnculo sensitivo». (Fig. 2).

Vías gustativas. — Los receptores del gusto

están inervados por los nervios VII, IX y X; sus fibras entran en el bulbo y hacen sinapsis con los *núcleos del tracto solitario*. La segunda neurona va desde estos núcleos al tálamo del lado opuesto. Las neuronas terciarias envían fibras a la región posrolándica inferior de la corteza cerebral, sede, quizá, del centro superior de la percepción consciente del gusto. (Fig. 3.)

Vías olfatorias. — La primera neurona de la cadena sensorial para el olfato es el propio receptor; su axón penetra en el bulbo olfatorio y hace sinapsis con las llamadas *células mitrales* (segunda neurona), cuyos axones constituyen los *tractos olfatorios* (par craneal I). Estas fibras van a diferentes partes de la corteza cerebral sin pasar por el tálamo. (Fig. 4.) La mayor parte va al *núcleo amigdaloides*, pero la representación cortical del sentido del olfato es incierta.

Vías visuales (fig. 5). — Los receptores visuales están conectados con una primera neurona (la neurona bipolar) y ésta con una segunda (la neurona ganglionar) en la propia retina del ojo. Los axones de estas segundas neuronas llegan al tálamo a través de los nervios (II par) y de los *tractos ópticos*, después de haberse cruzado al lado opuesto la mitad de ellos en el *quiasma óptico*. Las fibras de las neuronas terciarias se extienden (*radiación óptica*) desde los cuerpos geniculados laterales de la corteza cerebral, que es el área 17, centro de la visión.

Vías auditivas (fig. 6). — Las células ciliadas del órgano de Corti conectan con las neuronas bipolares del ganglio espiral, cuyas fibras centripetas constituyen la rama coclear del VIII par craneal. Éstas terminan en los *núcleos cocleares* del bulbo, de donde parten fibras nerviosas que llegan al tálamo. Las neuronas terciarias comunican el tálamo con el área 41 de la corteza.

Vías vestibulares. — Aunque la mayoría de los impulsos procedentes de los receptores del equilibrio van a desencadenar respuestas motoras automáticas (reflejos laberínticos), parece ser que algunas vías vestibulares llegan a la corteza cerebral. La localización de estas sensaciones es muy imprecisa.

* * *

Hemos reseñado solamente las vías que hacen posible la percepción sensorial consciente; pero las neuronas de cualquiera de estas cadenas están también en contacto con muchas otras y participan en numerosos actos reflejos automáticos inconscientes.

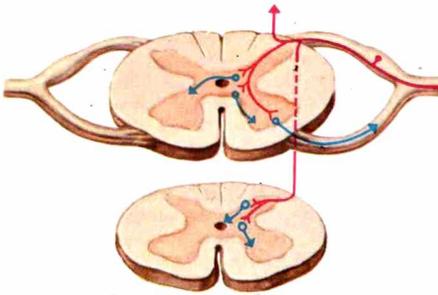


Fig. 1.- Algunas conexiones de una neurona aferente.

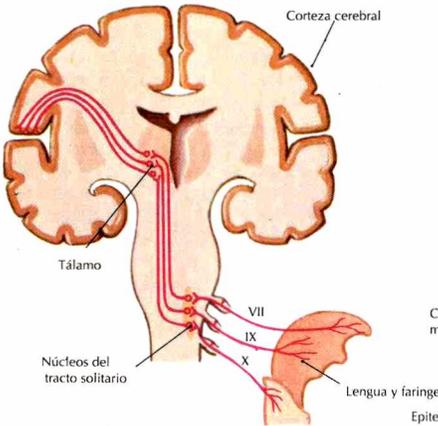


Fig. 3.- Vías gustativas.

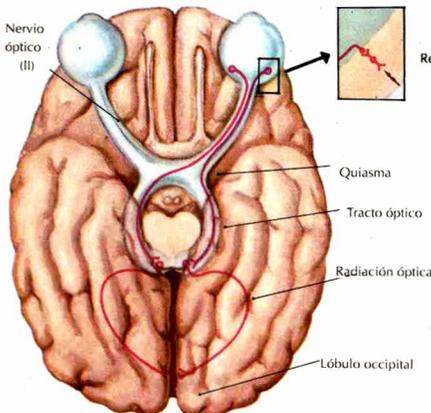


Fig. 5.- Vías visuales.

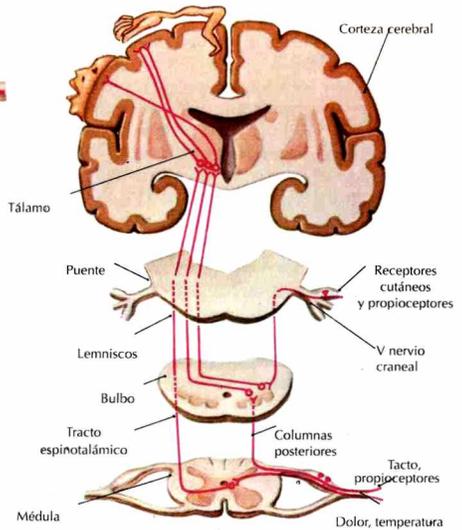


Fig. 2.- Vías de la sensibilidad somestésica y "homúnculo sensitivo".

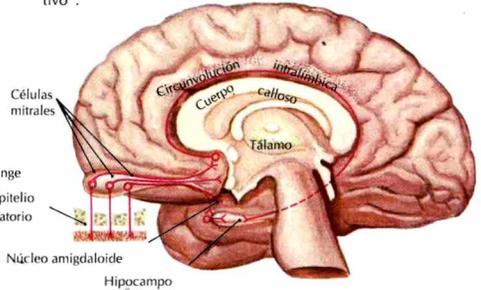


Fig. 4.- Vías olfatorias.

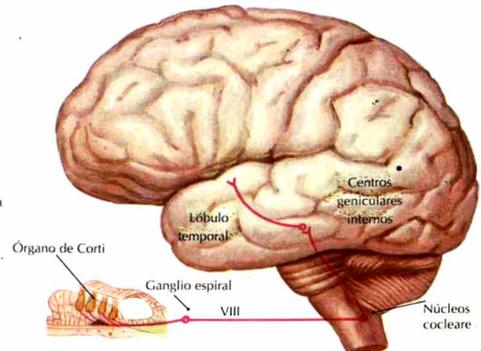


Fig. 6.- Vías auditivas.

Regulación de las actividades motoras. —

Los músculos y las glándulas del cuerpo entran en actividad —o modifican su actividad intrínseca— como consecuencia de la llegada a ellos de impulsos nerviosos. Las neuronas que están implicadas en la conducción de tales impulsos constituyen las vías motoras. Éstas salen del eje cerebroespinal por los nervios motores o mixtos: es decir, por los 31 pares de nervios espinales y por los pares craneales III, IV, V, VI, VII, IX, X, XI y XII.

Conviene distinguir entre las vías motoras somáticas, que afectan a los músculos del esqueleto, y las vías viscerales o del sistema nervioso autónomo, cuya acción se manifiesta en los músculos lisos, el músculo cardíaco y las glándulas. Consideraremos ahora la actividad motora somática: a continuación estudiaremos el sistema nervioso autónomo.

Las fibras musculares que forman un músculo estriado están inervadas por neuronas cuyo cuerpo neuronal se encuentra localizado en el eje cerebroespinal; así, pues, las fibras nerviosas llegan a los músculos somáticos directamente, sin interrupción, desde su arranque en el sistema nervioso central. Estas neuronas motoras finales están situadas en las astas anteriores de la médula espinal o en los núcleos motores de los nervios craneales. Cada una de ellas tiene bajo su dominio un número mayor o menor de fibras musculares, según el número de ramas en que se divide su axón al llegar al músculo. Recibe el nombre de *unidad motora* el conjunto de una motoneurona y todas las fibras musculares que inerva. (Fig. 1.) Ahora bien, el músculo estriado no se contrae espontáneamente, y su funcionamiento está supeditado íntegramente a la actividad de las neuronas que lo inervan. Se comprende, pues, que la «delicadeza» de un movimiento muscular dependa de la magnitud de sus unidades motoras: así, en los músculos oculares son seis las fibras musculares que inervan cada neurona, en tanto que en el glúteo mayor son 750.

En cada una de las neuronas motoras convergen muchas otras, entre las que subrayaremos las siguientes: 1) aferentes que proceden de los propioceptores del mismo músculo; 2) interneuronas conectadas con diversos receptores cutáneos a través de circuitos más o menos complicados; 3) neuronas de la corteza cerebral que se extienden sin interrupción hasta el nivel en donde se encuentra la motoneurona considerada, y 4) neuronas pertenecientes a varios núcleos subcorticales.

(Fig. 2.) El que la neurona final descargue o no en un momento determinado, y la intensidad y duración de la descarga, dependen de la resultante de todos estos influjos.

Esto en lo que se refiere a una motoneurona en particular, de la que depende la contracción de unas pocas fibras de un determinado músculo. Pero los actos motores del individuo son resultado de la contracción sucesiva y ajustada en intensidad y duración de varios músculos del cuerpo, lo que supone la intervención de muchas motoneuronas, que han de descargar según un cierto orden. Al parecer, en todos los niveles del sistema nervioso central están impresos los esquemas elementales de la coordinación motora en forma de circuitos neuronales básicos, de forma que la estimulación de los receptores puede desencadenar una serie de movimientos reflejos coordinados y perfectamente encaminados a resolver la situación planteada, sin intervención de los centros superiores.

Mediante la intervención de los centros superiores se lleva a cabo un proceso de coordinación más perfecto y se hacen intervenir en el «programa motor» factores propios del individuo que en el movimiento reflejo no desempeñan papel alguno. Y, en fin, son los centros superiores los que hacen posible la automatización parcial de muchos movimientos voluntarios (hablar, escribir, etc.).

Vías piramidales. — Del área 4 de la corteza cerebral parten fibras nerviosas destinadas a todas las motoneuronas del tronco encefálico y de la médula espinal. Tienen su origen en las células piramidales de Betz, de la quinta capa cortical, y su distribución ordenada permite una representación de los músculos del cuerpo en esta área de la corteza («homúnculo motor»). En la figura 3 se representan esquemáticamente estas vías.

Vías extrapiramidales (fig. 4). — Anatómicamente se consideran como tales todas las vías motoras procedentes de centros superiores que no estén incluidas en el sistema piramidal. El sistema extrapiramidal abarca tres niveles: corteza cerebral (en especial el área 6), núcleos del telencéfalo (núcleos basales, núcleo de Luys) y núcleos del tronco encefálico (núcleo rojo, sustancia reticular, núcleos vestibulares).

El sistema piramidal rige la actividad motora voluntaria; el extrapiramidal es un sistema de regulación que ejerce influencias facilitadoras e inhibitorias en las motoneuronas finales.

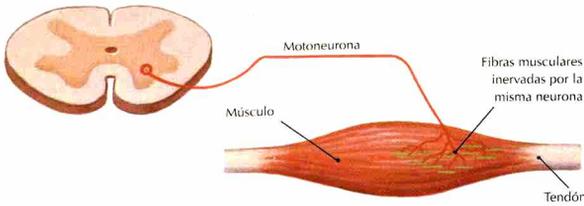


Fig. 1.- Unidad motora.

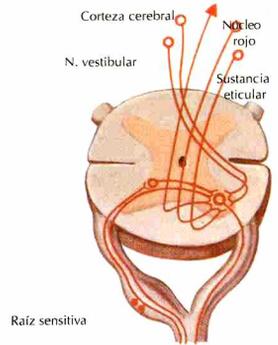


Fig. 2.- Convergencia de fibras sobre una neurona motora.

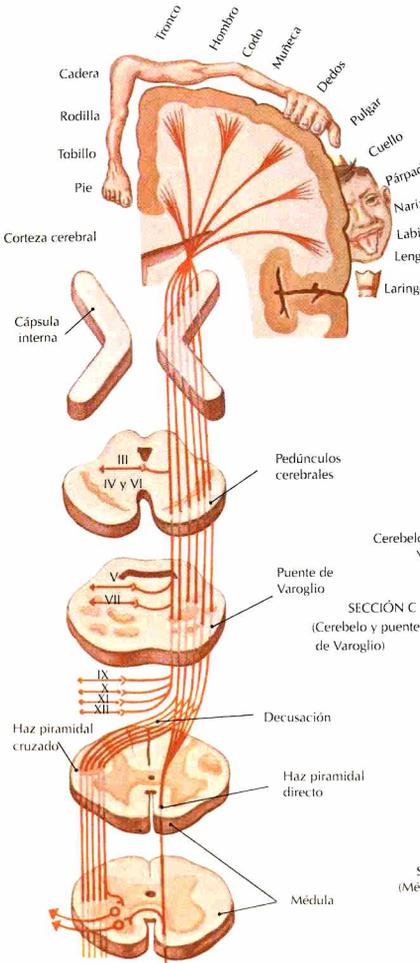


Fig. 3.- Vías piramidales y "homúnculo motor"

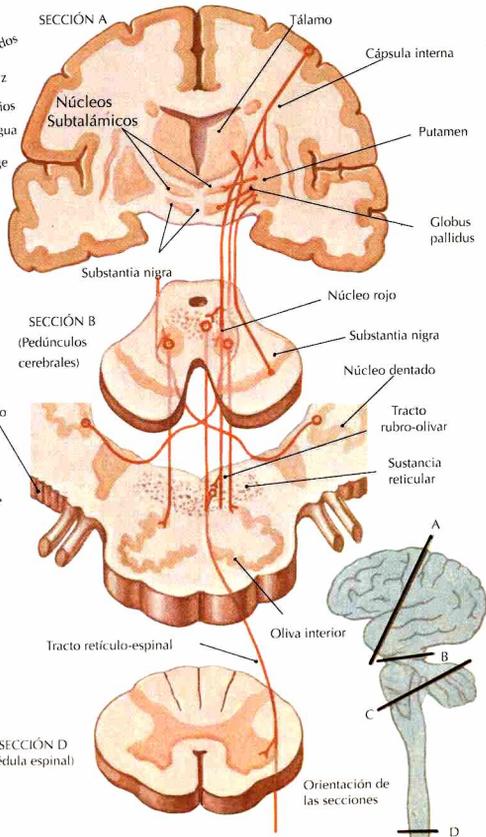


Fig. 4.- Vías extrapiramidales.

Sistema nervioso autónomo. — En la regulación de las actividades viscerales del organismo intervienen determinadas partes del sistema nervioso que, si bien forman un todo con las demás, pueden estudiarse aisladamente por presentar características especiales. En primer lugar, se trata de un sistema regulador automático involuntario. Ya hemos visto que muchas actividades somáticas son también automáticas; pero existe siempre la posibilidad de influir sobre ellas voluntariamente. En cambio, las actividades viscerales escapan a la regulación voluntaria. Anatómicamente, las vías motoras viscerales se caracterizan por presentar una sinapsis fuera del eje cerebrospinal: el axón de una primera neurona (localizada en la médula espinal o en el tronco encefálico) abandona el sistema nervioso central y entra en contacto con una segunda neurona en alguno de los ganglios —concretos o difusos— del sistema; los cilindroejes de estas segundas neuronas son los que inervan las estructuras viscerales. (Fig. 1.)

El sistema nervioso autónomo se divide en dos partes: el simpático y el parasimpático, que se diferencian entre sí tanto anatómicamente como fisiológicamente. La mayoría de las vísceras reciben inervación de ambos subsistemas que, en general, ejercen efectos antagónicos sobre ellas; de manera que si el simpático estimula a un órgano, el parasimpático lo inhibe. Las fibras preganglionares del simpático suelen ser cortas y terminan en ganglios bien delimitados; las del parasimpático son largas y con frecuencia hacen sinapsis ya en el órgano de destino, con neuronas cortas diseminadas que constituyen un ganglio difuso.

Simpático (fig. 2). — Las neuronas preganglionares del sistema simpático están situadas en las columnas laterales de la materia gris de la médula a lo largo de las porciones torácica y lumbar superior. Sus fibras salen por las raíces anteriores de los nervios raquídeos correspondientes a estos mismos niveles y pasan por los ramicomunicantes blancos a los ganglios de las cadenas simpáticas que se extienden a ambos lados de la columna vertebral. Algunas fibras hacen sinapsis en dichos ganglios, y los axones de las neuronas postsinápticas reingresan en el nervio raquídeo por los ramicomunicantes grises y van a inervar los vasos sanguíneos, las glándulas sudoríparas y los músculos pilomotores de la zona de distribución de cada nervio raquídeo en particular. Otras fibras suben por la cadena y en alguno de los ganglios cervicales ha-

cen sinapsis con las neuronas secundarias; las fibras posganglionares pasan a los nervios raquídeos, como se dijo anteriormente, o bien abandonan la cadena como nervios independientes que se dirigen a las glándulas lacrimales y salivales, a los músculos intrínsecos del ojo, al corazón y a los pulmones. Otras fibras preganglionares, en fin, pasan de largo por la cadena simpática y hacen sinapsis en alguno de los ganglios colaterales (celíaco, mesentéricos) de donde parten fibras que inervan el estómago, el hígado, el bazo, el intestino y la vejiga urinaria. (Fig. 3.) La médula de las cápsulas suprarrenales recibe fibras simpáticas directas, pero esta estructura puede considerarse como un ganglio simpático transformado en glándula endocrina

Parasimpático (fig. 3). — Las fibras del parasimpático proceden del mesencéfalo, del bulbo y de la región sacra de la médula espinal y forman parte de los nervios craneales III, VII, IX y X y de los pélvicos procedentes de la parte inferior de la médula. Las fibras parasimpáticas del III par hacen sinapsis en el ganglio ciliar, y las posganglionares llegan al músculo constrictor de la pupila y al músculo ciliar. Las que van con el VII par se dirigen, unas, al ganglio esfénopalatino, y de allí a las glándulas lacrimales, y otras al ganglio submaxilar, de donde parten fibras postsinápticas a las glándulas submaxilares y sublinguales. Al ganglio óptico llegan fibras parasimpáticas del IX par, que, después de hacer sinapsis, alcanzan las glándulas parótidas. El X par es, sin duda, el más importante constituyente del sistema parasimpático y va al corazón, a los pulmones y a casi todos los órganos abdominales. Los nervios pélvicos inervan la porción final del aparato digestivo, la vejiga urinaria y los órganos sexuales. En estas estructuras, las neuronas postsinápticas están incluidas en la masa de los tejidos, formando plexos o ganglios difusos.

* * *

El sistema nervioso autónomo envía continuamente impulsos a los órganos viscerales, cuya actividad funcional depende en cada momento del ritmo de descarga del simpático y del parasimpático.

Las neuronas preganglionares están, como las somáticas, bajo la influencia de muchas otras, y regulan el funcionamiento interno desde estructuras superiores de integración. (Fig. 4.)

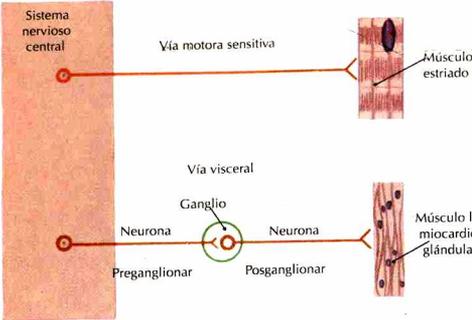


Fig. 1.- Diferencia entre las vías motoras periféricas somáticas y viscerales.

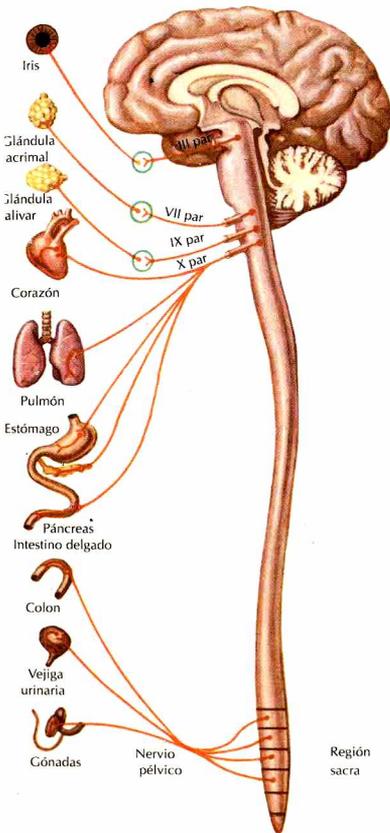


Fig. 3.- Representación esquemática del sistema nervioso parasimpático.

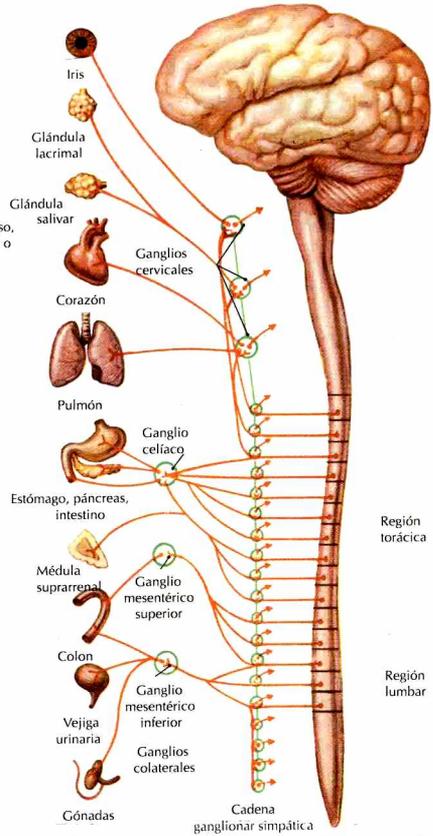


Fig. 2.- Representación esquemática del sistema nervioso simpático.

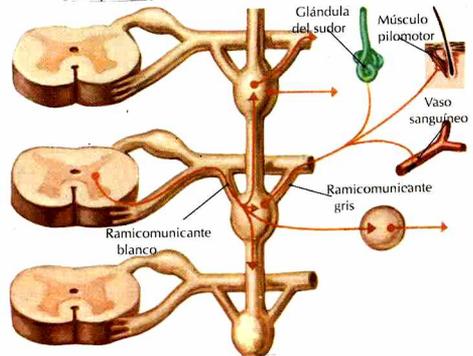


Fig. 4.- Posibles vías de distribución de la neurona preganglionar simpática.

Integración sensorial. — Hemos visto que las vías nerviosas de la percepción consciente terminan en determinadas áreas de la corteza cerebral. En la proximidad de cada una de estas zonas se hallan otras, llamadas *de asociación*, que están íntimamente relacionadas con las primarias a través de neuronas intracorticales, y que parecen tener por función analizar el significado de los mensajes que se reciben en el área primaria, acumular la experiencia sensorial anterior y comparar aquéllos con ésta. Hay, pues, áreas de asociación somestésica, visual, auditiva, olfatoria y gustativa. (Fig. 1.) A las áreas sensoriales llegan impulsos procedentes no sólo del tálamo y de otras zonas de la corteza, sino también del sistema límbico y de la sustancia reticular mesencefálica y talámica.

El *sistema límbico* es un conjunto de estructuras corticales filogenéticamente antiguas que quedan cubiertas por la neocorteza y forman alrededor del hilio del tronco encefálico una especie de anillo. Parece ser que la carga emocional de las sensaciones obedece a la activación de circuitos neuronales que enlaza la corteza sensitiva con ciertas partes del sistema límbico.

La *sustancia reticular* es una estructura difusa que comprende el conjunto de neuronas diseminadas entre una densa red de fibras irregulares y está situada entre las grandes vías ascendentes y descendentes, a lo largo del tronco encefálico y en la región inferior del diencefalo. Todas las vías sensitivas envían colaterales a la sustancia reticular, y ésta se proyecta sobre la corteza cerebral de manera masiva. (Fig. 2.) El sistema reticular activante desempeña así el papel de un dispositivo para mantener alerta los centros de percepción sensorial. Es probable que la parte talámica de la formación reticular tienda a enfocar la atención hacia recuerdos o pensamientos almacenados en zonas específicas de la corteza.

Según algunos autores, existe una *zona común de integración* en la circunvolución angular del hemisferio cerebral izquierdo. (Fig. 3.) En ella confluirían los impulsos emanados de todas las áreas sensoriales de la corteza y se realizaría el análisis final de las impresiones sensitivas totales; es indudable que la consideración simultánea de todos los mensajes recibidos en un momento dado permite llegar a conclusiones más profundas acerca de lo que sucede en el mundo exterior.

Coordinación motora. — Ya dijimos que en

todos los niveles del sistema nervioso central están impresos los esquemas elementales de la coordinación motora. Pero en la coordinación de orden superior intervienen muchas partes del sistema nervioso, cada una de las cuales «recluta» influencias de diversa índole, que de esta forma son expresadas en el comportamiento del individuo. Así, la retirada de la mano cuando uno se pincha un dedo es un acto simple, coordinado a nivel espinal, en el que la llegada de impulsos por las astas posteriores de la médula ha desencadenado la puesta en marcha de determinados circuitos locales. Por el contrario, un acto como la articulación de una serie de palabras que expresan una idea requiere la participación de muchos centros superiores. Estos problemas son muy complejos y escasamente conocidos. Diremos, sin embargo, que en el caso particular que nos ocupa, es el área 44 de la corteza cerebral —área de Broca (fig. 1)— la que coordina la actividad de todos los músculos que intervienen en la articulación de las palabras, pero hablar no es sólo articular palabras, y en las frases que decimos se reflejan nuestros conocimientos, nuestro estado de ánimo, nuestra capacidad de abstracción, etcétera. Del mismo modo que expresamos nuestra «personalidad» en cada uno de los actos motores. Es indudable, pues, que sobre los centros superiores de coordinación confluyen impulsos procedentes de la zona común de integración sensorial, de las estructuras relacionadas con la acumulación de recuerdos, de los circuitos neuronales relativos al pensamiento, etc. Se ha descrito, situándola delante de la región común de integración, un *área cortical ideomotora o psicomotriz* cuya función sería decidir una respuesta apropiada a los datos sensoriales integrados por aquélla. Por otra parte, se sabe que la corteza prefrontal participa en el pensamiento abstracto y es un centro reflexivo, que, ante una situación, retrasa la respuesta para valorar las consecuencias que puede tener. (Fig. 4.)

Comportamiento. — La conducta de un animal frente a determinadas circunstancias es a veces previsible y a veces no. El análisis causal del comportamiento constituye una importante rama de la Neurofisiología que se conoce con el nombre de *Etología*. La versatilidad del comportamiento se debe, entre otros factores, a procesos de motivación interna, a fenómenos de «desplazamiento» y al aprendizaje.

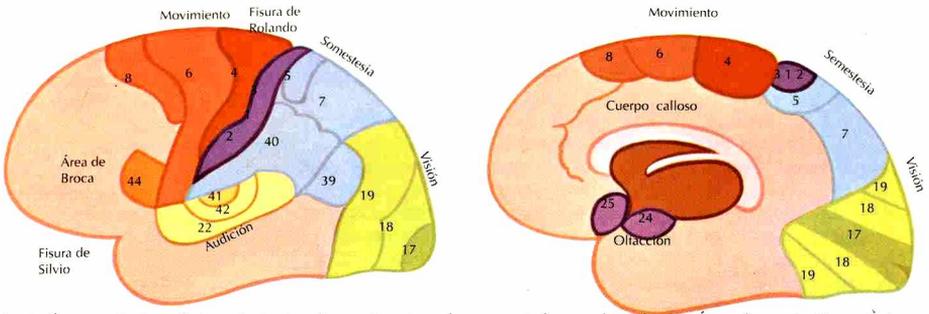


Fig. 1.- Áreas corticales más importantes. Las áreas primarias se han presentado en colores fuertes. Áreas de asociación, en colores más pálidos. En superficie. En sección vertical.

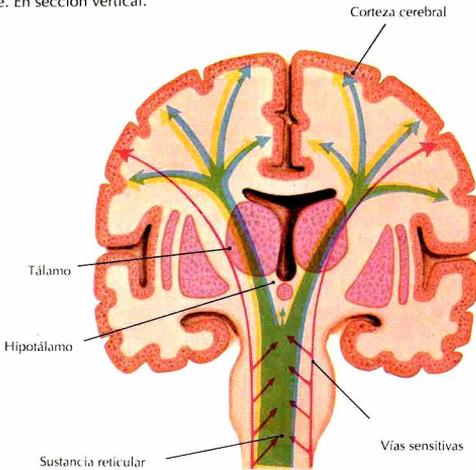


Fig. 2.- Sistema reticular activante. Análisis reflexivo de la idea

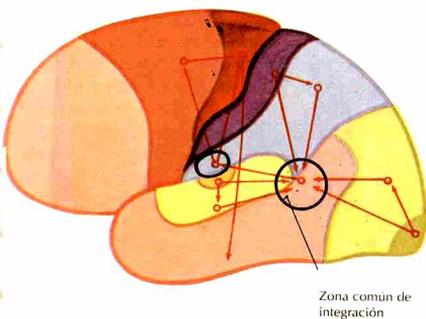


Fig. 3.- Zona común de integración.

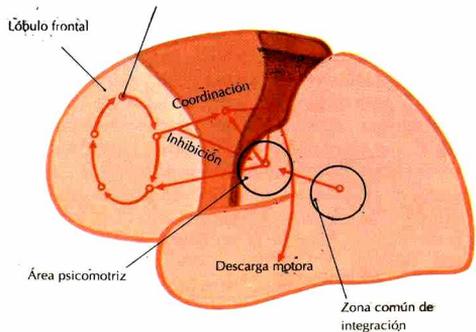


Fig. 4.- Área psicomotriz y juego de influencias en la realización de un acto motor.

El sistema endocrino

GENERALIDADES

Llamamos sistema endocrino al conjunto de órganos en que se forman determinadas sustancias químicas que pasan a la sangre, se distribuyen por todo el organismo y modifican la actividad de otras células específicamente sensibles. Los órganos endocrinos tienen la categoría de glándulas pero carecen de conductos de salida al exterior para sus productos, por lo que la secreción vierte en la sangre; éste es el motivo por el que reciben el nombre de *glándulas de secreción interna*. Las sustancias elaboradas por las glándulas endocrinas se llaman *hormonas*, y sus efectos sobre los órganos sensibles están relacionados, por lo general, con el metabolismo y la morfogénesis.

En un sentido amplio todas las células del organismo podrían considerarse pertenecientes al sistema endocrino ya que los productos metabólicos de todas ellas influyen de alguna manera en el trabajo de las demás (recuérdese, por ejemplo, la acción del CO₂ sobre las neuronas del centro respiratorio, sobre los quimiorreceptores del arco aórtico y de los senos carotídeos y sobre el músculo liso de los vasos sanguíneos). Por otra parte, muchas células elaboran sustancias específicas de gran actividad fisiológica (transmisores químicos en las neuronas, histamina en las células cebadas, etcetera); pero los efectos de éstas se manifiestan en un área muy restringida, en la inmediata proximidad del punto en que se descargan: algunos autores consideran las citadas sustancias como «hormonas locales», ya que falta el requisito de su distribución general por medio del sistema circulatorio.

Los órganos endocrinos más importantes son: neurohipófisis, adenohipófisis, tiroides, paratiroides, islotes de Langerhans del páncreas, epitelio gastrointestinal, corteza adrenal, médula adrenal, células intersticiales del testículo y del ovario. (Fig. 1.) Funcionan también como glándulas de secreción interna otras estructuras no permanentes, como son la placenta y el cuerpo lúteo del ovario. Las funciones endocrinas de la epífisis o cuerpo pineal, del lóbulo intermedio de la hipófisis y del timo no han sido totalmente esclarecidas aún en el hombre.

Neurohipófisis. — La hipófisis o cuerpo pituitario es un órgano heterogéneo que responde a un doble origen: la parte inferior del diencéfalo se evagina y forma el lóbulo posterior, o neurohipófisis, que queda unida a la

base del cerebro por el *tallo infundibular*; al mismo tiempo aparece durante el desarrollo una bolsa en la cavidad bucal (*bolsa de Rathke*) que establece contacto con la neurohipófisis, a la que envuelve incompletamente, y se desconecta del tracto digestivo formando el lóbulo anterior o adenohipófisis. (Fig. 2.) La zona comprendida entre ambas estructuras constituye el lóbulo intermedio. El órgano en su totalidad queda alojado en una pequeña depresión del hueso esfenoideos (*silla turca*).

Los elementos celulares más abundantes en la neurohipófisis son los *pituiticos*, un tipo particular de neuroglia cuyas prolongaciones citoplasmáticas constituyen una tupida red fibrosa. También se aprecian abundantes fibras nerviosas procedentes de neuronas situadas en el hipotálamo, que presentan engrosamientos irregulares en todo su recorrido y en sus terminaciones. Se trata de gránulos de secreción que se forman en los núcleos hipotálamicos y que emigran a lo largo de los axones hasta el lóbulo posterior de la hipófisis, en donde descargan en la proximidad de los vasos sanguíneos. (Fig. 3.) El papel de la neurohipófisis queda reducido, pues, al de un órgano de depósito que recibe el material elaborado por determinadas neuronas (neurosecreción) y lo distribuye a todo el organismo por medio de la sangre. No se sabe si los gránulos que llegan a la neurohipófisis son productos brutos que han de sufrir alguna transformación en los pituiticos para convertirse en hormonas.

De los extractos del lóbulo posterior de la hipófisis se han aislado dos hormonas: la *occitocina* y la *antidiuretina*. Ambas son polipéptidos sencillos. La *occitocina* estimula la actividad contráctil del músculo uterino y de las células mioepiteliales de la glándula mamaria, por lo que su función se manifiesta principalmente en el momento del parto y en el proceso de la lactación. La *antidiuretina* (ADH) —también llamada *vasopresina*— favorece la reabsorción del agua en los túbulos renales (véase lámina E/2), y cuando falta se eliminan grandes cantidades de orina muy diluida (*diabetes insipida*); en dosis elevadas causa aumento de la presión arterial por contracción de los vasos sanguíneos.

La descarga de *occitocina* forma parte de un reflejo neurohumoral, que se inicia cuando se excitan los receptores del cuello uterino o de la mama. (Figura 4.) La ADH pasa a la sangre a consecuencia del estímulo de ciertos osmorreceptores del hipotálamo.

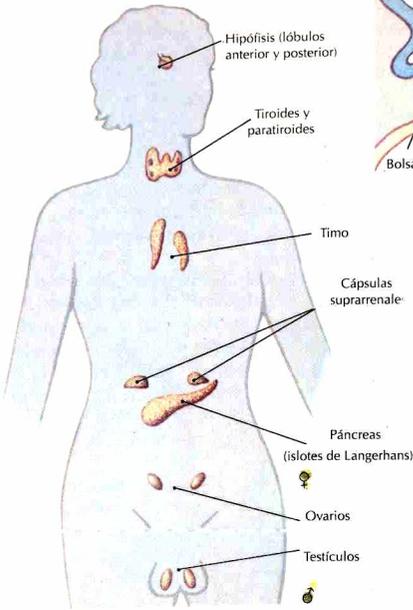


Fig. 1.- Situación de las glándulas endocrinas.

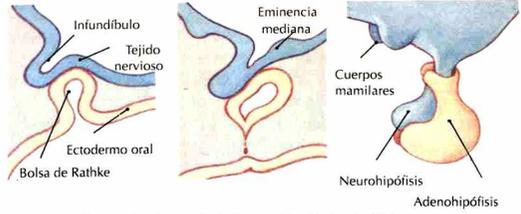


Fig. 2.- Tres fases de la formación de la hipófisis.

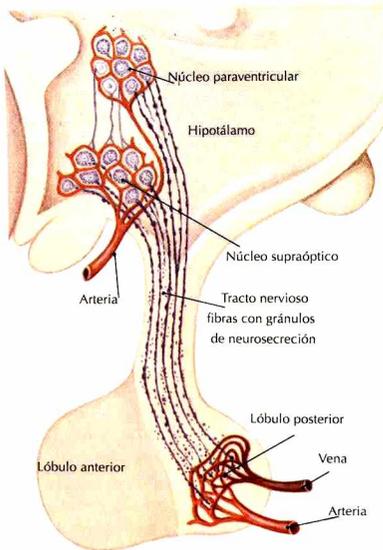


Fig. 3.- Relación entre el hipotálamo y la neurohipófisis.

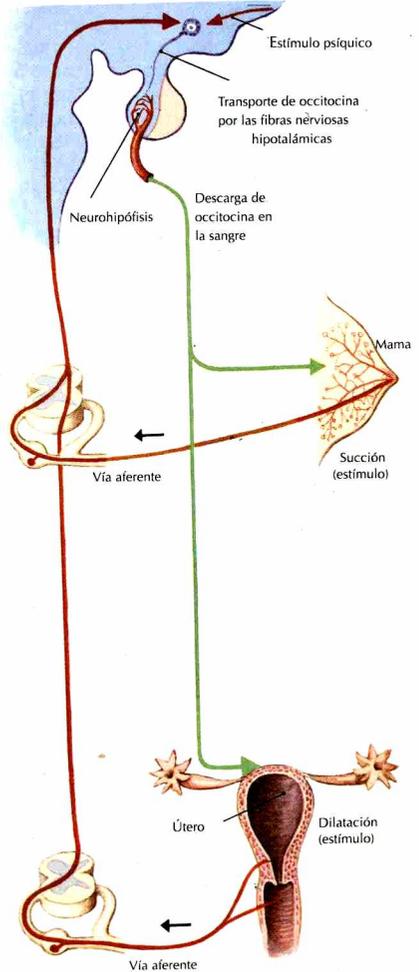


Fig. 4.- Secreción refleja de ocitocina.

Adenohipófisis. — En contraste con la neurohipófisis, que procede del ectodermo nervioso, la adenohipófisis deriva de una invaginación del epitelio bucal. Pueden clasificarse sus células, de acuerdo con sus afinidades tintoriales, en tres grupos: acidófilas, basófilas y cromóforas. A pesar de sus estrechas relaciones de vecindad con el hipotálamo, la adenohipófisis no recibe fibras nerviosas de este órgano. En cambio está conectada con él por medio de los vasos sanguíneos que presentan una disposición particular en esta región (fig. 1): la arteria hipofisaria superior forma dos redes capilares interconectadas, una en el tallo hipofisario y en la eminencia mediana y otra entre las células de la glándula. Algunas neuronas hipotalámicas envían prolongaciones a la eminencia mediana y descargan en sus capilares determinados neurohumores (*factores de descarga*), que son transportados por vía sanguínea hasta el lóbulo anterior de la hipófisis, en donde determinan la secreción de las hormonas elaboradas por esta glándula.

La adenohipófisis segrega al menos seis hormonas; todas ellas son de naturaleza proteínica, y han recibido los siguientes nombres:

1. Hormona del crecimiento o somatotrofina (STH).
2. Hormona tirotrófica (TSH).
3. Hormona adrenocorticotrófica (ACTH).
4. Hormona foliculoestimulante (FSH).
5. Hormona luteinizante (LH) o estimulante de las células intersticiales (ICSH).
6. Hormona lactogénica o prolactina.

La somatotrofina interviene en el crecimiento del organismo. Una producción insuficiente de esta hormona durante el período de desarrollo es causa de enanismo, mientras que si se segrega en cantidades excesivas produce gigantismo. (Fig. 3.) Sus efectos se manifiestan a nivel de los cartílagos de crecimiento de los huesos. Estimula también la síntesis de proteínas y dificulta la utilización de la glucosa por las células. Este último efecto, unido al hecho de que la STH provoca una rápida descarga de glucosa por el hígado, justifica el nombre de hormona *diabetogénica* con el que también se la conoce. Cuando hay hipersecreción de STH después del «cierre» de los centros epifisarios (desaparición del cartílago de crecimiento), da lugar a un crecimiento desproporcionado de las distintas partes del cuerpo, por estimular el desarrollo de los tejidos blandos y de algunos huesos «membranosos»; esta condición recibe el nombre de *acromegalia*.

Las restantes hormonas de la adenohipófisis actúan sobre el organismo a través de otras glándulas endocrinas. La tirotrófina regula la función de la glándula tiroidea; estimula la elaboración y descarga de las hormonas tiroideas y, de esta manera, influye sobre los procesos metabólicos generales. A falta de TSH la glándula tiroidea se atrofia. A su vez, la producción de TSH por la hipófisis depende del nivel de tiroxina en la sangre, de forma que existe un mecanismo de regulación mutua en el que probablemente interviene el hipotálamo con su correspondiente factor de descarga. (Fig. 2.)

Un fenómeno análogo ocurre con la ACTH, que estimula el desarrollo y mantenimiento de la glándula corticoadrenal y la secreción de sus hormonas específicas, en especial la de los glucocorticoides. Un mecanismo de mutua regulación, semejante al expuesto para la TSH, mantiene el equilibrio funcional entre la hipófisis y la corteza de las suprarrenales.

La FSH y la LH son *gonadotrofinas*, es decir, sustancias que actúan sobre las gónadas. La FSH estimula el desarrollo de los folículos ováricos en la hembra y la maduración de los espermatozoides en el macho. La LH provoca la ruptura de los folículos maduros, con lo que se descarga el óvulo. Además de estos efectos «primarios» sobre la reproducción, dichas hormonas también actúan sobre los caracteres sexuales secundarios por intermedio del tejido endocrino propio de las gónadas: la FSH y la LH asociadas estimulan la secreción de estrógenos por las células foliculares del ovario y la LH determina la descarga de andrógenos por las células intersticiales del testículo.

Se sospecha la existencia de otra gonadotrofina, cuyo efecto sería estimular la secreción de progesterona por el cuerpo lúteo —órgano endocrino pasajero que aparece en el ovario después de la ovulación—. Esta hormona (hormona luteotrófica: LTH) ha sido, en la rata, identificada con la prolactina, pero en la especie humana sólo se manifiesta activa la prolactina como estimulante de la producción de leche en la glándula mamaria, y carece de actividad sobre el cuerpo lúteo.

Las alteraciones funcionales de la adenohipófisis producen, aparte los trastornos del crecimiento señalados ya, otros estados que tienen su origen en el desequilibrio de las hormonas tróficas. Así, en el *panhipopituitarismo* se observa atrofia del tiroides, de la corteza adrenal y de las gónadas.

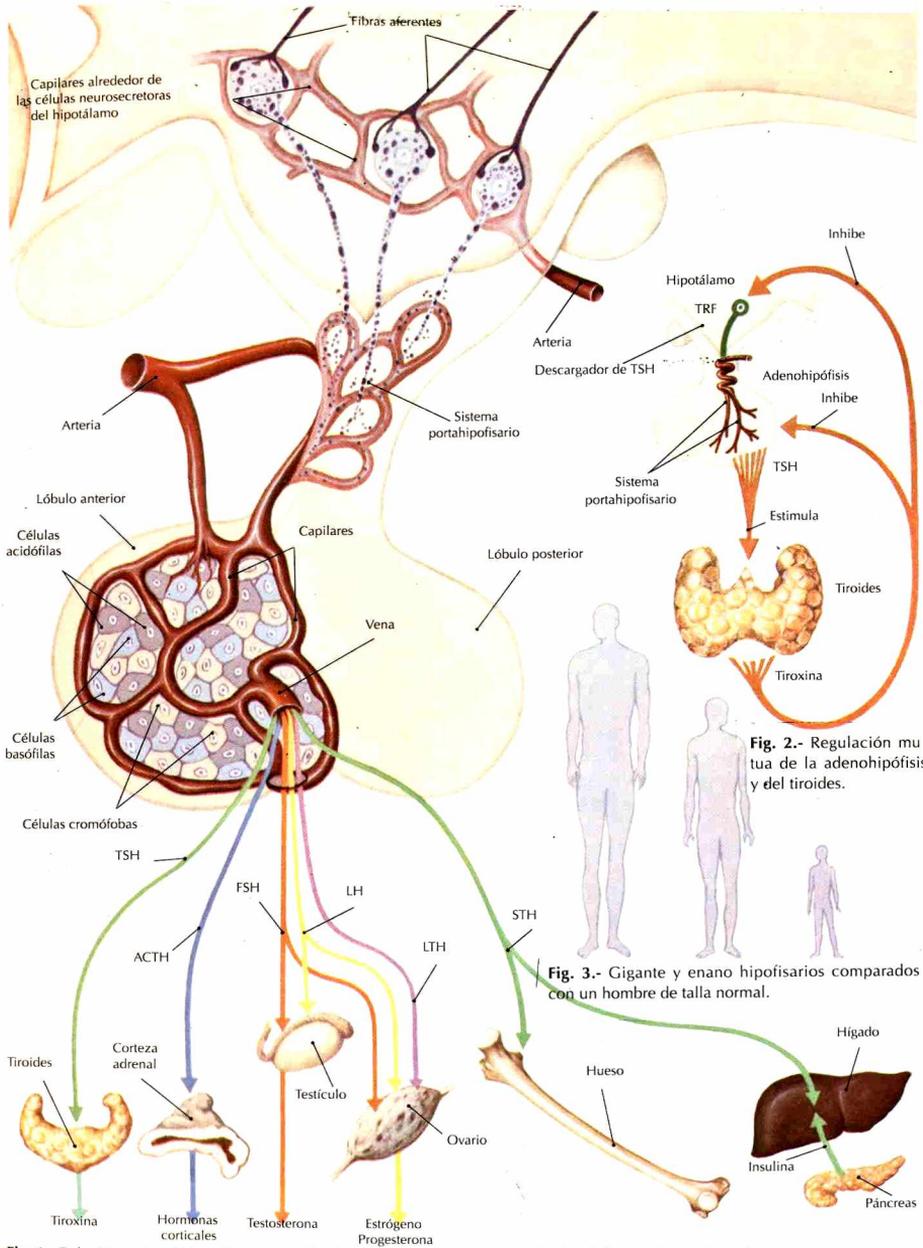


Fig. 1.- Relación entre el hipotálamo y la adenohipófisis, vascularización de la glándula y acciones de sus hormonas.

Fig. 2.- Regulación mutua de la adenohipófisis y del tiroides.

Fig. 3.- Gigante y enano hipofisarios comparados con un hombre de talla normal.

Tiroides. — Esta glándula se forma a partir de la pared ventral de la faringe y se sitúa a los lados de la tráquea por debajo de la laringe. En el hombre es bilobulada y pesa unos 30 gramos. Histológicamente se observan en ella células epiteliales cúbicas dispuestas de manera que constituyen un conjunto de cavidades (fóliculos) llenas de un material coloidal. (Fig. 1.) Este coloide es una proteína yodada conocida con el nombre de tiroglobulina. Las células tiroideas toman de la sangre los aminoácidos y el yodo circulante y elaboran la tiroglobulina. (Fig. 2.) La hidrólisis de esta proteína proporciona las hormonas específicas de la glándula: la *tiroxina* y la *triyodotironina*. Ambas son derivadas del aminoácido tirosina (véanse sus fórmulas químicas en la fig. 3).

Las hormonas del tiroides estimulan la actividad metabólica general del organismo e influyen en la morfogénesis y en el crecimiento. En los casos de *hipotiroidismo* se observa una intensa disminución del metabolismo basal, la temperatura es baja, la presión arterial disminuye y el individuo se siente cansado; si el trastorno se presenta en edades tempranas, el crecimiento corporal es escaso y desproporcionado y el niño experimenta también retraso mental (*cretinismo*). La manifestación morfológica más patente del hipotiroidismo, cuando se presenta en la edad adulta, es la hinchazón de la cara, y, sobre todo, de los párpados como consecuencia de la hipertrofia del tejido subcutáneo (*mixedema*). Los estados de *hipertiroidismo* causan un aumento muy considerable del metabolismo; las personas hipertiroides son muy activas, duermen poco y suelen ser emocionalmente inestables; en la *tirotoxicosis* el enfermo tiene «ojos saltones» (exoftalmos) y abultamiento de la glándula (*bocio*). También se observa bocio en algunos casos de hipotiroidismo, como respuesta inútil del tiroides a una mayor secreción de TSH por parte de la hipófisis.

Paratiroides. — En los bordes del tiroides, incluidas más o menos profundamente en el tejido tiroideo, se encuentran cuatro masas ovales de pequeño tamaño constituidas por un tejido muy denso de células de dos tipos: principales y oxifílicas. Son las glándulas paratiroides, que segregan una hormona proteínica, cuya estructura no se conoce aún con exactitud, y cuya función es regular la concentración de calcio en la sangre. La *parathormona* estimula la absorción intestinal de calcio, moviliza el calcio de los huesos y fa-

vorece la reabsorción de este ion a nivel de los túbulos renales, (Fig. 4.) Todas estas acciones tienden a aumentar la calcemia. De los extractos de la glándula se ha aislado una segunda fracción (*calcitonina*) con efectos opuestos a los de la parathormona.

La extirpación de los paratiroides o su claudicación funcional causa descenso de la concentración de Ca^{++} en la sangre, lo que produce hiperexcitabilidad neuromuscular y contracciones espasmódicas de los músculos (*tetania*). Por el contrario, el exceso de secreción de hormona paratiroidea puede motivar una descalcificación intensa de los huesos (*osteítis fibrosa*) y formación de depósitos calcáreos en lugares inusitados del cuerpo.

Páncreas endocrino. — Dispersos entre los acinos del páncreas, en donde se forma el jugo pancreático, hay acúmulos irregulares de células, rodeados de capilares sanguíneos, que se conocen como *islotos de Langerhans* y constituyen la porción endocrina del páncreas. (Fig. 5.) Podemos distinguir dos tipos de células: las β , más numerosas, segregan *insulina*: las α producen *glucagón*. Ambas hormonas son proteínicas y su estructura química nos es hoy perfectamente conocida.

La insulina es hipoglucemiante; es decir, hace descender el nivel de glucosa en la sangre. Se debe este efecto a que estimula la utilización del azúcar por las células y a que favorece su transformación en glucógeno. El glucagón, por el contrario, aumenta la concentración de glucosa en la sangre al estimular el sistema enzimático del hígado, que determina la conversión de glucógeno en glucosa. Un complejo sistema regulador asegura la descarga adecuada de insulina para contrarrestar los efectos del glucagón y de otras hormonas hiperglucemiantes (STH, adrenalina, etc.), de forma que la glucemia se mantenga dentro de los límites normales.

La degeneración de las células β del páncreas causa una enfermedad conocida con el nombre de *diabetes mellitus*, que se caracteriza por la gran cantidad de orina que se excreta y por la presencia de glucosa en ella. Disminuye la utilización de los glúcidos y se eleva la glucemia. El organismo consume entonces en mayor cantidad grasas y proteínas, con el consiguiente desgaste de los tejidos y la aparición de grandes cantidades de cuerpos cetónicos como metabolitos de las grasas, lo que produce acidosis. El proceso patológico suele ser irreversible y el tratamiento con insulina debe prolongarse durante toda la vida.

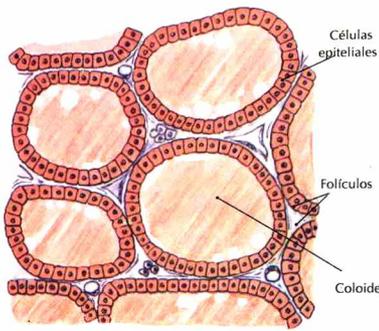


Fig. 1.- Corte histológico de la glándula tiroides.

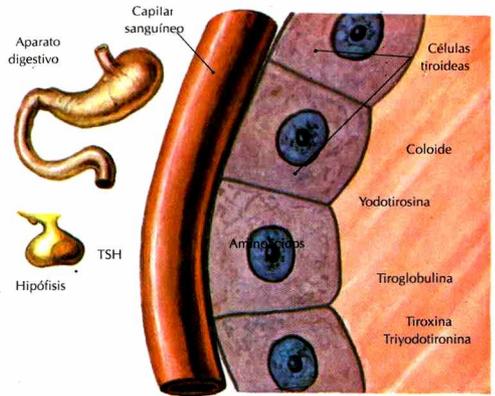


Fig. 2.- Formación de la tiroglobulina por las células del tiroides.

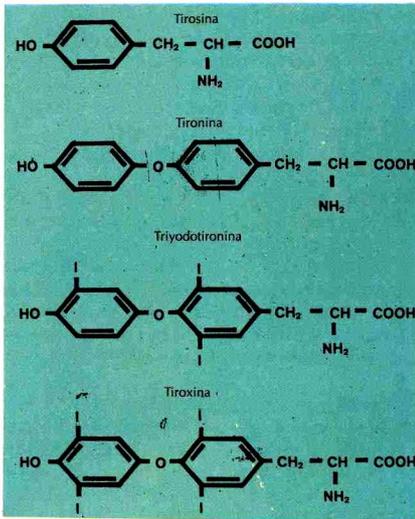


Fig. 3.- Hormonas del tiroides.

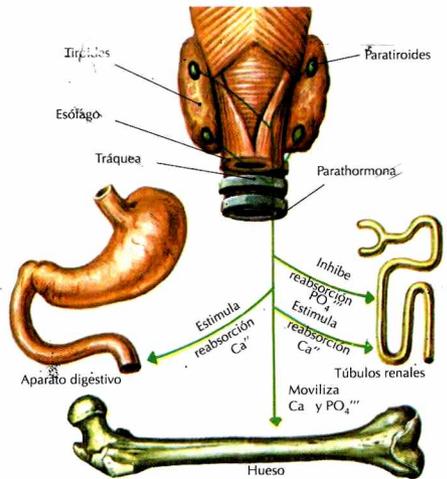


Fig. 4.- Acciones fisiológicas del paratiroides.



Fig. 5.- Islote de Langerhans en un corte histológico de páncreas.

El sistema endocrino

Médula adrenal. — A cada lado de la columna vertebral, a la altura de la primera vértebra lumbar, y próxima al polo superior del riñón, hay una pequeña estructura triangular. Se trata de las cápsulas suprarrenales, órganos que constan de corteza y médula, con origen y función distintos. La corteza deriva del tejido medodérmico, mientras que la médula procede del ectodermo nervioso.

Las células que constituyen la médula de las suprarrenales contienen gránulos que se tiñen fácilmente con ciertas sustancias oxidantes, y en particular con las sales de cromo, por lo que reciben el nombre de *tejido cromafín*. Las hormonas producidas por esta glándula son la *adrenalina* y la *noradrenalina*, ambas derivadas de la tirosina. (Véanse sus fórmulas químicas en la fig. 1). Se segregan en respuesta a la llegada de impulsos nerviosos a través de las fibras —preganglionares— del simpático, del que reciben abundante inervación. Las hormonas medulares influyen sobre el metabolismo de los glúcidos, estimulando la glucogenólisis y elevando, por tanto, la glucemia. También modifican el funcionalismo de la mayor parte de los órganos viscerales: estimulan el corazón, inhiben el peristaltismo intestinal, relajan el músculo bronquial, etc. (Fig. 2.) Sus efectos son semejantes a los que produce el estímulo general del sistema simpático. (Véase lámina H/8.)

Corteza adrenal. — En la corteza de las cápsulas suprarrenales se distinguen tres capas concéntricas que se diferencian por el aspecto y por la manera de agruparse sus células. La más externa es la zona *glomerulosa*; le sigue la *fasciculada*, en la que las células están dispuestas formando largos cordones orientados radialmente; por último, la zona *reticular*, que limita con la médula, forma un sistema de trabéculas. (Fig. 4.)

La glándula en conjunto segrega numerosas sustancias de naturaleza esteroide (fig. 3) que, atendiendo a sus acciones fisiológicas más evidentes, se agrupan bajo los calificativos de *glucocorticoides*, *mineralcorticoides* y *corticoides sexuales*. Trataremos brevemente de los dos primeros grupos.

La zona glomerulosa segrega *aldosterona*, un mineralcorticoide que regula el metabolismo del sodio y del potasio. La citada hormona estimula la reabsorción de Na^+ en los túbulos renales al tiempo que incrementa la excreción de K^+ con la orina. Parece ser que la descarga de aldosterona está controlada por las concentraciones de sodio y de potasio en

la sangre circulante, las cuales influyen directamente sobre las células de la capa glomerulosa.

Los glucocorticoides (*cortisona*, *cortisol*) son producidos en la zona fasciculada y descargados bajo la influencia de la ACTH hipofisaria. Influyen en el metabolismo de los hidratos de carbono acelerando la síntesis de glucosa a partir de precursores no glucídicos (gluconeogénesis). También activan el metabolismo proteico y movilizan los depósitos grasos. La actividad antiinflamatoria de los esteroides corticales se manifiesta sólo con dosis elevadas y no puede considerarse un efecto fisiológico.

Entre las anomalías de la función cortical tiene una especial importancia la *enfermedad de Addison*, que se caracteriza por aumento de la potasemia, disminución de la sodemia, hipoglucemia, hipotensión, acidosis y pigmentación de la piel.

Hormonas sexuales. — En las gónadas, tanto masculinas como femeninas, hay células especializadas en la elaboración de sustancias químicas de naturaleza esteroide que pasan a la sangre y ejercen una acción específica sobre determinados órganos que colaboran en la función reproductora. (Figura 5.)

Andrógenos. — Las células intersticiales del testículo —células de Leydig— segregan *testosterona*, una hormona sexual masculina merced a la cual se desarrollan los órganos sexuales secundarios (pene, vesículas seminales, próstata, etc.) y los caracteres típicos del macho (conformación externa, timbre de voz, etc.). También influye en el metabolismo.

Estrógenos. — Las células granulosas de los folículos ováricos en crecimiento son las que sintetizan la sustancia estrogénica conocida con el nombre de *estradiol*, que estimula el desarrollo de los órganos sexuales secundarios de la hembra (útero, vagina, etc.) y hace aparecer los caracteres propios del sexo femenino. Otros efectos de los estrógenos se manifiestan en el crecimiento de los huesos y en la distribución de los depósitos grasos.

Gestágenos. — Inmediatamente después de la ovulación, el folículo se transforma en un tejido endocrino pasajero que segrega otra hormona, la *progesterona*, cuya función consiste en preparar el útero para la implantación del huevo fecundado, mantener la gestación y provocar cambios en la estructura de las glándulas mamarias para hacer posible la lactación.

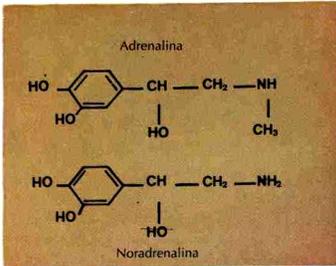


Fig. 1.- Hormonas de la médula adrenal.

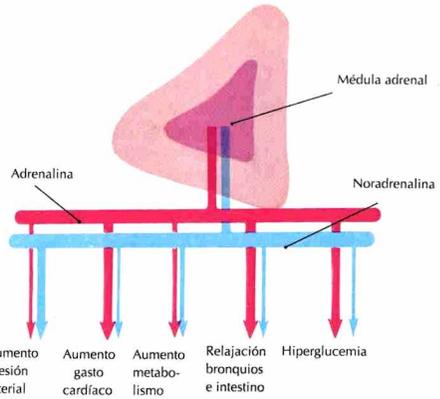


Fig. 2.- Acciones comparadas de la adrenalina y de la noradrenalina.

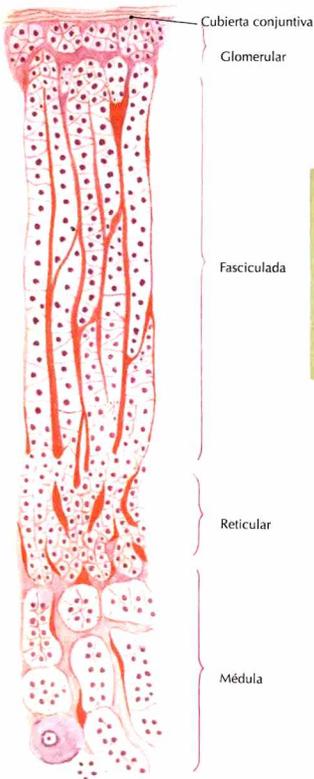


Fig. 4.- Histología de la cápsula suprarrenal.

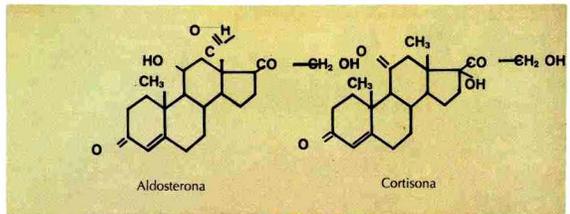


Fig. 3.- Dos hormonas de la corteza adrenal.

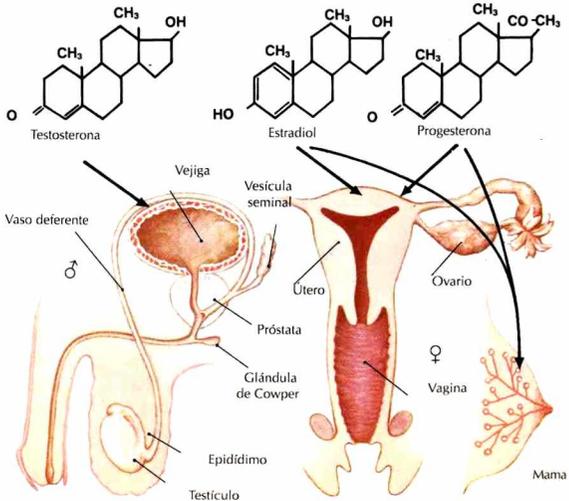


Fig. 5.- Acción de las hormonas sexuales sobre los órganos accesorios de la reproducción.

La reproducción

GENERALIDADES

El proceso básico de la reproducción sexual es la fusión de células especiales procedentes de individuos distintos de la misma especie, uno masculino y otro femenino. Dichas células se llaman *gametos* y tienen un número haploide de cromosomas. Se forman en órganos especializados (*gónadas*) y en una época determinada de la vida del animal. Las gónadas son los órganos sexuales primarios.

Gametogénesis. — Los gametos masculinos (*espermatozoos*) se originan en el interior de unos delicados túbulos seminíferos, que son los constituyentes principales de los testículos (figs 1 y 2), y a partir de células que en un momento dado sufren división reduccional (meiosis). Los espermatozoos maduros constan de una cabeza, una pieza intermedia y una cola formada por nueve filamentos que rodean a otros dos centrales. (Fig. 4.) Su producción es continua y se almacenan en el epidídimo hasta el momento de ser descargados.

Los gametos femeninos (*óvulos*) se forman en el seno de la masa celular que constituye el ovario. Una «célula madre» y las células epiteliales que la rodean evolucionan hasta convertirse en una *fóliculo de Graaf*. (Fig. 3.) El óvulo se divide irregularmente, con reducción del número de cromosomas a la mitad, y emite el primer cuerpo polar, que es una célula atrofada. La ruptura del fólculo, con la descarga del óvulo fuera del ovario, recibe el nombre de *ovulación* y se produce de manera periódica. Es decir, que, a diferencia de la espermatogénesis, que es un fenómeno continuo y que da lugar a la formación de numerosos gametos en cada instante, la ovogénesis es un proceso que afecta a muy pocos gonocitos simultáneamente (normalmente uno, en la especie humana) y no recomienza hasta haber terminado el ciclo anterior.

Fecundación. — Es la penetración del espermatozoo en el óvulo, con fusión de sus núcleos para formar el núcleo del cigoto. El encuentro de los gametos se produce en las trompas de Falopio. Para que haya fecundación, los espermatozoos deben ser depositados en el aparato genital de la hembra (*copulación*) coincidiendo con la ovulación, pues la supervivencia de las células germinales es escasa.

En el momento de la copulación, los espermatozoos almacenados en el epidídimo pasan por los vasos deferentes, las vesículas seminales, la próstata y la uretra, mezclándose

con los líquidos segregados por las glándulas de estos conductos. Sólo entonces adquieren la capacidad de moverse y resultan aptos para la fecundación. Por su parte, el óvulo descargado al romperse el fólculo de Graaf penetra en el oviducto y allí es alcanzado por los espermatozoos.

De los millones de espermatozoos eyaculados en la vagina de la hembra durante la copulación sólo unos pocos miles alcanzan el oviducto, algunas decenas rodean al óvulo y solamente uno penetra en él. Impiden la entrada posterior de otros espermatozoos en el óvulo una serie de cambios que se operan en su citoplasma a consecuencia de la penetración del primero. Inmediatamente se separa el segundo cuerpo polar, se funden los pronúcleos masculino y femenino y la célula resultante (diploide) comienza a dividirse mitóticamente con gran rapidez, dentro de las membranas protectoras de que está provista.

Implantación. — El óvulo fecundado sigue descendiendo por el oviducto y cuando llega al útero se ha dividido ya cuatro veces, por lo que consiste en una masa de 16 células (*blastocisto*). Durante algunos días permanece flotando libremente en la cavidad uterina, alimentándose del producto de secreción de ciertas glándulas que el órgano posee, hasta que penetra en alguno de los numerosos repliegues del endometrio, atraviesa el epitelio uterino y se aloja en el interior de la pared endometrial. Allí se establece un íntimo contacto entre las células periféricas del blastocisto (*trofoblastos*) y los tejidos maternos, lo que conduce a la formación de la *placenta*, órgano a través del cual se realizarán los intercambios fisiológicos entre el embrión y la madre durante el resto del proceso de gestación. (Fig. 5.)

Gestación. — Las células embrionarias se siguen multiplicando intensamente. Al mismo tiempo aparecen características diferenciales en determinados grupos de ellas. Y tanto la multiplicación como la diferenciación celulares parecen obedecer a un plan preestablecido, del que resulta el desarrollo de los distintos órganos y su particular disposición en la estructura general del nuevo ser.

Parto. — Una vez alcanzado cierto grado de desarrollo, el feto es expulsado al exterior, a través de la vagina, mediante enérgicas contracciones del músculo uterino. Se expulsan también las membranas fetales y, posteriormente, la placenta. Todo ello va acompañado de desgarro de los tejidos maternos, con la consiguiente hemorragia.

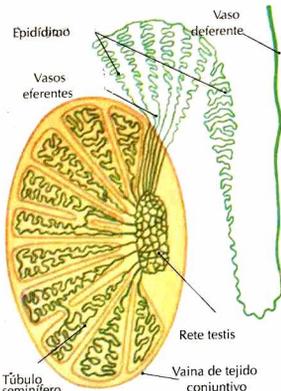


Fig. 1.- Disposición de los túbulos seminíferos en el testículo.

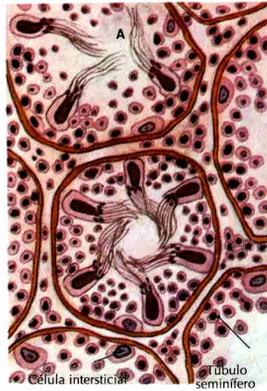


Fig. 2.- En A, corte histológico del testículo; en B, detalle del epitelio germinal.

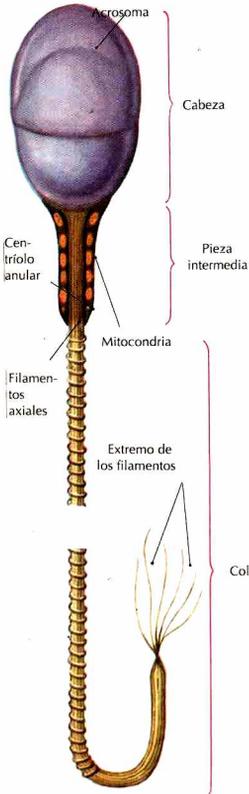


Fig. 4.- Estructura de un espermatozoo.

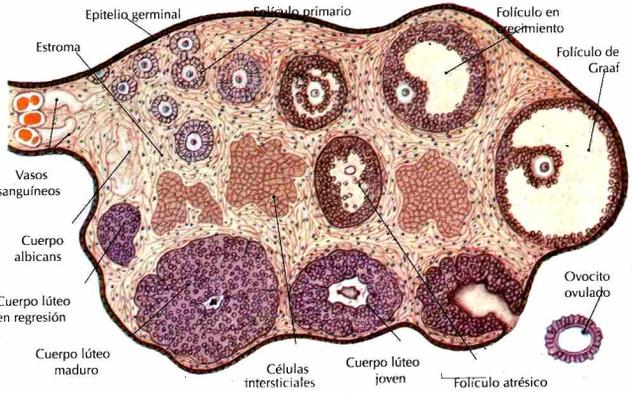


Fig. 3.- Estructura del ovario.

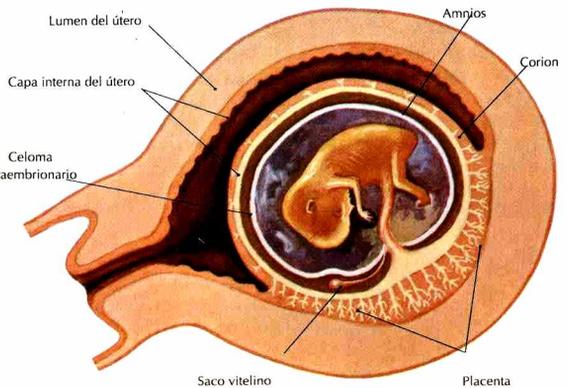


Fig. 5.- Útero humano gestante.

La reproducción

Regulación endocrina de la reproducción.

— La reproducción es el resultado de una serie de fenómenos interrelacionados y sincronizados, que se suceden en un cierto orden. La descarga de los gametos, la fecundación, la gestación, el parto y la lactación son procesos que requieren un perfecto ajuste en el tiempo para que las crías tengan la mayor probabilidad de sobrevivir. Existe, pues, un delicado dispositivo de regulación, fundado en influencias mutuas, que corre a cargo de los sistemas endocrino y nervioso.

En la hembra. — El comienzo de la actividad ovárica se debe a las gonadotrofinas segregadas por el lóbulo anterior de la hipófisis. Se sabe, no obstante, que la hipófisis infantil ya produce gonadotrofinas y, por otra parte, está demostrado que las gónadas inmatargas son sensibles a las hormonas gonadotróficas. Cuando la relación entre la FSH y la LH tiene un valor determinado comienza a madurar los folículos primarios. Esta relación «eficaz» se alcanza hacia los 12 ó 14 años.

Bajo el estímulo gonadotrófico, varios folículos inician su desarrollo pero sólo uno (en la mujer) completará su ciclo y llega a ovular: los restantes degeneran (*folículos atrésicos*). Al mismo tiempo, también bajo la influencia de las gonadotrofinas, las células foliculares segregan estrógeno, el cual tiene la doble función de estimular el desarrollo de los órganos sexuales secundarios y de regular la actividad de la adenohipófisis. Es posible que el estrógeno intervenga también en el proceso de la ovulación. La ovulación resulta de un predominio de la LH sobre la FSH y coincide con la máxima secreción del estrógeno.

Después de la descarga del óvulo, las células foliculares que quedan en el ovario experimentan una profunda transformación y constituyen el *corpo lúteo*, que segrega progesterona (¿estimulado por la LTH?). Las acciones de la hormona luteal sobre las estructuras sexuales ya preparadas por el estrógeno han sido consideradas anteriormente (Fig. 1.) La progesterona inhibe la secreción de gonadotrofinas por la hipófisis, impidiendo así que se inicie la maduración de un nuevo lote de folículos ováricos.

Si el óvulo no es fecundado, y, por lo tanto, no hay implantación, el cuerpo lúteo degenera, y la carencia de progesterona provoca la destrucción y descarga de las capas endometriales hipertrofiadas por las hormonas ováricas, lo que va acompañado de hemorragia (*menstruación*). La misma carencia de estrógeno y de progesterona en esta fase hace posible que la hipófisis reempenda su actividad

secretora de gonadotrofinas, y el ciclo recommence. (Figs. 2 y 3.)

En el caso de que haya fecundación e implantación, el útero informa al hipotálamo —por vía nerviosa— de su condición de gestante, y éste, por medio de los factores de descarga, influye sobre la adenohipófisis, la cual adapta el funcionalismo del ovario a las exigencias de este estado. Se mantienen el cuerpo lúteo y las estructuras desarrolladas por las hormonas ováricas; además, la *placenta* segrega grandes cantidades de estrógenos, progesterona y gonadotrofinas, necesarios para la normal evolución del feto. (Fig. 4.)

El parto es provocado por la acción de la occitocina sobre el músculo uterino, en colaboración con la relaxina, una hormona segregada por la placenta y por el cuerpo lúteo, cuya función es relajar el cuello uterino. La señal que desencadena el proceso parece proceder de los cambios de concentración de la progesterona y del estrógeno en la sangre de la madre.

También la lactación está gobernada por mecanismos neuroendocrinos. El desarrollo del tejido glandular de las mamas estuvo a cargo del estrógeno y de la progesterona. Ahora la prolactina estimula la formación de leche y la occitocina provoca su expulsión.

En el macho. — El macho carece de un ciclo gonadal comparable al de la hembra, por lo cual la regulación de las funciones reproductoras es aquí mucho más sencilla.

Es evidente que la LH hipofisaria origina la secreción del andrógeno por las células intersticiales del testículo, y que el andrógeno desarrolla las estructuras secundarias masculinas y desempeña un importante papel en el comportamiento sexual del macho.

La FSH, por su parte, estimula el desarrollo de los túbulos seminíferos, pero la espermatogénesis completa no se logra sin la colaboración de la LH aunque es probable que esta hormona surta sus efectos sobre el epitelio germinal a través de la liberación del andrógeno. En efecto, se ha demostrado que la diferenciación final de los espermatozoos depende del andrógeno.

Los andrógenos, como los estrógenos, inhiben la hipófisis, actuando sobre un centro hipotalámico, el cual responde liberando o reteniendo los factores de descarga que gobiernan la secreción de gonadotrofinas.

Se piensa hoy que el «sexo» del hipotálamo es el determinante del distinto funcionamiento, cíclico o continuo respectivamente, de la adenohipófisis en la hembra y en el macho.

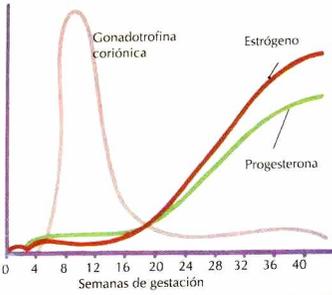


Fig. 1.- Niveles hormonales durante el embarazo.

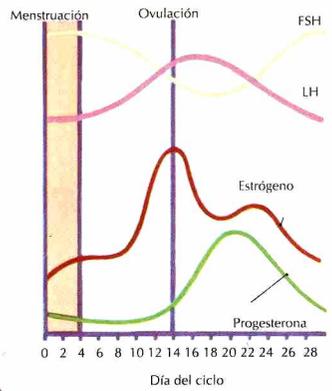


Fig. 2.- Niveles hormonales a lo largo del ciclo ovárico.

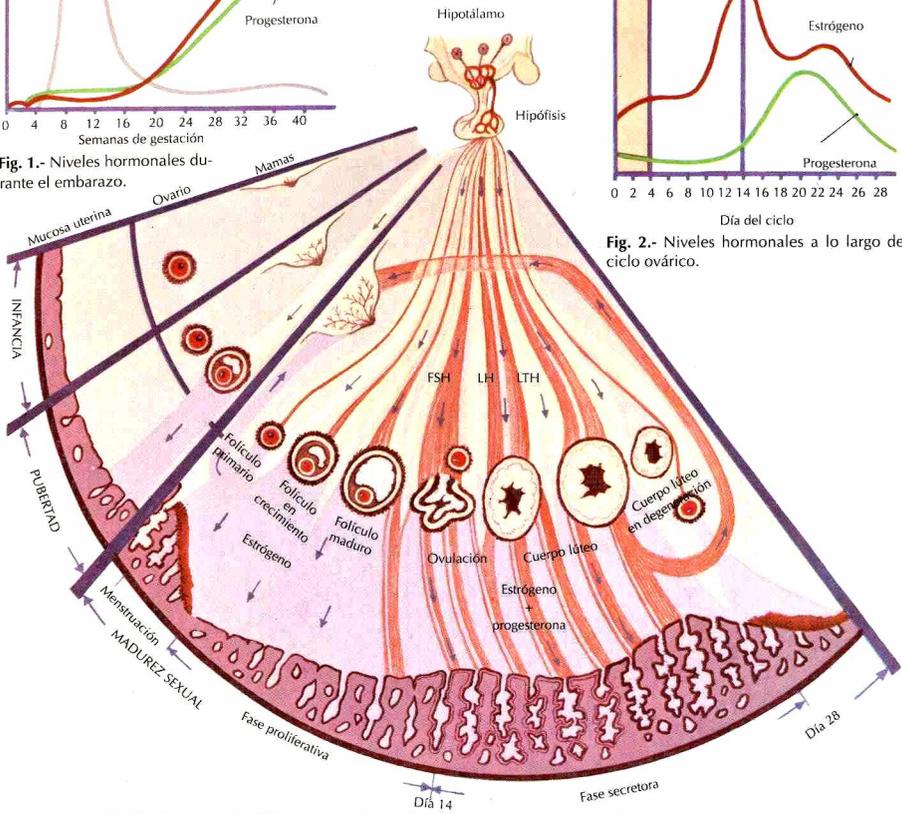


Fig. 3.- Evolución del folículo y cambios en la mucosa uterina durante el ciclo menstrual.

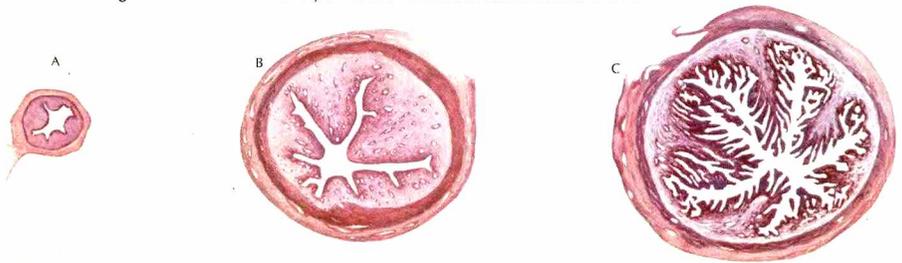


Fig. 4.- Preparación del útero por el estrógeno y la progesterona para la gestación. En A, útero inmaduro; en B, tratado con estrógeno, y en C, tratado con estrógeno + progesterona.

**CUADRO
DE MATERIAS
E ÍNDICE**

ORGANIZACIÓN FUNCIONAL

GeneralidadesA/1

EL SISTEMA CIRCULATORIO

Su función. Características generalesB/1

La sangre. Características generales.

Eritrocitos. Leucocitos. Plaquetas. Plasma

sanguíneo. VolemiaB/2

La coagulación de la sangre. Grupos

sanguíneosB/3

El corazón. El músculo cardíaco.

Estructura del corazón. Latido cardíaco ...B/4

Ciclo cardíaco. Gasto cardíaco.

Regulación de la actividad cardíacaB/5

Circulación vascular. Dinámica

circulatoria. Capacidad del sistema

circulatorio. Velocidad de la sangre.

Presión sanguínea. Presión del pulsoB/6

Regulación de la presión arterial.

Regulación local del flujo sanguíneoB/7

Circulación en los capilares.

Sistema linfáticoB/8

LA RESPIRACIÓN

Función del sistema respiratorio. Estructura

general del aparato respiratorioC/1

Mecánica respiratoria. Regulación

de la respiraciónC/2

Intercambio gaseoso en los pulmones.

Intercambio gaseoso en los tejidos.

Transporte de O₂ por la sangre.

Transporte de CO₂ por la sangreC/3

LA DIGESTIÓN

Función del sistema digestivo.

Estructura general del aparato digestivo ..D/1

Digestión en la boca. DegluciónD/2

Digestión en el estómago.

Vaciamiento gástricoD/3

Digestión en el intestino delgado.

Jugo pancreático. Bilis. Movimientos

intestinales. Intestino gruesoD/4

Absorción. MetabolismoD/5

LA EXCRECIÓN

Función del sistema excretor. Estructura

general del aparato excretor renalE/1

Formación de la orina. Filtración

glomerular. Absorción tubular. Secreción

tubular. Regulación de la función renalE/2

Micción. Los líquidos corporales.

Agua total. Líquido intracelular.

Líquidos extracelularesE/3

EL MOVIMIENTO

Generalidades.

Músculos. Músculo estriado somático.

Contracción muscularF/1

Registro gráfico de la contracción

muscular. Mecanograma. Período

refractorio. Intensidad del estímulo

y magnitud de la respuesta. Sumación

y tétanos. FatigaF/2

Postura y locomoción.

Huesos. Articulaciones.

Ligamentos. Tendones. Dinámica

del esqueletoF/3

LA SENSACIÓN

Generalidades.

Clasificación de los receptores.

Características de la sensación.

Sensaciones cutáneasG/1

La vistaG/2

El oído. Aparato vestibularG/3

El gusto. El olfato.

Propioceptores. VisceroceptoresG/4

EL SISTEMA NERVIOSO

Función del sistema nervioso.

Estructura general del sistema nervioso ...H/1

Neuronas. Fibras nerviosas. Nervios.

SinapsisH/2

Impulso nerviosoH/3

Estimulación de un tronco nervioso.

Origen natural de los impulsos

nerviosos. Transmisión de la excitación

en las sinapsis. Transmisión al tejido

efectorH/4

Circuitos neuronales. Acto reflejoH/5

Vías sensitivas. Sensibilidad somestésica.

Vías gustativas. Vías olfatorias. Vías

visuales. Vías auditivas.

Vías vestibularesH/6

Regulación de las actividades motoras.

Vías piramidales.

Vías extrapiramidalesH/7

Sistema nervioso autónomo.

Simpático. ParasimpáticoH/8

Integración sensorial. Coordinación

motora. ComportamientoH/9

EL SISTEMA ENDOCRINO

Generalidades. NeurohipófisisI/1

AdenohipófisisI/2

Tiroides. Paratiroides. Páncreas endocrino ...I/3

Médula adrenal. Corteza adrenal.

Hormonas sexuales. Andrógenos.

Estrógenos. GestágenosI/4

LA REPRODUCCIÓN

Generalidades.

Gametogénesis. Fecundación.

Implantación. Gestación. PartoJ/1

Regulación endocrina de la

reproducción. En la hembra. En el macho. J/2

SERIE A

A/1.— Organización funcional.

SERIE B

B/1.— El sistema circulatorio.

B/2.— » » »

B/3.— » » »

B/4.— » » »

B/5.— » » »

B/6.— » » »

B/7.— » » »

B/8.— » » »

SERIE C

C/1.— La respiración.

C/2.— » »

C/3.— » »

SERIE D

D/1.— La digestión.

D/2.— » »

D/3.— » »

D/4.— » »

D/5.— » »

SERIE E

E/1.— La excreción.

E/2.— » »

E/3.— » »

SERIE F

F/1.— El movimiento.

F/1.— El movimiento.

F/2.— » »

F/3.— » »

SERIE G

G/1.— La sensación.

G/2.— » »

G/3.— » »

G/4.— » »

SERIE H

H/1.— El sistema nervioso.

H/2.— » » »

H/3.— » » »

H/4.— » » »

H/5.— » » »

H/6.— » » »

H/7.— » » »

H/8.— » » »

H/9.— » » »

SERIE I

I/1.— El sistema endocrino.

I/2.— » » »

I/3.— » » »

I/4.— » » »

SERIE J

J/1.— La reproducción.

J/2.— » »

ATLAS TEMÁTICOS

RELACIÓN DE TÍTULOS

CIENCIAS EXACTAS

- Atlas de Matemáticas (Análisis + Ejercicios)
- Atlas de Matemáticas (Álgebra + Geometría)
- Atlas de Física
- Atlas de Química
- Atlas de Prácticas de Física y Química

CIENCIAS COSMOLÓGICAS

- Atlas de Geología
- Atlas de Mineralogía
- Atlas de la Naturaleza
- Atlas de los Fósiles
- Atlas de la Arqueología

CIENCIAS NATURALES

- Atlas de Zoología (Invertebrados)
- Atlas de Zoología (Vertebrados)
- Atlas de Parasitología
- Atlas de Biología
- Atlas de Botánica

CIENCIAS PURAS

- Atlas del Átomo
- Atlas de la Astronomía
- Atlas de la Meteorología
- Atlas de la Microscopía
- Atlas de la Informática

ANATOMÍA

- Atlas de Anatomía Animal
- Atlas de Anatomía Humana
- Atlas del Cuerpo Humano
- Atlas del Hombre
- Atlas de la Cirugía