

<b>CONCEPTO DE FISIOLOGÍA.....</b>	<b>5</b>
<b>HOMEOSTASIS.....</b>	<b>6</b>
CONTROL FISIOLÓGICO .....	6
SISTEMA ENDOCRINO .....	7
<b>CONTROL NERVIOSO.....</b>	<b>8</b>
ORGANIZACIÓN GENERAL DE LOS SISTEMAS NERVIOSOS .....	8
<i>Organización del sistema nervioso en vertebrados</i> .....	9
<i>La médula espinal</i> .....	9
<i>El encéfalo</i> .....	10
<b>EXCITABILIDAD Y SU TRANSMISIÓN.....</b>	<b>12</b>
<i>Bombas Na – K</i> .....	13
<b>EL POTENCIAL DE ACCIÓN: ORIGEN Y PROPAGACIÓN.....</b>	<b>14</b>
BASES DEL POTENCIAL DE ACCIÓN .....	15
<b>LA TRANSMISIÓN SINÁPTICA.....</b>	<b>17</b>
LIBERACIÓN DEL NEUROTRANSMISOR.....	17
<i>Síntesis del neurotransmisor</i> .....	17
<i>Eliminación del neurotransmisor</i> .....	17
<i>Naturaleza del neurotransmisor</i> .....	18
<i>Principio de Dale</i> .....	18
POTENCIAL POST – SINÁPTICO EXCITADOR .....	18
POTENCIAL POST – SINÁPTICO INHIBIDOR .....	18
INHIBICIÓN PRE – SINÁPTICA .....	18
SUMACIÓN.....	19
FACILITACIÓN.....	19
<i>Autofacilitación o depresión sináptica</i> .....	19
INTEGRACIÓN .....	19
FATIGA DE LA TRANSMISIÓN.....	19
UNIÓN NEUROMUSCULAR .....	19
<i>Secreción de Acetilcolina</i> .....	20
<b>RECEPTORES E INTEGRACIÓN SENSORIAL .....</b>	<b>21</b>
TIPOS DE RECEPTORES. GENERALIDADES. ....	21
SISTEMA SENSORIAL .....	21
ADAPTACIÓN DE LOS RECEPTORES .....	22
<b>QUIMIORRECEPCIÓN .....</b>	<b>23</b>
CLASIFICACIÓN DE LOS QUIMIORRECEPTORES .....	23
GUSTO .....	23
<i>Formación y evolución de los receptores</i> .....	23
<i>Estructura de un receptor general</i> .....	24
<i>Sentido del gusto en vertebrados</i> .....	24
<i>Transducción de la señal</i> .....	24
OLFATO .....	25
<i>Quimiorreceptores de olfato en animales sociales</i> .....	25
<i>Olfato en vertebrados</i> .....	25

<b>MECANORRECEPCIÓN Y FONORRECEPCIÓN.....</b>	<b>26</b>
MECANORRECEPTORES.....	26
<i>Piel.....</i>	26
<i>Invertebrados.....</i>	26
<i>Receptores de equilibrio y aceleración.....</i>	27
<i>Vertebrados.....</i>	27
<i>Transducción.....</i>	27
FONORRECEPCIÓN.....	28
<i>Invertebrados.....</i>	28
<i>Vertebrados.....</i>	28
Estructura y función de la cóclea.....	29
<b>FOTORRECEPCIÓN.....</b>	<b>30</b>
EVOLUCIÓN DE LOS FOTORRECEPTORES.....	30
<i>Ojo compuesto de los artrópodos.....</i>	30
<i>Visión en vertebrados.....</i>	31
Estructura de conos y bastones.....	31
MECANISMO DE TRANSDUCCIÓN.....	31
<i>Inhibición lateral.....</i>	32
<b>EL MÚSCULO.....</b>	<b>33</b>
ESTRUCTURA DEL MÚSCULO.....	33
CARACTERÍSTICAS DE LA CONTRACCIÓN MUSCULAR.....	35
REGULACIÓN DEL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL.....	35
<i>Activación asincrónica.....</i>	36
<i>Tono muscular.....</i>	36
FATIGA.....	36
CARACTERÍSTICAS DEL MÚSCULO ESTRIADO CARDÍACO.....	36
CARACTERÍSTICAS DE MÚSCULO LISO.....	36
<b>CONTROL MOTOR SOMÁTICO.....</b>	<b>37</b>
<b>LA FUNCIÓN AUTÓNOMA.....</b>	<b>39</b>
<b>MENSAJEROS QUÍMICOS. EJES Y REFLEJOS NEUROENDOCRINOS.....</b>	<b>41</b>
CONTROL CENTRAL ENDOCRINO.....	44
<b>CONTROL ENDOCRINO DEL CRECIMIENTO Y EL DESARROLLO.....</b>	<b>45</b>
<b>CONTROL ENDOCRINO DEL METABOLISMO.....</b>	<b>49</b>
INSULINA.....	49
GLUCAGÓN.....	49
GLUCOCORTICOIDES.....	50
HORMONAS TIROIDEAS.....	50
<b>CONTROL ENDOCRINO DE LA REPRODUCCIÓN.....</b>	<b>52</b>
HORMONAS ESTEROIDEAS SEXUALES EN LOS MACHOS.....	52
<i>Prostaglandinas.....</i>	53
HORMONAS ESTEROIDEAS SEXUALES EN LAS HEMBRAS: REGULACIÓN DEL CICLO MENSTRUAL.....	54
<i>Hormonas implicadas en el parto y la lactancia.....</i>	56
<b>TASA METABÓLICA Y TEMPERATURA CORPORAL.....</b>	<b>57</b>

<b>REGULACIÓN DE LA TEMPERATURA CORPORAL .....</b>	<b>60</b>
<b>HOMEOTERMIA Y HETEROTERMIA .....</b>	<b>62</b>
TERMOGÉNESIS.....	62
TERMOLISIS .....	62
HIBERNACIÓN.....	63
ESTIVACIÓN.....	63
TORPOR .....	63
<b>CIRCULACIÓN .....</b>	<b>64</b>
SISTEMAS CIRCULATORIOS .....	64
<i>Sistemas circulatorios abiertos</i> .....	64
<i>Sistemas circulatorios cerrados</i> .....	65
<i>Circulación venosa</i> .....	66
CORAZÓN .....	66
MARCAPASOS .....	68
<i>Electrocardiograma</i> .....	69
<b>REGULACIÓN DE LA ACTIVIDAD CIRCULATORIA.....</b>	<b>70</b>
<i>Renina</i> .....	71
<i>Hormona antidiurética (ADH)</i> .....	71
<b>HEMOSTASIS.....</b>	<b>72</b>
<i>Respuesta de un mamífero ante una rotura de un vaso</i> .....	72
<i>Plaquetas</i> .....	73
<i>Fibrinógeno</i> .....	73
<i>Antitrombinas</i> .....	74
<b>MECANISMOS DE TRANSFERENCIA DE GASES .....</b>	<b>75</b>
<i>Medio aéreo</i> .....	75
<i>Medio acuático</i> .....	75
<i>Ventilación</i> .....	76
ESTRUCTURAS RESPIRATORIAS .....	76
<b>RESPIRACIÓN EN PECES.....</b>	<b>77</b>
FASES DEL CICLO RESPIRATORIO DE LOS PECES .....	77
<b>RESPIRACIÓN TRAQUEAL .....</b>	<b>78</b>
<b>LA FUNCIÓN PULMONAR DE LOS VERTEBRADOS .....</b>	<b>79</b>
MECÁNICA RESPIRATORIA .....	80
EL PULMÓN DE LAS AVES.....	80
<b>EL TRANSPORTE DE O<sub>2</sub> Y CO<sub>2</sub> EN LOS TEJIDOS CORPORALES.....</b>	<b>82</b>
CARACTERÍSTICAS DE LOS PIGMENTOS RESPIRATORIOS .....	82
<i>Pigmentos respiratorios</i> .....	82
Hemoglobina .....	82
<i>Efecto Bohr</i> .....	83
<i>Efecto de la temperatura</i> .....	84
<i>Efecto de los fosfatos</i> .....	84
<i>Efecto Root</i> .....	84
TRANSPORTE DE CO <sub>2</sub> .....	84

<i>Efecto Haldane</i> .....	85
CO <sub>2</sub> .....	85
REGULACIÓN DE LA RESPIRACIÓN .....	85
<b>ALIMENTACIÓN</b> .....	<b>86</b>
<b>LA EXCRECIÓN DE LOS PRODUCTOS NITROGENADOS</b> .....	<b>90</b>
<b>ÓRGANOS Y TIPOS DE EXCRECIÓN</b> .....	<b>91</b>
RIÑÓN DE UN VERTEBRADO .....	92
<b>EQUILIBRIO ÁCIDO BASE</b> .....	<b>93</b>

## CONCEPTO DE FISIOLOGÍA

La fisiología animal es la ciencia que estudia a los seres vivos, específicamente el funcionamiento de éstos. Se estudia la función de los tejidos, órganos y sistemas de órganos de los animales pluricelulares. Por encima de todo, la fisiología animal es una ciencia integradora. Los fisiólogos examinan e intentan comprender como los sistemas fisiológicos califican y diferencian, normalmente en el sistema nervioso central, las ingentes cantidades de información que constantemente recibe un animal, tanto desde el medio interno como del externo.

La fisiología está enraizada en muchos conceptos de física y química, ya que muchos procesos están basados en muchas de esas leyes. Veamos algunos ejemplos:

Ley de Ohm: presión y flujo sanguíneo; corrientes iónicas; capacitancia de la membrana  
Leyes de los gases perfectos y de Boyle: respiración  
Gravedad: flujo sanguíneo  
Energía cinética y potencial: contracción muscular; movimientos torácicos durante la respiración  
Inercia, momento, velocidad y resistencia al avance: locomoción animal

Existen una serie de conceptos que se han de tener muy en cuenta en el momento de estudiar la fisiología animal. Un principio muy importante de esto es el hecho de que la función se basa en la estructura. Un ejemplo de esto lo encontramos en los diferentes tipos de musculatura, que pese a tener los mismos componentes, tienen diferente función, dependiendo de la estructura. Otro concepto muy importante es de la adaptación. Los animales, a lo largo de las generaciones, son capaces de adaptar su fisiología a unas determinadas condiciones. Se ha de tener en cuenta, que al hablar de adaptación hablamos de varias generaciones, ya que si nos referimos a un único individuo, tendremos que hablar de ambientación si son condiciones de libertad, y aclimatación si se trata de condiciones de laboratorio. Estos dos últimos cambios suelen ser reversibles. El último concepto de elevada importancia es el de la homeostasis.

## HOMEOSTASIS

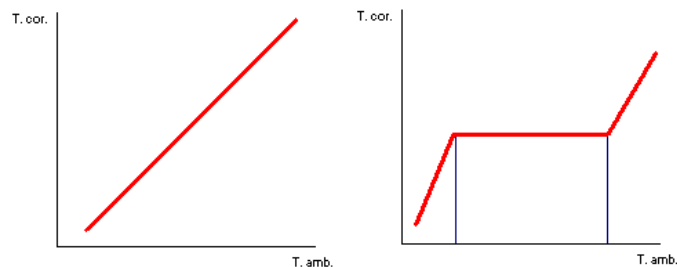
Se ha de tener en cuenta, que los medios en los que están los animales están sujetos a muchos cambios, y que estos cambios pueden afectar a la fisiología del animal. Los cambios que puede sufrir el medio externo son muy variados, como alteraciones en la composición, cambios en la temperatura,... Los animales ha desarrollado un sistema que les permite mantener en muchos casos el medio interno en condiciones relativamente estables. Estos procesos se conocen como homeostasis.

Fue Claude Bernard en el siglo XIX, quien estableció el concepto de medio interno, como un medio que debía ser estable para que el animal sobreviviese. Bernard señaló la capacidad de los mamíferos para mantener estables algunas de las constantes de su cuerpo, como la temperatura. En realidad, las células de muchos animales mantienen estable, no solo la temperatura, sino también el pH, la presión osmótica y otras variables. Bernard concluyó que la constancia del medio interno es esencial para la vida. A principios de este siglo, Walter Cannon amplió las ideas de Bernard de la constancia interna a la función y organización de células tejidos y órganos. De hecho, fue Cannon el que empleó por vez primera el término homeostasis. Sus investigaciones en este campo le valieron el premio Nobel.

El concepto de homeostasis es básico para explicar la evolución de las especies. Se supone que la coevolución de la homeostasis y los mecanismos que la mantienen han sido básicos para permitir a los organismos aventurarse en medios hostiles. Aunque normalmente se estudia la homeostasis a nivel de organismos pluricelulares, ya a nivel de células individuales se pueden observar procesos de homeostasis. Los protozoos sobreviven en muchos medios gracias a que la permeabilidad selectiva de su membrana les permite mantener concentraciones de solutos adecuadas.

Los procesos que permiten el mantenimiento de la homeostasis suelen ser mecanismos de retroalimentación. Estos mecanismos, al notar una desviación de una variable, provocarán una corrección de ésta, de manera que al corregirla dejarán de ejercer la modificación.

Podemos distinguir dos tipos de organismos, en función de si son capaces de regular una variable, o bien si conforman su variable a los cambios que se puedan producir a nivel del medio externo. En el esquema de la derecha se observa un ejemplo de esto. La primera imagen muestra un individuo conformista, que conforma su temperatura a lo que dicta la temperatura ambiental. La imagen de la derecha muestra un organismo con capacidad de regular su temperatura corporal dentro de unos límites, marcados de color azul. Por encima de esos límites su temperatura pasa a conformarse a la externa y la supervivencia puede peligrar en muchos casos.



### CONTROL FISIOLÓGICO

A nivel de organismos existen una serie de sistemas de control, que pueden ser:

Sistema nervioso central

Sistema nervioso simpático

Sistema nervioso parasimpático

Control endocrino

El sistema nervioso es más rápido. En el endocrino la respuesta depende de hormonas, que podrán actuar a distancia. Entendemos como hormona aquella sustancia que va al torrente sanguíneo y actúa en otro lugar.

## SISTEMA ENDOCRINO

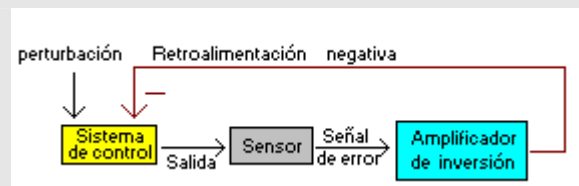
La comunicación entre los distintos sistemas se da mediante sustancias químicas. Algunas hormonas típicas son la adrenalina, la noradrenalina y la acetilcolina. Las neurohormonas son sustancias de neurosecreción que son producidas por neuronas especializadas. Existe un control químico que se lleva a cabo por otras sustancias, que son las parahormonas. Se trata de sustancias que pueden actuar como hormona, si cumplen la definición de éstas. Algunos ejemplos son el oxígeno o el dióxido de carbono.

Las ferohormonas son agentes químicos que actúan sobre distintos individuos de una misma especie, nunca entre diferentes especies. Un ejemplo de esto serían las hormonas que actúan a nivel social, como las que inducen el apareamiento,...

Centrémonos ahora en el concepto de retroalimentación. Existen dos tipos de retroalimentación, tal y como se indica a continuación.

### Retroalimentación negativa

Si un sistema controlado experimenta una perturbación, se producirá una señal de salida, que será detectada por el sensor, que enviará una señal de error al amplificador, que producirá un cambio en la variable, de signo opuesto a la perturbación. Esto se puede usar para regular el sistema controlado, dentro de unos determinados rangos. El sistema tenderá a estabilizarse siempre cerca del punto de ajuste.



Este proceso es similar al descrito en el caso de la retroalimentación negativa, pero teniendo en cuenta que la respuesta del amplificador se da en el mismo sentido que la perturbación, provocando de nuevo una respuesta, que amplificará la perturbación. Este sistema de retroalimentación positiva es extremadamente inestable, puesto que cualquier desviación del punto de ajuste provocará una respuesta de amplificación. Normalmente estos sistemas suelen tener una limitación, como puede ser el agotamiento de la energía o de los sustratos.

En animales sanos, el efecto de retroalimentación positiva se utiliza para producir un efecto regenerativo, explosivo o autocatalítico. Este tipo de control se usa a menudo para generar la fase creciente de un fenómeno cíclico, como el disparo de un impulso nervioso o la formación de un coágulo de sangre. El vaciado de algunas cavidades corporales también depende de respuestas de este tipo. Un caso típico es el de la respuesta a la oxitocina durante el parto.

La regulación se puede dar a nivel del órgano entero, o puede darse integrada por el individuo entero. La regulación a través del sistema nervioso central se puede dar por el sistema simpático o por el parasimpático. Además, también se puede dar regulación a través del sistema endocrino, a través de hormonas. Se puede dar control neuronal, mediante sustancias que afecten a las neuronas, a músculos,... Estas sustancias pueden ser Adrenalina, Noradrenalina, acetilcolina,... También se puede dar un control químico, mediante otras hormonas, parahormonas o incluso feromonas.

Se denomina integración a la elaboración de respuestas por el sistema nervioso. La integración depende de:

- Conducción de impulso nervioso
- Umbral de respuesta
- Sensibilidad y densidad de los canales iónicos
- Potencial de acción

# CONTROL NERVIOSO

## *ORGANIZACIÓN GENERAL DE LOS SISTEMAS NERVIOSOS*

La evolución del cerebro no puede deducirse directamente a partir del registro fósil de la misma manera que se deduce la forma del esqueleto, ya que el cerebro no fosilizará. Sin embargo, por comparación con los grupos actuales, podemos deducir algunas posibilidades en la evolución del cerebro. A nivel celular, el sistema nervioso parece haber experimentado pocas variaciones en la evolución, ya que las células de vertebrados e invertebrados funcionan de manera similar. Muchos de los estudios realizados sobre el sistema nervioso se han realizado sobre los simples sistemas de invertebrados o de vertebrados simples, debido a la complejidad para tratar con organismos más complejos.

Los sistemas nerviosos más sencillos consisten en axones muy finos, distribuidos formando una red difusa. Estas redes nerviosas son características de los celentéreos. Estos axones hacen sinapsis en los puntos de intersección, de manera que un estímulo aplicado en una parte del organismo se podrá transmitir en todas las direcciones desde el punto del estímulo. Si se aplica una nueva perturbación, la conducción será facilitada y la señal se expandirá más. Se conoce muy poco acerca de los mecanismos sinápticos en las redes nerviosas difusas, debido a que los axones son extremadamente finos, haciendo que el registro intracelular sea técnicamente muy difícil. Sin embargo, hay evidencias de que las neuronas están organizadas en arcos reflejos.

Un avance inicial importante en la evolución de los sistemas nerviosos fue la organización de las neuronas en ganglios, o grupos de somas neuronales. Los ganglios se encuentran ya en los celentéreos y son comunes en la mayor parte del reino animal. Un ganglio consiste en somas neuronales organizados alrededor de una masa de extensiones nerviosas, denominada neuropilo. Este modo de organización permite interconexiones extensas entre las neuronas. Al mismo tiempo que permite que la neurona produzca un número mínimo de extensiones colaterales.

Los invertebrados segmentados tienen sistemas nerviosos que están parcialmente descentralizados, formados por un ganglio en cada segmento corporal. Cada ganglio segmentario sirve a las funciones reflejas del segmento en que se localiza y quizás de los adyacentes. Además, la información se intercambia entre los ganglios a través de troncos de axones, denominados conectivos. El resultado es una serie de ganglios y conectivos en el cordón nervioso ventral, que es característica de anélidos y artrópodos. En el extremo anterior, en estos filos, uno o más grupos grandes de neuronas forman un encéfalo, que recibe información sensorial del sistema anterior del animal y que controla los movimientos de la cabeza. Además, las neuronas con su soma en el encéfalo pueden ejercer algún tipo de control sobre los ganglios del cordón ventral y contribuyendo a la coordinación del movimiento necesaria para que el cuerpo trabaje como una unidad. Esta coalescencia de neuronas en la parte anterior del animal se denomina cefalización y es un rasgo común a todos los sistemas nerviosos centrales.

Los equinodermos poseen un sistema nervioso radiado, que carece de encéfalo, debido posiblemente a su estructura corporal. Los moluscos tienen un sistema nervioso no segmentario, que consiste en varios ganglios distintos que están conectados por largos troncos nerviosos. Los moluscos son organismos que han permitido un gran avance en el estudio del sistema nervioso, ya que poseen neuronas muy grandes, en ocasiones de hasta 1mm.

El sistema nervioso más complejo que se conoce entre los invertebrados es el de los cefalópodos. Se estima que el encéfalo puede llegar a contener  $10^8$  neuronas, en comparación de las  $10^5$  de la sanguijuela, en todo el cuerpo. Las neuronas del encéfalo del pulpo están dispuestas en una serie de lóbulos altamente especializados y tractos, que, evidentemente, han evolucionado a partir de ganglios más dispersos de moluscos inferiores. Se ha observado que, por regla general y con la excepción de los cefalópodos, la mayoría de los sistemas nerviosos de los invertebrados tienen menos neuronas, por lo que se les denomina simples.



## Organización del sistema nervioso en vertebrados

El sistema nervioso de los vertebrados está organizado en regiones estructural y funcionalmente diferenciadas, aunque las neuronas de muchas de ellas pueden trabajar juntas para procesar la información que llega y generar la respuesta apropiada. Podemos diferenciar entre Sistema nervioso central (SNC) y sistema nervioso periférico (SNP). El sistema nervioso central contiene la mayor parte de los cuerpos neuronales, que inervan los músculos y otros efectores. El sistema nervioso periférico comprende los nervios, que son haces de axones de neuronas sensoriales y motoras, y los ganglios, que contienen los cuerpos de algunas neuronas autónomas y los ganglios que contienen los cuerpos de la mayor parte de las neuronas sensoriales. Distinguimos entre nervios aferentes y eferentes en función de si llevan información al SNC o bien si la sacan de él. Muchos nervios de los vertebrados son nervios mixtos que incluyen axones aferentes y eferentes.

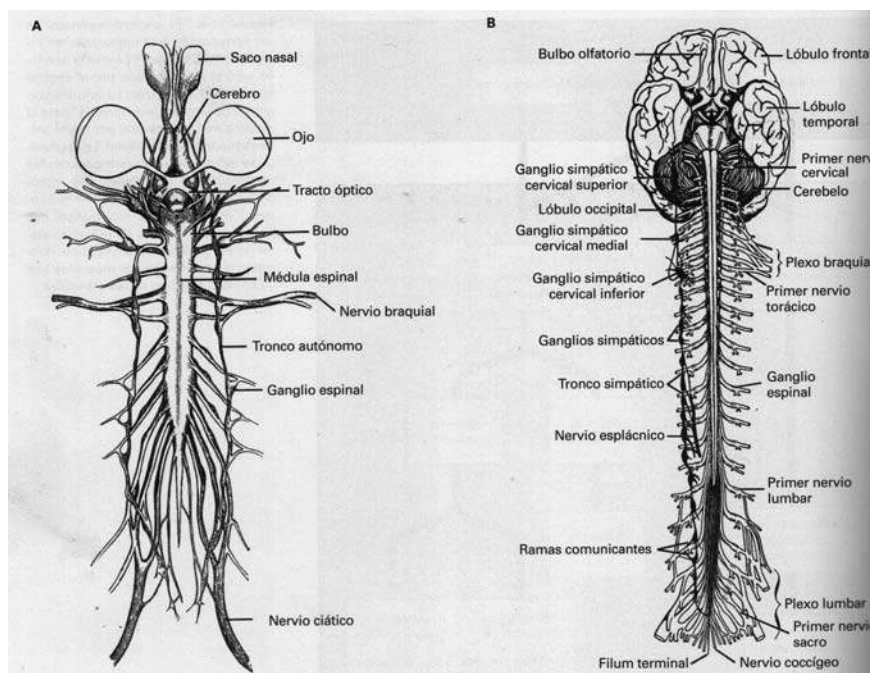
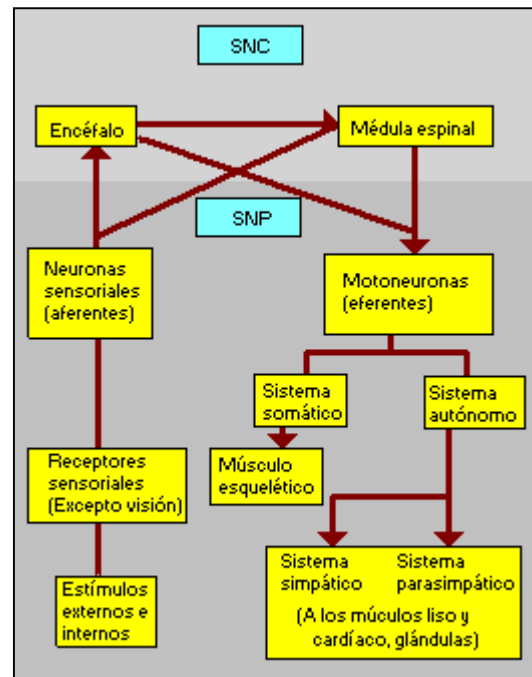
La señal eferente del sistema nervioso central puede dividirse en dos sistemas principales, somático y autónomo. Al sistema somático puede llamarsele también sistema voluntario, ya que las motoneuronas de esta división controlan los músculos esqueléticos y producen movimientos voluntarios. El sistema nervioso autónomo incluye motoneuronas que modulan la contracción del músculo liso y cardíaco, así como la actividad secretora de las glándulas. Las neuronas del sistema autónomo están divididas en dos categorías: simpática y parasimpática, difiriendo anatómica y funcionalmente las unas de las otras. A diferencia de las neuronas de otros grupos inferiores, como los artrópodos, donde una sola neurona puede enervar todo el músculo de una extremidad, mientras que en los vertebrados cientos de neuronas pueden enervar un solo músculo.

Pese a la elevada cefalización en los vertebrados, estos conservan aún una elevada segmentación, que se puede apreciar claramente en las vertebras.

## La médula espinal

En los vertebrados más sencillos, la médula espinal, incluida y protegida por la columna vertebral, es un centro segmentario de acción. En la figura a la izquierda podemos observar los sistemas nerviosos centrales de dos vertebrados, a la izquierda el de una rana, y a la derecha el de un humano.

Al hacerse más complejos los vertebrados, a lo largo de la evolución, y haber adquirido el



encéfalo más control sobre la función espinal, su organización segmentaria funcional permaneció intacta. La médula espinal se divide en las regiones cervical, torácica, lumbar y sacra.

### El encéfalo

En todos los vertebrados, el encéfalo contiene muchos grupos de neuronas especializadas. En los vertebrados superiores, el encéfalo contiene muchas más neuronas que la médula espinal y ejerce un control muy fuerte sobre el resto del sistema nervioso.

La estructura básica del encéfalo en los vertebrados es la misma en todas sus clases. En la parte más caudal del encéfalo, donde se une con la médula espinal, ésta se ensancha para dar lugar a lo que se conoce como bulbo o médula oblonga. El bulbo contiene centros que controla la respiración, los reflejos cardiovasculares y la secreción gástrica. También contiene grupos de neuronas que reciben información sensorial de distintos tipos y las transmite a otros centros sensoriales y motores del encéfalo.

El cerebelo, que es de posición dorsal al bulbo, consiste en un par de hemisferios, que tienen una superficie lisa en los vertebrados inferiores, y una superficie más rugosa y contorneada en los vertebrados superiores. Su función es la de integrar la información que le llegan desde los canales semicirculares, otros propioceptores y los sistemas visual y auditivo. Estas señales son comparadas en el cerebelo, y la respuesta resultante ayuda a coordinar la respuesta motora responsable del mantenimiento de la postura, orientando al organismo en el espacio y coordinando movimientos precisos de las extremidades..

El tamaño del cerebelo depende de la importancia que tenga con el comportamiento de los organismos dentro de ese grupo. Al comparar el cerebelo de mamíferos y aves, veremos que el de las aves es más grande, relativamente, ya que parece ser que será más difícil coordinar sus movimientos en un espacio tridimensional al volar, que para los mamíferos desplazarse por un espacio bidimensional como la superficie de la tierra.

El cerebelo carece de cualquier conexión directa con la médula espinal, por lo que no podrá controlar directamente los movimientos, sino que enviará señales al encéfalo, a regiones que controla directamente el movimiento. Además se ha observado que el cerebelo participa en el aprendizaje de las habilidades motoras, y observaciones recientes sugieren que anomalías en algunas neuronas podrían ser las causantes de comportamientos autistas.

El puente consiste en tractos de fibras que conectan entre sí diferentes regiones del encéfalo. Por ejemplo, conectan el cerebelo y el bulbo con los centros superiores. El tectum, o lóbulo óptico, localizado en el encéfalo medio, recibe e integra señales visuales, táctiles y auditivas. En vertebrados inferiores, el tectum desempeña un papel básico para el funcionamiento del encéfalo, pero en los mamíferos funciona principalmente como una estación en el camino de las señales hacia los centros superiores.

El tálamo es un centro importante de coordinación de las señales sensoriales y motoras. Funciona como una estación de relevo para las señales sensoriales que entran, proporcionando también un procesamiento inicial de la información. El hipotálamo incluye varios centros que controla las funciones viscerales, tales como la regulación de la temperatura corporal, la ingestión, la bebida o el apetito sexual. Estos centros hipotalámicos participan también en la expresión de reacciones emocionales tales como la excitación, el placer o la rabia. Desde aquí se ejerce un cierto control sobre la actividad de la hipófisis.

La parte anterior del encéfalo contiene estructuras relacionadas con sus características más antiguas y más nuevas. El sistema olfatorio forma la mayor parte del encéfalo anterior en muchos vertebrados primitivos. El sistema olfatorio es el único sistema sensorial cuya información no pasa por un procesamiento previo en el tálamo, sino que va directamente al cerebro, lo que se puede interpretar como la prueba de su antigüedad. Por lo tanto, en los vertebrados inferiores, el cerebro integra las señales olfatorias y organiza las respuestas motoras correspondientes. Los grandes hemisferios cerebrales que dominan el encéfalo humano han evolucionado a partir de este pequeño cerebro y su limitada función.

En resumen, en el cerebro distinguimos las siguientes zonas:

- Anterior: Prosencéfalo
  - Telencéfalo; se bifurca y forma ventrículos.
    - Hemisferios cerebrales
  - Diencéfalo

- Epitálamo: Epifisis
- Tálamo
- Hipotálamo
  - Quiasma óptico: Aquí, en aves y mamíferos, se desvían algunos axones, hacia el lado contrario del cerebro. Esto se verá más adelante.
  - Infundíbulo
  - Hipófisis
- Medio: Mesencéfalo
  - Lóbulos ópticos
- Posterior: Rombencéfalo
  - Metencéfalo → Cerebelo
  - Mielencéfalo → Bulbo raquídeo

El hipotálamo controla muchas funciones de los organismos como la circulación, la temperatura, la alimentación,... Se trata de un órgano de escaso tamaño, pero que constituye la unión del sistema nervioso y el sistema endocrino.

## EXCITABILIDAD Y SU TRANSMISIÓN

La membrana de las neuronas tiene una serie de propiedades, como pueden ser:

### Excitabilidad

Según Vernorn (1899), era la capacidad para responder a un estímulo. Bernard la definió como la respuesta que sigue a un cambio ambiental, que es el estímulo.

### Conductividad

Capacidad de transmitir el estímulo de un punto a otro de la célula. Se da a velocidad constante y uniforme.

La corriente eléctrica dependerá de la conductividad de las células. Unas fibras pueden tener diferente conductividad de otras. La conductividad depende también del tamaño de la fibra, de su diámetro concretamente. La conductividad es la medida de la permeabilidad de la célula. Células muy permeables tendrán elevada conductancia. El hecho de que haya un estímulo provocará un cambio en la permeabilidad de la membrana, lo que implicará un potencial eléctrico que se podrá transmitir.

Conocemos como potencial de reposo al potencial que tienen aquellas células no excitadas o estimuladas. Normalmente suele estar entre 20 – 100 mV. Es específico de cada tipo celular. En neuronas suele oscilar entre 50 – 70 mV.

Los distintos potenciales están provocados por las diferentes concentraciones de los iones tanto intra como extracelularmente. En el exterior celular encontramos altas concentraciones de Na y de Cl, pero pocas de K, mientras que en el interior celular pasa lo contrario. Muchos de estos iones tenderán a pasar a través de la membrana por difusión pasiva, pero se podrá restablecer las concentraciones iniciales gracias a las distintas bombas que podemos encontrar en la membrana, como la bomba de Na – K.

La célula tiene por lo tanto una serie de propiedades eléctricas:

### Conductancia

Se da a ambos lados de la membrana. Es debida a los canales iónicos, porque hay una diferencia de potencial. Es más elevada cuanto más diferente sea el interior del exterior.

### Capacitancia

Es la propiedad de acumular carga eléctrica por medios electrostáticos. Influye en cómo ésta responde a un cambio de voltaje aplicado.

### Potencial electrotónico

Cambio pasivo en el potencial que está producido por la corriente de la conductancia y por la capacitancia de la membrana.

### Potencial de acción

Sólo intervienen los iones que pasan de un lado a otro de la membrana, provocando con su paso un gradiente químico y un potencial eléctrico.

### Potencial de reposo

Potencial de la membrana cuando no está excitada. Este potencial viene determinado por las diferentes concentraciones iónicas y la presencia de canales iónicos.

El potencial de reposo depende de si hay desequilibrio iónico en algún lado de la membrana y de los canales iónicos del ion que estén abiertos. Los canales iónicos son proteínas que permite el paso de iones a través de la membrana celular.

Goldmann dedujo una ecuación relacionada con la de Nernst, pero teniendo en cuenta la permeabilidad a los distintos iones. Obsérvese que en el caso del cloro los valores están cambiados, debido a la carga negativa de este ión. Goldmann relacionó todos los iones con su permeabilidad, que es la posibilidad de un ion de pasar la membrana. Está relacionada con su concentración.

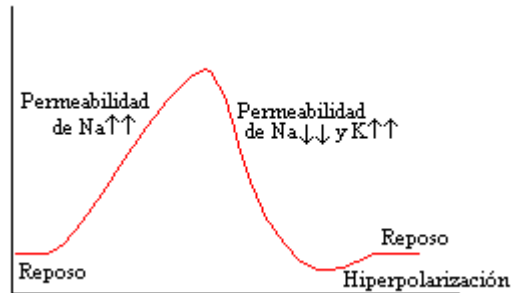
### Bombas Na – K

Son ATPasas, que gastan ATP para mantener las concentraciones de Na y K constantes en el interior y el exterior celular. Si no están funcionando se equilibrarán las concentraciones, lo que implicará la pérdida de la célula de la capacidad de excitarse.

## EL POTENCIAL DE ACCIÓN: ORIGEN Y PROPAGACIÓN

Las señales eléctricas se transmiten a lo largo de las fibras nerviosas, mediante impulsos eléctricos o potenciales de membrana. La mayoría de los procesos constan de un receptor que capta o transmite, y luego un efector que es excitado por despolarización de su membrana.

La primera etapa es en reposo, normalmente negativa, pero cuando llega un estímulo se modifica la membrana y su permeabilidad a determinados iones, con lo que se crea el potencial de acción. Después de eso vendrá una fase de repolarización, en la que deberá volverse a alcanzar el potencial de reposo. Después de esta fase viene un corto período de hiperpolarización. Existen una serie de factores que pueden dar lugar a un potencial de acción, que son:



Estímulo en la membrana

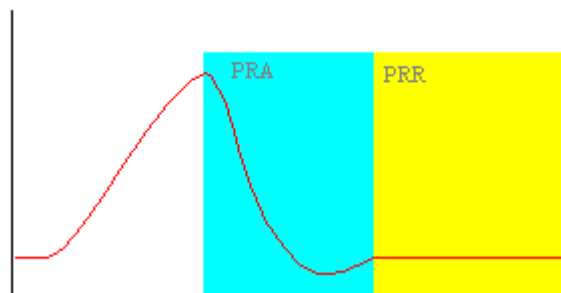
Productos que cambien la permeabilidad de la membrana

Cambios mecánicos sobre la membrana

Frío o calor

Cualquier factor que modifique el estado normal de la membrana.

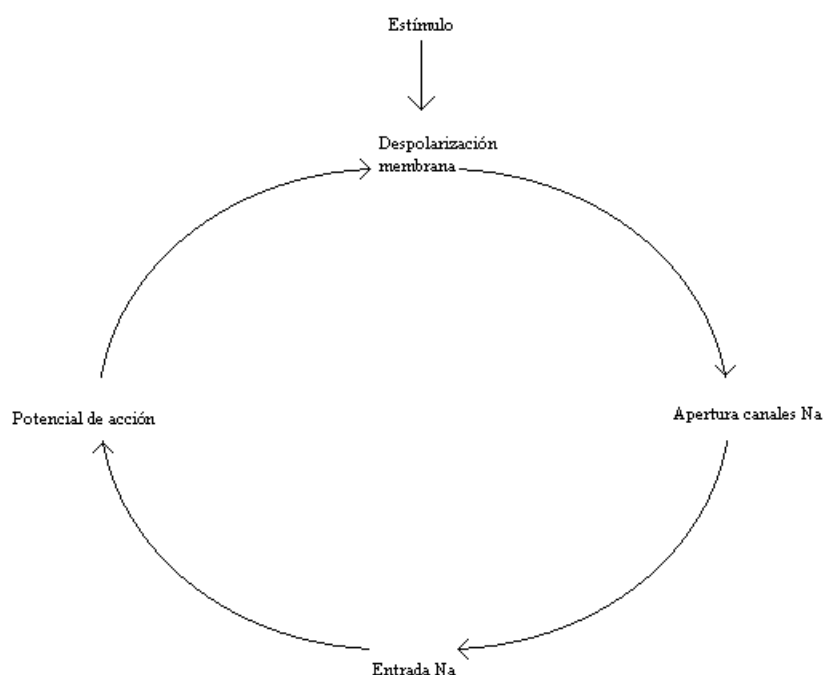
Este potencial se propaga electrotonicamente y a velocidad constante. Sigue además la ley del todo o nada. Si el estímulo llega al umbral se producirá el potencial de acción, pero si no llega al umbral no se producirá. Por lo tanto el umbral es la intensidad mínima de estímulo necesaria para que se de un potencial de acción. Si el estímulo no llega al umbral, es posible que se produzca sumación, lo que desembocará en la liberación de un potencial de acción. Durante un potencial de acción distinguimos dos periodos refractarios.



Entendemos como período refractario aquel período en que la célula se hace refractaria, es decir, no deja pasar ni transmite ninguna señal. Distinguimos el período refractario absoluto (PRA), en que la célula es totalmente refractaria y período refractario relativo (PRR), durante el cual el umbral aumenta y la intensidad disminuye. Existe un fenómeno conocido como adaptación o acomodación, según el cual, el umbral va aumentando con un estímulo fijo.

### BASES DEL POTENCIAL DE ACCIÓN

El potencial de membrana no toma un valor de 0 durante el potencial de acción, sino que alcanza valores positivos. No se produce potencial de acción si se elimina el sodio del espacio extracelular, ya que este es el que causa la despolarización de la membrana. Es al abrirse los canales de Na que se produce el potencial de acción. Se volverá a polarizar la célula al abrirse los canales de K, que provocarán una hiperpolarización. A la derecha podemos ver el ciclo de Hodgking.

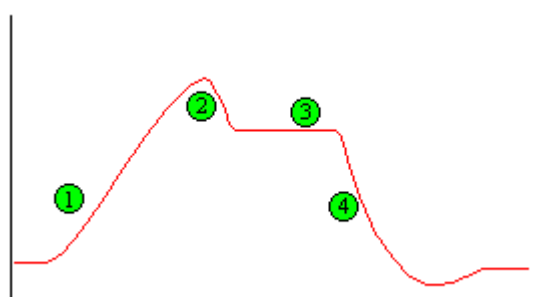


Existen drogas que pueden bloquear los canales, con lo que se bloquean los impulsos. La procaina y la xilocaina tienen esa función, bloqueando ambos tipos de canales. Hay otras drogas que solo afectan a los canales de K, dificultando la vuelta a los niveles de reposo. La tetratoxina (TTX) bloquea tan solo los canales de Na, impidiendo que haya potenciales de acción.

En algunos casos podemos encontrar que los iones calcio también juegan un papel importante en el potencial de acción, actuando junto al Na. Cuando actúan ambos se puede dar lo que se conoce como un potencial en meseta. Los iones Cl también pueden intervenir, pero solo pueden entrar en la célula por transporte activo.

La velocidad de propagación de un potencial de acción es siempre constante. Un potencial de acción es independiente de la intensidad del estímulo. O bien se produce o no se produce potencial de acción, pero no existe gradación dentro de estos potenciales.

Los potenciales de acción en meseta son característicos de algunos tejidos, como el corazón. La repolarización es más lenta en estos potenciales que en los otros. Vemos que la despolarización (1) es similar a la típica, pero vemos que se produce un pico y que después baja (2), lo que sería normal, sino fuese porque la repolarización es muy pequeña. Después de esa repolarización se estabiliza en una meseta (3), durante 3 – 4 milisegundos, para repolarizarse de nuevo como un potencial de acción normal (4). En el corazón encontramos los dos tipos de conductores, los que son dependientes solo de Na, que producen el potencial en espiga y que son muy rápidos, y los que son dependientes de Na y Ca, que producen el potencial en meseta, que son más lentos. Ambos tipos de potenciales dependen del voltaje.



La velocidad del potencial de acción depende de:

Diámetro del axón

Presencia o no de mielina

Temperatura

Sustancias químicas

Los axones de las neuronas pueden tener un recubrimiento de mielina, que es aislante. La capa de mielina no es constante a lo largo del axón, de manera que hay zonas en las que no hay mielina, que son lo que se conocen como nódulos de Ranvier. Hay una conducción saltatoria, de manera que la conducción llega a la zona con mielina y salta y se transmite por los nódulos de Ranvier. La mielina es una sustancia que permite una mayor velocidad en la transmisión del impulso. La mielina aumenta la velocidad entre 5 y 7 veces. Se han aislado fibras de mielina principalmente en vertebrados, pero también en algunos crustáceos. La mielina aísla el axón y disminuye la capacitancia.

El hecho de que el potencial de acción sea dependiente también de la temperatura se basa en el hecho de que los canales iónicos dependen de voltaje, pero también de la temperatura. A mayor temperatura mayor velocidad de transmisión.

Las sustancias nerviosas pueden afectar a la conducción del impulso, ya que pueden ser anestésicos que afecten a los canales.

Se ha de tener en cuenta que la mayoría de las observaciones que se han hecho han sido realizadas sobre axón gigante de calamar, que debido a su tamaño es fácilmente manipulable.



## LA TRANSMISIÓN SINÁPTICA

Sherrington en 1879 definió la sinápsis como una unión funcional. Más tarde, Ramón y Cajal en 1904 demostró que las neuronas eran contiguas, pero independientes, pero sin establecer contactos entre ellas. En 1940, mediante el microscopio electrónico se demostró que la sinápsis representa una discontinuidad anatómica. Sherrington dedujo ya en su momento que existían dos tipos de neuronas, unas que eran excitadoras, que provocan potenciales de acción, y otras inhibitorias, que los impiden. Existen 2 tipos de sinápsis:

### Sinápsis eléctrica

Es la más sencilla. La corriente pasa por unos conductos intersticiales. Ambas membranas, la pre – sináptica y la post – sináptica están en contacto, de manera que fluye el impulso. La transmisión eléctrica se da en el SNC (de vertebrados), en el músculo liso, en el músculo cardíaco, en células receptoras y axones. Es una sinápsis muy generalizada. Es más rápida que la química. Este tipo de sinápsis es muy utilizado para una correcta sincronización, como en el miocardio del corazón de los vertebrados. Puede darse axón – axón o dendrita – dendrita. Se transmite en cualquier dirección.

### Sinápsis química

Es más lenta que la eléctrica. Transmite la señal en una sola dirección, de la neurona presináptica a la postsináptica. Utiliza sustancias químicas, los transmisores, mediante los cuales una neurona se comunica con otra. La hendidura entre ambas neuronas es más ancha que en el caso anterior, de entre 200 – 300 Å en este caso y 20 – 30 Å en el caso de la eléctrica. Las neuronas contendrán mitocondrias, ya que necesitarán mucho ATP. Existen canales de Ca dependientes de voltaje. Existen muchas vesículas sinápticas que contienen el transmisor, cada una de las vesículas puede tener entre  $10^4 - 10^5$  moléculas de transmisor. La neurona postsináptica contendrá receptores que reconocerán la sustancia química. Existirá una interacción entre el receptor y el transmisor, que provocará la formación de canales iónicos. Este tipo de sinápsis es más lenta, pero más flexible. Permite más acción excitadora e inhibitoria.

### *LIBERACIÓN DEL NEUROTRANSMISOR*

Cuando llega un potencial de acción, se despolariza el terminal de la membrana presináptica y se activa la entrada de canales Na y Ca. El ion Ca se une a las proteínas de la membrana, provocando así la unión de las vesículas a la membrana, de manera que por un proceso de exocitosis se liberará el neurotransmisor al espacio sináptico. Por difusión llega a la membrana postsináptica, donde será reconocido por los receptores. En cada potencial de acción se libera un número determinado de vesículas. La liberación del neurotransmisor depende por lo tanto directamente del Ca, por lo que si la concentración de Ca disminuye la transmisión se verá afectada.

### Síntesis del neurotransmisor

En las neuronas existe un enzima que es la colina acetil transferasa. El factor limitante suele ser la colina. Normalmente el último en haber sido sintetizado es el primero en ser liberado.

### Eliminación del neurotransmisor

Puede producirse por difusión en el líquido celular, puede destruirse normalmente, puede ser reabsorbido para su reutilización,... No todo el neurotransmisor que se libere será útil, por lo que será reaprovechado en muchos casos.

### Naturaleza del neurotransmisor

El neurotransmisor tiene la capacidad de excitar o inhibir. Esto dependerá del propio neurotransmisor, del receptor de la membrana y de las condiciones iónicas de la célula. Normalmente encontraremos que la colina es un excitador, mientras que la glicina es un inhibidor. La adrenalina puede desempeñar diferentes funciones, según el caso.

### Principio de Dale

Un determinado tipo de neurona libera en todas sus terminales el mismo tipo de transmisor, aunque este mismo puede tener diferentes funciones en función de la neurona post – sináptica. Una neurona recibe terminaciones nerviosas de diferentes neuronas. La neurona se caracteriza según el transmisor que libera, no según los que recibe.

Pueden existir receptores para un mismo transmisor en diferentes neuronas, que tendrán diferente función, según el caso. La acetil colina es excitadora en el músculo esquelético, pero es inhibidora en el músculo cardíaco. Por lo tanto depende del receptor, que no de la sustancia.

#### *POTENCIAL POST – SINÁPTICO EXCITADOR*

EL transmisor aumenta la permeabilidad por el Na – K – Ca. La entrada de Na determina un aumento del potencial de reposo. Cuando este potencial llegue a un cierto nivel se desencadenará un potencial de acción que excitará a la membrana. La membrana postsináptica podrá, por lo tanto transmitir excitaciones, por ello también puede sufrir procesos de sumación. Existen 2 tipos diferentes de sumación postsináptica.

#### Sumación espacial

La activación simultánea de varias sinápsis cercanas en el espacio aumenta la polarización. El resultado de lugar a un potencial postsináptico.

#### Sumación temporal

A la sinápsis excitadora le llegan varios estímulos sucesivos y rápidos, de manera que se añaden uno a otro, por lo que si superan el umbral tendremos un potencial postsináptico.

#### *POTENCIAL POST – SINÁPTICO INHIBIDOR*

El transmisor actúa sobre un receptor inhibidor, aumentando así la permeabilidad del K, con lo que se produce una mayor hiperpolarización de la membrana de la membrana post – sináptica. Durante uno de estos períodos de inhibición es mucho más difícil provocar un potencial de acción, ya que el umbral aumenta, por lo que la neurona necesitará mucha más estimulación.

#### *INHIBICIÓN PRE – SINÁPTICA*

Esta inhibición origina una reducción de la liberación del neurotransmisor, ya que recibe una terminación nerviosa que lo provoca.

### *SUMACIÓN*

Cuando las señales de varias sinapsis se unen en una neurona, se puede dar lo que se conoce como sumación espacial. La suma de la excitación que llevan las diferentes sinapsis puede provocar una despolarización aún mayor de la que se hubiese dado. Es posible que una de las sinapsis que llegan sea inhibitoria, por lo que se ha de tener en cuenta el efecto que ésta podría tener en la suma total.

Cuando se inicia un segundo potencial postsináptico poco después del primero, puede darse el caso de que el segundo se una al primero, provocando una mayor despolarización de la membrana. Este proceso se conoce como sumación temporal. Este efecto se puede dar en más de dos potenciales.

En condiciones *in vitro*, los dos tipos de sumaciones se pueden dar en ocasiones a la vez. Se ha de tener en cuenta que la respuesta final no puede ser nunca mayor que la todos los potenciales individuales sumados.

### *FACILITACIÓN*

A simple vista, este proceso puede parecer una sumación, pero en realidad es un proceso diferente. Si se recibe una señal poco después de que haya desaparecido el primer potencial, observaremos que la respuesta es ligeramente superior a lo que se esperaría de un potencial aislado. Esto es así, porque la primera señal ha aumentado la excitabilidad de la célula, por lo que la señal es mayor. Esto depende de las concentraciones de ciertos iones, como el calcio.

#### *Autofacilitación o depresión sináptica*

Disminución de la amplitud por sucesivos impulsos presinápticos. Estos impulsos vienen más separados y provocan una hiperpolarización.

### *INTEGRACIÓN*

Una neurona receptora va integrando las diferentes sensaciones que le llegan en función de los potenciales de acción y la frecuencia de éstos.

### *FATIGA DE LA TRANSMISIÓN*

Cuando las terminales presinápticas son estimuladas constante y continuamente a alta frecuencia, la respuesta es elevada, pero cada vez es menor. A esta respuesta menor se la llama fatiga. Puede llegar a ser una respuesta de protección, previniendo un posible feedback positivo. La fatiga puede ser debida a un agotamiento de los neurotransmisores, en cuyo caso se conoce como fatiga química, o bien ser debida a una inactivación progresiva de la membrana postsináptica.

### *UNIÓN NEUROMUSCULAR*

Se trata de la sinápsis que mejor se conoce. La sinápsis entre una neurona y una célula muscular también puede llamarse mioneural. Las células nerviosas que intervienen se conocen como motoneuronas. Se trata de grandes fibras nerviosas mielínicas, que enervan el músculo. En esa unión puede resultar un potencial de acción que podrá transmitirse en las dos direcciones. Cada fibra muscular suele estar enervada por una única motoneurona.

En las hendiduras sinápticas se liberará acetilcolina, que en función del músculo tendrá una función excitadora o inhibitoria. Provocará que se abran unos canales de Na y de K. Esto provocará una despolarización de la membrana que desembocará en la contracción muscular.

### Secreción de Acetilcolina

Al llegar el impulso al terminal del axón se libera Ca, lo que provocará la liberación de la Acetilcolina al espacio sináptico. Si el potencial que llega a la membrana postsináptica no es suficientemente elevado no se producirá un potencial de acción, sino que será un potencial local. La acetilcolina puede llegar a 5 receptores diferentes. Podemos encontrar receptores muscarínicos, que normalmente serán inhibidores, como  $\alpha$ , o bien receptores nicotínicos, que suelen ser activadores, como  $\beta$ ,  $\lambda$  y  $\gamma$ .

La unión mioneural puede sufrir fatiga como ya se ah dicho antes. Pero en este caso la fatiga muscular puede ser debida a que hay una falta de ATP que impide al músculo contraerse.

## RECEPTORES E INTEGRACIÓN SENSORIAL

### *TIPOS DE RECEPTORES. GENERALIDADES.*

La vida de un animal depende de los sistemas por lo que recibe información, de su sistema sensorial, de las vías de paso de la información recibida y de los centros de integración, con su capacidad de enviar diferentes respuestas. Si carece de esto no tendrá contacto con el medio externo. Los diferentes organismos pueden recibir muchos tipos diferentes de información, como información química, de radiación o luz, mecánica, eléctrica y muchos otros tipos. Esta información se transmitirá por las neuronas hasta llegar a los lugares de integración.

### *SISTEMA SENSORIAL*

Se define como sistema sensorial la organización mediante la cual un organismo procesa toda la información que le viene del medio interno y externo. Está constituido por regiones del SNC y receptores.

Definimos como impresión sensorial el conjunto de impresiones. Cada una de las impresiones aisladas será una sensación. La percepción es la capacidad de interpretar una sensación, de manera que si no existe capacidad de integración no podrá existir ninguna percepción. Los receptores sensoriales son estructuras especializadas que actúan como receptores de estímulos especializados en un solo tipo de éstos. Actúan además como amplificadores y transportadores. Distinguimos 2 tipos de receptores básicos. Los receptores primarios son los más sencillos, son típicos de invertebrados. Se trata de receptores primarios cuando el receptor es una neurona, modificada a veces. Los receptores secundarios son células epiteliales especializadas que forman sinápsis con neuronas.

La clasificación de los receptores se puede hacer según el estímulo que reciban, o bien según la procedencia del estímulo, en función de si este estímulo es interno (interreceptores) o externo (exterreceptores). Se conoce como transducción al proceso de transformar un estímulo en potencial de membrana, que podrá ser transmitido. La llegada del estímulo al receptor implica un cambio del potencial que se transmitirá, debido a la apertura de canales típica. Si los potenciales receptores son suficientes para llegar al umbral, darán lugar a un potencial de acción. Cuanto mayor sea el potencial receptor, mayor será la frecuencia de descarga. El potencial receptor es del tipo graduado, de manera que puede variar su intensidad en función de la intensidad del estímulo. Este potencial se propaga electrotonicamente a velocidad constante por toda la fibra. Para poderse propagar más allá deberá generar un potencial de acción.

Cuando el potencial receptor se genera en un receptor secundario, se liberará neurotransmisor, que generará un potencial generador, que puede llegar a dar lugar a un potencial de acción y propagarse, si la intensidad es suficiente. Los receptores primarios son más sencillos, ya que el potencial receptor es el mismo que el potencial generador, por lo que no intervendrán neurotransmisores, ni tampoco será necesaria una sinápsis antes de generar el potencial de acción. Si el potencial llega al umbral se transmitirá en forma de un potencial de acción, si no, no se transmitirá.

Si al finalizar el potencial de acción todavía persiste el estímulo, si el potencial generador es suficientemente alto, se podrá generar de nuevo un potencial de acción, a continuación del ya generado. Si la frecuencia de impulsos es alta, la respuesta al impulso será más fuerte, provocándose potenciales de acción consecutivos.

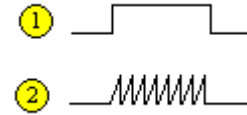
Existen, no obstante, una serie de factores limitantes de la respuesta máxima al estímulo. Dependerá del número finito de canales iónicos que podemos encontrar en la célula. Además se ha de tener en cuenta que se puede saturar el potencial generador. Por último, la frecuencia está determinada por la duración del período refractario.

Se conoce como rango dinámico el conjunto de intensidad entre las que el receptor puede responder si saturarse. De manera que a mayor estímulo, mayor potencial generado, pero dentro de unos límites. El fraccionamiento del rango consiste en un conjunto de fibras, que presentan un rango dinámico mayor, debido a que están todas juntas. Hay un refuerzo del rango dinámico sin haber sumación.

### *ADAPTACIÓN DE LOS RECEPTORES*

Algunos receptores tienen la capacidad de adaptarse, mediante un proceso por el cual una aplicación del mismo estímulo provocará una disminución o anulación de la respuesta.

La adaptación se puede deber a muchos factores. Por un lado puede haber una modificación de las moléculas de la membrana receptora. Puede haberse dado también una modificación de las propiedades eléctricas de la membrana. Por último, pueden darse otras modificaciones por estructuras accesorias al receptor. Podemos distinguir entre receptores tónicos y fásicos. Los receptores tónicos (2), no tienen casi adaptación, informando constantemente del estímulo. Los receptores fásicos (1) se adaptan rápidamente, de manera que informan cuando se produce el estímulo y cuando este desaparece.



# QUIMIORRECEPCIÓN

Dentro de este tipo de recepción hemos de considerar tanto gusto como olfato. Se trata de sensibilidad a moléculas específicas, lo cual es una propiedad muy generalizada y primitiva. Existen ya organismos unicelulares con estas capacidades, que sería la quimotaxia.

## *CLASIFICACIÓN DE LOS QUIMIORRECEPTORES*

Podemos distinguir diferentes tipos de receptores:

### Receptores químicos generales

Son receptores poco sensibles, no discriminan. Se trata más bien de efectos de protección. Responden a muchas sustancias diferentes.

### Quimiorreceptores intensos

Un ejemplo de estos receptores serían los situados en el cuerpo carotídeo, que pueden detectar las variaciones en la presión parcial en sangre de oxígeno y dióxido de carbono. También podemos encontrar algunos que sean sensibles a la concentración de glucosa. Podemos encontrarlos también a nivel intestinal. Son principalmente receptores situados en el interior del organismo.

### Quimiorreceptores de contacto o gustativos

Poseen un umbral elevado, requieren entrar en contacto con la molécula para emitir su señal

### Quimiorreceptores a distancia o olfativos

Responden a compuestos externos, a distancia, no requieren el contacto como los anteriores.

En animales terrestres será más fácil distinguir entre estos tipos de receptores, pero en animales acuáticos será más difícil, debido al medio

## *GUSTO*

Se trata de un sentido basado en el contacto químico. Detecta las sustancias disueltas en el medio, la saliva. Los receptores son de tipo secundario. La vía aferente va del romboencéfalo a la corteza, pasando por el tálamo. Las células epiteliales en que se basa se van regenerando. Se trata de receptores de baja sensibilidad, con un umbral muy alto. Se calcula el número de receptores en unos  $10^4$ .

En vertebrados encontramos el sentido del gusto ubicado en la lengua, en la epiglotis, en la faringe, por lo general en la parte alta del sistema digestivo. En los peces es el sentido más sensible. En los invertebrados puede localizarse en cualquier parte del cuerpo: en artrópodos está en las patas, en gasterópodos en antenas, en cefalópodos en patas,... En general suelen estar cerca de la boca, para poder elegir entre aceptar o rechazar el alimento.

### Formación y evolución de los receptores

Tienen cilios y poros, que permitirán la entrada de las sustancias ante las que reaccionarán. Normalmente estos estudios se han realizado en insectos que los tienen próximos a la boca, en las patas. En pájaros son pequeñas modificaciones de la cutícula, prolongaciones distales.

### Estructura de un receptor general

Se trata de un conjunto de 5 células sensoriales. 1 será sensible al agua, otra al azúcar, mientras que otras dos lo serán para los iones, ya sean aniones o cationes. Por último, la quinta será un mecanorreceptor.

Podemos encontrarnos con respuestas cruzadas. Las células podrán tener respuesta a otras sustancias, si esa concentración es alta, ya que pese a todo la célula tendrá un umbral para esa sustancia, que será alto. La frecuencia de impulsos de un receptor ha de quedar codificada. Cada célula tiene un espectro de sensibilidad específica. Si un mismo estímulo activa varias células, la información deberá integrarse a nivel central.

### Sentido del gusto en vertebrados

Por lo general, en muchos vertebrados inferiores encontramos el sentido del gusto distribuido por toda la superficie corporal, como en el caso de los peces, donde es un sentido muy importante. Se encuentra localizado especialmente en las aletas branquiales.

En vertebrados superiores, los receptores se sitúan en la lengua, a lo largo de todo el sistema digestivo superior, pero en ningún otro sitio.

En la lengua encontramos los botones gustativos, que sobresalen de la superficie de ésta. En estos botones se acumulan las papilas. Hay diferentes papilas gustativas en los diferentes botones. Encontramos 3 tipos diferentes de papilas, las fungiformes, las foliadas y las circunvaladas.

En el botón gustativo podemos encontrar diferentes células, como las de sostén, que tienen función lubricante. Las células receptoras o sensitivas, se calcula que tienen una vida media de unos 10 días, y están en continua renovación. Emiten prolongaciones que van hasta el poro del botón. Las células basales son las células precursoras de las receptoras. Las células receptoras pueden hacer sinápsis con las neuronas, por lo que se trata de receptores secundarios, que emiten sus prolongaciones axiónicas hacia el cerebro. Según los diferentes umbrales y las diferentes fibras, recibiremos de cada receptor una señal, que podrá ser de uno de los 4 sabores básicos: dulce, salado, amargo y ácido. Somos especialmente sensibles al amargo, ya que el umbral es especialmente bajo para este sabor. Los distintos sabores están repartidos por toda la lengua. Las papilas circunvaladas son características del sabor amargo.

### Transducción de la señal

Partimos del momento cuando la sustancia se pone en contacto con la papila gustativa. En ese momento se produce una despolarización de la membrana, debido a un aumento de la permeabilidad de ciertos iones. Esto implica un potencial receptor, de manera que la sinápsis liberará neurotransmisores que sensibilizarán a la neurona, con lo que se transmitirá el potencial de acción a través de las vías sensoriales, en dirección al cerebro.

Los distintos sabores tienen diferentes receptores. Parece ser que el ácido tiene un receptor de hidrogeniones, mientras que el azúcar parece activar la proteína G. El amargo es debido a determinadas sustancias, en muchas ocasiones de origen vegetal, que pueden ser tóxicas a elevadas concentraciones.

Podrán intervenir en este proceso diferentes áreas, y diferentes nervios. Podrán intervenir el nervio VII, o nervio facial, el nervio IX o glosofaríngeo o el nervio X, el vago. En muchos casos se trata de pares de nervios.

Una vez se ha producido la sinápsis, la señal también pasará al talamo y a la corteza y al sistema límbico, a diferentes núcleos dentro de éste. Existe otra vía que va directa a la corteza. La integración de las señales se da a nivel de la corteza cerebral, por lo que si resulta dañada, el sentido del gusto se verá afectado, aunque las papilas sigan siendo funcionales.

En el sistema límbico, en algunos de sus núcleos, encontramos los sistemas de regulación de hambre, sed,... Representan la base del aprendizaje, ya que es a lo que uno se acostumbra, como por ejemplo los hábitos alimenticios.



Según los modelos de fibras cruzadas, si una de los receptores es sensibilizado, es posible que otros ese mismo receptor establezca señal con otras fibras, por lo que sería posible que detectásemos otros tipo de sabores, con menor intensidad.

### *OLFATO*

Es un sistema que informa sobre sustancias en suspensión, pero que están distantes. Se trata de receptores primarios. Es un sistema que va directo al bulbo olfatorio, situado en la corteza. Tiene una capacidad de regeneración limitada. La sensibilidad de este sistema es elevada. Está compuesto por millones de células olfatorias. Estas células tienen una elevada capacidad de sumación, lo que aumenta la sensibilidad.

#### Quimiorreceptores de olfato en animales sociales

Se localizan en los sensilios, en los insectos se agrupan en las antenas. Se trata de estructuras complejas, similares a los pelos gustativos. En muchos casos en este tipo de reacciones intervienen feromonas.

La feromona más estudiada es el bombycol, que actúa sobre muchos insectos sociales. La hembra emite esta sustancia para atraer al macho. Es una señalización para el cruzamiento sexual. Puede haber otras sustancias similares, que se empleen como alarma. Los machos tienen una elevada cantidad de pelos sensibles al bombycol,

Puede haber dos tipos de receptores. Por un lado, los específicos de olor son muy específicos, respondiendo a un margen estrecho de olores. Los generalistas pueden responder a un margen mucho más amplio de olores.

#### Olfato en vertebrados

Los receptores suelen estar situados en el interior de las fosas nasales. En vertebrados inferiores tienen una forma de saco, por donde pasa el agua y el aire. En mamíferos, la cavidad de las fosas nasales es más compleja, complejidad que aumenta conforme aumenta la sensibilidad del olfato.

Al inhalar el aire, éste llega a los receptores o cornetes, donde están situados los receptores olfatorios, que son receptores primarios. En esta zona se segrega un mucus que es segregado por la glándula de Bowman. Las moléculas olfatorias quedarán impregnadas en mucus, difundirán por los cilios e irán a parar al receptor de la membrana, donde provocarán una variación de la permeabilidad de los iones. El potencial receptor se propagará, generando un potencial de acción que irá en dirección a los núcleos del bulbo olfatorio.

### Encéfalo

#### Área olfatoria medial

Área más antigua delante el hipotálamo, es la responsable de las respuestas vegetativas, como insalivación o olfacción.

#### Área olfatoria lateral

Es la corteza menos primitiva, va directamente al sistema límbico, en el hipocampo. Tiene una gran importancia en el aprendizaje.

Áreas periféricas → porción cortical de la amígdala → vía más reciente, pasando por núcleos talámicos (es la única vía que pasa por el tálamo) → neocorteza: percepción consciente del olor

La clasificación más normal de los olores los divide en 7 tipos, aunque hay otras clasificaciones.

Floral                      Alcanforado    Almizclado; olor humano    Picante; olor propio del vinage.

etéreo; olor a frutas    Mentolado    pútrido

## MECANORRECEPCIÓN Y FONORRECEPCIÓN

Se trata de estructuras más o menos sencillas, sensibles a estímulos mecánicos, como pueden ser vibraciones, o movimientos, como contacto o presión. Podemos distinguir entre sensibilidad cutánea o exteroceptores, que son los situados en la piel. Distinguimos dos tipos básicos de pieles. Por un lado tenemos la piel glabra, que no tiene pelo, que está situada en palmas y yemas, y por otro lado tenemos la piel velluda. Además tenemos otros dos tipos de receptores, que son los de sensibilidad profunda o propioceptiva, y los de sensibilidad visceral o interoceptiva.

Fisiológicamente distinguimos 3 tipos de receptores:

### Receptores de presión:

Son de adaptación lenta. Son receptores tónicos. Informan sobre la intensidad y duración de un estímulo.

### Receptores de tacto

Son de adaptación rápida. Pueden informar sobre velocidades y pueden ser tónicos

### Receptores de vibración

Son de adaptación instantánea. Informan de la aceleración.

Todos los receptores cutáneos son de tipo primario.

## MECANORRECEPTORES

### Piel

Se trata de axones amielínicos. Los receptores son muy sensibles. Podemos encontrar los corpúsculos de Pacini, que están situados en todo tipo de piel. Podemos encontrar también los órganos tendinosos de Kuffini, sobretodo en la piel velluda. Son encargados sobre todo de informar de la intensidad del estímulo. Los corpúsculos de Mesner los podemos encontrar en yemas y dedos. Son extremadamente sensibles. Los folículos pilosos tienen terminaciones nerviosas recubiertas de mielina. Son de muy rápida adaptación al movimiento.

La discriminación táctil puede responder a 2 aspectos. Por un lado puede ser espacial, ya que existe una distancia mínima entre dos puntos, como para que puedan ser discriminados en 2 estímulos. O bien puede ser temporal, que será la capacidad de discernir entre 2 estímulos en el tiempo.

### Invertebrados

Los mecanorreceptores son las terminaciones nerviosas libres, como las que tienen todos los animales. Lo más común son mecanismos simples, como cilios inmóviles que darán una señal cuando sean estimulados. Parece ser que la fonorrecepción en animales superiores puede venir de un sistema similar.

Existen una serie de neuronas especializadas situadas en el tegumento, en la zona más apical, en la zona más externa. El receptor está formado por un pelo inmóvil. El pelo forma un órgano táctil más o menos rígido, formado a partir de las células tricógena, donde tiene origen el pelo; termígena, que es origen de la junta; y la célula sensitiva.

La sensibilidad mecánica profunda puede ser muscular o propioceptora. En este último caso depende de la integración que se dé de la información. Procede de los anteriores. Es un paso más allá de los receptores anteriores. Se encuentra en el sistema muscular esquelético. Estos receptores están allá donde hay articulaciones y dan información de éstas. En humanos, este órgano propioceptivo es el huso muscular, formado por fibras. Nos informa de la extensión o contracción del músculo. Nos informa de la

cinestésica, de las características del movimiento. En anfibios encontramos órganos similares, pero mucho más rudimentario.

Los órganos tendinosos de Golgi nos informan de la tensión muscular. Son de adaptación muy rápida. No responden en situaciones de reposo muscular. Los husos musculares y los órganos tendinosos actúan sobre todo en actos reflejos.

### Receptores de equilibrio y aceleración

Intervienen además otros sentidos como pueden ser vista o tacto, o algunos órganos propioceptores. Existe un equilibrio estático o de posición, que permite mantenerse al organismo de pie. Además también encontramos un equilibrio respecto al gravitatorio. Existe el equilibrio dinámico o de aceleración.

Conocemos como estatocisto a aquella estructura en forma de saco, en la pared del cual encontraremos una serie de células sensitivas, mácula, que son células pilosas. En el medio encontramos también los estatocistos. Se trata de órganos sensibles a la velocidad y a la aceleración. Este tipo de órganos los poseen todos los animales, menos los insectos. El canal o cresta permite detectar la aceleración angular. En vertebrados ha dado lugar a los canales del oído.

### Vertebrados

El sentido del equilibrio en los vertebrados es similar a los estatocistos. Tenemos órganos otolíticos que permiten detectar el equilibrio estático y el dinámico. Además, encontramos los canales semicirculares, que detectan la aceleración circular. El conjunto de utrículo, sáculo y lagena componen, junto a los canales semicirculares el aparato vestibular. El aparato vestibular, junto al canal coclear componen lo que se conoce como laberinto membranoso, que es la parte más importante del oído interno.

La mayoría de estas estructuras se pueden apreciar ya en la línea lateral de los peces. La evolución de la cúpula ha dado lugar al sentido del equilibrio en los vertebrados. Los receptores que son las células pilosas, forman la mácula, que forma el sáculo y el utrículo.

Cada célula pilosa consta de un único cinetocilio, de mayor tamaño que los estereocilios. Cuando alguno de los cilios oscile en alguna dirección se producirá una sinápsis, con lo que mandarán una señal. Las crestas se ocupan de la recepción de la aceleración angular. Se trata de receptores fásicos. La mácula nos da información de la aceleración lineal. Se trata de receptores tónicos. El sáculo es muy importante en los vertebrados inferiores. El utrículo es más importante en vertebrados superiores.

### Transducción

Las células pilosas se excitan y dan lugar a una despolarización, cuando los estereocilios se inclinan hacia el cinetocilio. Cuando se produce una inclinación en dirección inversa se produce una hiperpolarización. Los estereocilios dan lugar al potencial receptor, porque generan una fuerza mecánica, que abre los canales. Los neurotransmisores darán lugar a un potencial generador, que si alcanza el umbral dará lugar a un potencial de acción.

Los axones aferentes que enervan las células ciliadas que forman parte del aparato vestibular, son el VIII par, conocido como el nervio vestibular. Entran en el tallo y la mayor parte ingresan en el núcleo vestibular. Distinguimos 4 partes:

Superior  
Medio  
Lateral  
Inferior

Los dos primeros reciben información de las ampollas y forman el fascículo longitudinal medial. El inferior recibe fibras de ampollas, utrículo y sáculo. Enviará las señales al cerebelo, donde se dará la coordinación motora.

## FONORRECEPCIÓN

Los fonorreceptores son mecanorreceptores sensibles a estímulos sonoros, ondas, producidas por vibración y que se transmiten mediante un medio gaseoso, líquido o sólido. La capacidad del oído humano es de detectar ondas desde 20 a 16.000 Hz. Hay otros organismos que tienen mayores capacidades.

### Invertebrados

La mayoría de los invertebrados son sensibles a bajas frecuencias. Utilizan este sentido más bien como reacciones de alarma. Las ondas son captadas por receptores cutáneos. Las recepciones auditivas son de baja frecuencia y las llevan a cabo pelos táctiles. Existe también un órgano, que tiene forma de cavidad, que está recubierto por sensilios que son sensibles a ciertas vibraciones.

Podemos encontrar otro tipo de receptores, que son más específicos, que tienen una estructura que recuerda al tímpano, aunque la estructura no es la misma que en el tímpano de organismos más avanzados. Este tipo de receptores se encuentran en muchas localizaciones del organismo, como antena,...

El tímpano es una membrana que en humanos está situada entre el conducto auditivo externo y el interno. Es capaz de captar las ondas y las vibraciones. Se comunica con una cadena de huesos, que va a dar al aparato vestibular. Una única célula, un sensilio también puede formar el aparato sensitivo, pero el sistema auditivo también puede estar formado por miles de células. Distintos tipos de insectos pueden tener varios tipos de células sensitivas, que pueden discriminar entre diferentes frecuencias. La audición en vertebrados está ligada a la evolución del aparato vestibular y al sentido del equilibrio.

### Vertebrados

Sistema auditivo compuesto por una serie de estructuras divididas en tres zonas: oído externo, medio e interno.

#### Oído externo

Elementos accesorios que pueden filtrar, amplificar o modificar la información acústica. Algunos elementos situados en esta zona son la pinna y el tragus. Se trata de sistemas de captación de las señales acústicas. Filtran las señales, cuyas frecuencias no puedan ser captadas. Todos los sonidos que se dirijan al interior del oído han de pasar por el meato, que determinará los sonidos que llegan al tímpano.

#### Oído medio

En esta zona distinguimos 2 estructuras básicas.

Tímpano: es la primera estructura del proceso de captación de señales. Tiene forma de embudo. El sonido al impactar con él provoca vibraciones.

Complejo ósea: Transmite la señal hacia el oído interno. En aves es un solo hueso, mientras que en mamíferos consta de 3 huesos: martillo, yunque y estribo. Pueden actuar amplificando la señal. Tienen la función de acoplar la señal acústica. El oído medio tiene capacidad básicamente amplificadora. El proceso de diferencias de superficie provoca una amplificación de 3x, mientras que el efecto de los huesos es de 7x, con lo que la amplificación total es de 21x.

#### Oído interno

En mamíferos consta del caracol, mientras que en otros vertebrados como los peces, pueden ser la lagena. En general se le denomina cóclea. En esta cóclea encontramos una estructura denominada ventana oval, que recibe el impulso mecánico del último hueso. La cóclea es un compartimento lleno de líquido, junto con células sensoriales ciliadas, que son las que reciben el estímulo. La cóclea desemboca en la ventana circular.

### *Estructura y función de la cóclea*

La señal sonora amplificada mecánicamente es transducida a señales nerviosas por las células ciliadas del oído interno. Las células ciliadas están localizadas en el órgano de Corti, en el interior de la cóclea. El movimiento del líquido en el interior de la cóclea causa la vibración de las células ciliadas, que desplazan a sus estereocilios. Las células ciliadas, a su vez, excitan los axones sensoriales del nervio auditivo. Las células ciliadas del órgano de Corti son similares a las células ciliadas de la línea lateral en vertebrados inferiores, si bien el cinetocilio se halla ausente en algunas de estas células.

La cóclea, un tubo cerrado que se aloja en el hueso mastoideo, está enrollada en espiral igual que la concha de un caracol. Se halla dividida internamente en tres compartimentos longitudinales. Existe comunicación entre los dos compartimentos externos, la rama timpánica y la rama vestibular, a través del helicotrema, una apertura situada en el extremo apical de la cóclea. Las rampas timpánicas y vestibular están bañadas por un líquido acuoso denominado perilinfa, que se parece a otros líquidos extracelulares al presentar una concentración elevada de Na y baja de K. Entre estos dos compartimentos, y limitada por la membrana basilar y la membrana de Reissner, encontramos la rama media, que está llena de endolinfa, que es rica en K y pobre en Na. Se trata del mismo tipo de líquido que baña las células ciliadas en los órganos del equilibrio. El órgano de Corti descansa sobre la membrana basilar en la rama media, de manera que la transducción de la señal por las células ciliadas depende en gran parte de esta disposición anatómica.

En los vertebrados sólo los mamíferos tienen cóclea, aunque las aves y los cocodrilianos tienen un conducto coclear casi recto, que presenta algunas de las características mencionadas, como el órgano de Corti o la membrana basilar. El resto de vertebrados no poseen cóclea. Algunos vertebrados inferiores pueden detectar ondas sonoras a través de la actividad de las células ciliadas asociadas a los otolitos del utrículo y del sáculo y con la lagena, una de las 3 máculas de los órganos del equilibrio.

Las vibraciones sonoras se transfieren por la cadena de huesecillos a la ventana oval, pasando entonces a través de los líquidos cocleares y de las membranas que separan los compartimentos de la cóclea, antes de que se energíe se disipe a través de la ventana redonda. La distribución de las vibraciones dentro de la cóclea dependerá de la frecuencia que incida sobre la ventana oval, por lo que así se podrán diferenciar los diferentes sonidos.

Las células ciliadas transmiten su excitación a través de sinápsis químicas a los axones sensoriales de las neuronas auditivas, que tienen localizados sus somas en el ganglio espiral. La liberación de neurotransmisor por parte de las células ciliadas modula la frecuencia de descarga de los axones, que viajan por el nervio vestibulococlear, el 8 par craneal, estableciendo sinápsis con las neuronas del núcleo coclear.

## FOTORRECEPCIÓN

Los humanos no somos capaces de ver todas las longitudes de onda en las que se divide la luz. La longitud de onda visible va desde los 400 a los 700 nm. Por debajo de los 400 nm encontraremos radiaciones gamma y ultravioleta, mientras que en el otro extremo de la escala encontraremos la radiación infrarroja. La radiación infrarroja es muy poco energética, no se cree que haya moléculas fotosensibles a ella.

El primer paso en la evolución fue el simple hecho de poder discriminar si se estaba en un ambiente iluminado o no. El siguiente paso fue la capacidad de distinguir movimiento, para luego tratar de definir mejor las formas de los objetos, con las diferentes lentes que podemos encontrar en los diferentes grupos de metazoos. Encontramos que muchos organismos son bilaterales, por lo que será necesario que se combine la visión de ambos ojos para tener una mejor visión y conseguir la tercera dimensión. El último paso en la evolución de la fotorrecepción fue la discriminación del color.

Se necesita una molécula que sea capaz de transformar la energía lumínica en energía química. La encargada de esto es el 11 cis retinal que por efecto de la luz pasa a 11 trans retinal. Existen una serie de células especializadas en la fotorrecepción, que pueden ser, expansiones a modo de pelos, células ciliadas o derivadas, o bien células con microvilli o derivadas.

### *EVOLUCIÓN DE LOS FOTORRECEPTORES*

Encontramos fotorreceptores que aumentan la superficie de la membrana que va a contener el pigmento, como por ejemplo en el caso del rhabdoma. Otra posibilidad es que se trate de una línea ciliar, con cilios modificados, este tipo se da en cordados,...

El modelo de ojo más sencillo que podemos encontrar es el de los **ocelos**. Estos ojos únicamente permiten detectar la luz. Se trata de un conjunto de células, situadas en una pequeña depresión, con células ciliadas, que pueden captar la intensidad de la luz. No pueden formar imágenes. Es característico de los celentéreos.

El siguiente modelo de ojo es el **ojo en cámara**. Este ojo sólo puede trabajar efectivamente en condiciones de luz clara, y no puede captar colores. Está formado por una zona cóncava pigmentada, que permite la formación de una imagen.

El siguiente ojo es el **ojo de cámara o refractario**. Es un sistema similar al anterior, pero existen una serie de lentes que permiten enfocar la imagen más efectivamente. Es posiblemente uno de los modelos más evolucionados. Es característico del pulo, de vertebrados,...

El último modelo es el **ojo compuesto**. Este ojo conduce la luz a través de muchos canales. Se proyecta la luz a través de un campo visual formado por rhabdomeros. Cada uno de los canales por los que va la luz se conoce como omatidio. La retina tiene un aspecto más bien plano. Es característico de artrópodos.

### Ojo compuesto de los artrópodos

Esta constituido por varios omatidios, que son unidades funcionales, cada una de las cuales tiene su propio sistema de lentes, siendo cada uno capaz de captar la luz de manera independiente. Podemos encontrar dos tipos de ojos compuestos:

#### Ojos por aposición

Son los ojos típicos de animales de vida diurna. Las células retinulares captan la luz que les llega a través de su propio omatidio. El conjunto de todo lo que les llega les permite formar una visión en mosaico

#### Ojos por yuxtaposición

Las células retinulares están situadas más profundamente, de manera que la luz que les llega es la del omatidio situado justo delante y de los adyacentes.

### Visión en vertebrados

El ojo humano es similar al ojo de cámara. Se trata de un proceso similar al que se da en una cámara fotográfica. En el ojo de los vertebrados, la luz se enfoca en 2 etapas. En la etapa inicial los rayos de luz incidente son desviados al pasar por la superficie externa transparente del ojo, la córnea. Posteriormente son de nuevo refractados al atravesar el cristalino. Finalmente forman una imagen invertida sobre la retina. En algunos casos encontramos que para enfocar correctamente se realiza un movimiento de las lentes con respecto a la retina. Normalmente, tanto el cristalino como la retina son inmóviles en los ojos de los vertebrados superiores. La imagen se enfoca realizando cambios en la curvatura y grosor del cristalino. Mediante los músculos ciliares se puede cambiar la curvatura y el grosor del cristalino, ajustando la tensión a la que lo someten. Estos procesos de enfoque se denominan acomodación. La capacidad de acomodación disminuye con la edad en el caso del ser humano, produciéndose un tipo de hipermetropía denominado presbicia.

Distinguimos dos tipos de receptores en el ojo. Por un lado tenemos los conos, que permiten la visión en color y de los que se calcula que puede haber unos  $6 \times 10^6$  y por otro lado tenemos los bastones, que son más útiles con menor intensidad de luz, de los que se calcula que puede haber unos  $100 \times 10^6$ . Encontramos una región en la retina, denominada fovea, que es la zona de mejor visión. En esta zona se acumulan en el caso de la especie humana únicamente conos. Se calcula que la fovea puede medir aproximadamente un milímetro cuadrado. Por debajo de la retina encontramos un epitelio pigmentario, que es el encargado de absorber una parte de la luz que no recojan los receptores. Podemos encontrar una serie de neuronas, que son las encargadas de una primera representación visual, que son las neuronas horizontales, las neuronas amacrinas, las neuronas bipolares y las ganglionares.

Los conos tienen diferentes pigmentos como fototransductores. Tienen un umbral alto, por lo que requieren mucha luz. Por otro lado, los bastones tienen un umbral bajo, por lo que requerirán menos intensidad de luz, por lo que serán más abundantes en animales nocturnos.

### Estructura de conos y bastones

En ambos casos encontramos un segmento interno y otro externo. El externo contiene membrana receptora y unas láminas aplanadas, donde están los pigmentos. Ambas estructuras están formadas a partir de discos apilados. En el segmento interior es donde encontraremos las estructuras típicas de las células, como núcleo y orgánulos.

### MECANISMO DE TRANSDUCCIÓN

Depende de si está o no en oscuridad. En condiciones de oscuridad, la permeabilidad de la membrana es igual al Na que al K, dando lugar a un potencial de reposo intermedio entre ambas permeabilidades. Los iones pueden entrar por los canales que están siempre abiertos. La bomba de Na-K impide que se acumulen en el interior los iones. La entrada de Na se conoce como corriente oscura. En condiciones de absorción de luz, la conductancia al Na disminuye, provocando una disminución de la corriente oscura, con lo que se produce una hiperpolarización. Cuando cesa el estímulo, vuelve todo al estado basal. El cambio en el potencial de membrana se propaga electrotonicamente por toda la célula, con lo que llega al segmento interno del fotorreceptor, provocando cambios en la continua liberación del neurotransmisor. Al igual que los receptores auditivos de los vertebrados, sus fotorreceptores carecen de axón. Realizan contacto sináptico con otras neuronas, que conducirán la señal visual hacia el sistema nervioso central. Las señales irán hacia el cerebro a través del nervio óptico. Se ha de destacar que es una hiperpolarización la que provoca la señalización y no una despolarización. De hecho, los fotorreceptores secretan continuamente el neurotransmisor, mientras que la membrana está parcialmente despolarizada debido a la corriente oscura, pero al llegar la hiperpolarización disminuye la cantidad de neurotransmisor liberada, con lo que se da una señal.

Se cree que pueden existir dos sistemas que expliquen porque la luz provoca la despolarización de la membrana. Por un lado se cree que debido a la isomerización de la rodopsina, se provoca la apertura de canales de Ca, que provocarán que se cierren los canales iónicos. Por otro lado se cree que al modificarse

la rodopsina por efecto de la luz, se activará también otra proteína, que será una fosfodiesterasa, que actuará sobre al GDPc, pasándolo al GMPc, que es un mensajero secundario que podrá provocar el cierre de los canales. Se cree que el calcio podría intervenir en este segundo proceso, activando la fosfodiesterasa.

El nervio óptico, en vertebrados inferiores, va a parar al tectum, mientras que en vertebrados superiores pasa por los núcleos y la corteza visual. El quiasma óptico implica un cruzamiento de las fibras que componen el nervio óptico.

### Inhibición lateral

Un rasgo común de los sistemas visuales es que incrementan el contraste en la escena, en especial en los límites entre los objetos. El sistema neuronal que origina esto es conocido como inhibición lateral. El hecho de que llegue luz a un determinado receptor inhibe los receptores vecinos. Esto implica que se enfatizarán los bordes entre regiones. Se verá especialmente esto en regiones oscuras al lado de otras iluminadas. En este caso la última neurona de la región iluminada ejercerá inhibición sobre la primera de la zona oscura, que no inhibirá a la iluminada.



## EL MÚSCULO

El músculo permite el movimiento de los individuos y les da una estructura corporal. Distinguimos 3 tipos de músculos.

Músculo liso

Músculo estriado esquelético

Músculo estriado cardíaco

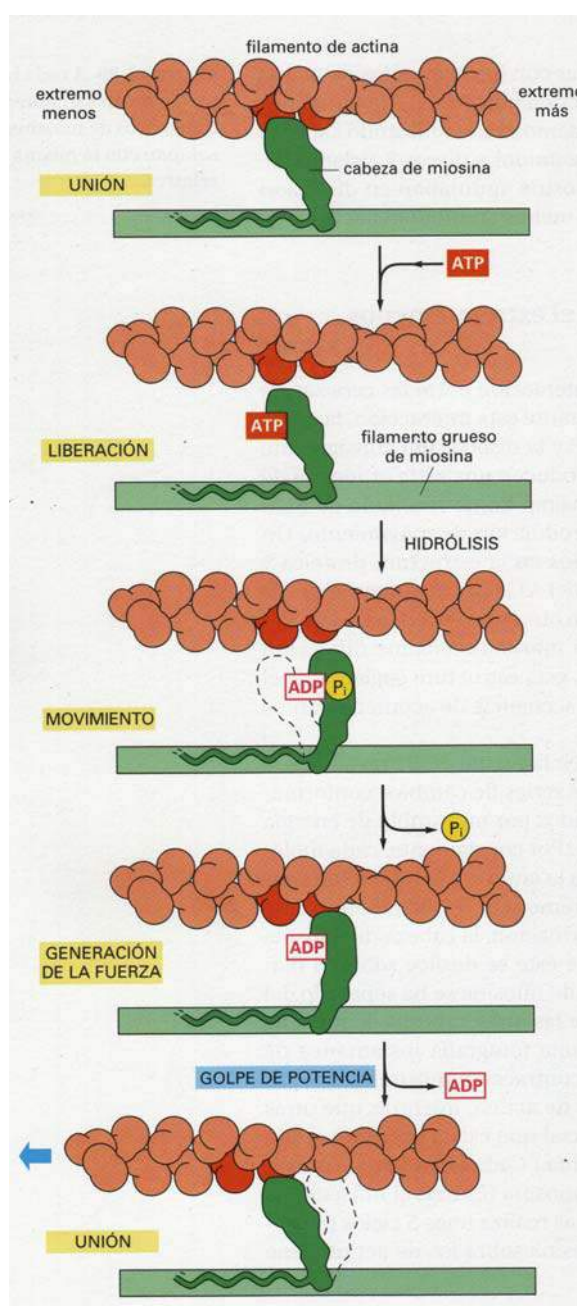
El músculo liso está situado en las vísceras. Es de contracción involuntaria. Ambos tipos de músculo esquelético poseen el mismo sistema de contracción, si bien sólo el esquelético es de contracción voluntaria.

### ESTRUCTURA DEL MÚSCULO

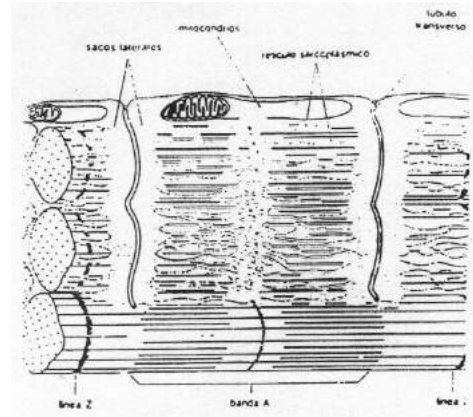
Las fibras musculares están envueltas por una membrana, que es el sarcolema. Cada fibra muscular contendrá paquetes de miofibrillas, de estructura cilíndrica, situadas de manera paralela y de la misma longitud que el músculo. Las microfibrillas tienen un diámetro de 1 – 2  $\mu\text{m}$  y no están envueltas en el sarcolema.

Cada fibra presenta un patrón de bandas que se va alternando. Tenemos la banda A y la banda I. Cada una de las bandas presenta una línea, que son respectivamente línea M y línea Z. En las miofibrillas observamos dos tipos de proteínas filamentosas. Los filamentos gruesos están formados por miosina, de un diámetro de 15 nm, forman la banda A. Los filamentos finos están formados por actina, de unos 7nm de diámetro, que conforman la banda I. La actina está regulada por la troponina y la tropomiosina. La línea Z es el punto donde los filamentos de actina dejan un espacio para que los siguientes filamentos de actina se unan.

Durante la contracción, los diferentes filamentos se desplazan unos sobre otros, variando la longitud de la banda I, que no la del sarcómero. En primer lugar nos centraremos en la miosina de tipo II, que compone las fibras musculares. La miosina de tipo II consta de 2 subunidades idénticas. En el extremo N terminal encontramos un dominio globular, mientras que de este sale una cola que tiene forma de hélices  $\alpha$ . Estas hélices  $\alpha$  tienen tendencia a asociarse unas con otras. La proteína mide aproximadamente 130 nm. A cada una de las cabezas se asocia una cadena ligera. Existen además zonas flexibles en la cabeza y cerca de la cola. La miosina se asocia espontáneamente de manera bipolar. Las cabezas sobresalen por lo tanto del filamento. Si se somete a tratamiento de quimiotripsina, lo primero en romperse serán las partes flexibles. Los filamentos sólo se formarán por uniones a



nivel de la cola. Si continuamos el tratamiento con pepsina, se romperá la hélice  $\alpha$  en la zona cercana a la cabeza. La propiedad más importante de la miosina reside en las cabezas, que es la zona capaz de hidrolizar ATP en presencia de actina, uniéndose a ella. Cada una de las cabezas se compone de la cabeza de miosina, y de las 2 colas ligeras unidas a ella. La capacidad de hidrolizar ATP es de las más altas que se conocen, pudiendo llegar a hidrolizar, 1 sola molécula de miosina, entre 5 y 6 moléculas de ATP por segundo.



En la imagen de la izquierda se puede observar el proceso de funcionamiento de la miosina. Está dividido en 5 pasos.

**UNIÓN:** Una cabeza de miosina, sin ningún nucleótido unido se une a un filamento de actina, en la configuración de rigor, responsable del *rigor mortis*. En un músculo de contracción activa, este estado es de corta duración y finaliza rápidamente mediante la unión a la molécula de ATP.

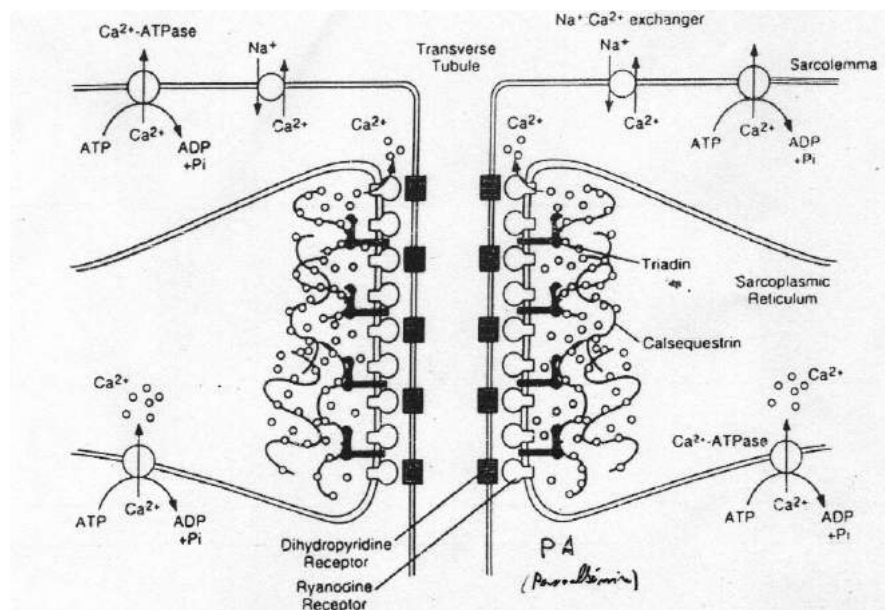
**LIBERACIÓN:** Una molécula de ATP se une en el surco de la parte trasera de la cabeza de miosina, en la parte más alejada del filamento de actina, lo que provoca un cambio de conformación de los dominios, liberando el lugar de unión a la actina. Esto reduce la afinidad de la cabeza por la actina, permitiendo así el desplazamiento a lo largo del filamento.

**MOVIMIENTO:** El surco se cierra alrededor de la molécula de ATP, induciendo un gran cambio morfológico que provoca el desplazamiento de la cabeza a lo largo del filamento, a una distancia de unos 5 nm. Se produce la hidrólisis de ATP, pero el ADP y el Pi quedan unidos a la miosina.

**GENERACIÓN DE LA FUERZA:** La unión débil de la cabeza de miosina a un nuevo lugar en el filamento de actina provoca la liberación del Pi, producido por la hidrólisis de ATP, con lo que se refuerza la unión de la cabeza con la actina. Esta liberación provoca el golpe de potencia, originado en la cabeza de miosina al volver a su conformación original. Durante este golpe de potencia se desprende el ADP y se podrá iniciar un nuevo ciclo.

**UNIÓN:** Al final del ciclo, la cabeza de miosina se encuentra íntimamente relacionada con el filamento de actina en la configuración de rigor. Se ha desplazada la miosina una unidad de actina.

La tropomiosina es capaz de ocupar los lugares de unión con la miosina si no hay calcio en el medio. La troponina se puede unir al calcio, provocando un cambio en la tropomiosina, que permite que la actina se una a la miosina y se produzca la contracción. Por lo tanto, la contracción está regulada por calcio. En reposo el calcio es escaso en el medio, pero un potencial de acción provocará que el retículo sarcoplásmico, donde se acumula Ca, libere este al citosol. La relajación muscular implicará además la unión del Mg al ATP, de manera que se requerirá Ca y Mg.



### *CARACTERÍSTICAS DE LA CONTRACCIÓN MUSCULAR*

La contracción muscular es la generación activa de fuerza en un músculo. La tensión muscular es la fuerza ejercida por un músculo sobre una carga externa. La contracción se puede medir de dos maneras, en función de la tensión o del acortamiento. Distinguimos en principio dos tipos de contracciones:

#### Contracción isotónica

El músculo se contrae a una carga menor que la tensión muscular. El músculo mantiene el tono muscular. La tasa de acortamiento es lineal. En total dura menos t, tiene un período de latencia más largo.

#### Contracción isométrica

No hay variación en la longitud del músculo, pero sí la hay en la tensión. Hay contracción sin acortamiento. Tarda más en relajarse. El período latente es menor.

En general, la mayoría de los músculos realizan una mezcla de los dos tipos de contracciones. Los músculos tienen diferentes morfologías y por lo tanto diferentes contracciones. Existen 3 tipos de fibras.

#### Rápidas

Son más potentes y grandes. Encontramos abundancia del retículo sarcoplasmático para poder liberar más calcio y ejercer una fuerza mayor. Tienen enzimas glucolíticas. Tienen una vascularización poco desarrollada. Tienen menos mitocondrias, posiblemente por poder hacer el metabolismo glucídico.

#### Lentas

Son más pequeñas. Tienen un sistema vascular importante. El metabolismo es oxidativo, por lo que requieren muchas mitocondrias. Tienen mioglobina que puede transportar oxígeno.

#### Intermedias

Las fibras rápidas son tónicas, están adaptadas a esfuerzos y movimientos rápidos. Las lentas son fásicas, están adaptadas a la actividad muscular continuada. Los distintos tipos de músculos son diferentes en la tasa de hidólisis de ATP y en la fuente metabólica de dicho ATP.

### *REGULACIÓN DEL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL*

El movimiento implica la contracción sincronizada de varios músculos. La sincronización viene mediada por el sistema nervioso central. En vertebrados el músculo está enervado por muchas motoneuronas. Cada fibra muscular recibe terminaciones de una sola neurona, pero una sola motoneurona puede enervar diferentes fibras. Cada vez que una neurona recibe un potencial de acción, todas las fibras de esta unidad motora provocarán una contracción. La frecuencia del estímulo determina que la contracción sea fásica, tónica o llegue a la tetania.

En vertebrados, el aumento de tensión en un músculo se ha resuelto mediante el reclutamiento de neuronas. En el reclutamiento puede darse la suma cuando las contracciones se den en el tiempo en una frecuencia muy alta. Pueden desembocar en la tetania. Hay que procurar no alcanzar la tetania cuando la tensión sea máxima. Cuantas más unidades motoras tiene un músculo, mayor es su fuerza de contracción, lo cual sirve para controlar la tensión muscular. Durante el reclutamiento, las primeras unidades motoras reclutadas son las más pequeñas, que tienen un umbral bajo, de tipo lento y metabolismo oxidativo. Posteriormente se reclutarán las de umbral alto y de tipo rápido. Si se hiciese al revés se podrían producir lesiones.

### Activación asincrónica

Un ejercicio muy fuerte no puede mantenerse durante mucho tiempo. En el cuerpo hay músculos que permanecen contraídos mucho tiempo, y hay mecanismos para tratar de solventarlo. Las motoneuronas se activan de manera asincrónica, mientras unas se contraen otras se relajan. Así la contracción es más débil. Permite una disminución de la fatiga muscular.

### Tono muscular

Cuando el músculo ha sido activado, al estar en reposo, mantiene un pequeño grado de contracción. Esta pequeña activación se conoce como tono muscular. Es la consecuencia de estímulos llegados desde la médula, sin pasar por el cerebro.

### *FATIGA*

Puede deberse a varios factores, como la disminución de la reserva energética, la disminución del aporte de oxígeno o la disminución de la transmisión sináptica.

### *CARACTERÍSTICAS DEL MÚSCULO ESTRIADO CARDÍACO*

Son fibras mononucleadas, más pequeñas que las esqueléticas. El retículo sarcoplasmático y los túbulos T pueden no existir. Tienen un potencial de acción en meseta. El ventrículo se excita simultáneamente, con lo que aumenta el período refractario, con lo que se impide la tetania y da tiempo a que se llenen de sangre. La corriente puede pasar de unos a otros.

### *CARACTERÍSTICAS DE MÚSCULO LISO*

Filamentos de actina y de miosina, pero no tan gruesos. Puede formar parte de diferentes órganos. Son músculos lisos y fusiformes, con un único núcleo. La enervación es diferente a la de los músculos estriados. EL transmisor puede partir de sistema nervioso autónomo. El calcio está unido a la calmodulina.

---

# CONTROL MOTOR SOMÁTICO

Encontramos centros motores situados a lo largo de toda la médula espinal hasta llegar a la corteza cerebral. En mamíferos distinguimos 3 niveles de organización:

## Médula espinal

Tiene fibras eferentes que interconectan con neuronas tanto inhibitoras como excitadoras. Se trata de los reflejos espinales. Existen otros centros que intervienen en estos reflejos.

## Centros tronco del encéfalo

Se trata de centros que regulan principalmente funciones posturales.

## Centros superiores tronco encefálicos

Son los encargados de los actos voluntarios.

Para dar una respuesta motora necesitamos por lo tanto los husos musculares y los órganos tendinosos de Golgi. Estos receptores envían señales por las vías aferentes a los centros de integración, que por las vías eferentes provocarán una respuesta del músculo.

Encontramos diferentes tipos de reflejos, como pueden ser los reflejos de estiramiento o reflejos miostáticos o bien los reflejos de flexión y extensión cruzada. Las vías aferentes son las vías que llegan a diferentes partes del cerebro. Encontramos la vía piramidal y la vía extrapiramidal, que funcionalmente no son totalmente independientes.

En el cerebelo distinguimos 3 zonas diferenciadas

## Arquicerebelo

Es la parte más antigua del cerebro. Recibe información sobre el equilibrio y la aceleración

## Pelocerebelo

Recibe información de los propioceptores por el tracto piramidal y del plan motor de la corteza

## Neocerebelo

Es la parte más nueva, muy desarrollada en el hombre. Recibe información de las áreas asociativas en el córtex.

Desde los núcleo cerebelosos se envía información por las vías eferentes, que son las vías piramidales y extrapiramidales. La vía piramidal va a la corteza motora pasando por el tálamo, mientras que la vía extrapiramidal va a los núcleos del tronco encefálico. En cualquier caso la señal llega a las motoneuronas espinales.

Tanto el arquicerebelo como el paleocerebelo, que recibe información de aferencias espinales, vestibulares y visuales, se encargan de la coordinación óculo motora. Las partes laterales del neocerebelo reciben información de la corteza cerebral y coordinan movimientos voluntarios como el habla. La parte medial recibe información de las vías sensoriales y procedente de las vías motoras. Se trata de copias de referencia. Mediante una función de comparación de ambas señales se observa si existe error, en cuyo caso será devuelta a los centros motores con una corrección de los movimientos intencionales y automáticos.

A excepción de las células granulosas, todas las demás tienen efectos inhibitorios. El cerebelo refina un movimiento inhibitorio.

Se conocen como núcleos de base o ganglios de base a los grupos de núcleos localizados en el telencéfalo, debajo de los hemisferios cerebrales. La principal vía de entrada se da a través del cuerpo estriado, que tiene función excitadora, mientras que las salidas se dan al tálamo a través del pálido y la sustancia negra, que tienen funciones inhibitorias. Encontramos enfermedades que pueden estar ocasionadas por funcionamientos anómalos de los ganglios de base. Por un lado tenemos el Parkinson, que implica una dificultad para iniciar los movimientos, y por otro la Corea de Huntington que provoca movimientos descontrolados e imparables, que pueden producir balanceos. Se producen por degeneración neuronal y por actividad alterada del neurotransmisor en los núcleos de base. El Parkinson se produce a causa de la degeneración de las neuronas dopaminérgicas de la sustancia negra. La Corea de Huntington se produce a causa de la pérdida de neuronas en el cuerpo estriado.



## LA FUNCIÓN AUTÓNOMA

El sistema nervioso autónomo (SNA), que coordina las funciones viscerales inconscientes, discurre fuera del sistema nervioso central (SNC). Existen reflejos efectores internos, que casi no se podrán distinguir del acto reflejo somático. Difieren básicamente en su localización. El acto reflejo autónomo está posibilitado por la presencia de ganglios fuera de la médula espinal.

Tradicionalmente se ha diferenciado el sistema nervioso autónomo en dos partes:

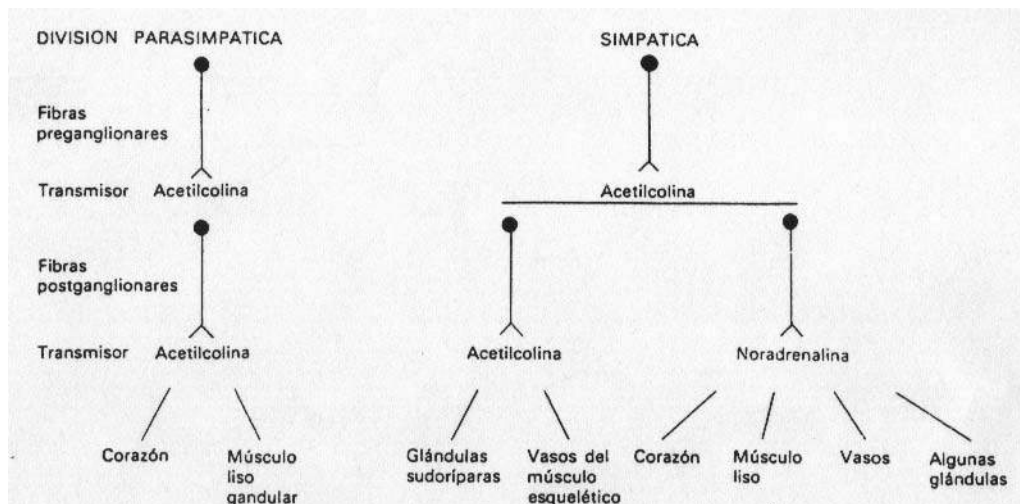
### Simpático

Las neuronas preganglionares salen del tórax, mientras que las lumbares salen de la médula y hacen sinápsis con ganglios autónomos.

### Parasimpático

Los nervios salen de la parte craneal (pares: III, VII, IX y X) y de la parte sacral.

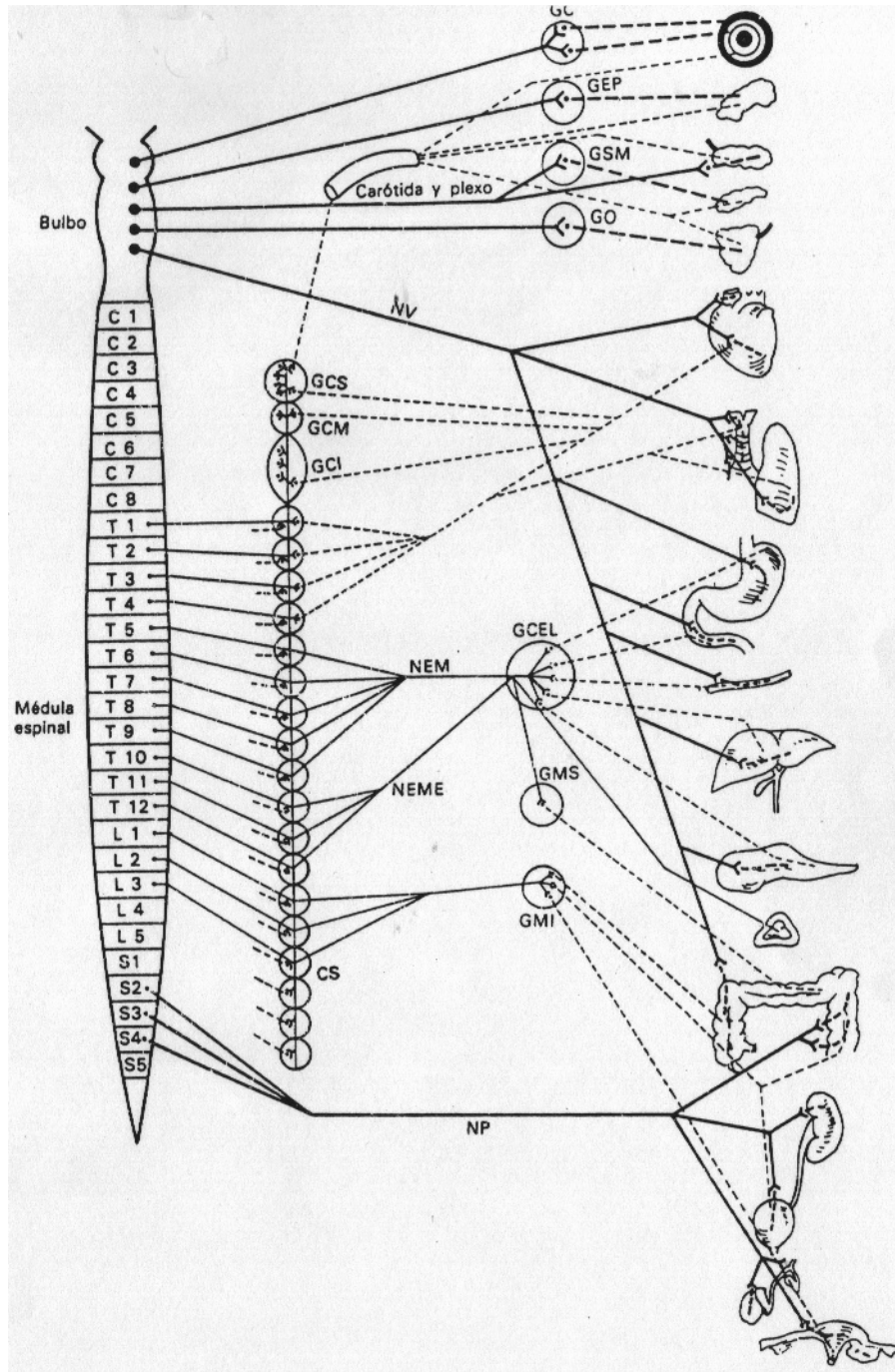
Ambos sistemas están asociados al SNC. Liberan diferentes neurotransmisores, provocando en muchos casos reacciones opuestas en las funciones viscerales.



Existen muchas diferencias entre ambos sistemas:

Simpático	Parasimpático
Moviliza reservas energéticas	Facilita la digestión, favoreciendo los movimientos peristálticos y también la actividad de las glándulas.
Inhibe la movilidad gastrointestinal	Disminuye la frecuencia cardíaca.
Estimula la frecuencia cardíaca y la constricción a nivel de vasos sanguíneos	Promueve la secreción de lágrimas.
Actúa aumentando la presión sanguínea y disminuyendo el flujo sanguíneo en riñón o en tracto intestinal.	Provoca la constricción de las vías pulmonares.
Es capaz de provocar la dilatación de las vías pulmonares.	Estimula la erección de los genitales masculinos
Interviene en la eyaculación	Actúa a nivel bronquial, propiciando una contracción.
Estimula la médula adrenal, y con ello la producción de adrenalina y noradrenalina.	

En general el sistema nervioso simpática produce una activación generalizada, mientras que el parasimpático produce una acción específica de los órganos. Son efectos de ahorro de energía o bien de renovación de éstas. En cambio, el primero implica un gasto de energía. Se suele dar en condiciones de estrés.



Los niveles de integración pueden darse a diferentes niveles. A nivel de los reflejos vegetativos espinales podemos encontrar los reflejos encargados de la defecación, de la micción o los reflejos sexuales. Podemos encontrar difusión a nivel de varios centros romboencefálicos. Por último se ve influido por el hipotálamo o bien por el tallo encefálico.



# MENSAJEROS QUÍMICOS. EJES Y REFLEJOS NEUROENDOCRINOS.

Podemos encontrar diferentes tipos de células con diferentes tipos de acciones:

## Acción autocrina

La célula por ella misma tiene ya capacidad reguladora.

## Acción paracrina

Influye sólo sobre las células vecinas, no pasa a la sangre, sino que se queda en el líquido intersticial.

## Acción endocrina

Se trata de la comunicación intercelular por mediación de hormonas que se liberan y va a la sangre, y de ahí a los tejidos diana. Suelen tener función reguladora. En muchos casos se trata de glándulas de secreción interna, reguladas por estímulos.

Distinguiamos 4 tipos básicos de hormonas:

## Aminas

Son las más simples. Fueron las primeras hormonas descubiertas. Las catecolaminas generalmente actúan como transmisores sinápticos, pero también pueden actuar como hormonas. En este grupo hemos de destacar la Adrenalina, la Noradrenalina y la Dopamina.

## Prostaglandinas

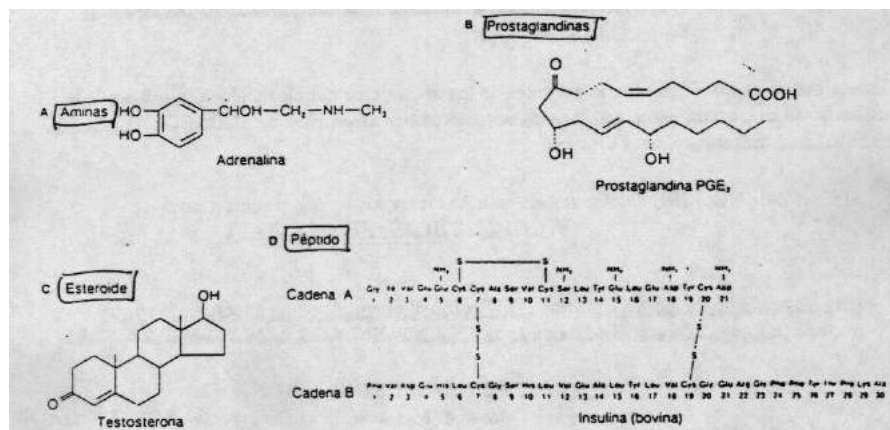
Son más complejas que las anteriores. Suelen ser ácidos grasos cíclicos insaturados. Intervienen en procesos de inflamación o adhesión celular.

## Esteroides

Son sintetizadas a partir del colesterol. Suelen ser hormonas sexuales, o de la corteza adrenal, hormonas de la muda de los artrópodos, como la ecdisona,...

## Péptidos y polipéptidos

Hormonas mayores y más complejas. Son hormonas antidiuréticas, como la hormona antidiurética o ADH (vasopresina). También pueden ser hormonas como la insulina. Son también las hormonas de la adenohipófisis, como GH o FSH.



Encontramos muchos tipos diferentes de mensajeros por lo tanto, como pueden ser:

**Nivel intracelular**

Ca<sup>2+</sup>, cAMP, cGMP

**Nivel sináptico**

Diferentes neurotransmisores: Acetilcolina,...

**Nivel neurohipofisario**

Neurohormonas

**Acción endocrina**

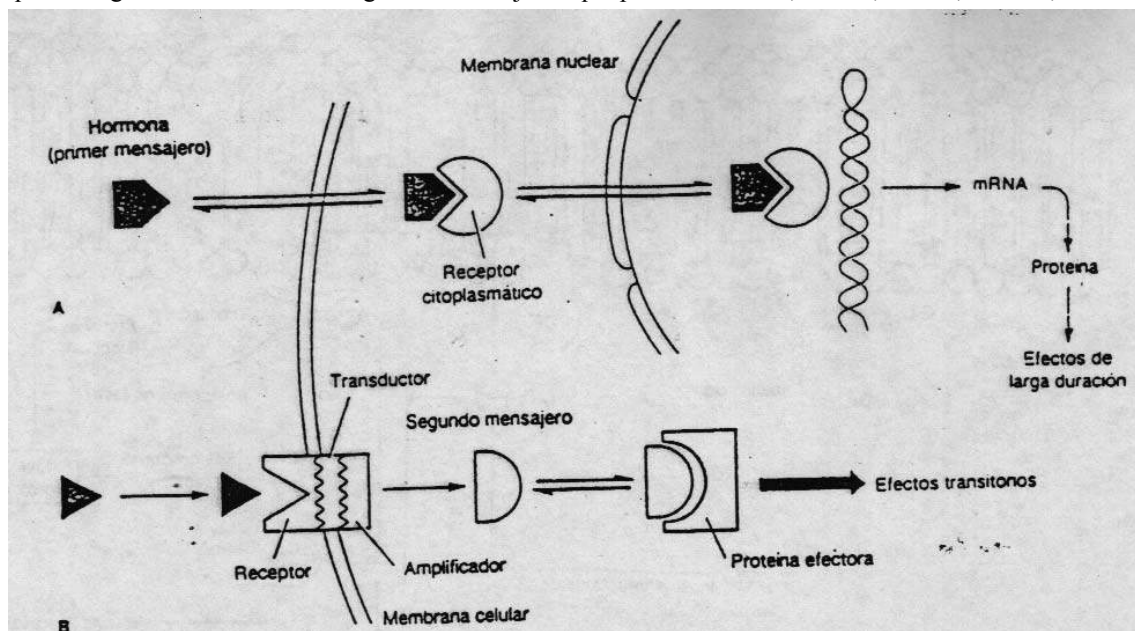
Hormonas y parahormonas

**Sobre 2 individuos**

Feromonas

Encontramos muchos tipos diferentes de glándulas, que pueden ser hipófisis, tiroides, adrenales, gónadas, pancreáticas,... incluso la placenta de determinados mamíferos puede actuar en ocasiones como una glándula. Los receptores para las hormonas podrán estar situados en cualquier tipo celular, en la membrana, en el citosol,...

Las hormona puede actuar como primeros mensajeros, ya que normalmente no inician las reacciones, sino que las regulan. Pueden actuar segundos mensajeros que pueden ser Ca<sup>2+</sup>, AMPc, GMPc, inositol,...



EL mensaje que llegue de la hormona puede ser activador o inhibidor, por lo tanto. En muchos casos que suceda una cosa u otra dependerá de los receptores a los que se una la hormona, ya que la adrenalina al unirse a los receptores β tiene función estimuladora, mientras que en los α tiene función inhibidora.

Es muy difícil generalizar los efectos de las hormonas, ya que pueden tener varios en una misma hormona.

### Cinéticos

Migración de pigmentos → melatonina

Contracción muscular → adrenalina, oxitocina

Secreción glandular → secretina, gastrina, hormonas hipotalámicas

### Metabólicos

Incluyen cambios en la velocidad y equilibrio de reacciones y concentraciones de componentes celulares.

Balance carbohidratos y proteínas → Tiroxinas, insulina GH, glucagón, glucocorticoides

Balance entre agua y electrolitos → ADH, aldosterona, PTH, calcitonina

### Morfogénicos

Relacionados con el crecimiento y la diferenciación

Crecimiento → GH

Muda → tiroxinas, corticoesteroides

Metamorfosis → Tiroxinas

Maduración gonadal → FSH

Liberación de gametos → LH

Diferenciación sexual → andrógenos y estrógenos

### Conductuales

Cambios de comportamiento (SN) influenciados por hormonas.

Estrógenos, progesterona, andrógenos

Conocemos como bucle corto el proceso por el cual un glándula liberará una hormona que actuará sobre un tejido diana y por retroalimentación negativa se inhibe la secreción de la hormona. Pueden existir también bucles largos en los cuales el tejido diana de la hormona sea una nueva glándula, con lo que se secretará una segunda hormona que actuará, ahora sí, sobre el tejido diana. Se inhibirá la primera hormona por retroalimentación negativa. En este tipo de bucles podemos encontrar más de 2 glándulas. Encontramos ejemplos para ambos tipos fácilmente:

### Bucle largo

El hipotálamo libera la hormona TRH, que va a la glándula tiroidea, provocando que se libere la hormona tiroidea, la TSH. Cuando haya suficiente TSH, se inhibirá la función del hipotálamo.

### *CONTROL CENTRAL ENDOCRINO*

El sistema nervioso y el sistema endocrino se coordinan en el eje hipotálamo – hipofisario. La hipófisis o órgano neurohemal se divide en 2 partes, por un lado la parte anterior o adenohipófisis y por otro la parte posterior o neurohipófisis, que forma parte del eje.

La neurohipófisis almacena y libera dos neurohormonas, la hormona antidiurética y la oxitocina. Estas hormonas son sintetizadas en los cuerpos celulares que componen los núcleos supraóptico y paraventricular, en la porción anterior del hipotálamo. Después de la síntesis, las hormonas se transportan a través del tracto hipotálamo – hipofisario hacia los terminales nerviosos de la neurohipófisis, donde se liberan a los lechos capilares. Este fue el primer sistema de neurosecreción descubierto en los vertebrados.

La hormona antidiurética, conocida también como vasopresina o ADH, y la oxitocina son péptidos que contienen nueve residuos aminoácidos. Ambas son ligeramente efectivas en fomentar las contracciones del tejido muscular liso de las arteriolas y el útero. Sin embargo, en mamíferos, la oxitocina es más conocida como estimulante de las contracciones uterinas durante el parto y de la secreción de la leche en la glándula mamaria; en aves estimula la movilidad del oviducto. La función principal de la ADH es la de favorecer la retención de agua en el riñón.

En el órgano neurohemal podemos encontrar diferentes células. El 35% son células acidófilas, que se tiñen con tintes ácidos. Podemos encontrar en estas células la hormona del crecimiento, o hormona somatotrópica o somatropina. También podemos encontrar la prolactina. El 15% de células son basófilas, ya que se tiñen con tintes básicos. Podemos encontrar las hormonas LH, la hormona folículo estimulante, FSH, la hormona estimulante de tiroides. El 50% de células restantes son cromóforas, ya que no se tiñen. Liberan adrenocorticotropina y MSH, la hormona estimulante de la melanina.

La clasificación de las hormonas más importante es la que se establece según la acción. Por un lado tenemos las hormonas de acción trófica o reguladora, que actúan sobre otras glándulas y provocan la liberación de otras hormonas. Entre estas hormonas hemos de destacar la TSH, LH, FSH, ACTH. Pero también podemos encontrar hormonas que actúan directamente, como pueden ser las GH, la MSH y la CH.

El hipotálamo es capaz de liberar hormonas hipotalámicas, que irán a la adenohipófisis.

# CONTROL ENDOCRINO DEL CRECIMIENTO Y EL DESARROLLO

El crecimiento no consiste únicamente en un crecimiento en longitud del individuo, sino que implica la consecución de todas las funciones de un individuo adulto. La regeneración celular también se podría considerar crecimiento. Consideraremos una serie de etapas:

## Prenatal

Se trata principalmente de los procesos de embriogénesis,... Toda la influencia es materna.

## Postnatal

Va desde el nacimiento hasta la pubertad. Existe una influencia genética, nutritiva y hormonal.

Normalmente el proceso de crecimiento se enlentece hasta un extremo casi inapreciable hacia los 17/18 años, aunque podemos encontrar excepciones.

Existen muchas hormonas implicadas en estos procesos, como pueden ser la GH, la tiroxina, liberada por el tiroides, el cortisol, los esteroides sexuales la insulina o somatomedinas, también conocidas como factores de crecimiento. La hormona más importante es la GH, que es secretada por la adenohipófisis. Es básica en el crecimiento postnatal.

La producción y liberación de la hormona del crecimiento está bajo el control directo de la hormona liberadora de GH, la GRH, y de la hormona inhibidora de GH, la GIH, también conocida como somatostatina. Además la liberación de estas dos hormona está regulada por factores tales como los niveles de glucosa en sangre. Los niveles reducidos de glucosa estimulan la liberación de GH, por provocar la liberación de la GRH. La hormona del crecimiento ejerce efectos metabólicos y en el desarrollo. Muchos de sus diversos efectos metabólicos son opuestos a la insulina. Esta hormona ayuda a conservar los depósitos de glucógeno en el músculo, ya que incrementa la utilización de ácidos grasos. Al contrario que la insulina, la hormona del crecimiento provoca un aumento de los niveles de glucosa en sangre. Tiene, por lo tanto, capacidad para paliar la hipoglucemia, mientras que la insulina combate la hiperglucemia. La GH aumenta la cantidad de glucosa en sangre por 3 mecanismos: estimula la gluconeogénesis a partir de lípidos, bloquea la captación de glucosa por otros tejidos distintos del sistema nervioso y promueve la utilización de los ácidos grasos en lugar de la glucosa. La hormona del crecimiento alcanza su máximo plasmático varias horas después de la comida, cuando los suministros inmediatos de energía han empezado a disminuir. Además, la GH estimula la secreción de insulina, directamente a través de su acción sobre las células beta pancreáticas, e indirectamente al elevar los niveles de glucosa plasmática.

La hormona del crecimiento también estimula la síntesis de ARN y proteínas, lo que puede explicar sus efectos sobre el desarrollo induciendo el crecimiento de los tejidos, en particular de los huesos y del cartilago. El crecimiento provocado por la GH se produce por una proliferación celular, antes que por un aumento del tamaño de las células. Los efectos de la hormona del crecimiento sobre un individuo depende básicamente de su estado: el mamífero neonato es bastante insensible a esta hormona, pero su sensibilidad aumenta a medida que crece.

Diferentes desarreglos en la hormona del crecimiento pueden producir diferentes enfermedades:

**Gigantismo**

Tamaño y estatura excesivos, causados por una hipersecreción de la hormona del crecimiento durante la infancia, antes de la pubertad.

**Acromegalia**

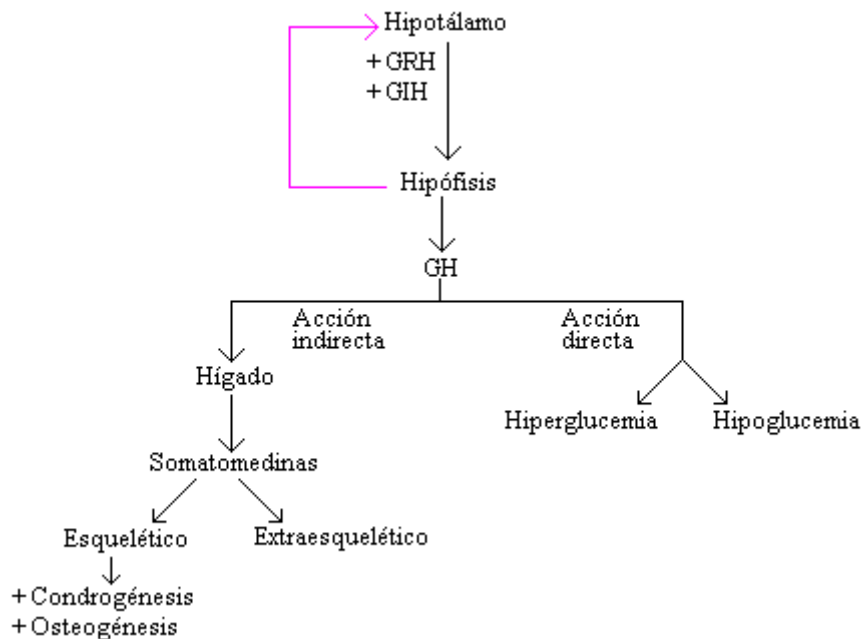
Engrosamiento de los huesos de la cabeza y de las extremidades provocado por una hipersecreción de la hormona del crecimiento al inicio de la madurez.

**Enanismo**

Subdesarrollo anormal del cuerpo causado por la secreción insuficiente de la hormona del crecimiento durante la infancia y la adolescencia.

Las somatomedinas pueden actuar a nivel del intestino, aumentando la absorción de calcio. Pueden favorecer el aumento de células en otros tejidos también.

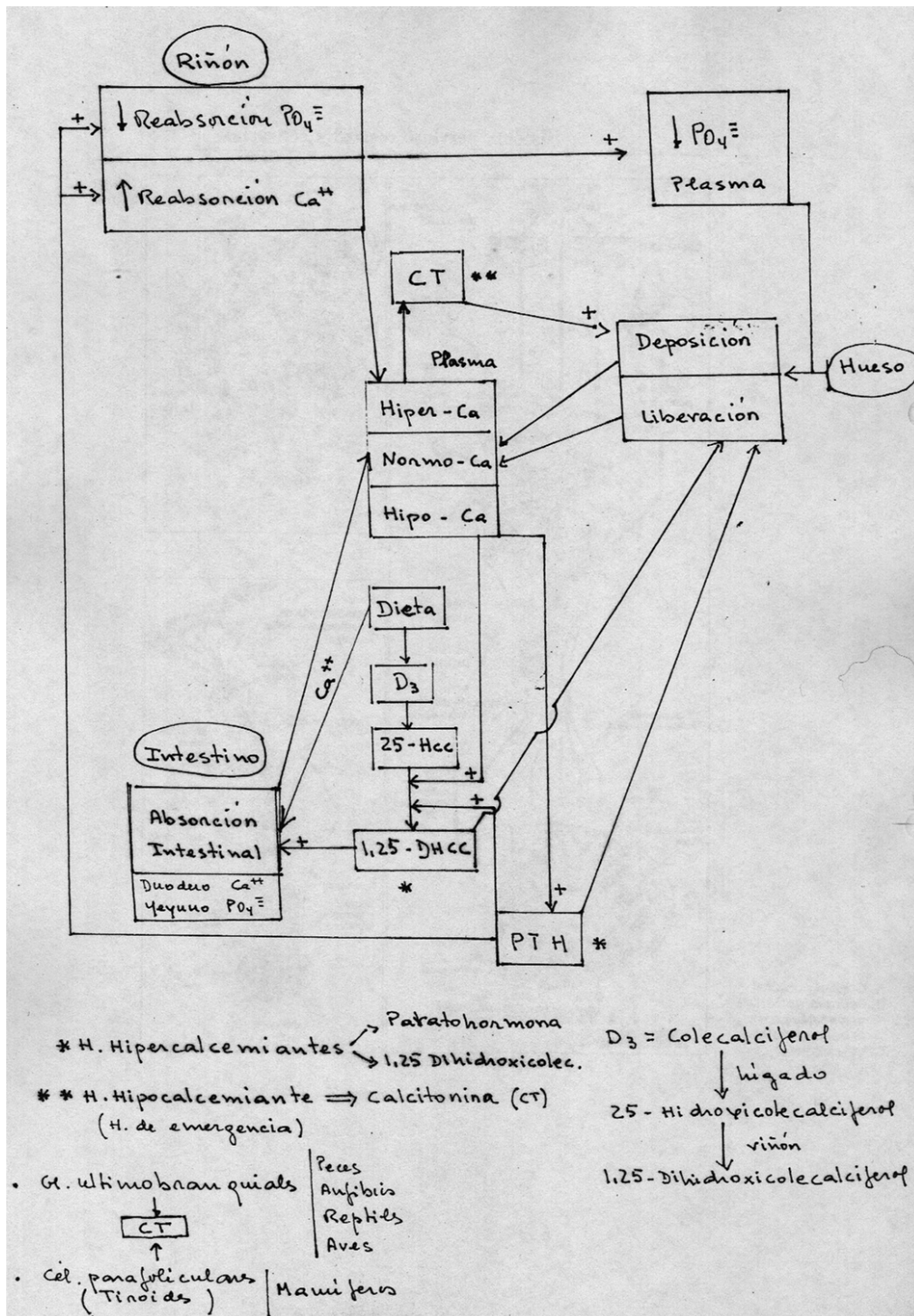
En caso de que se produzca un aumento de la concentración de la glucosa en sangre, actuará la insulina, usía función es la de disminuir esa concentración. Tiene efectos antagónicos con la GH y el glucagón. La insulina es secretada por las célula beta de los islotes de Langerhans pancreáticos. La glucosa sanguínea elevada actúa como primer estímulo para que las células beta segreguen insulina. La liberación de insulina también es estimulada por el glucagón, la GH, el péptido gástrico inhibidor, la adrenalina y niveles altos de algunos aminoácidos. La insulina tiene dos funciones muy importantes, que son incrementar la tasa de captación de glucosa hacia el interior de las células del hígado, músculo y tejido adiposo, y estimular la gluconeogénesis. En el metabolismo lipídico, la insulina estimula la lipogénesis en el hígado y tejido adiposo. En el metabolismo proteico estimula la captación de aminoácidos en el hígado y en los músculos y la incorporación de los mismos a las proteínas.



Las hormonas tiroideas serán esenciales en las primeras etapas de gestación. Estimulan la síntesis de GH. El hipotiroidismo implicará por lo tanto baja actividad de las tiroides, lo que conlleva una baja actividad e la GH. La hormonas sexuales son también muy importantes en el desarrollo. Los estrógenos y los andrógenos aumentan la sensibilidad de la GH, mientras que la progesterona la disminuye.

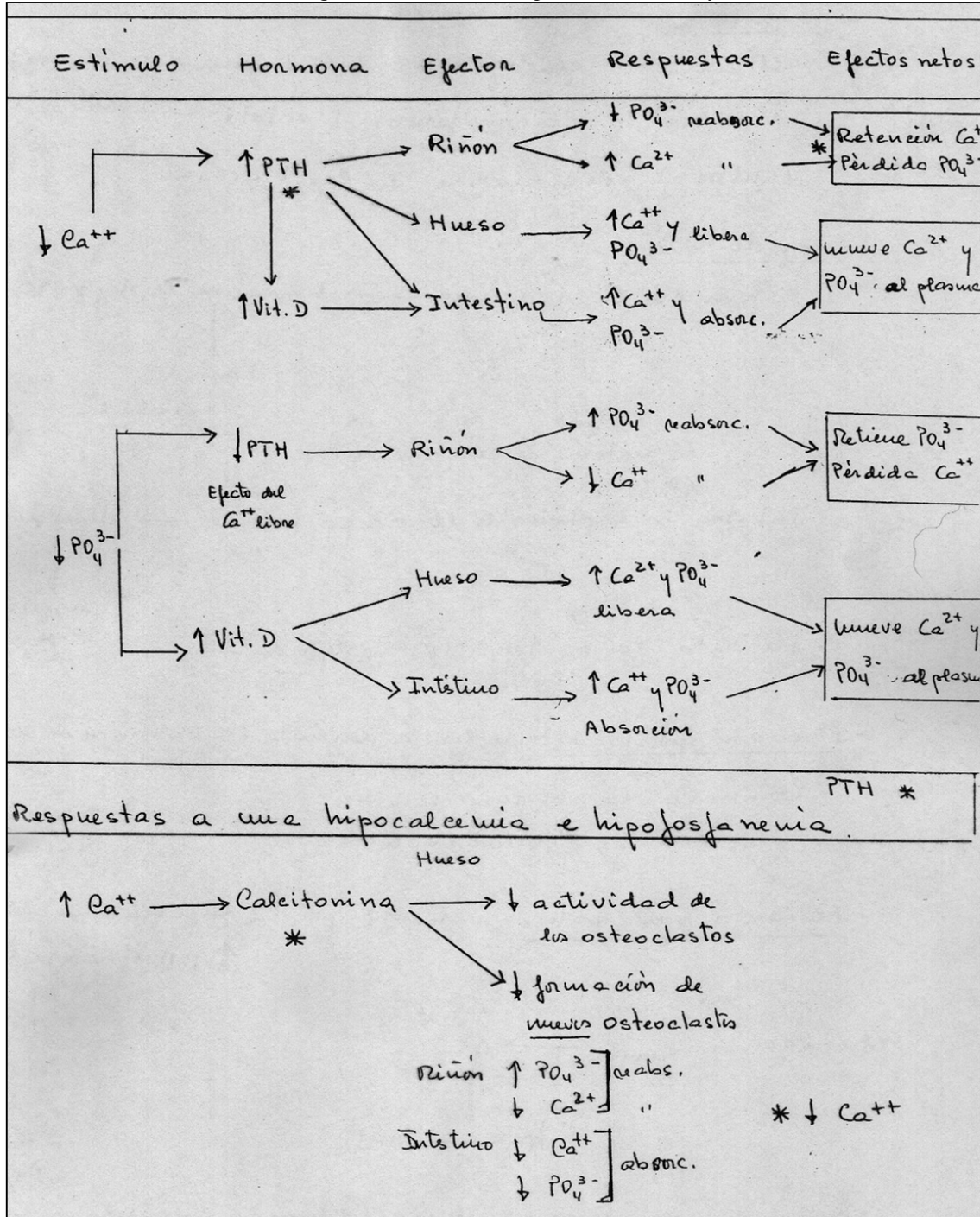
Un aumento de los corticoides implicará la inhibición de la secreción o de la respuesta de GH.

La hormona paratiroidea, también conocida como paratohormona (PTH), es secretada por las glándulas paratiroideas en respuesta a una caída en los niveles de Calcio en plasma. Actúa para incrementar los niveles de Ca en sangre, facilitando la movilización del ión del hueso, incrementando la captación del ión de la orina formada en los túbulos renales, aumentando la excreción renal de fosfatos y favoreciendo la absorción intestinal de calcio. La PTH actúa en conjunción con el calcitriol, un compuesto esteroideo producido a partir de la vitamina D. Sus efectos son similares.





La calcitonina es secretada por las células parafoliculares o células C, de la glándula tiroidea en respuesta a niveles elevados de calcio plasmático. Suprime rápidamente la pérdida de calcio de los huesos, al contrarrestar los efectos de la PTH. Aunque la PTH y la calcitonina tienen efectos contrapuestos sobre los huesos, no existe retroalimentación entre ellas. Sin embargo, cada hormona ejerce retroalimentación negativa sobre su propia secreción. La dominancia de la calcitonina previene la hipercalcemia y la disolución masiva del esqueleto. El esqueleto actúa como un reservorio de  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{PO}_4^{3-}$ . Los niveles de estos iones se mantienen estables gracias a las acciones opuestas de la PTH y de la calcitonina.





## CONTROL ENDOCRINO DEL METABOLISMO

Una de las estructuras más importantes vinculadas a este control endocrino es el páncreas. Se ha de tener en cuenta que el páncreas tiene una parte endocrina y otra exocrina. También intervienen en estos procesos de control los glucocorticoides, las catecolaminas, el tiroideo y los esteroides, concretamente el cortisol.

La actividad endocrina del páncreas está ubicada en los islotes de Langerhans, situados en la cola del páncreas, en la parte más estrecha de este órgano. Los islotes de Langerhans tienen diferentes células, que pueden estar en el tracto intestinal de otras especies.

Células  $\alpha$  Liberan glucagón

Células  $\beta$  Liberan insulina

Células  $\gamma$  Liberan GH

También podemos encontrar el polipéptido pancreático, secretado por un tipo de células paracrinas, que pueden inhibir la función de otras hormonas. También existen otras hormonas, las hormonas gastropancreáticas, como la gastrina y otras, como la GIP. En invertebrados no encontramos estructuras semejantes al páncreas. Algunos vertebrados inferiores pueden tener células  $\beta$  y  $\gamma$ , que pueden liberar insulina, diferente de la de los vertebrados. En todos los vertebrados encontramos ya páncreas.

### *INSULINA*

Se sintetiza como pre – proinsulina. Está formada por 2 cadenas, la cadena A de 21 AA y la cadena B de 30 AA. Se trata de un péptido no funcional en este momento. Las dos cadenas están unidas por puentes disulfuro. La secreción de insulina es continua, pero la cantidad secretada variará en función de distintos factores, como variables hormonales, señales nerviosas, drogas,... Pero el principal estímulo para la liberación de insulina es la concentración de glucosa en sangre. Determinados aminoácidos, como la arginina, la lisina, la fenilalanina, pueden estimular también la liberación de insulina. En el ser humano, los ácidos grasos de cadena corta también pueden estimular la liberación de insulina. El nervio vago puede controlar la liberación de insulina. Podemos ver los efectos de la insulina en el tema anterior.

### *GLUCAGÓN*

Es secretado por las células  $\alpha$  de los islotes pancreáticos en respuesta a hipoglucemias. Esta hormona tiene los efectos opuestos a la insulina, estimulando la gluconeogénesis hepática. También estimula la lipólisis, suministrando lípidos para la gluconeogénesis. Las acciones antagónicas de insulina y glucagón son básicas para mantener un nivel de glucosa en sangre apropiado, de manera que la glucosa sea asequible para todos los tejidos.

### *GLUCOCORTICOIDES*

Son liberados por las glándulas suprarrenales. La glándula adrenal, situada por encima del riñón, está compuesta en realidad por dos tejidos glandulares funcional y embriológicamente no relacionados. Está dividida en una corteza exterior, derivada de tejido no nervioso, y la médula interior, derivada de la cresta nerviosa. La médula adrenal sintetiza y secreta las catecolaminas adrenalina y noradrenalina, que pueden unirse a adrenorreceptores  $\alpha$  y  $\beta$ . La adrenalina y la noradrenalina no son equivalentes, si bien pueden producir los mismos efectos. La adrenalina puede provocar taquicardias, es decir, aumentos de la frecuencia cardíaca, mientras que la noradrenalina provocará vasoconstricción. Finalmente en ambos casos se aumentará la presión sanguínea. Los glucocorticoides son producidos por la corteza adrenal.

Diversas hormonas adrenocorticales pueden tener actividad glucocorticoide, incluyendo el cortisol, la cortisona y la corticosterona. De éstas, el cortisol es la más importante en el hombre. El nivel basal de secreción de glucocorticoides está regulado vía retroalimentación negativa de las propias hormonas sobre las neuronas secretoras de CRH del hipotálamo y las células secretoras de ACTH de la adenohipófisis. El nivel de secreción está sometido también a un ritmo diario, resultado de una variación cíclica en la secreción de CRH, que parece estar controlada por un reloj endógeno. Los niveles alcanzan valores máximos en las primeras horas de la mañana, antes de despertar. Esto es adaptativamente útil, debido a las acciones de movilización de energía de estas hormonas. La corteza adrenal puede ser estimulada para secretar estas hormonas en respuesta a ciertas situaciones de estrés, entre ellas el ayuno. El estrés, actuando a través del sistema nervioso, provoca una elevación de la ACTH, y de ahí la estimulación de la corteza adrenal.

Los glucocorticoides actúan sobre el hígado, incrementando la síntesis de los enzimas que promueven la gluconeogénesis. Una parte de la glucosa sintetizada podrá ser almacenada en forma de glucógeno en el hígado o en el músculo. Sin embargo, la mayor parte de esta glucosa sintetizada se libera a la circulación, causando un incremento en los niveles de glucosa sanguínea, pero los glucocorticoides también reducen al captación de glucosa por tejidos periféricos. Al mismo tiempo, la captación de aminoácidos por los tejidos musculares está disminuida por los glucocorticoides, y éstos son liberados desde las células musculares. Este vertido incrementa la cantidad de aminoácidos utilizables en el hígado para la desaminación y la conversión en glucosa, bajo la estimulación de los glucocorticoides. Este mecanismo es especialmente útil en el ayuno, donde al final se tenderá a una degradación de las proteínas para mantener la cantidad de glucosa en sangre adecuada y la producción energética en tejidos críticos, como el cerebro. Los glucocorticoides también estimulan la movilización de ácidos grasos desde los depósitos del tejido adiposo. Estos pueden ser utilizados como sustratos para la gluconeogénesis en el hígado, o bien ser metabolizados directamente en el músculo para suministrar energía para la contracción. Todas estas acciones incrementan la accesibilidad de energía rápida para el músculo y el tejido nervioso. Los glucocorticoides tienen muchas otras acciones como la estimulación de la secreción gástrica y la inhibición de la respuesta inmune.

### *HORMONAS TIROIDEAS*

Los folículos del tejido tiroideo son estimulados por la TSH para sintetizar y liberar las dos principales hormonas tiroideas: 3,5,3' – triyodotironina (T3) y la tiroxina (T4), a partir de dos precursores de tirosina yodados. La secreción de las hormonas tiroideas está regulada por retroalimentación negativa de estas hormonas sobre las neuronas hipotalámicas que secretan la hormona liberadora de TSH, la TRH, y sobre las células secretoras de TSH de la adenohipófisis. Superpuesta a esta regulación está la estimulación del hipotálamo por estrés, de manera que un descenso de la temperatura cutánea, por ejemplo, estimulará la secreción de TRH hipotalámica.

Las hormonas tiroideas actúan sobre el hígado, riñón, corazón, sistema nervioso y músculo esquelético, sensibilizando estos tejidos a la adrenalina y estimulando la respiración celular, el consumo de oxígeno y la tasa metabólica. La aceleración del metabolismo conduce a un incremento de la producción de calor. Esto tiene importancia en la termorregulación de muchos grupos de vertebrados.

Las hormonas tiroideas también afectan significativamente al desarrollo y maduración de varios grupos de mamíferos, entre ellos el hombre. Los efectos de las hormonas tiroideas sobre el desarrollo sólo tienen lugar en presencia de GH, y viceversa. Las acciones sinérgicas de la hormona del crecimiento y de las hormonas tiroideas favorecen la síntesis proteica durante el desarrollo. Durante las primeras etapas del desarrollo de peces, aves y mamíferos, el hipotiroidismo resultante de una falta de yodo en la dieta desemboca en una deficiencia, denominada cretinismo en el hombre, en la que el desarrollo somático, nervioso y sexual están gravemente retrasados, la tasa metabólica se reduce a la mitad y la resistencia a las infecciones está disminuida. La producción inadecuada de hormonas tiroideas conduce a una producción excesiva de TSH, debido a una disminución de la retroalimentación negativa sobre el hipotálamo y la adenohipófisis. La sobreestimulación resultante de la glándula tiroidea provoca una hipertrofia de la glándula, conocida como bocio. El aumento del nivel de yodo en la dieta incrementa la producción de hormonas tiroideas, de manera que se establece un control por retroalimentación normal sobre la producción de TSH. La incidencia de ambas enfermedades se ha reducido en poblaciones donde la sal de mesa es yodada y no se depende de la ingestión de otros alimentos donde el yodo está sólo en cantidades inapreciables.

Las hormonas tiroideas, al igual que las esteroideas son liposolubles, por lo que se unen a receptores situados en el citosol, de manera que actuarán regulando la expresión de genes y la subsiguiente traducción a proteínas. De manera que serán procesos lentos hasta que se aprecie el efecto de la hormona.

## CONTROL ENDOCRINO DE LA REPRODUCCIÓN

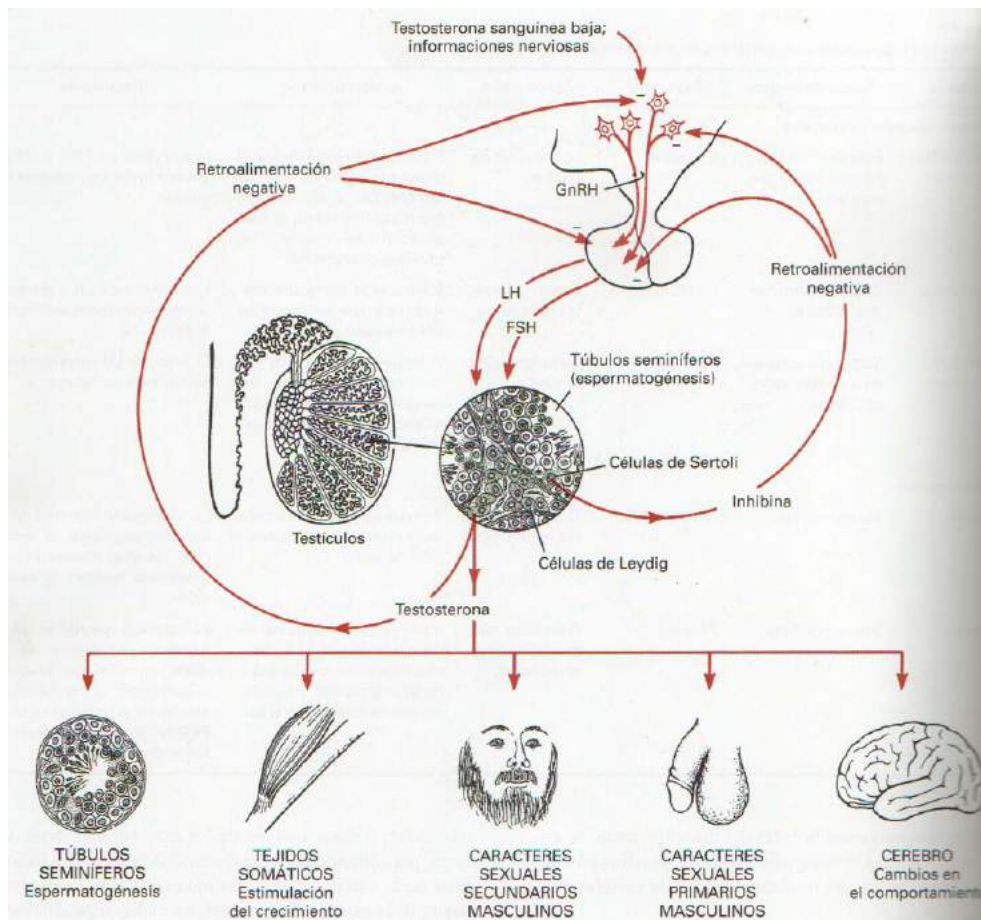
Diversas hormonas esteroideas de los vertebrados, que afectan a la reproducción, como son los estrógenos, los andrógenos y la progesterona, se producen en las gónadas (ovario y testículo) o bien en la corteza adrenal de ambos sexos a partir del colesterol. El colesterol se convierte primero en progesterona, la cual es transformada después en andrógenos, como pueden ser la androstenediona y la testosterona. Estos pueden ser convertidos en estrógenos, de los cuales el 17-β estradiol es el más potente. Las hormonas sexuales, al igual que otras hormonas esteroideas, se unen a receptores intracelulares y modifican la expresión de determinados genes. Además de las hormonas sexuales, dos hormonas peptídicas producidas por la hipófisis intervienen en el parto y la lactancia.

La producción y secreción de las hormonas sexuales en los machos y en las hembras está promovida por la hormona folículo estimulante, la FSH, y por la hormona luteinizante, la LH, que son sintetizadas en la adenohipófisis. Estas hormonas tróficas son liberadas en respuesta a la hormona liberadora de gonadotropinas hipotalámica, la GnRH. Las hormonas sexuales esteroideas ejercen retroalimentación negativa sobre las neuronas liberadoras de GnRH en el hipotálamo, y sobre las células endocrinas de la adenohipófisis que liberan FSH y LH.

### HORMONAS ESTEROIDEAS SEXUALES EN LOS MACHOS

Los órganos reproductores masculinos se componen básicamente de testículos, situados en el escroto, que los mantiene en una temperatura inferior al resto de órganos. Los espermatozoides pasarán por el epidídimo, donde madurarán y adquirirán buena parte de su capacidad de fecundación, si bien no estarán capacitados aún. El aparato reproductor se compone también de la vesícula seminal, así como de la uretra, que sintetizarán productos que acompañarán a los espermatozoides en el eyaculado. Finalmente, el conducto seminal acaba en el pene. En los túbulos seminíferos encontramos dos tipos básicos de células, las células germinativas y las células de Sertoli. Se conoce como espermatogénesis el proceso de formación de los espermatozoides en el testículo. La vida media del espermatozoide es corta, de entre 1 y 3 días.

Los



túbulos seminíferos de los testículos de los mamíferos están revestidos por células germinales y células de Sertoli. La unión de la FSH a las células de Sertoli estimula la espermatogénesis en las células germinales tras la maduración sexual, ya sea continua o estacionalmente, dependiendo de las especies. Las células de Sertoli dan soporte al desarrollo del esperma y son responsables de la síntesis de una proteína fijadora de andrógenos, la ABP, y de la inhibina. Las células intersticiales, denominadas células de Leydig, que están situadas entre los túbulos seminíferos producen y secretan hormonas sexuales, particularmente testosterona. La propia testosterona y la inhibina proporcionan una retroalimentación inhibitoria sobre los centros hipotalámicos que controla la producción de GnRH y, por lo tanto, disminuyen la liberación de las gonadotropina FSH y LH por la adenohipofisis.

Los estrógenos y los andrógenos son importantes para ambos sexos en diversos aspectos del crecimiento, desarrollo y diferenciación morfológica, así como en el desarrollo y regulación del comportamiento y de los ciclos sexuales y reproductores. Sin embargo, los andrógenos predominan en los machos y los estrógenos en las hembras. Los andrógenos disparan el desarrollo de los caracteres sexuales primarios en los machos en el embrión, como pueden ser el pene, conducto deferente, vesículas seminales, glándula prostática y epidídimo; y también los caracteres sexuales secundarios, como pueden ser la melena del león, la cresta del gallo o el vello facial, al alcanzar la pubertad. Los andrógenos también contribuyen al crecimiento general y a la síntesis proteica., en particular, la síntesis de proteínas miofibrilares del músculo, como se evidencia por la mayor musculatura del macho en relación a las hembras, en la mayoría de especies de vertebrados.

### Prostaglandinas

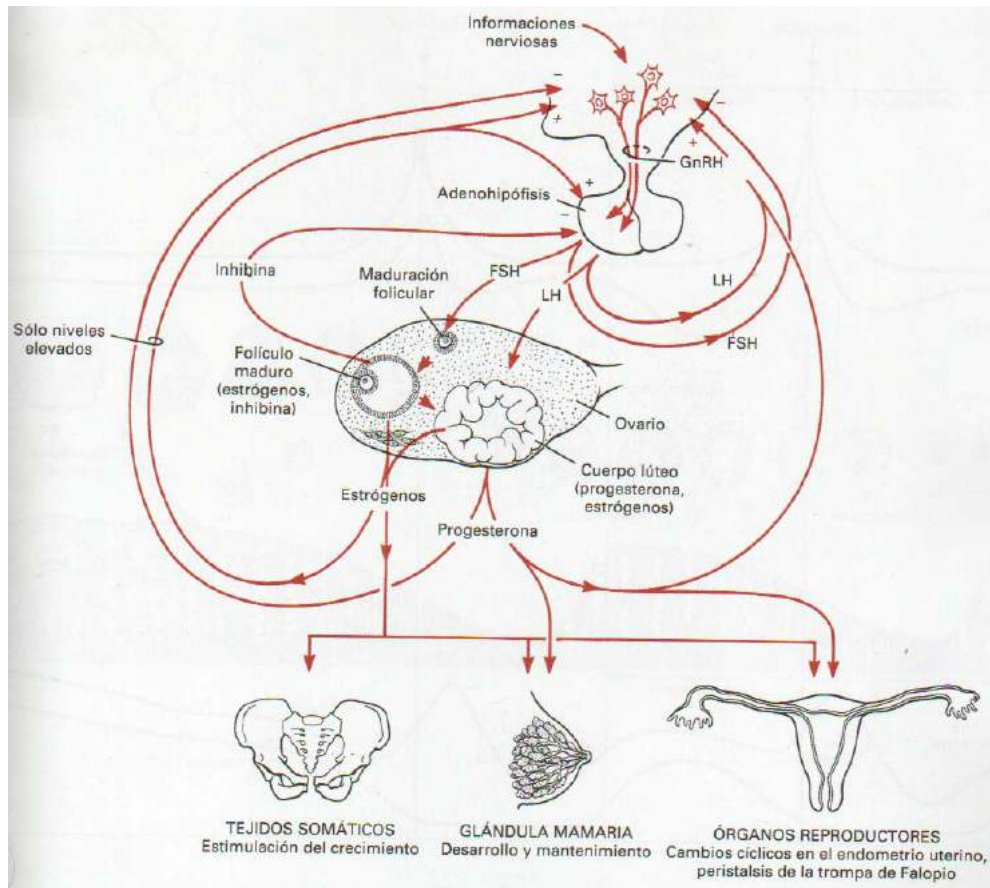
Fueron descubiertas por vez primera en los años 30 en el líquido seminal. Se creyó en principio que se producían en la próstata, a la que deben su nombre. Se ha podido observar, no obstante, que las prostaglandinas del líquido seminal se producen en las vesículas seminales. Son sintetizadas en las membranas a partir del ácido araquidónico. Se han encontrado en prácticamente todos los tejidos de mamíferos, en algunos casos actuando como agentes paracrinos, y en otros casos actuando sobre tejidos diana distantes, como una hormona típica. Se conoce más de 16 tipos de prostaglandinas, que se agrupan en 9 clases, que van de la PGA a la PGI. Algunas de éstas son convertidas en otras prostaglandinas biológicamente activas. Las prostaglandinas están sometidas a una rápida degradación oxidativa, originando productos inactivos en el hígado y los pulmones.

Las numerosas prostaglandinas tienen acciones diferentes en los diferentes tejidos, lo que hace difícil hacer generalizaciones en este grupo de hormonas. Aunque son liposolubles, se unen a receptores de la membrana, acoplados a la vía del AMPc. Muchos de sus efectos están relacionados con el músculo liso.

Tejido de origen	Tejido diana	Acción primaria	Regulación
Vesículas seminales, útero, ovarios	Útero, ovarios, trompas de Falopio	Potencia la contracción del músculo liso y posiblemente puede mediar la estimulación de LH para la síntesis de estrógenos y progesterona.	Introducida durante el coito con el semen.
Riñón	Vaso sanguíneos, especialmente en el riñón.	Regula la vasodilatación o la vasoconstricción.	La angiotensina II la adrenalina incrementadas estimulan la secreción. Inactivada en los pulmones y en el hígado.
Tejido nervioso	Terminales adrenérgicos	Bloquea la adenilato ciclasa sensible a la noradrenalina	Incrementa el nivel de actividad nerviosa.

*HORMONAS ESTEROIDEAS SEXUALES EN LAS HEMBRAS: REGULACIÓN DEL CICLO MENSTRUAL*

Al contrario que los andrógenos, que estimulan la diferenciación prenatal del tracto genital embrionario masculino, los estrógenos no realizan función alguna en el desarrollo inicial del tracto femenino. Si estimulan del desarrollo posterior de los caracteres sexuales primarios, como el útero, el ovario y la vagina. Los estrógenos también son responsables de los caracteres sexuales secundarios como el pecho y la regulación de los ciclos reproductores.



En las hembras de los mamíferos, el ciclo menstrual se compone de la fase folicular y la fase lútea. La fase folicular empieza con la FSH, que estimula el desarrollo de 15 – 20 folículos ováricos, cavidades llenas de líquido englobadas por un saco membranoso de varias capas de células, incluyendo la teca interna y la granulosa ovárica. La LH estimula la teca interna para sintetizar y secretar estrógenos. La FSH estimula la producción de un enzima que convierte los andrógenos en estrógenos en la granulosa ovárica, derivando en un incremento sustancial de los niveles de estrógenos. A elevadas concentraciones de estrógenos, características del período anterior a la ovulación, los estrógenos activan el hipotálamo y la adenohipófisis para producir una oleada en la secreción de FSH y LH, un ejemplo de retroalimentación positiva. Esta FSH acelera la maduración de los folículos en desarrollo, de manera que un folículo completará la maduración y, bajo la influencia de la LH, irrumpe sobre la superficie del ovario, liberando el óvulo. El aumento de estrógenos durante la fase folicular también estimula la proliferación del endometrio, el tejido que reviste el útero.

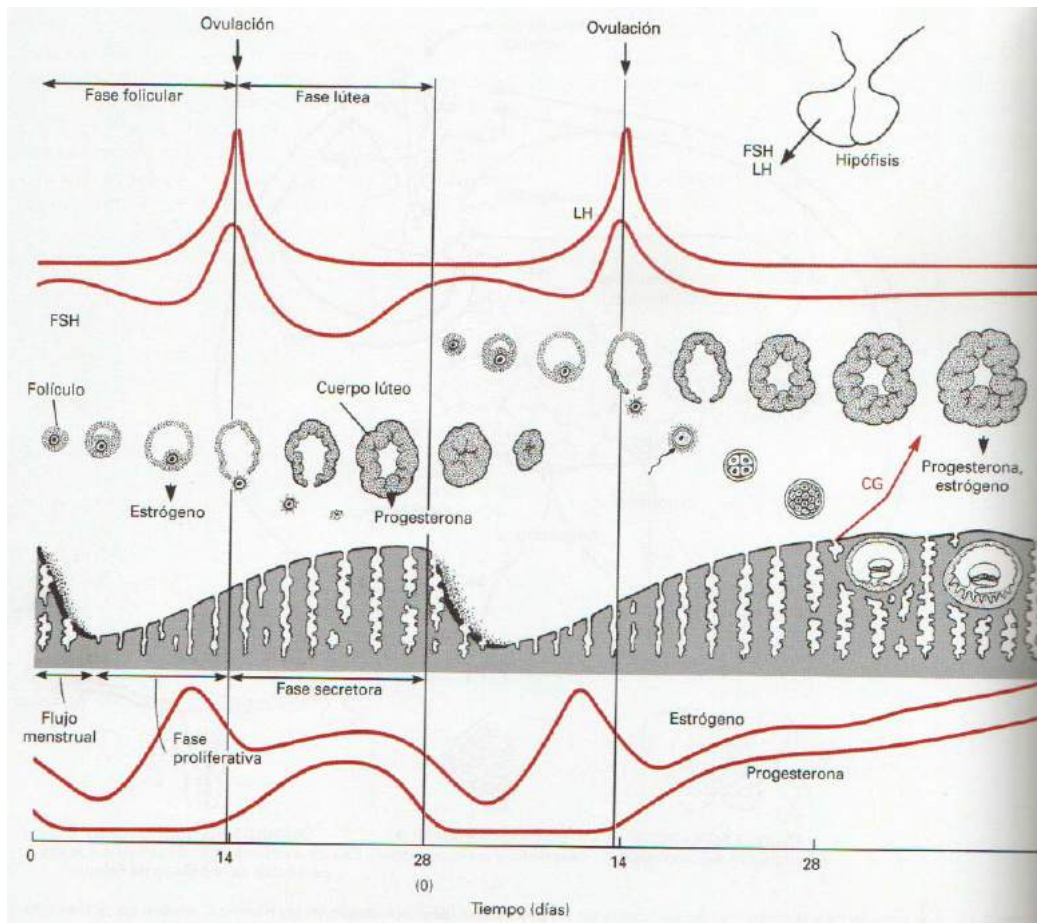
Durante la fase lútea, que empieza con la ovulación, la secreción de estrógenos disminuye y la LH transforma el folículo roto en un tejido endocrino temporal, el cuerpo lúteo. Este secretará estrógenos y progesterona, que ejercen retroalimentación negativa sobre la liberación de GnRH por el hipotálamo, llevando a una disminución de la secreción de FSH y LH. La hormona ovárica inhibina, que se libera junto al óvulo, actúa sobre la adenohipófisis, inhibiendo la secreción de FSH, pero no de LH. La progesterona estimula la secreción del líquido endometrial por el tejido endometrial, preparándolo para la implantación de un óvulo fertilizado. En ausencia de éste, el cuerpo lúteo degenerará pasado un cierto tiempo, 13 – 15 días en la especie humana, mientras que las secreciones de estrógenos y progesterona



subsisten. En el hombre y algunos otros primates, esto precipita el menstuo, o cambio de recubrimiento uterino. Con la reducción de la concentración de estrógeno, progesterona e inhibina, la secreción de FSH y LH por la hipófisis se incrementa de nuevo, iniciándose un nuevo ciclo.

Si el óvulo liberado es fertilizado, y se implanta en el endometrio de un mamífero placentario, la placenta en desarrollo empieza a producir gonadotropina coriónica, o GC. Esta hormona, cuya acción es similar a la LH, induce un posterior crecimiento del cuerpo lúteo activo, de forma que continua la producción de progesterona y estrógenos. La placenta empieza a segregar GC en el primer día de la implantación del óvulo y toma la dirección efectiva de la función gonadotrópica de la hipófisis durante la gestación para mantener el cuerpo lúteo. La FSH y la LH hipofisarias no vuelven a ser secretadas hasta después del parto. En muchos mamíferos, incluyendo el hombre, el cuerpo lúteo continúa creciendo y secreta estrógenos y progesterona hasta que la placenta dirige completamente la producción de estas hormonas, momento en el que degenera. En otros animales, como la rata, la secreción continuada del cuerpo lúteo, estimulada por la prolactina, es esencial para el mantenimiento de la gestación hasta el final.

La duración de las fases folicular y lútea del ciclo reproductivo varía en los distintos tipos de mamíferos. Son prácticamente iguales en los primates, pero en mamíferos no primates la fase lútea es más corta. El número de ciclos por año varía también entre las especies. En la especie humana son aproximadamente 13 ciclos de 28 días.



Durante la gestación, la progesterona y el estrógeno secretados por el cuerpo lúteo o la placenta inician el crecimiento de los tejidos mamarios, preparándolos para la lactancia. La prolactina y el lactógeno placentario también contribuyen a la preparación de las glándulas mamarias para la lactancia, pero la síntesis de leche es inhibida por la progesterona durante la gestación. La retroalimentación negativa del estrógeno y la progesterona sobre el hipotálamo y la adenohipófisis, evitan la liberación de FSH y LH durante la gestación, inhibiendo la ovulación.

### Hormonas implicadas en el parto y la lactancia

Cuando la gestación se acerca a su final, distensión cervical estimula la liberación de oxitocina desde la adenohipófisis. Esta hormona induce las contracciones de la musculatura uterina, proceso crítico para el parto. Ciertas prostaglandinas también pueden estimular las contracciones uterinas en el parto. Después del parto, una disminución de los niveles de progesterona suprime la inhibición de la maquinaria sintetizadora de leche, permitiendo el inicio de la lactancia. La producción de leche está mediada por la prolactina, junto con los glucocorticoides, y la secreción de leche está regulada por la oxitocina. La prolactina y la oxitocina son liberadas durante la succión, como consecuencia de señales nerviosas al hipotálamo procedentes de los pezones.



---

## TASA METABÓLICA Y TEMPERATURA CORPORAL

El metabolismo se puede considerar desde el punto de vista energético. Los diferentes organismos tienen requerimientos alimenticios variados. Se ha de generar constantemente energía, que entra en forma de alimento y se transforma en energía química. El alimento puede tener diferentes componentes.

### Agua

Es radicalmente importante para los animales. Puede llegar a constituir el 95 % o más de algunos tejidos. El agua que se pierde se recupera con la bebida o mediante la ingestión de alimentos.

### Proteína y aminoácidos

Son utilizadas como componentes estructurales de los tejidos y de las enzimas. También pueden ser utilizadas como fuente de energía si son degradadas a aminoácidos. Los aminoácidos que necesita el animal pero que no puede sintetizar por sí mismo se conocen como aminoácidos esenciales.

### Carbohidratos

Los carbohidratos son utilizados principalmente como fuente de energía química inmediata o almacenada. También pueden ser utilizados como intermediarios metabólicos o en grasas. Este proceso también se puede dar en el sentido opuesto.

### Lípidos

Son adecuados para constituir una reserva de energía concentrada. Cada gramo de grasa proporciona más de 2 veces la energía calórica de un gramo de proteína o carbohidratos. Los lípidos son importantes por ser componentes de la membrana celular.

### Ácidos nucleicos

Son necesarios para las células, si bien la mayoría de las células pueden obtenerlos de precursores mucho más sencillos. No es necesaria desde un punto de vista nutritivo.

### Sales inorgánicas

Los tejidos animales necesitan cantidades moderadas de ciertos iones como: Ca, P, K, Na, Mg, S y Cl. También requieren cantidades traza de otros elementos como: Mn, Fe, I, Co, Cu, Zn y Se.

### Vitaminas

Son un grupo de sustancias diversas, sin ninguna relación química, que son necesarias en cantidades pequeñas, para actuar principalmente como cofactores de algunas enzimas. Se conocen mejor las necesidades vitamínicas de los vertebrados superiores, pero las de los inferiores se desconocen, así como de los invertebrados.

El término metabolismo engloba la suma de todas las reacciones que ocurren en un organismo. Debido a que muchas reacciones químicas implican un aumento de la temperatura se relaciona el término metabolismo con el concepto de temperatura corporal. Medir por lo tanto la cantidad de calor emitido es una técnica rápida que se ha usado para medir el metabolismo. Cuanto más calor se emita, mayor será el metabolismo. Esta técnica es poco utilizada actualmente, ya que pese a ser un método directo tiene algunos problemas técnicos. Se usan otros parámetros, como puede ser el consumo de oxígeno. La catabolización de los alimentos se puede entender como una combustión lenta, que implica gasto de oxígeno.

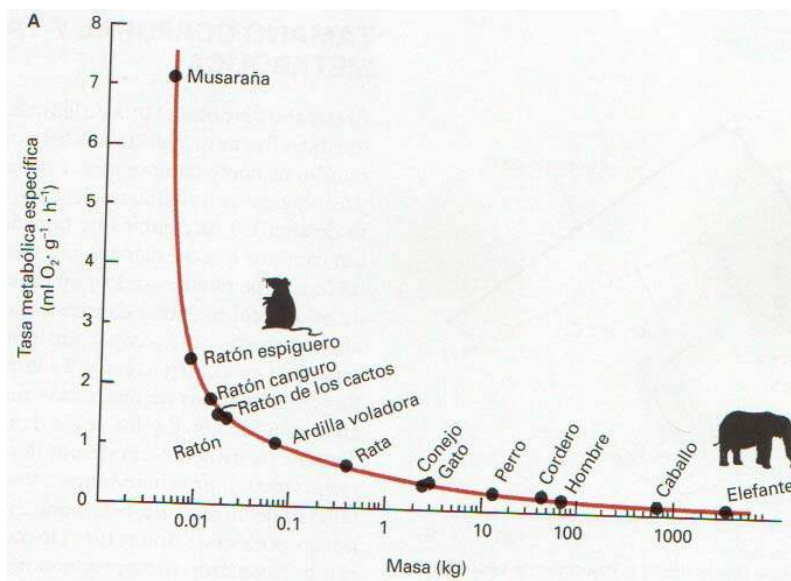
En esta tabla podemos apreciar los valores que se obtienen de la combustión de los 3 principios inmediatos de los alimentos:

Principio inmediato	Calor producido fuera del cuerpo	Calor producido en el animal	Producción de calor / cm <sup>3</sup> O <sub>2</sub>	Cal / cm <sup>3</sup> CO <sub>2</sub> liberado	Cociente respiratorio
1mg Carbohidratos	4,1 cal / mg CH	4,1 cal / mg CH	5,05 cal / cm <sup>3</sup> O <sub>2</sub>	5,05 cal / cm <sup>3</sup> CO <sub>2</sub>	1
1mg Lípidos	9,3 cal / mg L	9,3 cal / mg L	4,74 cal / cm <sup>3</sup> O <sub>2</sub>	6,67 cal / cm <sup>3</sup> CO <sub>2</sub>	0,703
1mg Proteínas	5,3 cal / mg P	4,2 cal / mg P	4,46 cal / cm <sup>3</sup> O <sub>2</sub>	5,57 cal / cm <sup>3</sup> CO <sub>2</sub>	0,802

El calor producido por el animal en las proteínas es inferior al que se produce fuera de él, porque no lo lleva hasta el producto final, que sería el amoníaco, sino que se queda en otros productos, ya que el amoníaco es tóxico para la célula. Normalmente no se emplea la liberación de dióxido de carbono, ya que puede verse tamponado en la sangre, con lo que la medición no sería exacta. El cociente respiratorio es la relación entre el dióxido de carbono liberado y el oxígeno consumido. Da una idea aproximada de la composición de la ingestión.

Se define como **tasa metabólica basal** (TMB) a la tasa estable del metabolismo energético medida en mamíferos y aves en condiciones de mínimo estrés ambiental y fisiológico, es decir, en reposo y sin estrés de temperatura, y después de que el ayuno detenga temporalmente los procesos absorbentes y digestivos. La temperatura ambiental afecta a la temperatura de casi todos los animales. Dado que la tasa metabólica varía con la temperatura corporal, es necesario medir el equivalente de la tasa metabólica basal a una temperatura específica y controlada, en la que el animal no gaste energía específica en calentarse o enfriarse. Por esta razón, se define la **tasa metabólica estándar** (TME) como el metabolismo de un animal en reposo y ayunas, *a una temperatura dada*. La TME de algunos ectotermos puede depender de su historia de temperatura previa, debido a la compensación metabólica o aclimatación térmica. Estas dos medidas dan poca información de los costes metabólicos de las actividades desarrolladas por los animales, porque las condiciones que se miden distan mucho de las normales. El término que mejor describe la tasa metabólica de un animal en su estado natural es el que se conoce como **tasa metabólica de campo** (TMdC), que es la tasa promedio de utilización de energía al realizar el animal sus actividades normales, que pueden abarcar desde la inactividad completa durante los períodos de reposo, hasta ejercicios máximos.

Al rango de tasas metabólicas de las que es capaz un animal, se le conoce como **alcance metabólico aerobio**, definido como la relación entre la máxima tasa sostenible y la TMB (o TME) determinada en condiciones controladas de reposo. Este número adimensional indica el aumento máximo en el gasto de energía de la que es capaz un animal, por encima de lo que consume en condiciones de reposo. Frecuentemente la tasa metabólica se incrementa unas 10 – 15 veces en los períodos de actividad. En estas mediciones no se tienen en cuenta los procesos de metabolismo anaerobio.



Se ha observado que cambios en la masa corporal pueden tener grandes efectos en la tasa metabólica de un animal. Los animales pequeños han de respirar a una tasa superior por unidad de peso a la de los animales grandes. Esto es debido a que los animales pequeños tienen mayor superficie por unidad de masa que los animales grandes, lo que provoca que necesiten tasas metabólicas superiores.

Animal	Consumo de O <sub>2</sub>
Musaraña: 4,5 g	7,4
Rata 200 g	0,87
Hombre 70 Kg	0,21
Elefante 3800 Kg	0,07

El elefante tiene un metabolismo por grana unas 100 veces inferior al de la musaraña. Se puede predecir aproximadamente el metabolismo del animal conociendo su peso.  $Met = aM^b$ ; a: cte. y  $b < 1$ .

Para desplazarse, la mayoría de los animales requieren emplear un metabolismo muy elevado. Cuanto mayor es la velocidad, mayor será el metabolismo. En las aves, el vuelo a baja velocidad les puede costar más, metabólicamente, que una de velocidad mayor.

## REGULACIÓN DE LA TEMPERATURA CORPORAL

La mayor parte de los animales tienen su temperatura corporal entre los 0 y los 40 grados. Desde el punto de vista térmico podemos clasificar los animales:

### Homeotermos

Suelen tener una temperatura más o menos constante, superior a la del medio que los rodea.

### Poiquilotermos

No presentan una temperatura constante, sino que su temperatura depende del medio.

Aunque actualmente se emplean otras definiciones

### Endotermos

Suelen asociarse a la definición de homeotermos. Presentan un metabolismo mayor, con una mayor producción de calor y su temperatura interna deriva de esta producción.

### Ectotermos

Se asocian con los poiquilotermos. Tienen un metabolismo muy bajo, con lo que producen poco calor, lo que implica que su temperatura dependa del medio.

Encontramos un grupo intermedio, que pueden ser los heterotermos, de los que consideramos dos tipos:

### Heterotermos regionales

Mantienen tan solo una parte del cuerpo con una temperatura constante, mientras que otra parte del cuerpo será dependiente del ambiente. Un ejemplo de esto lo tenemos en muchos animales árticos.

### Heterotermos temporales

En ciertas épocas o períodos del año se comportan como animales endotermos, mientras que en otras será ectotermos. Muchos animales hibernantes entran dentro de esta clasificación.

Los intercambios entre el animal y el medio se basan en 4 leyes físicas.

### Intercambio por conducción

Si hay dos objetos o medios a temperaturas diferentes, que entran en contacto, habrá una transmisión térmica desde el más caliente hacia el más frío. Influyen en este caso las capacidades del medio, ya que pueden tener capacidades conductoras o aislantes. El medio acuático es más conductor que el aéreo, que es más aislante.

### Intercambio por convección

Se da cuando el medio que rodea un objeto está en movimiento, lo que implica que se renueva el medio cercano al organismo.

### Intercambio por radiación

Todo objeto con una temperatura por encima del 0 absoluto emitirá radiación térmica.

### Intercambio por evaporación de H<sub>2</sub>O

Se trata de un mecanismo que poseen muchos animales para ceder calor al medio. No se da nunca en medio acuático, por razones obvias. Se puede dar mediante la respiración, cutáneamente, por transpiración,....

Según el medio en que viva el animal se darán unos u otros procesos. En el medio acuático es más importante la conducción y la convección.

La temperatura corporal de los animales ectotermos varía con el ambiente, lo que determina que cualquier medición fisiológica que hagamos en estos animales se verá influida por la temperatura a la que lo hagamos.

Denominamos exposición aguda a la exposición de un animal a un cambio repentino de temperatura, mientras que una exposición crónica permitirá al animal adaptarse a la nueva temperatura poco a poco. Muchos animales ectotermos pueden aguantar temperaturas inferiores a los 0 grados, por lo que tienen mecanismos para evitar la congelación. El problema de la congelación es que implica un efecto mecánico de destrucción de tejidos. También puede causar una deshidratación de las células, es decir, que los solutos alcancen concentraciones excesivas, debido a la salida de agua de la célula. Algunos animales solucionan estos problemas teniendo agua ligada, es decir, agua que no puede ser extraída de la célula. En procesos de congelación, esta agua será retenida, por lo que la concentración de solutos no aumentará tanto. Para que aumentase la temperatura debería bajar más para congelar el agua.

## HOMEOTERMIA Y HETEROTERMIA

Para que se pueda mantener un equilibrio en la temperatura de un animal ha de haber un equilibrio entre los procesos de termogénesis y de termolisis.

### *TERMOGÉNESIS*

Se trata de un fenómeno inherente a los animales. Depende del tamaño del animal. Es muy similar entre animales de tamaño similar de ambientes diferentes. Será en los procesos de termolisis donde veremos diferencias entre esos animales.

Existe un tejido, el tejido adiposo pardo o marrón, que tiene capacidad calorífica elevada. Es característica de animales de climas fríos. No se encuentra en todos los organismos. Se asocia principalmente a los animales hibernantes. Se diferencia del tejido adiposo blanco en que es mucho más termogénico y es más oscuro, de un color rojizo, ya que el TAM está mucho más irrigado, teniendo citocromos, hemoglobinas,... en general una composición más rica que el TAB. Las células son más pequeñas, pero producen poco ATP y sí mucho calor, al revés que el TAB.

### *TERMOLISIS*

Donde encontramos más diferencias es en la termolisis de animales de masa similar entre el trópico y el ártico. La termolisis son los diferentes procesos que provocan que una determinada cantidad de calor producida por el animal puede perderse y pasar al ambiente debido al gradiente de temperaturas entre éste y el animal. En determinadas circunstancias será necesario paliar o favorecer la termolisis mediante diferentes técnicas. El animal puede modificar su comportamiento con este fin. Animales en climas muy cálidos puede alterar su conducta y pasar a tener hábitos nocturnos para favorecer la termolisis. Este caso no es habitual, ya que lo más normal es que haya que evitar la pérdida de calor, no la ganancia. No obstante puede ocurrir que la termolisis no sea suficiente para mantener el equilibrio, por lo que el animal tendrá diferentes métodos para favorecerla. Por un lado tenemos los procesos de jadeo, que permiten al animal ventilar la zona traqueal, bucal,... esto permite generar una pérdida de agua y una pérdida de calor con ella. También intervienen en estos procesos las glándulas sudoríparas, que actúan como en el caso anterior favoreciendo una pérdida de agua, con la evaporación de la cual se perderá calorías glándulas sudoríparas no las podemos encontrar en mamíferos marinos. Un último sistema es la transpiración del resto del cuerpo. Otras técnicas que emplean algunos animales son las de alterar la cantidad de sangre que circula por sus vasos. Mediante vasoconstricción o vasodilatación pueden alterar la cantidad de sangre que circular por los vasos, principalmente los más superficiales. Cuando un animal sufre una temperatura baja, la irrigación en la zona periférica disminuye, para evitar la pérdida de calor. A temperaturas altas ocurrirá lo contrario.

Algunos animales han desarrollado adaptaciones características de climas fríos para mantener la termolisis en rangos aceptables. Algunos animales han desarrollado capas de tejidos aislantes para protegerse del frío exterior. Estas capas pueden ser pelaje o otros tejidos similares. Debido a que el agua es una conductora mayor que el aire, muchos animales marinos de climas fríos han desarrollado una capa de TAB subcutáneo que les aísla. En algunos casos podemos tener temperaturas en la superficie de 0° y al llegar al TAB temperaturas de 37°.

Muchos animales que viven en clima fríos han desarrollado hipertermias regionales. Un ejemplo de esto son las aletas de los delfines. Esto es debido a que se trata de zonas muy finas, donde no se podría conseguir una capa aislante sin dificultar la función. Estas extremidades están muy irrigadas, lo que podría implicar una pérdida de calor que podría comprometer la salud del animal, ya que la sangre que volvería al cuerpo sería muy fría. Pero no es así ya que se produce un intercambio contracorriente de la sangre arterial y la venosa. La sangre arterial cede su calor a la sangre venosa fría que vuelve al cuerpo. En caso de que hubiese un exceso de calor, la sangre podría volver por otros vasos, y enfriarse en ellos.

Pese a que la temperatura general de los animales de climas cálidos puede aumentar sin problemas, existen determinadas zonas del organismo donde la temperatura ha de estar en unos límites controlables, como en el cerebro. Para regular la temperatura actúa el termostato hipotalámico, que puede detectar la temperatura en la superficie corporal y en el interior del cuerpo, y actuar en consecuencia para regular la temperatura. Existen diferentes técnicas para realizar esto

#### Hipertermia

- Jadeo
- Sudoración
- Vasodilatación
- Alteraciones en el comportamiento

#### Hipotermia

- Alteraciones en el comportamiento
- Vasoconstricción
- Aumento del tono muscular (escalofríos)
- Activación del TAM
- Actividad hormonal
  - Tiroxina
  - Adrenalina

### *HIBERNACIÓN*

Los animales hibernantes pueden reducir su temperatura corporal, siempre por encima de 0°, unos 5 – 10°, manteniendo todas sus funciones corporales, pero a un ritmo más reducido. Cuando llega un determinado momento se recuperarán. Distinguimos dos tipos de animales hibernantes

#### Hibernación obligada

Se trata de un proceso endógeno, que el animal realizará independientemente de las condiciones ambientales a las que esté sometido. Está determinado genéticamente.

#### Hibernación facultativa

Entrarán en procesos de hibernación cuando las temperaturas ambientales lo exijan, ya que puede haber escasez de nutrientes,....

La gran ventaja que implica la hibernación es que todas las funciones de animal se ven reducidas a niveles muy bajos, permitiendo así un gran ahorro de energía en una época de escasez de alimentos.

### *ESTIVACIÓN*

Se refiere a un aletargamiento que sufren algunos vertebrados e invertebrados en respuesta a temperaturas ambientales elevadas o peligro de deshidratación, o bien ambos. Probablemente este estado sea próximo a la hibernación, aunque las condiciones ambientales sean otras.

### *TORPOR*

Los animales endotermos pequeños, debido a sus elevadas tasas metabólicas, están muy expuestos a ayunar en los períodos de actividad en los que no se alimentan. Algunos entran en un estado de torpor en esos momentos, en los que disminuyen la temperatura y la tasa metabólica. Posteriormente, antes de que el animal empiece su actividad, aumentará su temperatura corporal como resultado de un aumento de su actividad metabólica, especialmente por tiritos, oxidación de la grasa parda o bien ambos a la vez si es un mamífero. El torpor diario lo practican muchas aves terrestres, como el colibrí. También algunos mamíferos pequeños como las musarañas pueden realizar este proceso, pero los mamíferos más grandes tienen demasiada masa como para poder enfriarse rápidamente en los períodos de torpor.

## CIRCULACIÓN

Es necesario un sistema de transporte a lo largo del organismo, para que puede haber una distribución de muchas moléculas. Incluso en protozoos podemos encontrar corrientes que facilitan y agilitan el transporte. Tan solo los animales diblásticos carecen de transporte.

El proceso de circulación se da debido a que existe un corazón que actúa como una bomba que impulsa el líquido. Se da gracias al gradiente de presión que genera la circulación. El flujo sanguíneo es la cantidad de sangre que recorre los vasos. Depende de la velocidad y del área del vaso. Asumiremos que dentro de un vaso sanguíneo siempre encontraremos un flujo laminar de circulación de la sangre. La sangre circulará más rápida en el centro del vaso que en la periferia. Existe una velocidad crítica que determina que el flujo deje de ser laminar y pase a ser turbulento. Esto se da en lugares con curvas en los vasos, o bien justo a la salida del corazón, donde la velocidad será máxima.

El líquido al circular estará sujeto a una resistencia debido a la fricción. Esta resistencia provoca que la presión vaya disminuyendo a medida que se avanza por el vaso. Definiremos la distensibilidad como la relación entre la presión y el volumen del líquido. Los vasos más distensibles podrán distenderse para que pueda caber una mayor cantidad de sangre en su interior. Este es el problema que podemos encontrar en el caso de que se endurezcan las arterias. La viscosidad de la sangre es mayor que la del agua, sobre todo a causa de los eritrocitos que hay en ella, que tienden a circular por la zona más céntrica del vaso, que es la zona más rápida. Tanto la viscosidad como la longitud de los vasos serán invariables, por lo que el flujo sanguíneo dependerá principalmente del radio del vaso. Pequeñas variaciones en el radio darán una gran diferencia en la resistencia.

### *SISTEMAS CIRCULATORIOS*

En los diferentes grupos de animales encontramos varios tipos de sistemas circulatorios.

#### *Sistemas circulatorios abiertos*

Es el sistema más sencillo. Lo encontramos en algunos invertebrados. El líquido acaba en unos espacios en el animal, conocidos como senos o lagunas, que están abiertos. Mientras que en los sistemas cerrados podemos distinguir dos líquidos diferentes, el intersticial y el del vaso, en los sistemas abiertos sólo podemos encontrar la hemolinfa.

Este tipo de sistemas tienen resistencias muy bajas, debido a la casi inexistencia de vasos sanguíneos. Por la misma razón la presión es muy baja. Los corazones tienen estructuras características de cada grupo. Hay animales que no tienen corazón, de manera que el movimiento de la hemolinfa será gracias al movimiento del animal. Hay otros animales que pueden tener diferentes corazones, como uno central y otros secundarios, que pueden estar situados en zonas donde la irrigación es básica, como las alas. Otros animales pueden tener corazones con musculatura extrínseca. En algunos casos se trata únicamente de un vaso, que al moverse el animal se comprimirá expulsando la sangre. En otros casos podemos tener corazones de succión como en algunos crustáceos, en lugar del típico corazón de bombeo.

Se trata de una cámara pericárdica que se llena de sangre. El corazón está dentro, perforado por arteriolas y suspendido por filamentos. Cuando se contrae el corazón la sangre sale por los vasos y al relajarse los filamentos tirarán, por lo que se dilatará y originará un efecto de succión.



## Sistemas circulatorios cerrados

Como ya hemos dicho, podemos distinguir dos tipos de líquidos, el líquido circulante y el líquido intersticial o linfa. Los diferentes conductos se pueden diferenciar entre:

### Arterias

Se llevan la sangre del corazón, para llevarla a otros órganos.

### Capilares

Tienen paredes finas y porosas. Son de escaso tamaño.

### Venas

Devuelven la sangre al corazón desde los otros órganos.

Este tipo de sistemas circulatorios tienen una mayor presión general y los gradientes de presión son también mayores. El volumen de sangre suele ser mucho menor que el de la hemolinfa, comparativamente.

Se han desarrollado dos cámaras diferenciadas. Por un lado las auriculares, con una pared fina, con capacidad de distendirse para poder albergar una mayor cantidad de sangre y otra, la ventricular, con pared doble, que puede impulsar a la sangre a mucha presión. La cámara auricular tiene 2 efectos básicos. Amortigua la presión y amortigua el flujo. Durante el proceso de sístole la sangre es expulsada, lo que implica que la presión será máxima, lo que se amortiguará gracias a la elasticidad de las arterias. Esto permite que se mantenga un flujo continuo. En el proceso de diástole el corazón se cierra para absorber la sangre venosa. No ha ninguna detención de la sangre en la aorta. El flujo se mantiene continuo pese a que los impulsos son discontinuos.

La musculatura lisa está enervada por el sistema nervioso simpático, que mantiene una frecuencia de contracciones continua. Se ha de mantener la presión y variar el flujo, porque cada tejido tendrá unas necesidades sanguíneas diferentes. Si intentásemos realizar dos actividades que requiriesen mucho flujo sanguíneo, una de ellas podría verse interrumpida. Esto es lo que ocurre en el caso de los cortes de digestión. En los vasos existe una presión máxima, que corresponde a la sístole y una mínima que corresponde a la diástole. La diferencia entre ambas presiones se va reduciendo a medida que avanzamos por el vaso, de manera que en los capilares sólo encontramos una única presión. Las presiones son más altas cuando corresponden a la fase inspiratoria, de manera que podemos apreciar que existe una correlación entre ambos procesos. Si el vaso por el que irá la sangre está situado por encima del corazón, éste deberá ejercer una presión mayor para que llegue a su destino.

Encontramos diferentes adaptaciones que permiten el intercambio entre la sangre y los tejidos. Un ejemplo son los glomérulos renales, situados en el hígado. Es muy importante para el organismo la existencia de la barrera hematoencefálica, que permite el paso de algunos iones, aminoácidos y gases a través suyo hacia el cerebro, pero no de moléculas mayores, como proteínas. La mayor parte del intercambio se realiza a través de capilares. Las arterias se transforman en arteriolas reduciéndose, que volverán a reducirse para dar lugar a capilares, donde se realizará la mayor parte del intercambio. Los capilares se van uniendo para formar vénulas, que se unirán para formar venas. En los capilares, de hecho en la entrada de éstos, encontramos unos esfínteres que pueden cerrarse, impidiendo el flujo de sangre a través de los capilares. Encontramos también esfínteres similares en algunas arteriolas.

Conocemos como presión de filtración la diferencia entre la presión sanguínea y la diferencia entre la presión del líquido intersticial y la de la presión aórtica. De esta manera, cuando aumenta la presión sanguínea, aumentará simultáneamente la presión de filtración. Por lo tanto, presión de filtración tiende a ser 0 o bien positiva, ya que la sangre gana más líquido del que recibe. Parte del líquido intersticial que pasa a la sangre vuelve a su origen mediante los vasos linfáticos.

Cuando el cuerpo inicia una actividad, una serie de metabolitos serán liberados a la sangre. Se producirá un aumento de la concentración de  $\text{CO}_2$ , lo que provocará que los esfínteres se abran, con lo que el músculo pasará a estar más irrigado y además disminuirá la concentración de  $\text{CO}_2$ . El óxido nítrico producido por células endoteliales cuando hay grandes diferencias de pH, debido a una acidificación, provocará también la apertura de los esfínteres. La adrenalina tiene efectos vasoconstrictores.

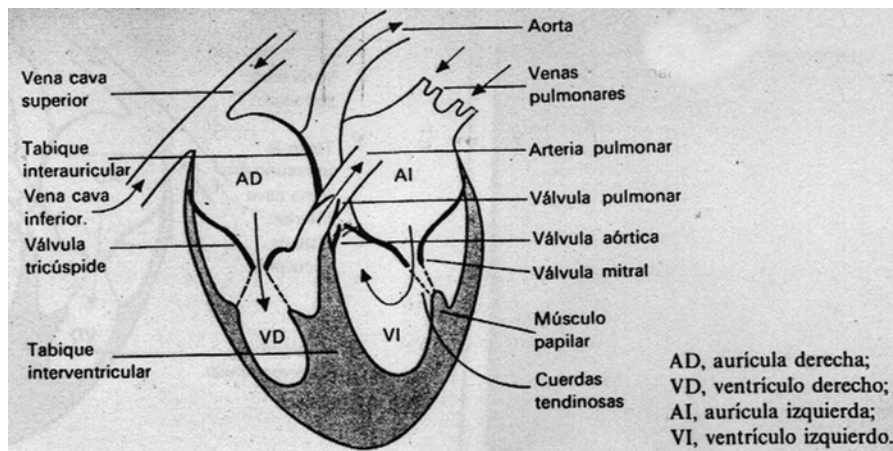
### Circulación venosa

Son de diámetro considerable, muy elásticas, con una elevada capacidad de dilatarse para almacenar sangre en su interior. La presión de la sangre en esos vasos es muy baja. La velocidad de la sangre es alta, no tanto como en las arterias, pero sí más que en las arteriolas, ya que la velocidad de la sangre dependerá de la sección del vaso. Los organismos han desarrollado adaptaciones para solucionar el problema de la baja presión en las venas. Muchos han desarrollado un sistema de válvulas venosas en venas ascendentes, situadas por debajo del corazón, de manera que si se produce un descenso de la presión, la sangre no descienda de nuevo por las venas. Otro mecanismo existente consiste en bombas musculares, de manera que los músculos situados en las extremidades, al realizar su función normal hacen que la sangre ascienda.

Al envejecer, los vasos se dilatan y las válvulas no cierran tan bien como antes. Si ha sido un ritmo de vida sedentario, se ha acumulado presión, puede provocar que la presión ascienda mucho. Esto provocará que la presión de filtración aumente mucho, lo que provocará que se acumule líquido en las extremidades, lo que podrá provocar edemas, que se produce por un sistema de retroalimentación positiva.

Mediante los procesos de inspiración y espiración, el diafragma actúa ayudando a la sangre a ascender hacia el corazón.

### CORAZÓN



Existen dos circuitos circulatorios situados en serie.

#### Circuito circulatorio menor o pulmonar

Es el encargado de llevar la sangre desde el pulmón a los pulmones, donde se oxigenará, y traerla de vuelta. Ocupa la parte derecha del corazón.

#### Circuito circulatorio mayor

Es el encargado de repartir la sangre por todo el organismo, excepto los pulmones. Ocupa la parte izquierda del corazón.

El corazón está constituido por 4 cámaras. 2 aurículas, que son las encargadas de recibir la sangre, y dos ventrículos, que son los que envían la sangre a sus respectivos circuitos. El hecho de que haya 2 circuitos en serie implica que la sangre que pasa por uno de los circuitos también circulará por el otro. El ventrículo izquierdo tiene un aspecto cilíndrico, con una pared más gruesa que el derecho, que tiene forma de bolsillo y con una mayor superficie relativa. Esto se produce así porque el izquierdo requiere una potencia mayor para distribuir la sangre por todo el individuo, mientras que el derecho la envía al pulmón, y si la enviase con demasiada fuerza podría producirse una filtración que podría provocar un edema pulmonar.

El músculo cardíaco tiene una fisiología diferente de los demás músculos, si bien es similar al músculo estriado, pero las fibras se distribuyen de manera diferente, lo que provoca que el corazón se contraiga como un todo. Al igual que el músculo liso, la contracción del músculo cardíaco es involuntaria.

En las aurículas y ventrículos existen una serie de determinantes que dirigen la dirección del flujo sanguíneo. Las válvulas sigmoideas limitan la sangre que sale del corazón, mientras que las válvulas auriculoventriculares limitan la sangre que pasa de la aurícula al ventrículo.

- Válvula sigmoidea aórtica:** Separa el ventrículo izquierdo de la aorta
- Válvula sigmoidea pulmonar:** Separa el ventrículo derecho de la arteria pulmonar
- Válvula mitral:** Separa la aurícula y el ventrículo del lado izquierdo
- Válvula tricúspide:** Separa la aurícula y el ventrículo del lado derecho.

El ciclo cardíaco se puede dividir en varias fases, de las cuales la más sencilla es la que divide en sístole y diástole, o contracción y relajación. Pero podemos observarlo más detenidamente para ver más fases. Veamos lo que ocurre en uno de los lados del corazón, el izquierdo, totalmente comparable con lo que ocurre en el otro lado.

#### Sístole auricular

Cuando la aurícula se contrae, la presión en la aorta desciende, porque la válvula aórtica permanece cerrada. La presión auricular aumenta, lo que provoca que se abra la válvula mitral, con lo que la sangre pasará al ventrículo. El volumen auricular continúa aumentando, porque la válvula aórtica permanece cerrada.

#### Contracción isovolumétrica

Aún no hay suficiente presión como para que se abra la válvula aórtica, con lo que la presión en la aorta sigue disminuyendo. La presión ventricular sigue aumentando, superando la auricular y la de la aorta, lo que hace que la válvula mitral se cierre.

#### Expulsión ventricular

La presión del ventrículo es ya mayor que en la aorta, con lo que la válvula aórtica se abrirá para permitir la salida de la sangre y desciende la presión en el ventrículo. El volumen ventricular va disminuyendo, mientras aumenta el flujo de sangre de salida. Cuando la presión ventricular sea menor que la aórtica, se cerrará de nuevo la válvula aórtica y entraremos en un proceso de diástole.

Cuando el corazón expulsa la sangre, no es todo el volumen ventricular el expulsado, sino que se trata del volumen sistólico, ya que siempre queda un volumen residual. De manera que la sangre que pasa a la circulación es tan solo el volumen sistólico. Se trata de uno de los parámetros más importantes a la hora de medir la actividad cardíaca. Otro de los factores importantes es la frecuencia cardíaca, que expresa la cantidad de ciclos realizados por unidad de tiempo. Estos dos parámetros nos permiten calcular el gasto cardíaco que se expresa como el producto de ambos factores. El gasto cardíaco es característico de cada especie.

El gasto cardíaco es dependiente del metabolismo, que aumenta en función del tamaño del animal. El volumen sistólico puede variar en función del tamaño del corazón, dentro de unos rangos para cada especie, de manera que normalmente consideraremos la frecuencia cardíaca, tal y como se observa en la tabla de la derecha.

Animal	Frecuencia cardíaca
Elefante	30
Hombre	70
Ratón	500
Musaraña	780

Starling enunció una ley, según la que comprobó que cuanto más sangre llegaba al corazón, más se contraía éste y más volumen expulsaba. Existe una regulación del corazón causada por el flujo sanguíneo. El corazón presenta un automatismo, se contrae continuamente. Este automatismo reside en la propia estructura del órgano, ya que este, aún sin estar enervado, o incluso una vez extraído del animal, en una solución nutritiva adecuada, seguiría contrayéndose. Gracias a una serie de células marcapasos, el corazón se contrae siempre rítmicamente.

### MARCAPASOS

Los marcapasos son células excitables con un potencial de reposo de unos  $-60\text{mV}$ . Tienen una mayor permeabilidad al sodio de lo que es normal, por lo que tiende a entrar en la célula, que se va despolarizando y al alcanzar un potencial de  $-40\text{mV}$  realiza un potencial de acción, provocando una excitación que se transmite por todo el órgano. La situación de reposo nunca es estable, debido a la alta permeabilidad al sodio. Diferenciamos dos tipos de marcapasos, según su origen.

### Neurogénicas

Se dan sólo en algunos, unos pocos, invertebrados. Tienen su origen en el tejido nervioso. Son como ganglios, células situadas sobre el músculo, que mantienen una frecuencia de descarga.

### Miogénicas

Son células musculares especializadas. En mamíferos distinguimos 2 diferentes.

Nódulo sinoauricular. Tiene una mayor frecuencia de descarga (60 – 100). Es más importante para mantener el ritmo, es el que lo va marcando.

Nódulo o marcapasos auriculoventricular: Frecuencia de 15 – 35. Actúa como una reserva, por si fallase el primero.

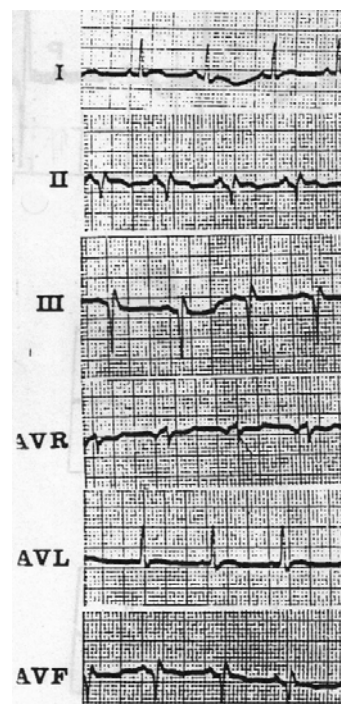
No hay una independencia total entre las fibras, lo que lo diferencia del músculo estriado, que puede presentar una contracción gradual, dando lugar a una respuesta total o parcial. El corazón responde como un todo, en una situación normal, donde no haya patologías. El haz de His, cuyas fibras salen del nódulo sinoauricular. Las fibras de Purkinje salen del haz de His, alcanzando al resto de las fibras.

El ventrículo se contrae desde abajo hacia arriba, de manera que se le da un mejor impulso a la sangre. Gracias a estas fibras, primero se contraerán las aurículas y luego el impulso se transmitirá a la parte apical de los ventrículos, mientras las aurículas empiezan a repolarizarse. Esta secuenciación permite el proceso normal de contracción cardíaca, en el que las aurículas se contraen y vierten la sangre al ventrículo, que al contraerse la impulsará por la arteria. La duración de un ciclo cardíaco se ve alterada según las circunstancias, posibles patologías, ....

El mejor y más utilizado método para medir la actividad cardíaca consiste en un electrocardiograma.

### Electrocardiograma

Se trata del estudio de una serie de ondas características. La onda P muestra la despolarización ventricular. El complejo QRS muestra la despolarización ventricular, que enmascara la repolarización ventricular. La onda T muestra la repolarización ventricular. Se trata de pruebas de gran utilidad, porque cualquier patología quedará reflejada en ellas. A la derecha se puede observar un cardiograma.



## REGULACIÓN DE LA ACTIVIDAD CIRCULATORIA

Una de las características más importantes para regular la circulación es la presión sanguínea, junto con la presión de oxígeno, que depende del consumo por los tejidos. También se puede medir la presión de dióxido de carbono, que es un metabolito ácido que deberá ser eliminado rápidamente. Estas variables se controlan haciendo circular más o menos sangre, dentro de unos límites, ya que el volumen de líquido circulante también es un importante punto de regulación. Los iones en sangre también juegan un importante papel. El control de la circulación es un proceso muy complejo, ya que intervienen muchos factores. Intervienen corazón, riñón, vasos, pulmones,... el sistema endocrino también puede actuar sobre la circulación.

Existen varias hormonas que pueden intervenir en el proceso, como la aldosterona, la ADH,...

Cuando consideramos la regulación nos referiremos a la regulación ejercida por el sistema nervioso y el endocrino. El corazón tiene un ritmo inherente, pero el sistema nervioso y el endocrino pueden alterarlo, según las circunstancias.

A nivel del bulbo raquídeo encontramos los centros controladores del sistema circulatorio. En los centros hipotalámicos encontramos los centros encargados de la termorregulación. Muchos de estos procesos se basan en alteraciones del sistema circulatorio, como pueden ser la vasoconstricción y la vasodilatación. La corteza también puede afectar al sistema, ya que ciertas emociones podrán afectar la frecuencia cardíaca, produciendo taquicardias, por ejemplo.

El corazón está profusamente enervado, de manera que podemos hablar de dos componentes que llegan al corazón.

### Sistema cardiomodador

Tiene su origen en el sistema nervioso parasimpático. Cuando se activa origina una bradicardia, un enlentecimiento de la frecuencia cardíaca. Mantiene una acción tónica, está activo continuamente. Si se seccionasen estos nervios, el corazón se aceleraría. Provoca aumentos de la permeabilidad de potasio, lo que provoca que vaya más lento. El potasio se va al espacio extracelular, generando una electropositividad externa y una electronegatividad interna, con lo que se genera una acción de reposo del marcapasos.

Pueden actuar más o menos intensamente. Puede estimularse con sustancias químicas o en algunos estados fisiológicos. Los cambios en la actividad se deberán principalmente a la presión sanguínea. Cuando aumenta la presión sanguínea se estimulará este sistema, para que la presión descienda. Actúa en casos de hipertensión.

### Sistema cardioacelerador

Estos nervios derivan del sistema nervioso simpático. Produce taquicardias, aumentos en la velocidad de conducción, que provocan un aumento de la frecuencia y que se impulse la sangre con más fuerza. También presentan una estimulación tónica, de manera que si se seccionasen estos nervios, el corazón latiría más lentamente. En este caso aumenta la permeabilidad al sodio. Actúa en caso de que se de una hipotensión.

Hay, por lo tanto, un equilibrio entre ambos estímulos, de manera que según las circunstancias predominará uno u otro. La variación de la frecuencia cardíaca ha de estar dentro de unos límites.

Como ya se vio en su momento, en el corazón tenemos potenciales de acción en meseta, lo que implica periodos refractarios absolutos largos, lo que impide que el corazón entre en tetania, lo que sí les puede pasar a otros músculos, como los esqueléticos.

Encontramos 3 tipos de receptores a nivel de la interacción entre el sistema nervioso autónomo simpático y parasimpático.

#### Receptores $\alpha$

Son receptores de adrenalina y noradrenalina. Actúan provocando una constricción.

#### Receptores $\beta$

Son receptores de adrenalina. Provocan una vasodilatación.

#### Receptores colinérgicos

Son receptores de acetilcolina. Provocan una vasodilatación.

La mayor parte de los vasos viscerales, al estar enervados por el sistema simpático, se contraen. La médula adrenal es estimulada por una fibra simpática y libera una elevada cantidad de adrenalina y una cantidad menor de noradrenalina, que activarán los receptores  $\beta$  situados en los vasos coronarios y en el músculo esquelético. Podemos encontrar algunas fibras simpáticas colinérgicas, pero son pocas.

El sistema nervioso autónomo simpático actúa sobre todo de forma masiva en situaciones de estrés, miedo,... Aunque hay un tono constante, que produce vasodilatación global, pero una vasoconstricción visceral, ya que en ese momento no interesará que la sangre se dirija a las vísceras, sino que lo importante es que la sangre vaya al corazón, músculos, pulmones,...

Existe como ya hemos comentado también regulación endocrina.

#### Renina

Se trata de una hormona producida por el riñón y liberada cuando los vasos que se dirigen a este lo hacen a bajas presiones. Se trata de un enzima proteolítico, que actúa sobre el angiotensinógeno, un precursor circulante en sangre. La escisión del angiotensinógeno libera un péptido de 10 aminoácidos, la angiotensina I, que a nivel del pulmón será reconocido por el enzima de conversión del angiotensinógeno, para formar angiotensina II, eliminando 2 aminoácidos más. La angiotensina II actúa en la secreción de aldosterona por la corteza suprarrenal y provoca una vasoconstricción general, que eleva la presión sanguínea. La aldosterona actúa sobre las células del epitelio tubular, aumentando la reabsorción de sodio, pero sin afectar a la reabsorción de agua.

#### Hormona antidiurética (ADH)

Es secretada por la hipófisis. Actúa sobre el túbulo renal, provocando una mayor reabsorción de agua desde la orina. La secreción de esta hormona es estimulada por osmolaridades altas en la sangre. El resultado final es la reducción del volumen de orina y un aumento de la cantidad de agua retenida. Los aumentos de presión sanguínea venosa, que reflejan los incrementos en el volumen de sangre, estimulan los receptores de estiramiento auriculares del corazón, que envían una señal inhibitoria al hipotálamo, disminuyendo la síntesis de ADH, con lo que se volverá a producir orina. La ADH es importante por lo tanto en casos de hipotensión.



## HEMOSTASIS

Los mecanismos hemostáticos actúan cuando los líquidos extracelulares, como la sangre, podría perderse, a causa de una rotura, hemorragia,... Estos líquidos circulan a gran velocidad y elevada presión, por lo que una rotura provocaría una pérdida importante. Necesitaremos mecanismos para mantener las pérdidas que se podría producir dentro de límites aceptables, ya que si no podrían llegar a causar la muerte.

Algunos animales más simples han desarrollado un sencillo sistema para evitar las pérdidas, que consiste en la contracción muscular de la zona dañada, con lo que se taponará temporalmente el vaso. Para que este sistema sea posible el animal deberá tener el cuerpo blando, pero además, la presión sanguínea deberá ser poca, porque si no será insuficiente este sistema. Un ejemplo de algunos animales que emplean este sistema son los gusanos.

Otro método desarrollado es la aparición de células cuya función fundamental es la de obturar las brechas que se pueda producir, estas roturas en el sistema circulatorio. Existen dos fases. En una primera fase se van acumulando células, pero éstas no pierden su identidad, sino que simplemente se acumulan. En una segunda fase, debido a alguna sustancia, las membranas se fusionarán, quedando un único acúmulo en la rotura. Es más efectivo que el caso anterior, pero en este caso las células sí perderán su identidad.

Una opción que se emplea en algunos casos es la de la aparición de coagulocitos. En algunos crustáceos e insectos existen las células de Hardy, que se sitúan sobre la rotura, uniéndose unas a otras, taponando efectivamente la brecha, formando un coágulo.

En los vertebrados encontramos la aparición en la sangre de unas sustancias fibrosas, que bajo determinadas circunstancias solidificarán y obturarán la rotura de una manera muy eficiente.

Las sustancias tromboplásticas son muy importantes. Igual de peligroso es para un individuo carecer de ellas que tener en exceso, ya que coagularían en los vasos. Existen sustancias de efecto contrapuesto, que son las anticoagulantes o antitrombinas, que serán las que permitirán que la coagulación se localice únicamente en el punto donde debe darse, en la herida. Una vez reparado el tejido, son las que disolverán el coágulo. Estas dos sustancias han de estar en equilibrio en la sangre.

Muchos animales hematófagos poseen sustancias anticoagulantes en la saliva. Tal es el caso de los hirudíneos. Las serpientes pueden tener sustancias coagulantes en el veneno, para provocar la aparición de coágulos en las víctimas, que provocarán la muerte. En los mamíferos se dan los pasos citados de manera secuencial, hasta que queda reparado todo el tejido. No obstante, los mecanismos hemostáticos citados tienen límites. Si consideramos arterias de gran diámetro y de elevada presión no será suficiente con los mecanismos vistos, que sólo se pueden aplicar eficazmente a arterias pequeñas y medias.

### Respuesta de un mamífero ante una rotura de un vaso

En primer lugar se da una constricción del vaso, para disminuir el flujo de salida. Con esto disminuye la pérdida de fluido. Esto está regulado por factores constrictores, como la serotonina, liberada por plaquetas o células del endotelio. La zona dañada recibe por lo tanto menos flujo. En segundo lugar se da una reacción entre las plaquetas. Las plaquetas son atraídas hacia la zona dañada, formando el trombo blanco. Este primer trombo constituye la primera barrera de la salida de la sangre y el tiempo que tarda en formarse es el tiempo de sangría. Este primer trombo es poco resistente, y es capaz de aguantar porque en el vaso hay poca circulación sanguínea. Continúa la respuesta en un tercer paso, que consiste en la acumulación de fibrinógeno, soluble, sobre el trombo blanco. El fibrinógeno se transformará en fibrina, que es insoluble. La malla sobre el trombo blanco, atrapando otras células circulantes por la sangre, como los eritrocitos, con lo que el trombo será de un color rojizo, de ahí su nombre, el trombo rojo. Este trombo es más resistente, es el definitivo. Tarda más en formarse. Al mismo tiempo que sucede esto, las plaquetas que se había ido acumulando irán fusionándose, perdiendo su identidad. Por último, a nivel de las plaquetas se irán liberando una serie de factores, que provocarán que se reconstruya el vaso, momento en el que se pasará a la lisis del coágulo.



## Plaquetas

Las plaquetas son atraídas por fuerzas electrostáticas producidas por las células vecinas. Constituyen uno de los elementos más importantes en el proceso de coagulación. No son células, aunque en algunos animales se las denomina trombocitos. Las plaquetas de mamíferos tienen una vida corta, forma redondeada, y un diámetro de entre 2 y 4  $\mu\text{m}$ . Aunque no son células, poseen enzimas y otras estructuras bioquímicas.

En las plaquetas encontramos fibras de actina y de miosina, que son las responsables de la contracción y relajación del coágulo. Podemos encontrar también restos de retículo endoplasmático, Golgi, y otras sustancias como ATP y el factor estabilizador de la fibrina. El hecho de que la fibrina tienda a polimerizar y formar coágulos es debido al factor plaquetario o factor estabilizador.

En las plaquetas también encontraremos factores de crecimiento que permiten que se de la reconstrucción celular al ser liberados. En la membrana encontraremos proteínas responsables de los procesos de adhesión, al igual que otros elementos responsables de la activación del fibrinógeno.

## Fibrinógeno

Se trata de una proteína plasmática de gran peso molecular, que fluye en bajas concentraciones. Es fundamental para los procesos de coagulación, como ya se ha visto. Para que pueda ser transformado en fibrina, deberá ser estimulado por la trombina, que es una proteína sintetizada en el hígado, que ha de estar en la concentración correcta para estimular la coagulación.

La trombina no aparece como tal en sangre, sino que se trata de un precursor de ésta el que fluye, la protrombina, que si resulta estimulada por ciertos factores dará lugar a la trombina. Además, harán falta otras sustancias para la coagulación, que serán:

### Calcio

Es necesaria para el paso de protrombina a trombina. Existen sustancias anticoagulantes que son descalcificantes, como podría ser el EDTA.

### Vitamina K

Es necesaria para que el hígado pueda formar la protrombina.

Los mecanismos que hacen que la protrombina pase a trombina van siempre asociados a procesos de lesión vascular. Existen 2 vías diferentes.

## Vía extrínseca

Los factores que provocan la coagulación son derivados de los mismos tejidos dañados y de los tejidos periféricos. De manera que, a causa de un traumatismo tisular se liberará tromboplastina tisular, que es una proteína unida a fosfolípidos. Por reacciones diversas, esta proteína, en presencia de calcio provocará el paso de protrombina a trombina.

## Vía intrínseca

Es debido a un traumatismo de la sangre. No es necesario que se produzca un traumatismo tisular para que se de este tipo de coagulación. Son debidos a los factores liberados a nivel de las plaquetas, de manera que cuando aparece rugosidad en el medio, o bien al extraer la sangre del vaso, la plaqueta reaccionará, liberando tromboplastinas, que provocarán el paso de protrombina a trombina.

Estas vías llevan a una activación de la trombina, que será la responsable de la activación de la fibrina. El fibrinógeno, al pasar a fibrina se acumula y se une al trombo blanco mediante enlaces covalentes, que van adquiriendo rigidez gracias al factor estabilizador de la fibrina.

Una vez reparado el vaso, el coágulo se va retrayendo, hasta desprenderse, momento en que habrá un proceso de fibrinólisis, que provocará la disolución del coágulo. Este proceso está promovido por el plasminógeno activado o plasmina, cuya activación viene dada por las células endoteliales.

### Antitrombinas

Contrarrestan la acción de las trombinas. Pueden intervenir las  $\alpha$  globulinas circulantes en el plasma. Tienen dos funciones básicas.

Evitar que la acción coagulante se extienda por todo el vaso.

Frenar la acción de la trombina y la fibrina.

La heparina es una sustancia producida por las células hepáticas y por las células pulmonares, en general por células de zonas por las que la sangre circula muy lentamente. Sería muy fácil en esas zonas que se produjese un coágulo, lo que es impedido por la heparina.

In vitro se usa la heparina como anticoagulante.

## MECANISMOS DE TRANSFERENCIA DE GASES

Los seres vivos obtienen oxígeno por la respiración, lo transportan al aparato respiratorio de cada célula donde será consumido y se producirá dióxido de carbono. Este dióxido de carbono deberá ser llevado de nuevo al exterior. Los animales los podemos dividir de manera básica en función del medio en que vivan, en función de si es aire o si es agua. La cantidad de oxígeno variará en función de esto, tal y como se observa en la tabla. Vemos que la temperatura afecta relativamente poco en el medio aéreo, pero que su efecto es mucho mayor en el agua, y mayor en el agua salada. Vemos por lo tanto que la salinidad disminuye la solubilidad del oxígeno, al igual que el aumento de temperatura. Para obtener un litro de oxígeno, un animal, a 0° C, requerirá una cantidad determinada de medio, que dependerá de éste, tal y como se observa en la tabla. Existen otras características físicas que afectan a la distribución de los gases. El oxígeno y el dióxido de carbono difunden más rápido por el medio aéreo que por el medio acuático, por lo que la transferencia de gases será más fácil en el medio aéreo. También intervendrá en estos procesos la viscosidad del medio, para lo que se ha de tener en cuenta que el agua es más viscosa que el aire, por lo que genera más resistencia al movimiento. Una animal acuático deberá ejercer, por lo tanto, más fuerza que uno aéreo para mover la misma masa. En animales terrestres, como por ejemplo un mamífero, el gasto en moverse es entre un 1 y un 2 % del gasto respiratorio, mientras que en animales acuáticos oscila entre el 10 y el 20.

La densidad diferente entre ambos medios también es importante para determinar la estructura del órgano respiratorio, ya que al ser el aire menos denso, las estructuras deberán ser más rígidas para evitar el colapso, con cámaras cerradas para evitar la desecación de los tejidos.

### Medio aéreo

El medio aéreo es más homogéneo que el medio acuático, en cuanto a la difusión de oxígeno y de dióxido de carbono, ya que difunden más rápidamente que en el agua. Existen además mecanismos de convección que equilibran una zona con otra. Las posibles variaciones de concentraciones de estos gases pueden ser debidas a variaciones en la presión barométrica, ya que al disminuir la presión barométrica disminuirá la presión parcial de los gases. Esto puede representar un problema para especies que vivan a determinadas alturas. Otro factor que nos podemos encontrar, de manera muy ocasional, es que podemos encontrar animales que vivan en lugares cerrados, como cuevas o túneles. Después de una tormenta, la presión de oxígeno disminuirá, con lo que los animales saldrán de las cuevas.

### Medio acuático

No es tan homogéneo como el medio aéreo. Existirán movimientos de corriente, que homogeneizarán en parte el medio, pero no será total. Las capas superficiales del agua mantendrán el equilibrio con el aire, en la concentración de oxígeno. En capas más profundas encontramos que las corrientes no son tan fuertes, por lo que la difusión y distribución del oxígeno es peor, lo que puede llevar a la anoxia.

	0° C	12° C	25° C
Aire	209	200	192
Agua dulce	10,2	7,7	6,2
Agua salada	8	6,11	4,9

Agua salada 125 l

Agua dulce 98 l

Aire 4,8 l

A través del medio interno se da el transporte de oxígeno desde el medio externo hacia los tejidos, mientras que el dióxido de carbono hace el recorrido contrario. A lo largo del intercambio, existen 2 procesos que se realizan únicamente por difusión, que son el intercambio de oxígeno del medio externo al medio interno y el dióxido de carbono que hace el recorrido inverso, del medio interno al medio externo. Estos intercambios se dan a través de la membrana respiratoria de intercambio. Pero hay otros procesos que permiten el transporte de gases, que es la convección. En los medios respiratorios encontraremos difusión y/o convección. En los animales más simples se dará exclusivamente difusión, mientras que en animales más complejos se deberá dar también convección, para que existan procesos de ventilación.

### Ventilación

Se da ventilación cuando un animal consigue que el medio respiratorio que utiliza presente corrientes de convección, dentro de sus vías respiratorias. Normalmente implica también que el intercambio por difusión es insuficiente para las necesidades del animal. Podemos distinguir entre:

#### Pasiva

Se da ventilación pasiva cuando el animal no hace ningún esfuerzo para crear la corriente. Se da este proceso en muchos invertebrados marinos, en los que la propia corriente marina actúa como ventilación.

#### Activa

Hablamos de ventilación activa cuando el animal ha de invertir gasto metabólico para generar la corriente. Se da este proceso en muchos peces y mamíferos.

El transporte de los gases va desde los pulmones, de donde pasa a la circulación mediante el transporte entre el alveolo y la sangre. A través del sistema circulatorio llegará a los tejidos, donde el oxígeno pasará al medio intercelular, que lo transferirá después a las células. El dióxido de carbono realiza el recorrido inverso. En muchos casos, el espesor de la membrana alveolar se ha reducido para favorecer el intercambio de gases. En otros casos se aumenta la superficie alveolar, para que se de un intercambio más efectivo de gases entre los dos medios.

### *ESTRUCTURAS RESPIRATORIAS*

Algunos animales pueden presentar respiración cutánea o bien a través del tegumento. Se trata de intercambio de gases a través de la superficie del animal. Este sistema respiratorio sólo es válido exclusivamente en animales pequeños, mientras que en animales grandes puede presentarse como un mecanismo de respiración secundario. No se trata propiamente de una estructura respiratoria, sino más bien la falta de ellas. La respiración cutánea está caracterizada por ser de animales con tegumento fino, pequeño y no endurecido.

En algunos casos se pueden producir evaginaciones de tejidos muy vascularizados, que actuarán como branquias. Existen 2 variantes, las branquias externas, que no están protegidas, y las branquias internas, que están protegidas y que además permiten una respiración más eficaz. Las branquias son estructuras muy adaptadas al medio acuático.

Otro animales han desarrollado pulmones que les permiten respirar. Se trata de invaginaciones, de sacos internos, muy vascularizados, con una pared muy fina. Es una estructura característicamente aérea. Evita las grandes pérdidas hídricas.

Otros animales tienen un conjunto de tráqueas y traqueolas, que comunican el medio externo con el interno. En este sistema, el medio circulatorio casi no interviene, ni como intermediario, ya que las tráqueas llegan directamente a los tejidos.

## RESPIRACIÓN EN PECES

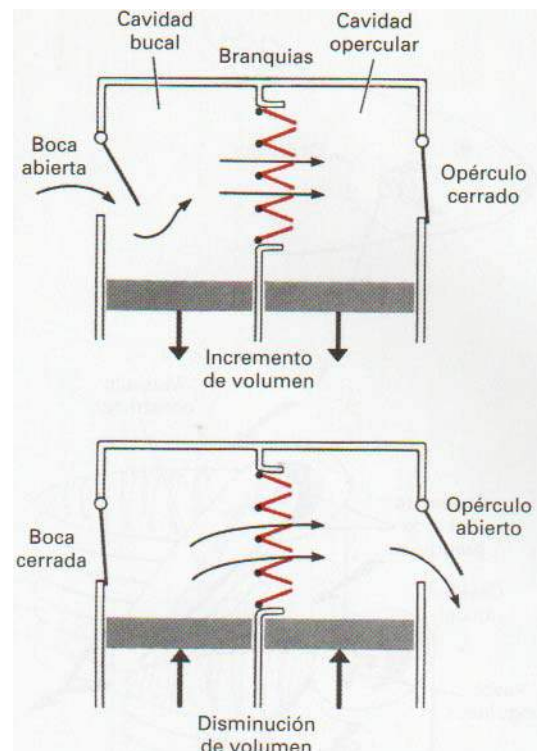
Poseen 4 arcos branquiales. Cada arco branquial tiene 2 filas de filamentos branquiales. En cada filamento hay laminillas branquiales, que están recorridas por vasos sanguíneos, tanto aferentes como eferentes. De estos vasos surgen capilares que recorren la lámina. Es en los capilares donde se produce el intercambio gaseoso.

El flujo de la sangre por los capilares va en dirección contraria a la dirección del agua alrededor de la branquia. Esto origina un intercambio contracorriente, aumentando la capacidad de la sangre de extraer el oxígeno del agua. Se provoca que el flujo de agua sea unidireccional gracias al movimiento sincrónico de las bombas.

### *FASES DEL CICLO RESPIRATORIO DE LOS PECES*

En un primer paso se introduce el agua en la boca abierta, mientras la boca se expande, lo que origina una presión negativa que provoca que el agua pase a las branquias, en dirección al opérculo. En un segundo paso se cierra la boca y se comprime la cavidad bucal, mientras el opérculo sigue en fase de expansión, generando un efecto de succión del agua de la cavidad bucal. En un siguiente paso se abre la cámara opercular y la cavidad bucal, provocando que siga pasando agua de una cavidad a la otra. En el último paso, la boca está abierta y expandiéndose, lo que provoca que la presión bucal descienda, lo que podría provocar un retroceso del agua desde la cavidad opercular a la bucal, que es muy pequeño, gracias a la forma del opérculo y de las branquias. Este es el único momento en que la presión opercular es mayor que la bucal.

Existen algunos peces que pueden tener respiración aérea. Pueden tener un ciclo de respiración de manera que a través del tubo digestivo o a través de la vejiga natatoria obtengan el oxígeno del aire. Existen otros peces que tienen estructuras que recuerdan a los pulmones de otros animales. Tienen también branquias, de manera que utilizarán uno u otro sistema en función de las condiciones ambientales.



## RESPIRACIÓN TRAQUEAL

En la respiración traqueal, las estructuras respiratorias alcanzan todos los órganos del cuerpo. El líquido circulatorio no interviene en la distribución gaseosa ni en el intercambio.

A través de los espiráculos se conecta el sistema con el exterior. Encontraremos típicamente 1 – 12 pares, tras los cuales se abrirán unos conductos, que son las tráqueas, que rápidamente se ramifican en traqueolas de menor tamaño, que siguen ramificándose, hasta llegar a formar conductos ciegos, capilares traqueolares, con una pared muy fina, donde se producirá el intercambio. En algunos animales podremos encontrar lo que se conoce como sacos aéreos, que son estructuras en donde las tráqueas vierten el aire. El número de tráqueas que podemos encontrar dependen de la especie y del metabolismo del tejido. Una célula no suele estar más alejada de un capilar traqueal más que 2 o 3 células. No se requiere por lo tanto el sistema circulatorio.

En los animales más pequeños, el aire podrá entrar fácilmente por difusión, pero en animales mayores será necesario desarrollar mecanismos de convección para fomentar la entrada de aire. En algunos animales ciertos espiráculos se usan para la entrada de aire y otros para la salida.

En algunos tejidos de ciertas especies, los extremos terminales de las traqueolas están llenos de un líquido cuando el animal está en reposo. Cuando realizan un esfuerzo, o bien son expuestos a ambientes pobres en oxígeno, la cantidad de líquido disminuye, permitiendo que el gas pueda penetrar más en la traqueola. Esto facilita el intercambio de gases entre los tejidos y el medio externo, ya que es más sencillo por los gases difundir por un medio aéreo que por uno acuático. En general se cree que el grado de contenido líquido de las traqueolas presenta un balance entre las fuerzas de capilaridad, que propiciarían un aumento de la entrada del agua, y las fuerzas de las células y de los líquidos intracelulares, que restringirían la entrada de agua en la traqueola.

Muchos insectos tienen la capacidad de abrir o cerrar los espiráculos en función del metabolismo, de manera que a mayor metabolismo, más espiráculos estarán abiertos. También dependerá de la humedad relativa del ambiente, ya que por los espiráculos se puede perder agua.

Algunas pupas de insectos presentan procesos de respiración discontinua. Mantienen los espiráculos cerrados y después los abren liberando una elevada cantidad de CO<sub>2</sub>. Después vuelven a cerrarlos hasta que se acumule una cantidad elevada de CO<sub>2</sub>, momento en que volverán a abrir. Esto representa un ahorro hídrico importante. El oxígeno puede difundir aún con los espiráculos cerrados, mientras que el CO<sub>2</sub> no puede.

Hay insectos que están adaptados a vivir respirando en el medio aéreo, aún viviendo en el agua, por lo que se pueden encontrar muchas adaptaciones. La mayoría de los espiráculos permanecerán cerrados, exceptuando algunos, que estarán en zonas que el animal podrá mantener fuera del agua. Estos espiráculos están rodeados por sustancias hidrófobas, lo que no solo impide que entre el agua, sino que además permite que se forme una burbuja de aire en la entrada, con lo que el animal podrá respirar fácilmente. El animal irá consumiendo el oxígeno de la burbuja y liberará CO<sub>2</sub> de nuevo a ella. A medida que baje la concentración de oxígeno en la burbuja, el oxígeno del agua penetrará en la burbuja.

## LA FUNCIÓN PULMONAR DE LOS VERTEBRADOS

Se trata de estructuras respiratorias invaginadas. Son sacos internos muy finos, con escasa separación entre el aire y los tejidos vasculares.

Existen diferentes niveles de complejidad en los pulmones. Cada vez se produce una mayor compartimentación, con lo que aumenta la superficie interna de intercambio. Hay una tendencia a la especialización de la ventilación, de manera que podemos encontrar pulmones ventilados y otros no ventilados. Existe una tendencia a una mayor vascularización, ya que cuanto más vascularizado esté el tejido, más intercambio habrá.

El pulmón más simple que podemos encontrar es el pulmón típico de un anfibio. El aire entra en la cavidad bucal, que al cerrarse y comprimirse lo impulsará hacia los pulmones. Los pulmones se cerrarán mientras se hace el intercambio con la glotis. Finalmente se abre de nuevo la glotis, y se expulsa el aire de los pulmones. Tanto pulmones como boca y faringe están muy irrigados, ya que es allí donde se produce el intercambio. En anfibios podemos encontrar también respiración branquial en algunas etapas del desarrollo, así como respiración cutánea, si bien esta no es muy importante.

En los reptiles encontramos ya pulmones con bronquios que recuerdan a los de los mamíferos. La parte superior está más vascularizada. Algunos reptiles como algunas tortugas tienen la cavidad bucal muy irrigada, lo que les permite extraer oxígeno del agua cuando están sumergidos. Otros reptiles tienen una gran capacidad de apnea, lo que les permite sobrevivir largos períodos de tiempo sin respirar.

En mamíferos encontramos los pulmones más amplios. Hay sucesivas ramificaciones, de manera que de bronquios pasamos a bronquíolos y de éstos a sacos alveolares. La parte final es la zona respiratoria, donde se da el intercambio de gases. El pulmón está caracterizado porque el intercambio de gases se da en dos fases, siguiendo el modelo de reflujo, diferente de lo visto en branquias, donde era unidireccional. La separación entre el vaso y el saco alveolar se ha reducido desde los 4  $\mu\text{m}$  que podíamos encontrar en anfibios, a 0,2 – 0,6  $\mu\text{m}$  en mamíferos, pasando por 1  $\mu\text{m}$  en reptiles.

Una de las consecuencias de este modelo de pulmón es que el aire que entra con cada ciclo se mezcla con el aire remanente en el pulmón de ciclos anteriores, de manera que el pulmón mantiene su volumen. El volumen de aire que se introduce en cada ciclo respiratorio es de unos 0,5 l, en condiciones normales de reposo. Esto se conoce como volumen corriente. Estos 0,5 l se mezclan con 2,4 l restantes de ciclos anteriores. El volumen corriente se puede variar en función de las necesidades de cada momento. En una situación de actividad, aumentará el metabolismo, lo que provocará que debamos introducir una mayor cantidad de aire en el interior del pulmón para conseguir oxígeno, por lo que expandiremos más los pulmones. Esto se conoce como volumen de reserva inspiratorio.

También se puede forzar la espiración, expulsando más aire, con lo que tenemos lo que se conoce como volumen de reserva expiratorio. Así se aumentará el volumen que entrará en la siguiente inspiración. Sumando ambas magnitudes tenemos lo que se conoce como capacidad vital. Expirando e inspirando al máximo, tenemos lo que se conoce como capacidad máxima total.

Aún así siempre habrá en los pulmones como mínimo un remanente de 1,2 l que no se podrá expulsar. En el hombre la frecuencia respiratoria normal, el número de ciclos por minuto es de unos 12. Por lo tanto en un minuto pasan aproximadamente 6l por los pulmones.

El coeficiente de utilización del aire que entra en los pulmones es de un 33%, de manera que sólo se retiene una tercera parte del oxígeno que entra. Pero este valor es todavía más bajo, ya que de los 0,5 l que entran en unos pulmones en reposo, tan solo 2/3 entrarán en la estructura alveolar, mientras que el tercio restante se queda más arriba. Así que sólo llegan 0,35 l, de manera que la utilización queda reducida al 21%. Este porcentaje, comparado con los peces es muy bajo, ya que éstos pueden llegar a tener eficiencias del 81%.

Los animales pequeños, para poder mantener las tasas metabólicas que poseen han de recibir más oxígeno, pero sus pulmones son más pequeños, por lo que necesitarán frecuencias respiratorias mucho mayores. El diámetro alveolar también varía, ya que cuando menor sea el alveolo, mayor será su número y su superficie relativa.

	FR	Diámetro alveolar
Hombre	12	200 $\mu\text{m}$
Ratón	100	47 $\mu\text{m}$

**MECÁNICA RESPIRATORIA**

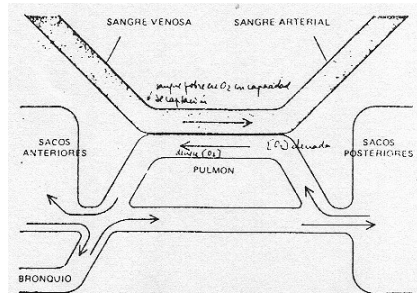
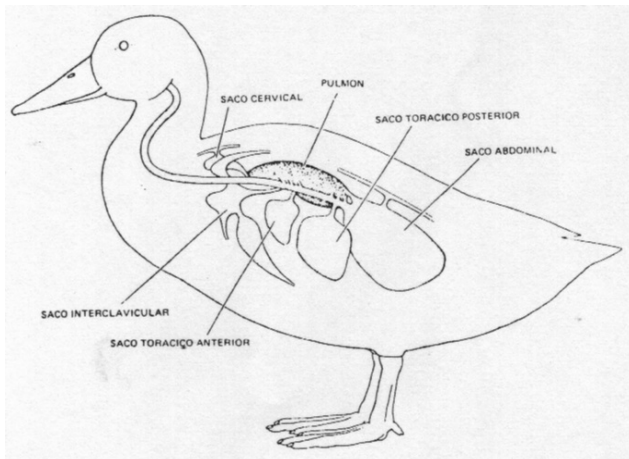
Consta de dos fases: inspiración y espiración.

Los pulmones de los mamíferos son sacos elásticos multicamerales suspendidos en el interior de la cavidad pelural y abiertos al exterior por un único tubo, la tráquea. Las paredes de la cavidad pelural, denominada también torácica, están formadas por las costillas y el diafragma. Los pulmones llenan la mayor parte de la caja torácica, dejando un espacio pleural de pequeño volumen entre los pulmones y la pared de la caja torácica. Este espacio está herméticamente cerrado y lleno de líquido. El líquido de la cavidad pleural proporciona una conexión flexible y lubricada entre la superficie externa del pulmón y la pared del tórax. Los líquidos son esencialmente incompresibles, por ello, cuando la caja torácica cambia de volumen, también lo harán los pulmones, al estar llenos de gas.

Durante la respiración normal, la caja torácica se expande y contrae mediante la acción de una serie de músculos esqueléticos: el diafragma y los músculos intercostales internos y externos. Las contracciones de estos músculos están determinadas por la actividad de motoneuronas controladas por el centro respiratorio situado en el bulbo raquídeo. El volumen del tórax aumenta cuando se elevan las costillas y se mueven hacia fuera por la contracción de los músculos intercostales externos y por la contracción del diafragma. Las contracciones del diafragma contribuyen a más de las dos terceras parte del incremento del volumen pulmonar. El aumento del volumen torácico reduce la presión alveolar y el aire penetra en los pulmones. La relajación del diafragma y de los músculos intercostales externos reduce el volumen torácico, elevando la presión alveolar y forzando al aire a salir de los pulmones. Durante la respiración sosegada, el volumen pulmonar entre los ciclos respiratorios tiene un valor intermedio  $V_R$ , con el cual las presiones alveolar y ambiental son iguales. Bajo estas condiciones la espiración es, con frecuencia, pasiva debido simplemente a la relajación del diafragma y de los músculos intercostales externos. Con un aumento del volumen corriente, la espiración pasa a ser activa, debido a las contracciones de los músculos intercostales internos, que reducen aún más el volumen torácico, hasta que es inferior a  $V_R$  al final de la espiración.

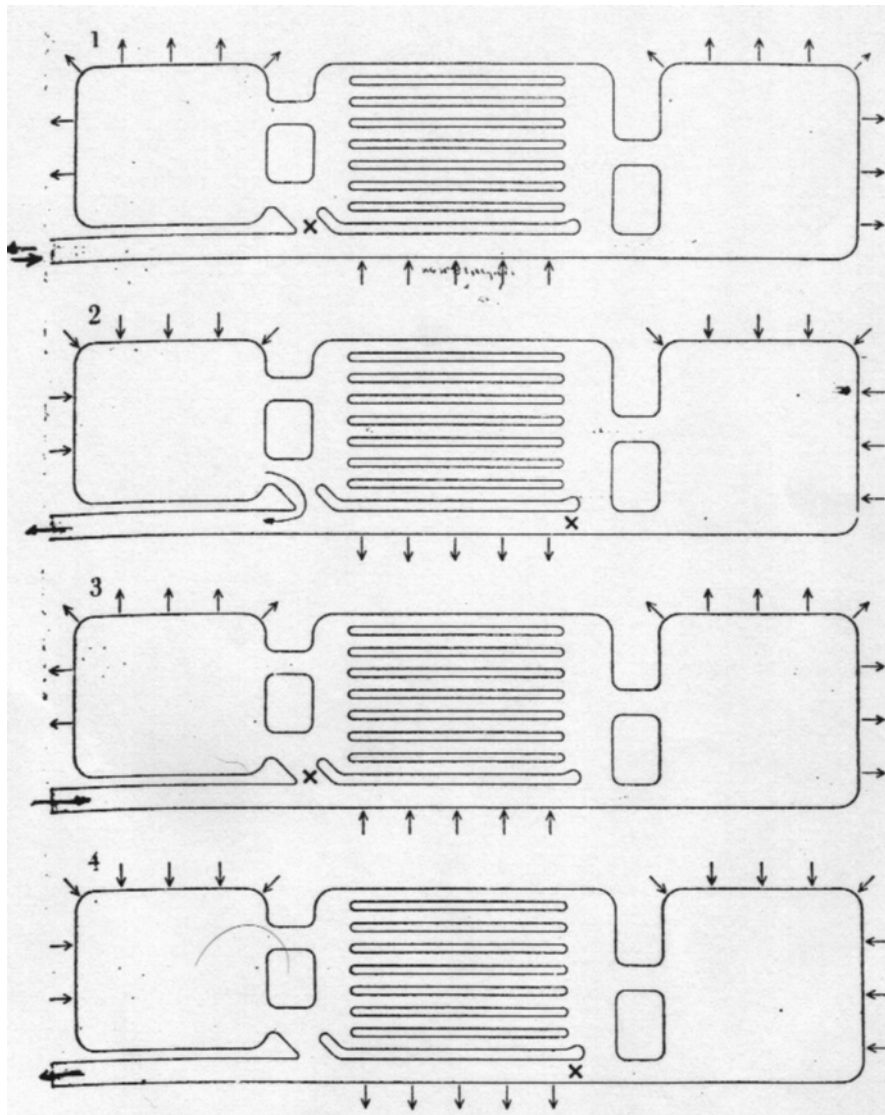
**EL PULMÓN DE LAS AVES**

Tiene unas características diferentes. Poseen una tráquea que se abre al exterior, que se ramifica en bronquios primarios. De este salen los bronquios secundarios, de los que hay dos tipos, los anteriores y los posteriores. Estos bronquios son más finos. Finalmente hay unos bronquios terciarios, más finos, que unen los dos tipos de secundarios, que es donde se produce el intercambio. También intervienen los sacos aéreos, que ocupan una buena parte del volumen del animal. En la imagen de la derecha podemos apreciar la distribución de



los sacos aéreos. Los bronquios terciarios o parabronquios serían el equivalente de los alveolos en los mamíferos. Los sacos aéreos van cambiando de volumen entre inspiración y espiración. Durante la inspiración se expanden y hacen que entre aire en ellos. En la página siguiente podemos apreciar el proceso de respiración.





Las diferencias entre el pulmón de un ave y el pulmón de un mamífero son las siguientes.

El pulmón de las aves es más rígido, por lo que son los sacos aéreos los que generan el movimiento del aire.

Durante inspiración y espiración, hay un flujo de aire por las zonas de intercambio gaseoso.

Se trata de un sistema de flujo unidireccional, mucho más eficiente que el empleado en mamíferos. Se ha comprobado que posiblemente gracias a esto las aves pueden vivir mejor a menores presiones de oxígeno que los mamíferos.

## EL TRANSPORTE DE O<sub>2</sub> Y CO<sub>2</sub> EN LOS TEJIDOS CORPORALES

Existe una correlación entre la necesidad de oxígeno de un tejido y el transporte de oxígeno a ese tejido. El transporte de oxígeno es lo que más ha condicionado el desarrollo del sistema respiratorio. Los pigmentos respiratorios son los responsables del 98% del transporte de oxígeno.

### *CARACTERÍSTICAS DE LOS PIGMENTOS RESPIRATORIOS*

Son moléculas capaces de combinarse reversiblemente con el oxígeno, ya que son solo transportadores. Existen otras sustancias capaces de unirse al oxígeno, pero de forma irreversible, por lo que no podrían ser consideradas pigmentos

La mayor parte de los animales, vertebrados, presentan estos pigmentos. Existen, no obstante, excepciones, como una familia de peces que viven en el océano ártico, ya que tienen la sangre transparente. La explicación a esta particularidad radica en el hecho de que debido a vivir en un ambiente tan frío, en el agua el oxígeno tiene una muy elevada solubilidad y el propio medio interno puede transportarlo. Fuera de esa temperatura morirían.

### *Pigmentos respiratorios*

#### **Hemoglobina**

Adopta una coloración rojiza al combinarse con oxígeno. Es el más estudiado y conocido. Está ubicado en corpúsculos o bien en células, como pueden ser los eritrocitos. También hay hemoglobinas en invertebrados, que están disueltas en el plasma.

#### **Hemocianina**

Adquiere una coloración azul con oxígeno. Se encuentra disuelta en plasma o linfa. Es típica de moluscos y crustáceos.

#### **Cluoroclorina**

Adquiere una tonalidad verdosa al combinarse con oxígeno. Es propia del plasma de los anélidos.

#### **Hemeritrina**

Adquiere una coloración rojiza. Está en las células de los anélidos.

#### **Hemoglobina**

Se han descritos algunas clases de hemoglobinas incluso en protozoos. Se ha descrito hemoglobina en casi todos los grupos zoológicos.

La hemoglobina es una cromoproteína, constituida por un grupo prostético y 4 grupos pirrol unidos a un átomo ferroso (Fe<sup>2+</sup>), todo unido a una cadena proteica. La cadena proteica es la parte más variable de la hemoglobina, ya que cada especie tiene la o las cadenas propias. La hemoglobina básica es la monomérica, que es la que podemos encontrar en peces. En la mayoría de los vertebrados observamos que se trata de un tetrámero, por lo que se podrá unir a 4 moléculas de oxígeno. Existen otras proteínas poliméricas, con más de 4 cadenas.

Posiblemente el sistema de los vertebrados sea casi óptimo, ya que la hemoglobina viaja en el interior de los eritrocitos, evitando que se filtren. Además se crea una presión osmótica muy alta para que tenga una mejor interacción con el oxígeno.

Al combinarse la hemoglobina se producirá una oxigenación. Existen dos formas de la hemoglobina, la forma oxigenada y la desoxigenada. Normalmente no se producen oxidaciones. El  $Fe^{2+}$  no pasa a  $Fe^{3+}$ . Pero en ciertas condiciones patológicas sí se podría producir, momento en que se formará metahemoglobina. La metahemoglobina no es funcional. En individuos fumadores encontraremos una cierta cantidad circulante.

Cada especie tiene su propia hemoglobina, y además, algunas especies pueden tener varias, como la especie humana. La hemoglobina puede mutar, dando lugar a otras moléculas que pueden ser menos eficaces, como en el caso de la anemia falciforme, donde varía solo un AA, o bien dar lugar a moléculas totalmente inútiles. Los hemoglobinas de diferentes animales tienen diferentes afinidades por el oxígeno. En el hombre encontramos una variación en la hemoglobina a nivel de desarrollo, ya que encontramos un tipo de hemoglobina fetal y otro en el individuo adulto. Varían principalmente en la afinidad por el oxígeno.

A una determinada presión de oxígeno la hemoglobina se satura al 100%. La sangre se satura de oxígeno en los pulmones, donde la presión es elevada, y fluirá oxigenada hacia los tejidos. Cuanto mayor sea el consumo de oxígeno por el tejido menor será la presión de oxígeno, lo que provocará que se desprenda más oxígeno de la sangre. De esta manera se va autorregulando el aporte de oxígeno a los tejidos.

Hemos hablado hasta el momento de afinidad, pero sin definir este concepto. La afinidad es la avidez con la que un pigmento respiratorio se une al oxígeno. Una forma de cuantificar la afinidad es la  $P_{50}$ . La  $P_{50}$  es la presión de oxígeno a la que la sangre está saturada al 50%. En el hombre la  $P_{50}$  es de 27mm Hg. La sangre fetal tiene más afinidad por el oxígeno que la materna. Cuanto más alta la  $P_{50}$  menor afinidad, y viceversa. La mioglobina tiene más afinidad por el oxígeno que la hemoglobina.

La hemoglobina posee dos estructuras. La estructura T se da cuando la hemoglobina tiene poca afinidad por el oxígeno, mientras que en la estructura K, la afinidad de la molécula es mayor, lo que permite que se unan las moléculas de oxígeno. A presiones de oxígeno bajas la estructura principal es la T. Cuando se une el oxígeno pasa a la estructura K. Cuando todos los grupos hemo están saturados se vuelve de nuevo a la forma T. Esto explica la forma típica de una curva de afinidad de la hemoglobina, ya que al ir avanzando en el tiempo, se van saturando los grupos.

La mioglobina es un pigmento tisular, cuya función no acaba de estar del todo clara. Existen varias hipótesis. Algunos autores piensan que puede ser un pigmento de reserva, mientras que otros consideran que puede presentar funcionalidad al pasar del estado de reposo al de actividad, momento en que su actividad podría permitir al músculo realizar mayor actividad.

### Efecto Bohr

Establece una relación entre el oxígeno y los pigmentos respiratorios. Bohr fue un científico del siglo XIX – XX que observó que al exponer a la hemoglobina a pH ácido, al aumentar la concentración de  $CO_2$ , disminuía su afinidad por el oxígeno, aumentando el  $P_{50}$ . Este efecto tiene consecuencias importantes sobre el ciclo respiratorio. La sangre al llegar a los pulmones se desprende del dióxido de carbono y se carga de oxígeno, lo que implica que la sangre arterial tenga un pH más alcalino que la venosa. La sangre con mayor afinidad por el oxígeno está en los pulmones por lo tanto.

Al pasar de una alta afinidad a una baja se permite una mejor descarga de oxígeno, a medida que la sangre va avanzando, ya que cada vez tiene más dióxido de carbono. Este proceso se da también en la carga, pero de manera menos acusada.

### Efecto de la temperatura

A medida que aumenta la temperatura disminuye la afinidad por el oxígeno. Normalmente altas temperaturas van asociadas a metabolismos elevados, lo que implica que en tejidos donde sea necesario mucho oxígeno, la sangre tendrá menos afinidad por él, por lo que será más sencillo que se desprenda de él.

### Efecto de los fosfatos

Al aumentar la cantidad de fosfatos en sangre disminuye la afinidad por el oxígeno. En determinadas circunstancias, como en el caso de algunas anemias, la sangre lleva más fosfatos, lo que implica que aún llevando menos oxígeno se desprenderá de él más fácilmente. Por lo tanto el resultado quedará más o menos equilibrado.

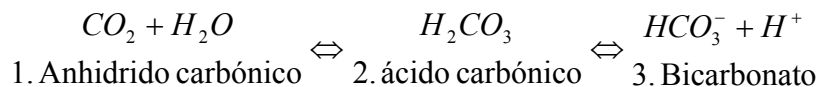
También a determinadas alturas puede aumentar la concentración de fosfatos en sangre, como adaptación a la altitud, ya que la presión de oxígeno será menor, por lo que así llegará más oxígeno a los tejidos.

### Efecto Root

Se da en peces, en animales cuya sangre se acidifica, ya que así disminuye la capacidad total de transporte de oxígeno.

### TRANSPORTE DE CO<sub>2</sub>

Se suelen representar curvas donde se ve que la cantidad de CO<sub>2</sub> en un medio aumenta a medida que aumenta la presión de este gas. Pueden existir diferencias entre diferentes especies, ya que hay sangres con mayor capacidad de transporte de dióxido de carbono que otras. La sangre suele tener mayor capacidad de transportar CO<sub>2</sub> que el agua y otras sustancias.



A una presión de CO<sub>2</sub> de 40 mm Hg, un 97,5 del C estaría en las formas 1 y 2, y el 2, 5 restante en la 3. El pH sería aproximadamente de 5,5.

En la sangre la capacidad de transporte es mucho mayor. En sangre, la mayor parte del C viaja en forma de bicarbonato. El pH de la sangre es aproximadamente 7.

En la sangre encontramos tamponadores, amortiguadores, que son de proteínas plasmáticas, que con sus grupos aminos pueden neutralizar los hidrogeniones. Además encontramos iones fosfato en sangre. La hemoglobina tiene además otra sustancia, llamada Im, que actúa como tamponadora.

A nivel global ocurre lo siguiente. El CO<sub>2</sub> pasa a la sangre y se hidrata, pasando a forma de bicarbonato. Los protones serán tamponados por las diferentes sustancias. Gracias a la presencia de la anhidrasa carbónica, la velocidad de esta reacción es 1000 veces superior en el eritrocito. Sale por lo tanto el bicarbonato al plasma, en un antiporte de cloruro, para contrarrestar la carga. Así también se tamponan protones. Al mismo tiempo la hemoglobina se desoxigena, aumentando así su capacidad de tamponar y retener CO<sub>2</sub>. En el alveolo, al entrar el oxígeno se fuerza a la hemoglobina a soltar el dióxido de carbono.

### Efecto Haldane

La capacidad de la sangre de transportar  $\text{CO}_2$  depende de su grado de oxigenación. Una sangre totalmente oxigenada transporta menos dióxido de carbono que una forma desoxigenada. La sangre arterial siempre lleva una determinada cantidad de dióxido de carbono que no se podrá liberar en los pulmones. El efecto Haldane impide que el pH cambie mucho, con lo que se evitan las tensiones tan altas que serían necesarias.

### $\text{CO}_2$

Se trata de un metabolito muy ácido, que se crea en elevadas cantidades en la mayoría de los tejidos. Debido a su acidez y su cantidad es muy importante transportarlo rápidamente. Si se acumula  $\text{CO}_2$  en la sangre el organismo sufrirá una acidosis, mientras que si se trata de una eliminación excesiva padecerá una alcalosis. En ambos casos sería fatal para el individuo, por lo que se ha de retener el dióxido de carbono en la cantidad adecuada para regular el pH sanguíneo, dentro de un rango más o menos constante. Existen 3 mecanismos para regular la concentración de dióxido de carbono en la sangre, que actuarán en el orden mostrado, según la rapidez de actuación.

### Tampones sanguíneos

Estos mecanismos ya se han comentado anteriormente.

### Mecanismos respiratorios

Un organismo es capaz de aumentar o disminuir la eliminación de  $\text{CO}_2$  por hiper- o hipoventilaciones. De esta manera podemos controlar la cantidad de  $\text{CO}_2$ , ya que la capacidad tamponadora tiene límites.

### Sistema renal

Puede actuar sobre metabolitos no volátiles. Puede favorecer la eliminación de ácido o base, según sea necesario en ese momento.

### *REGULACIÓN DE LA RESPIRACIÓN*

Mediante este proceso podemos regular la cantidad de oxígeno y de dióxido de carbono. El sistema nervioso dispone de una serie de centros que controla la actividad respiratoria, situados en el puente y en el bulbo raquídeo. En el puente tenemos el núcleo parabránquial. En el bulbo tenemos dos zonas. Por un lado tenemos el grupo respiratorio dorsal, encargado principalmente de la inspiración, constituido por un solo núcleo, el núcleo del tracto solitario. Por otro lado tenemos el grupo respiratorio ventral, encargado de la espiración, constituido por dos núcleos. Las dos zonas tienen procesos de inhibición cruzada entre ellas. Existe tanto control voluntario como control involuntario.

## ALIMENTACIÓN

Existen organismos autótrofos, que podríamos clasificar entre fotoautótrofos y los quimiosintéticos, que oxidan materia inorgánica, que no requieren alimentarse para sobrevivir. Pero estos no son los animales que nos interesan, ya que la inmensa mayoría de los animales son heterótrofos, es decir, oxidan materia orgánica para sobrevivir. Todos los animales tienen unos requerimientos nutricionales para sobrevivir, como ya se vio al inicio del tema de metabolismo.

El proceso de alimentación se puede dividir en una serie de etapas que son:

- Captación del alimento
- Transporte y almacenamiento
- Digestión mecánica, química y/o enzimática
- Absorción de nutrientes
- Eliminación de residuos

Podemos clasificar a los animales en función de la alimentación, de lo que comen. Podemos distinguir la alimentación no selectiva, practicada principalmente por animales filtradores, y la alimentación selectiva, practicada por los demás. El tipo de alimentación puede favorecer la aparición de enzimas digestivos muy específicos en el animal, como en el caso de las celulasas, quitinasas,.... En estos dos casos se trata de bacterias que viven junto con los rumiantes y protozoos que viven en el interior de termitas, respectivamente.

Podemos distinguir una serie de diferencias en función del tipo de alimentos que capta el animal.

### Fluidos

Se trata de animales que pueden seleccionar los alimentos que ingieren. Son normalmente organismos acuáticos, tanto marinos como de agua dulce.

### Micrófagos

Ingieren pequeñas partículas en suspensión. Pueden ingerir estas partículas mediante mucus al que se adherirán, sistemas filtradores,....

### Macrófagos

Su dieta consiste en partículas de mayor tamaño. Emplean diferentes sistemas de aprensión para capturarlas. El alimento puede ser ya disgregado mecánicamente en esta etapa, mediante un proceso de masticación.

Veamos ahora la digestión, que consiste en la hidrólisis de los alimentos. Distinguiamos dos tipos.

### Intracelular

Se produce la digestión en el interior de la célula. No hay secreción de agentes hidrolíticos al medio exterior.

### Extracelular

Implica la secreción de agentes hidrolíticos al exterior. Este tipo de digestión no tiene porque ser totalmente en el exterior de la célula, sino que puede ser mixta entre interior y exterior.

En principio se puede dar totalmente externa al cuerpo, con la secreción de agentes digestivos al exterior del organismo, pero también se puede dar la formación de tubos digestivos, que implicarán que no será externa al organismo. En el caso de que aparezcan tubos digestivos, como en la mayoría de animales, se puede dar un tratamiento secuencial al alimento, lo que implica una diferenciación de las zonas.

En vertebrados se da digestión a nivel bucofaringeo, a nivel gástrico y a nivel intestinal. Existen glándulas anexas al tubo digestivo que van segregando productos químicos que pueden afectar a la digestión. Estas glándulas son páncreas e hígado.

En primer lugar al alimento se le da un tratamiento mecánico, consistente en procesos de fragmentación, lubricación, transporte y mezcla. En el proceso de fragmentación, el alimento captado puede ser masticado, como en el caso de los mamíferos o no ser masticado. En algunos invertebrados se pueden dar también procesos de fragmentación. Incluso puede darse fragmentación de los alimentos interna.

El reflejo de transporte y de mezcla es un proceso muy complejo, que tiene asociados 5 pares craneales. Se da una vez el alimento penetra en el esófago, donde es transportado por la contracción de los músculos lisos que rodean el conducto. Dependiendo del grupo podrá darse el transporte por cilio o por impulso de músculos. Esto está regulado mediante el sistema nervioso autónomo. El sistema parasimpático segregará acetilcolina, que estimulará el proceso, mientras que el simpático tendrá los dos receptores  $\alpha$  y  $\beta$ , que presentarán estimulación positiva y negativa, respectivamente. Los movimientos del esófago pueden ser de tres tipos. Los movimientos peristálticos impulsarán el alimento a lo largo del tubo. Los movimientos de segmentación y pendulares provocarán la mezcla de los alimentos.

Se inicia también un proceso de digestión química. En la boca actúan 3 glándulas salivares que son las parótidas, las submaxilares y las sublinguales. Estas glándulas segregan sustancias que tienen efectos bacteriostáticos, tienen efectos lubricantes, generan un pH alcalino, protegiendo así los dientes. Además inician la digestión de los alimentos, mediante la amilasa salivar. La secreción salivar está controlada por el sistema nervioso autónomo, por ambos sistemas, el simpático y el parasimpático.

Una vez ha pasado por el esófago, el alimento llega al estómago, que tiene una función principal de almacenamiento. En el estómago se secreta una solución ácida, lo que implicará una acidificación del alimento, además de tener efectos bactericidas. En el estómago también hay un efecto hidrolítico. La regulación del sistema digestivo a este nivel es tanto nerviosa como endocrina. En el estómago encontramos diferentes células, que son:

Células principales: Secreción de pepsinógeno, que pasará a pepsina a pH ácido.

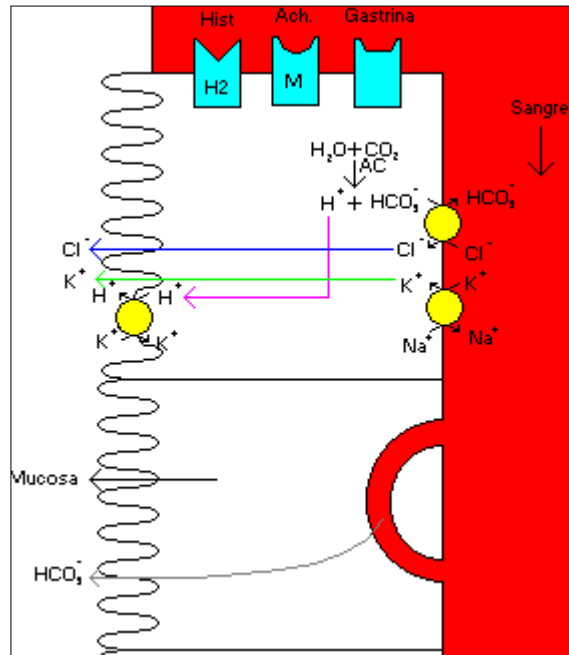
Células parietales: Secreción de HCl y del factor intrínseco.

Células caliciformes: Segregan un mucus alcalino.

Células G: Segregan gastrina.

Normalmente los enzimas gástricos son secretados en formas inactivas, como medida de seguridad para la célula. Se activan una vez se ha secretado, a determinado pH o determinadas circunstancias. La mucosa alcalina protege las células del estómago del pH ácido del estómago. La función de la gastrina es la de estimular la secreción ácida. El factor intrínseco se unirá a la vitamina B<sub>12</sub>, permitiendo así que la vitamina sea absorbida a nivel intestinal. Los nutrientes que se absorban a nivel bucal, normalmente muy pocos no pasarán por el hígado, ya que la vascularización bucal no pasa por allí. Los nutrientes que se absorben a nivel intestinal sí pasarán por el hígado.

Como ya hemos dicho, existe regulación a nivel nervioso y endocrino. A nivel cefálico hay síntesis de acetilcolina que actúa sobre receptores muscarínicos. A nivel gástrico, existe secreción de gastrina, que estimula la secreción del estómago, así como una mayor síntesis de Ach. A nivel intestinal también podemos encontrar regulación, ya que los elementos que llegan al intestino pueden inhibir la secreción gástrica. Se podrán secretar hormonas que inhibirán la secreción gástrica, como la secretina, la GIP (Gastric inhibitor protein),... A nivel del intestino se producen otras secreciones, como pueden ser las secreciones hepáticas, las secreciones pancreáticas y las intestinales, de nuevo con regulación nerviosa y endocrina.



En primer lugar, en el páncreas, se liberan electrolitos, carbonato y agua. La principal función de esto es la de neutralizar el pH ácido del estómago. Además se liberarán también algunos compuestos como pueden ser endopeptidasas, como el tripsinógeno, que en presencia de enteroquinas pasará a tripsina que actuará sobre el quimiotripsinógeno, pasándolo a quimiotripsina. Se liberarán también carboxipeptidasas, amilasa pancreática y lipasa pancreática. El control de la secreción pancreática es intestinal principalmente.

El hígado libera la bilis, compuesta por ácidos biliares. Además también secreta colesterol y bilirrubina, aparte de electrolitos como agua y carbonato, con lo que el pH pasa a ser cercano a 8. En el intestino se produce también secreción, mediante las siguientes células.

Glándulas de Brunner: Amilasa, peptidasas, mucina carbonato

Células caliciformes: Mucus alcalino

Células endocrinas: Secretina, CCK, enteroglucagón,...

Enterocitos: Terminan la digestión intestinal.

Una vez se ha producido la digestión, se pasa a los procesos de absorción, de los que podemos diferenciar dos tipos básicos.

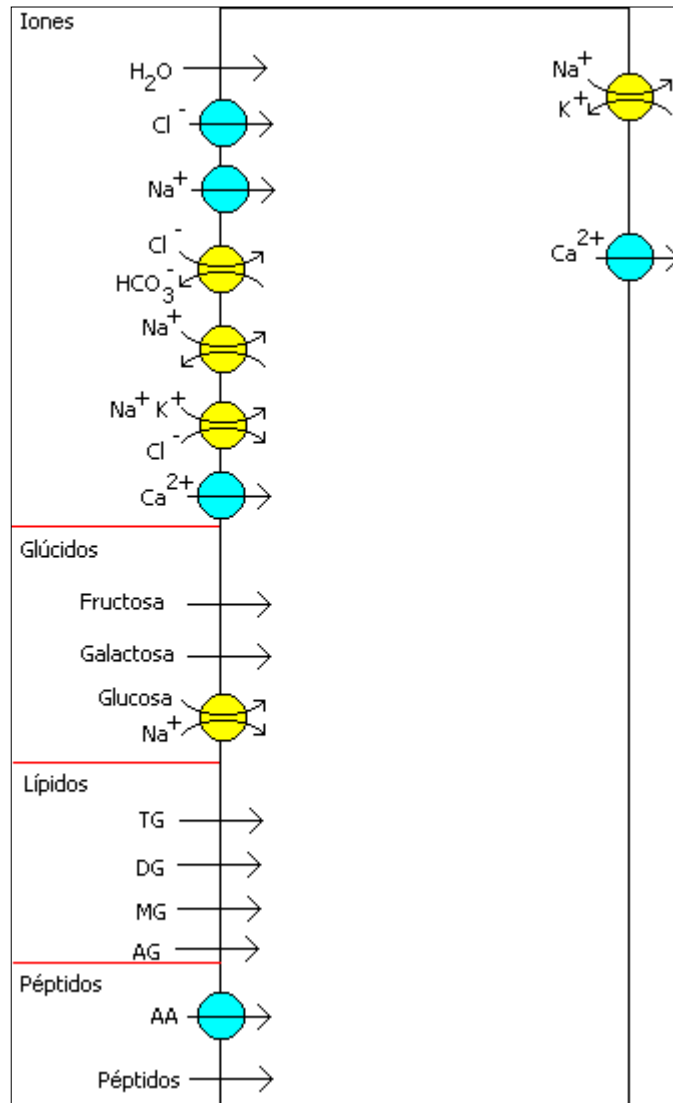
Transcelular: A través del interior de los enterocitos.

Paracelular: A través de los espacios entre los enterocitos.

Los mecanismos de entrada de los distintos componentes son los típicos, ya sea por difusión o por transportadores específicos. El agua puede pasar fácilmente a través de la membrana, pudiendo pasar a través de los poros, como las aquaporinas. La entrada de los iones será dependiente de la concentración y en muchos casos mediante transportadores. La zona de los microvilli es abundante en disacáridos, lo que provoca que si se transforman en monosacáridos pasen fácilmente al interior, ya sea por difusión facilitada o por transporte activo. Los lípidos pueden entrar fácilmente en el interior de las células, donde formar quilomicrones, que podrán pasar a la linfa, o bien a la sangre si son AG de cadena corta. Los aminoácidos podrán pasar a la sangre mediante transportadores dependientes de sodio.



La mayor parte de las sustancias energéticas se absorben a nivel del intestino delgado, quedando para el intestino grueso la absorción de agua y el intercambio iónico. En la imagen de la derecha podemos observar los procesos de absorción.



## LA EXCRECIÓN DE LOS PRODUCTOS NITROGENADOS

La eliminación y degradación del nitrógeno presentan diversos inconvenientes, pero es básica para la vida del individuo. El nitrógeno provendrá del catabolismo proteico, del cual quedará como producto final amoniaco, que formará  $\text{NH}_4$ , que podrá ser transformado o bien en urea o bien en ácido úrico. Parte del nitrógeno vendrá también de la degradación de los ácidos nucleicos. Existen varias formas de eliminar nitrógeno, que dependerán del tipo de animal.

	N eliminado en forma de	Toxicidad	Pérdida de agua
Amoniotélicos	Amonio (1N)	Muy tóxico.	90
Ureotélicos	Urea (2N)	Algo tóxico.	15
Uricotélicos	Ácido úrico (4N)	No tóxico, pero no soluble.	1

Los animales amoniotélicos deberán emplear un gran volumen de agua para deshacerse de este compuesto- La urea requerirá un gasto menor de agua, mientras que el ácido úrico no requerirá casi agua. Algunos animales son capaces de emplear la urea para la regulación osmótica, como por ejemplo los elasmobranquios y algún anfibio terrestre.

### Animales amoniotélicos

Son invertebrados acuáticos y peces teleostios (en este caso también habrá urea). También se da en la fase acuática de los anfibios. Son animales en los que el amonio difundirá fácilmente en el medio.

### Animales ureotélicos

Entran dentro de este grupo los elasmobranquios, a los que la urea les permite regular la presión osmótica. Los mamíferos son animales ureotélicos, al igual que los anfibios.

### Animales uricotélicos

Los insectos forman ácido úrico, que podrá ser excretado, o bien podrá ser almacenado en depósitos que tenga el animal con tal fin. Se puede dar también en gasterópodos, reptiles y aves. En algunos anfibios también se puede dar.

---

## ÓRGANOS Y TIPOS DE EXCRECIÓN

Del organismo se han de eliminar agua, iones, productos nitrogenados y restos de alimentos. Existen diferentes métodos para realizar la excreción.

### Superficie corporal

En algunos animales se puede producir eliminación de muchos sustratos a través de la superficie corporal. Puede haber algún tipo de restricción.

### Superficie respiratoria

En las branquias de los peces se pueden excretar en ocasiones iones monovalente.

### Órganos especializados en el equilibrio osmótico

Existen órganos especializados en mantener el equilibrio osmótico, que están presentes sobre todo en organismos que viven en zonas hiperosmóticas. Se las denomina glándulas de sal.

### Vías digestivas

Se pueden eliminar también algunos componentes a través de la vía digestiva, pero serán necesarias estructuras especiales como los túbulos de Malpighi de los insectos.

### Órganos nefridianos

Se dan en invertebrados, son invaginaciones de la superficie. Existen de dos tipos, los protonefridios, que son característicos de animales acelomados, y los metanefridios, que son característicos por desembocar en la cavidad celómica.

### Órganos renales

Son característicos de vertebrados.

Los mecanismos que se emplean para esto son principalmente físicos. En primer lugar se dan una serie de mecanismos de convección, de la sangre y de los líquidos corporales, que serán filtrados. Los procesos varían según el grupo.

Existen dos tipos, secreción, propia de invertebrados, con los insectos y los túbulos de Malpighi, y los protonefridios. En contraposición a esto encontramos los procesos de filtración, que constan de una secuencia de reabsorción y de secreción. Este segundo tipo de sistema es propio de los vertebrados, aunque también lo podemos encontrar en anélidos, moluscos, y crustáceos, que tienen metanefridios. En algunos casos también podríamos encontrar algún protonefridio realizando este proceso.

Encontramos una cápsula, donde se va filtrando el líquido interno. En los vertebrados el órgano filtrador es el glomérulo, mientras que en otros organismos podría ser la membrana pericárdica. La función básica de esto es la detoxificar el medio. Además, las sustancias de bajo peso molecular se separan fácilmente. En muchos casos puede ser necesario que las sustancias sean absorbidas mediante transporte activa. Los riñones de secreción simple son más sencillos, por lo que las sustancias llegarán al tubo o por transporte activo o por difusión, de manera que es menos costoso energéticamente.

### *RIÑÓN DE UN VERTEBRADO*

La unidad básica funcional son las nefronas. Tienen un sistema de filtración por un sistema de alta presión, que se hace en la circulación arterial y tiene lugar en el glomérulo. El resultado de la filtración será la formación de un líquido preurinario. En organismos aglomerulares no encontraremos ni glomérulos ni arterias en el riñón, sino que será un sistema a partir de sangre venosa. El tamaño del glomérulo dependerá de la cantidad de plasma filtrado. Los glomérulos serán más grandes en organismos con una mayor necesidad de filtrado de agua. En los peces teleostios el glomérulo es pequeño, al igual que en reptiles. En mamíferos y aves el glomérulo también es pequeño. El tamaño del glomérulo muestra la adaptación del organismo a vivir sin agua.

Una vez salimos del glomérulo, llegamos al túbulo proximal. Una vez pasada esta zona llegamos a la zona que se conoce como asa de Henle, para pasar después al túbulo distal. La zona más activa a nivel de absorción es la proximal. El túbulo distal desemboca en los túbulos colectores, que desemboca en un túbulo colector común, que es la uretra. El tamaño del asa de Henle depende de la disponibilidad de agua, ya que es en esa zona donde se reabsorbe el agua. Individuos con adaptaciones para vivir con poco agua tendrán el asa corta. En el túbulo proximal se absorben AA, glucosa, iones e incluso ácido úrico. La reabsorción de agua está regulada mediante el control de la permeabilidad del conducto. Puede estar regulado hormonalmente mediante la ADH, o la aldosterona, que aumenta la permeabilidad al sodio, que entraría acompañado de agua.

## EQUILIBRIO ÁCIDO BASE

En los animales se ha de regular el pH de la sangre y de los líquidos extracelulares. Se ha de regular la relación entre  $H^+$  y  $OH^-$ . A pH ácidos, los animales sufrirían acidosis, mientras que a pH alcalinos, los animales sufrirían alcalosis. Los animales pueden soportar una variación en mayor o menor medida de estos factores. A una temperatura de  $37^{\circ}C$ , el pH está en 7,4. La mayoría de los animales podrían soportar una variación de  $\pm 0,5$ . En el caso de los poiquiloterms se pensó en un principio que no regulaban el pH, pero al compararlo con la temperatura se observó que siempre mantenían una alcalinidad relativa constante, en relación con la temperatura. El pH en el interior de las células suele ser algo más ácido que en el exterior. Las células mantienen su pH mediante las bombas de protones.

En la regulación ácido – base intervienen 2 tipos de procesos.

Pasivos (Amortiguación)	Tampones químicos Redistribución compartimental
Activos (Regulación)	Respiratorios Excretorios Metabólicos

Intervienen tampones químicos, como los que ya vimos en su momento en la sangre.