

ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS



Una papila valada de la lengua, donde se localizan la mayor parte de los botones gustativos.

ESQUEMA DEL CAPÍTULO

- 16.1 Tipos de receptores sensitivos y sus propiedades 583**
 - Propiedades generales de los receptores 583
 - Clasificación de los receptores 585
- 16.2 Los sentidos generales 585**
 - Terminaciones nerviosas no encapsuladas 586
 - Terminaciones nerviosas encapsuladas 586
 - Rutas de proyección somatosensitivas 587
 - Dolor 588
- 16.3 Los sentidos químicos 591**
 - Gusto 591
 - Olfato 593
- 16.4 Audición y equilibrio 596**
 - La naturaleza del sonido 596
 - Anatomía del oído 597
 - Fisiología de la audición 601
 - Equilibrio 605

16.5 Visión 610

- Luz y visión 610
- Estructuras accesorias de la órbita 610
- Anatomía del ojo 612
- Formación de una imagen 615
- Transducción sensitiva en la retina 617
- Adaptación a la luz y la oscuridad 623
- El sistema de visión dual 623
- Visión del color 624
- Visión estereoscópica 624
- La ruta de proyección visual 625

Guía de estudio 629

CONOCIMIENTO MÁS A FONDO

- 16.1** Medicina evolutiva: feromonas humanas 595
- 16.2** Aplicación clínica: infección del oído medio 598
- 16.3** Aplicación clínica: sordera 605
- 16.4** Aplicación clínica: cataratas y glaucoma 614
- 16.5** Historia médica: anestesia: de las fiestas de éter a la cirugía moderna 628

Repaso

- El estudiante debe estar familiarizado con los conceptos de proteína G, cAMP y sistemas de segundo mensajero (p. 86) para comprender cómo funcionan los sentidos, sobre todo el gusto y el olfato.
- La codificación de la información sensitiva se basa en conceptos ya vistos de codificación neural (p. 468) y potenciales postsinápticos excitadores e inhibidores (EPSP e IPSP) (p. 466).
- Es necesario conocer las vías de la médula espinal y la decusación (p. 483) para comprender las rutas sensitivas al encéfalo.
- Se requiere familiaridad con ciertos pares craneales para comprender otras rutas sensitivas al encéfalo, en especial los nervios olfativo, óptico, trigémino, facial, auditivo, glosofaríngeo y vago (pp. 547 a 554).
- El análisis de la visión que se lleva a cabo en este capítulo supone el conocimiento de los circuitos neurales convergentes (p. 470) y la suma espacial (p. 467).
- Hay que conocer la anatomía macroscópica del encéfalo para comprender dónde se reciben y procesan las señales sensitivas (capítulo 14).

Cualquier persona que disfruta la música, el arte, la buena comida o una conversación, aprecia los sentidos humanos. Sin embargo, la importancia de éstos se extiende más allá de obtener placer del entorno. En la década de 1950, los conductistas de la *Princeton University* estudiaron los métodos empleados por los comunistas soviéticos para obtener confesiones de los prisioneros políticos, los cuales incluían aislamiento total y privación sensitiva. Se inmovilizó a estudiantes voluntarios en habitaciones oscuras, a prueba de ruido, o se les suspendió en cámaras de agua oscuras. En poco tiempo estos sujetos experimentaron alucinaciones visuales, auditivas y táctiles, patrones de pensamiento incoherentes, deterioro del desempeño intelectual y, en ocasiones, miedo mórbido o pánico. Se han observado efectos similares en pacientes quemados a quienes se inmoviliza y permanecen con vendajes en gran parte del cuerpo (incluidos los ojos); por tanto, experimentan una prolongada falta de información proveniente de los sentidos. Los pacientes conectados a equipos de reanimación cardiopulmonar y confinados en tiendas de oxígeno en ocasiones tienen ideas delirantes. La información sensitiva es vital para la integridad de la personalidad y la función intelectual.

Más aún, gran parte de la información comunicada por los órganos de los sentidos (como la presión arterial, la temperatura corporal y la tensión muscular) nunca llega a captar la atención consciente. Sin embargo, mediante el seguimiento de estas condiciones, los órganos de los sentidos inician reflejos somáticos y viscerales indispensables para la homeostasis y para la propia supervivencia en un entorno que cambia y presenta desafíos de manera incesante.

16.1 Tipos de receptores sensitivos y sus propiedades

Resultados esperados del aprendizaje

Cuando haya completado esta sección, el estudiante podrá:

- Definir *receptor* y *órgano* de los sentidos.

- Elaborar una lista de los cuatro tipos de información obtenida de los receptores sensitivos, y describir la manera en que el sistema nervioso codifica cada tipo.
- Delinear tres maneras de clasificar los receptores.

Un **receptor** es cualquier estructura especializada para detectar un estímulo. Algunos receptores son simples terminaciones nerviosas, como los del calor y el dolor, en tanto que otros son verdaderos órganos de los sentidos. Un **órgano de los sentidos** es una estructura compuesta por tejido nervioso y otros tejidos que mejoran su respuesta a ciertos tipos de estímulo. Los tejidos accesorios pueden incluir tejido epitelial, muscular y conjuntivo. Los órganos de los sentidos pueden ser tan complejos como el ojo o el oído o tan microscópicos y simples como una dendrita cubierta por una porción pequeña de tejido conjuntivo.

Propiedades generales de los receptores

El propósito fundamental de cualquier receptor sensitivo es la **transducción**, la conversión de una forma de energía en otra (luz, sonido, calor, tacto, vibración u otras formas de estímulo energético) en señales nerviosas. (Cualquier dispositivo que convierte una forma de energía en otra es un *transductor*, sea un órgano de los sentidos, un motor a gasolina o una bombilla eléctrica.)

El efecto inicial de un estímulo en una célula sensitiva es una pequeña carga eléctrica local denominada **potencial de receptor**. En muchos casos —como en los sentidos del tacto y el olfato— la célula sensitiva es una neurona. Si el potencial de receptor es bastante fuerte, la neurona activa una descarga de potenciales de acción, con lo cual genera una señal nerviosa para el sistema nervioso central (CNS). En otros casos, como el gusto y la audición, la célula sensitiva no es una neurona sino una célula epitelial. No obstante, sus componentes básicos son vesículas sinápticas, libera un neurotransmisor como respuesta a un estímulo y estimula a una neurona adyacente. Esa neurona envía señales luego al CNS.

No todas las señales sensitivas van al encéfalo, pero cuando lo hacen, se puede experimentar una **sensación** (una conciencia subjetiva del estímulo). Sin embargo, muy pocas de las señales sensitivas enviadas al CNS producen una sensación de la que se adquiera conciencia. La mayor parte de ellas se filtran en el tallo encefálico antes de alcanzar la corteza cerebral, una función valiosa que evita que una persona enloquezca porque los órganos de los sentidos han detectado una enorme cantidad de estímulos poco importantes. Otras señales nerviosas se relacionan con funciones que no requieren conciencia de ellos, como el seguimiento del pH sanguíneo y la temperatura corporal.

Los receptores sensitivos transmiten cuatro tipos de información: *modalidad, ubicación, intensidad y duración*.

- Modalidad.** Se refiere al tipo de estímulo o la sensación que produce. Visión, audición y gusto son ejemplos de modalidades sensitivas. Los potenciales de acción relacionados con la visión son idénticos a los del gusto o cualquier otra modalidad. Entonces, ¿cómo puede el encéfalo distinguir una señal visual de una de sabor? Lo hace en parte al “suponer” que si una señal proviene de la retina, debe ser visual; si viene de un botón gustativo, debe corresponder a un

sabor, etc. Es como si cada ruta nerviosa de las células sensitivas al encéfalo estuviera "marcada" para identificar su origen, y el encéfalo empleara estas marcas para interpretar la modalidad representada por la señal nerviosa (dolor o prurito, dulce o amargo, verde o rojo). Esta teoría de la interpretación sensitiva recibe el nombre de **código de línea marcada**.

2. **Ubicación.** También está codificada por el tipo de fibras nerviosas que emiten las señales al encéfalo. Cualquier neurona sensitiva detecta un estímulo dentro de un área denominada **campo receptivo**. Por ejemplo, en el sentido del tacto, una sola neurona sensitiva puede cubrir un área de piel de hasta 7 cm de diámetro. No importa qué parte de la piel se toque dentro del campo receptivo, se estimula a la misma neurona. Es probable que el encéfalo carezca de la capacidad para determinar si se tocó a la piel en el "punto A" o en otro punto a 1 o 2 cm de distancia. Si se toca la piel al mismo tiempo en dos puntos distintos en el mismo campo receptivo, el estímulo se percibe como un solo contacto (figura 16.1a). Sin embargo, en algunas áreas del cuerpo como la espalda, no es necesario hacer distinciones más finas. Por otra parte, se debe tener la capacidad de localizar las sensaciones táctiles con mucha mayor precisión en las puntas de los dedos, ya que en éstas cada neurona sensitiva puede cubrir un campo receptivo de 1 mm de diámetro o menos (la densidad de las fibras táctiles es mucho mayor). Dos puntos de contacto a sólo 2 mm de distancia se perciben como toques separados (figura 16.1b). Es decir, la punta de los dedos tiene una *dis-*

crimación de toque en dos puntos más fina que la piel de la espalda. El lector puede imaginar cuán importante es esto para la lectura del código *braille*, la apreciación de la textura de una tela fina o la manipulación de un objeto tan pequeño como una semilla de girasol. El concepto de campo receptivo no sólo es importante para el tacto sino también para otros sentidos como la visión.

La **proyección sensitiva** es la capacidad del encéfalo para identificar el sitio de la estimulación, lo cual incluye áreas muy pequeñas y específicas dentro de un receptor como la retina. Las rutas que siguen por las señales sensitivas hacia sus destinos finales en el CNS se denominan **rutas de proyección**.

3. **Intensidad.** Se refiere al hecho de que un sonido, sea fuerte o suave, una luz brillante u opaca, un dolor leve o insostenible, etc., se codifica de tres maneras: a) a medida que aumenta la intensidad del estímulo, también aumentan las frecuencias de activación de las fibras nerviosas sensitivas (véase la figura 12.28, p. 469); b) los estímulos intensos incorporan una gran cantidad de fibras nerviosas para la activación, y c) los estímulos débiles pueden activar un grupo menos sensitivo de fibras con umbrales más altos. Por tanto, el encéfalo logra distinguir las intensidades con base en las fibras que envían las señales, la cantidad de fibras implicadas y la rapidez con que se activan.
4. **Duración.** Se refiere al tiempo que dura un estímulo, el cual está codificado por cambios en la frecuencia de activación

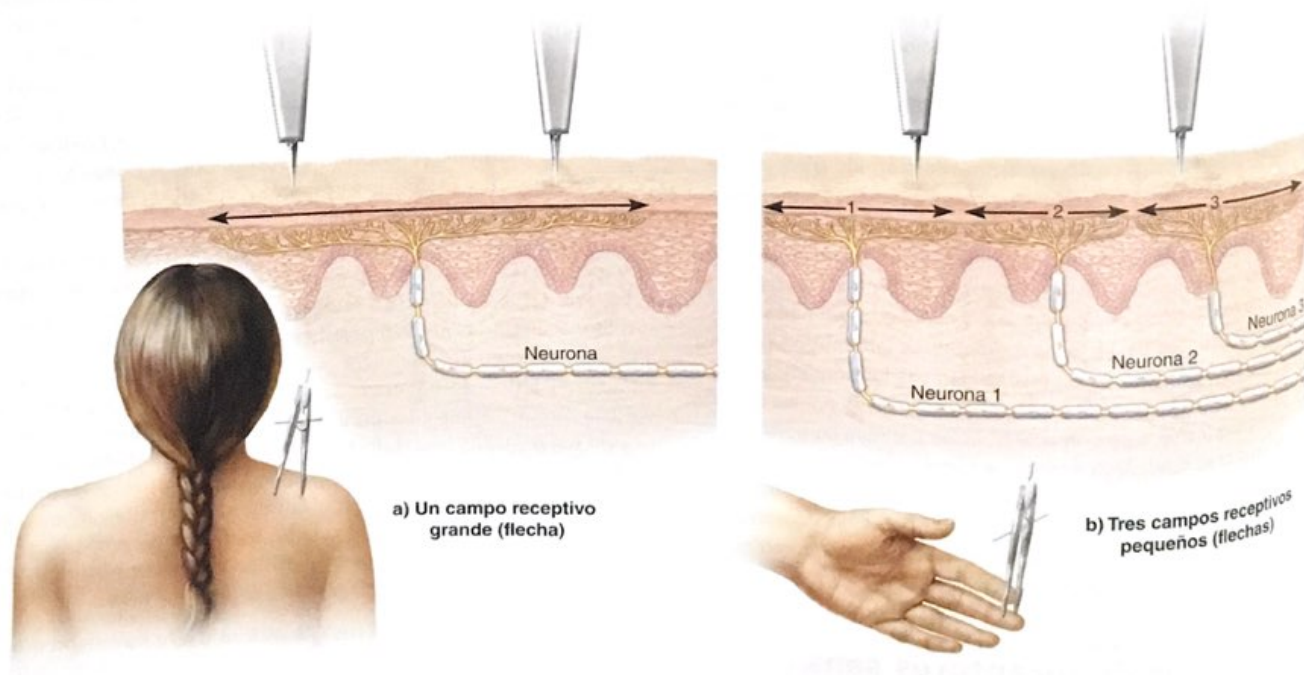


FIGURA 16.1 Campos receptivos. a) Neurona con un campo receptivo grande, como las que se encuentran en la piel de la espalda. Si se toca la piel en dos lugares muy cercanos dentro de este campo receptivo, el encéfalo lo percibe como un solo punto de contacto. b) Neuronas con campos receptivos pequeños, como las que se encuentran en la punta de los dedos. Es probable que aquí dos puntos cercanos de contacto estimulen dos neuronas diferentes y que se perciban como contactos separados.

● Si el campo receptivo en la parte a) tiene 7 cm de diámetro, ¿es posible que dos contactos a 1 cm de distancia se perciban por separado?

de una fibra nerviosa. Todos los receptores tienen la propiedad de **adaptación sensitiva**: si el estímulo es prolongado, la activación de la neurona se vuelve más lenta con el tiempo y con ello se tiene menos conciencia del estímulo. La adaptación al agua caliente es un ejemplo. Los receptores se clasifican de acuerdo con la rapidez de su adaptación. Los **receptores fásicos** generan una gran cantidad de potenciales de acción cuando se les estimula por primera vez y luego se adaptan con gran rapidez y reducen en gran medida el envío de señales, o lo detienen por completo, aunque el estímulo continúe. Algunos de ellos vuelven a activarse cuando el estímulo cesa. Los receptores fásicos se encuentran en los sentidos del olfato, el movimiento del pelo y la presión cutánea. Su naturaleza en fases explica por qué se puede percibir un olor sospechoso (como una fuga de gas) durante unos segundos, y luego se diluye la intensidad de la sensación aunque el estímulo siga presente. Si no se encuentra con rapidez la fuga de gas, se dificulta su localización. Los **receptores tónicos** se adaptan con mayor lentitud y generan señales nerviosas con más regularidad. Los **propiorreceptores** se encuentran entre los receptores tónicos que se adaptan con mayor lentitud, porque el encéfalo siempre debe estar consciente de la posición del cuerpo, la tensión muscular y el movimiento de las articulaciones.

Aplicación de lo aprendido

Aunque al lector le resulte difícil sumergirse en una tina de agua caliente o en un lago helado, pronto se adaptaría y se sentiría más cómodo. A la luz de esto, ¿considera que los receptores de calor o frío son fásicos o tónicos? Explique su respuesta.

Clasificación de los receptores

Los receptores se clasifican mediante varios sistemas superpuestos, algunos se han presentado en capítulos anteriores:

- Por la modalidad del estímulo:
 - Los **termorreceptores** responden al frío o el calor.
 - Los **fotorreceptores** —los ojos— responden a la luz.
 - Los **nocirreceptores**¹ son receptores del dolor; responden a lesión tisular o situaciones que amenazan con daño al tejido.
 - Los **quimiorreceptores** responden a sustancias químicas, como olores y sabores, además de la composición del líquido corporal.
 - Los **mecanorreceptores** responden a la deformación física de una célula o un tejido causada por vibración, contacto, presión, estiramiento o tensión. Entre ellos se incluyen los órganos de la audición y el equilibrio y muchos receptores de la piel, las vísceras y las articulaciones.
- Por el origen del estímulo:
 - Los **exterorreceptores** perciben estímulos externos al cuerpo. Entre ellos se incluyen los receptores de la

visión, la audición, el gusto y el olfato, y de sensaciones cutáneas como tacto, calor, frío y dolor.

- Los **interorreceptores** detectan estímulos en los órganos internos como estómago, intestinos y vejiga, además de que producen sensaciones de estiramiento, presión, dolor visceral y náusea.
 - Los **propiorreceptores** perciben la posición y los movimientos del cuerpo o sus partes. Se presentan en músculos, tendones y cápsulas articulares.
- Por la distribución de los receptores en el cuerpo. Hay dos amplias clases de sentidos:
 - Los **sentidos generales (somatosensitivos, somestésicos)** emplean receptores que tienen una amplia distribución en la piel, los músculos, los tendones, las cápsulas articulares y las vísceras. Entre ellos se incluyen los sentidos del tacto, la presión, el estiramiento, el calor, el frío y el dolor, además de muchos estímulos que no se perciben de manera consciente, como la presión arterial y la composición de la sangre. Sus receptores tienen una estructura simple (en ocasiones no se trata más que de una dendrita).
 - Los **sentidos especiales** están limitados a la cabeza, reciben inervación de los pares craneales y emplean órganos de los sentidos complejos. Los sentidos especiales son la visión, la audición, el equilibrio, el gusto y el olfato.

Antes de proseguir

Responda las siguientes preguntas para probar su comprensión de la sección anterior:

- No todos los receptores sensitivos son órganos de los sentidos. Explique su respuesta.
- ¿Qué significa decir que los órganos de los sentidos son transductores? ¿Qué forma de energía producen todos los receptores?
- No todas las señales sensitivas producen conciencia del estímulo. Explique su respuesta.
- ¿Qué representa la modalidad de un estímulo? Dé algunos ejemplos.
- En esta sección se presentaron tres esquemas de clasificación de receptores. ¿Cómo se clasificarían los receptores de una vejiga urinaria llena? ¿Cómo se clasificarían los receptores del gusto?
- Los nocirreceptores son receptores tónicos más que fásicos. ¿Qué se podría especular acerca de la razón por la que esto resulta benéfico para la homeostasis?

16.2 Los sentidos generales

Resultados esperados del aprendizaje

Cuando haya completado esta sección, el estudiante podrá:

- Elaborar una lista de varios tipos de receptores somatosensitivos.
- Describir las rutas de proyección para los sentidos generales.

¹ noci = dolor.

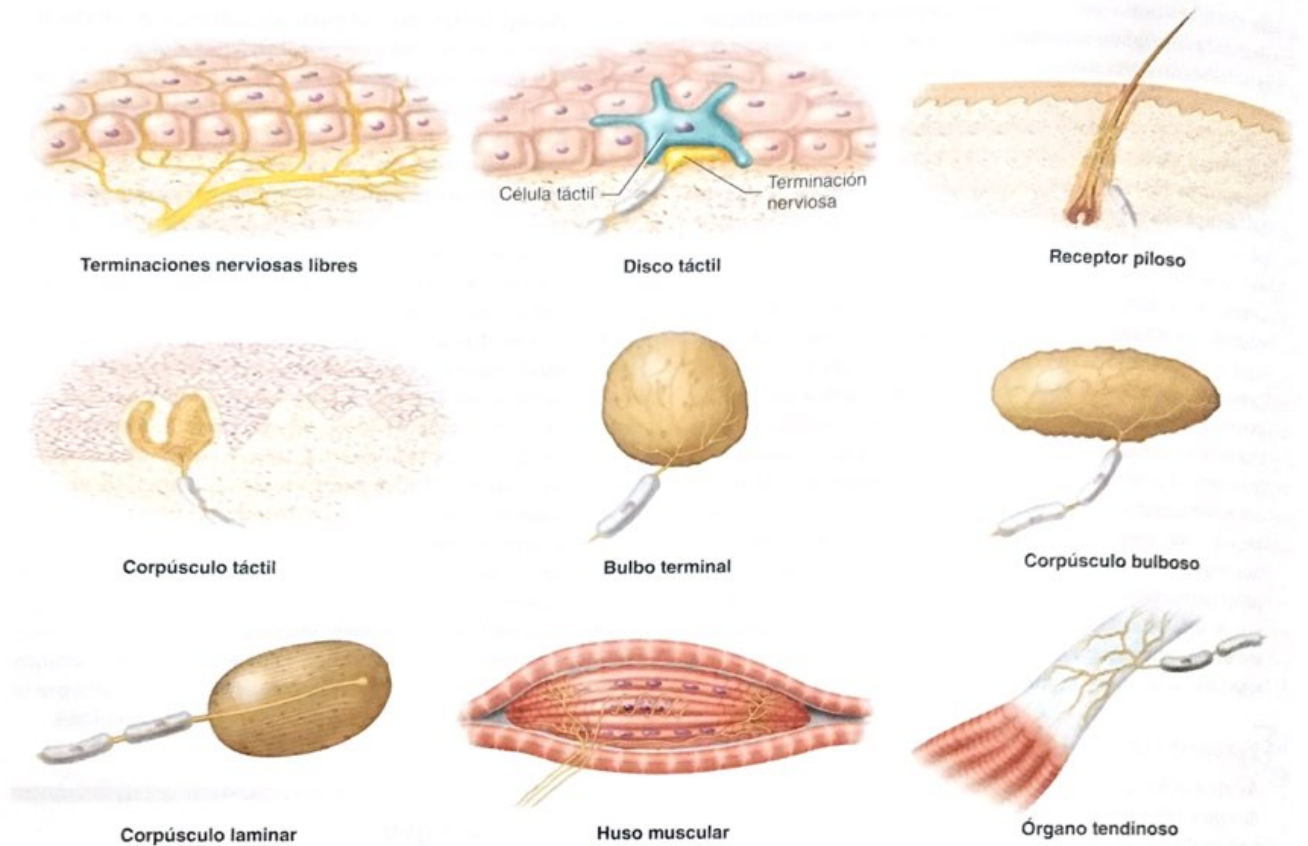


FIGURA 16.2 Receptores de los sentidos generales. Consúltense el cuadro 16.1 para conocer sus funciones.

- c) Explicar los mecanismos del dolor y el bloqueo espinal de las señales de dolor.

Los receptores de los sentidos generales son relativamente simples en estructura y fisiología. Se componen de una o unas pocas fibras nerviosas sensoriales y, por lo general, escasa cantidad de tejido conjuntivo.

Estos receptores se muestran en la figura 16.2 y se describen en el cuadro 16.1.

Terminaciones nerviosas no encapsuladas

Se trata de dendritas sensitivas que no están cubiertas por tejido conjuntivo. Entre ellas se incluyen las siguientes:

- **Terminaciones nerviosas libres.** Comprenden *receptores de calor*, que responden al aumento de la temperatura; *receptores de frío*, que responden al descenso de la temperatura, y *nociceptores* para el dolor. Son dendritas que no están relacionadas con células o tejidos accesorios específicos. Son más abundantes en la piel y las mucosas. Al tocar con suavidad la piel con la punta de un lápiz de grafito (lo que aleja el calor de la piel) se pueden localizar

algunos de los receptores del frío. En lugares donde se localizan, esto produce una sensación de frío.

- **Discos táctiles (de Merkel).**² Son receptores tónicos para el tacto ligero; se considera que perciben texturas, bordes y formas. Se trata de terminaciones nerviosas aplanadas que terminan junto a *células táctiles (de Merkel)* especializadas, y que se hallan en la capa basal de la epidermis.
- **Receptores pilosos (terminaciones peritricuiales).**³ Detectan los movimientos de los pelos. Constan de unas cuantas dendritas enroscadas en la base de un folículo piloso. Responden a cualquier toque ligero que doble un pelo. Debido a que se adaptan con rapidez, no se siente una molestia permanente cuando la ropa dobla los pelos del cuerpo. Sin embargo, cuando una hormiga camina por la piel y va doblando un pelo tras otro, se tiene conciencia de ello.

Terminaciones nerviosas encapsuladas

Se trata de fibras nerviosas rodeadas por neuroglíocitos o tejido conjuntivo. En su mayor parte son mecanorreceptores para el tacto, la presión y el estiramiento. El tejido conjuntivo mejora la sensibilidad de la fibra nerviosa o la vuelve más selectiva en

² Friedrich S. Merkel (1845 a 1919), anatomista y fisiólogo alemán.

³ *peri* = alrededor; *trikho*; pelo.

CUADRO 16.1

Receptores de los sentidos generales

Tipo de receptor	Ubicación	Modalidad
<i>Terminaciones no encapsuladas</i>		
Terminaciones nerviosas libres	Extendida, sobre todo en tejidos epiteliales y conjuntivos	Dolor, calor, frío
Discos táctiles	Estrato basal de la epidermis	Contacto ligero, presión
Receptores pilosos	Alrededor de los folículos pilosos	Contacto ligero, movimiento de los vellos
<i>Terminaciones nerviosas encapsuladas</i>		
Corpúsculos táctiles	Papilas dérmicas de las puntas de los dedos, las palmas, los párpados, los labios, la lengua, los pezones y los órganos genitales	Contacto ligero, textura
Bulbos terminales	Mucosas	Similar a los corpúsculos táctiles
Corpúsculos bulbosos	Dermis, tejido subcutáneo y cápsulas articulares	Contacto o presión continuos y notorios, movimientos articulares
Corpúsculos laminares	Dermis, cápsulas articulares, periostio, mamas, órganos genitales y algunas vísceras	Presión profunda, estiramiento, prurito, vibración
Husos musculares	Músculos estriados, cerca del tendón	Estiramiento muscular (cinestesia)
Órganos tendinosos	Tendones	Tensión sobre los tendones (cinestesia)

relación con la modalidad a la que responde. Ya se han considerado algunas terminaciones nerviosas encapsuladas en el capítulo 13: Husos musculares y órganos tendinosos. A continuación se presentan otros:

- Los **corpúsculos táctiles (de Meissner)**⁴ son receptores fásicos para toques y texturas ligeros. Son altos, ovoides o con forma de pera, y constan de dos o tres fibras nerviosas que serpentean hacia una masa de células de Schwann aplanadas. Se localizan en las papilas dérmicas de la piel y tienen una concentración especial en las áreas sensitivas carentes de pelo, como las puntas de los dedos, las palmas, los párpados, los labios, los pezones y partes de los órganos genitales. Si se pasa la uña de manera ligera sobre el dorso de la mano y luego por la palma, la diferencia en sensación percibida se debe a la alta concentración de corpúsculos táctiles en la piel palmar. Por ejemplo, los corpúsculos táctiles permiten conocer la diferencia entre la seda y la lija con sólo pasar encima la punta de los dedos.
- Los **bulbos terminales (bulbos terminales de Krause, corpúsculos de Krause)** tienen funciones similares a las de los corpúsculos táctiles, pero en lugar de localizarse en la piel, se encuentran en las mucosas de labios y lengua, en la conjuntiva de la superficie anterior del ojo, y en el epineuro de los nervios largos. Se trata de cuerpos ovoides compuestos por una vaina de tejido conjuntivo que rodean una fibra nerviosa sensitiva.
- Los **corpúsculos laminares (de Pacini)**⁶ son receptores fásicos para la presión profunda, el estiramiento, el prurito y la vibración. Se trata de receptores largos, de hasta 1 o

2 mm de longitud, con aspecto de rebanada de cebolla en un corte transversal. Una sola dendrita sensitiva viaja por el centro del corpúsculo. Las capas más internas de la cápsula son células de Schwann aplanadas, pero la mayor parte de la cápsula consta de capas concéntricas de fibroblastos con espacios estrechos llenos de líquido entre ellos. Estos receptores se presentan en el periostio del hueso, en las cápsulas articulares, en el páncreas y algunas vísceras, y en partes profundas de la dermis, sobre todo en manos, pies, mamas y órganos genitales.

- Los **corpúsculos bulbosos (de Ruffini)**⁷ son receptores tónicos para el contacto notorio, la presión, el estiramiento de la piel y los movimientos articulares. Se trata de cápsulas aplanadas y alargadas que contienen unas cuantas fibras nerviosas y se localizan en la dermis, el tejido subcutáneo y las cápsulas articulares.

Rutas de proyección somatosensitivas

Desde el receptor hasta su destino final en el encéfalo, la mayor parte de las señales somatosensitivas viajan por tres neuronas denominadas **neuronas de primer, segundo y tercer órdenes**. Sus axones son, por tanto, fibras nerviosas de primer, segundo y tercer órdenes. Las fibras de primer orden para el tacto, la presión y la cinestesia son largas, mielínicas y rápidas; las que se relacionan con el calor y el frío son pequeñas, amielínicas o un poco mielínicas, y más lentas.

Las señales somatosensitivas de la cabeza (como las sensaciones faciales) viajan por varios pares craneales (sobre todo el V, el nervio trigémino) a la protuberancia y el bulbo raquídeo. En el tallo encefálico, las fibras de primer orden de estas neu-

⁴ George Meissner (1829 a 1905), histólogo alemán.

⁵ Wilhelm J. F. Krause (1833 a 1910), anatomista alemán.

⁶ Filippo Pacini (1812 a 1883), anatomista italiano.

⁷ Angelo Ruffini (1864 a 1929), anatomista italiano.

ronas forman sinapsis con neuronas de segundo orden que se decusan y llegan al tálamo contralateral. Las neuronas de tercer orden completan la ruta hasta el cerebro. Las señales cinestésicas de la cabeza son una excepción, porque las fibras de segundo orden llevan estas señales al cerebelo.

Debajo de la cabeza, las fibras de primer orden entran en el asta posterior de la médula espinal, las señales ascienden por la médula en la ruta espinotalámica y otras rutas que se detallan en el capítulo 13 (consúltense el cuadro 13.1 y la figura 13.5, p. 485). Estas rutas se decusan en el punto de entrada a la médula, cerca de éste o en el tallo encefálico, de manera que la corteza somatosensitiva primaria de cada hemisferio cerebral recibe señales del lado contralateral del cuerpo.

Las señales cinestésicas que ocurren debajo de la cabeza viajan hacia arriba por las vías espinocerebelares hasta el cerebelo. Las señales de las vísceras torácica y abdominal viajan al bulbo raquídeo por fibras sensitivas en el nervio vago (X). En investigaciones recientes se ha demostrado que las señales de dolor visceral también ascienden por la médula espinal en el fascículo grácil.

Dolor

El dolor es una incomodidad causada por lesión tisular o estímulo nocivo, y suele llevar a una acción evasiva. Pocas personas disfrutan el dolor y sería deseable que semejante cosa dejara de existir, pero es uno de los sentidos más importantes y se estaría mucho peor sin él. La evidencia de su valor puede observarse en enfermedades como la lepra y la diabetes mellitus, donde el sentido de dolor se pierde debido al daño nervioso (*neuropatía*). La ausencia de dolor impide que la gente cobre conciencia de lesiones menores; como las pasan por alto, a menudo se infectan y empeoran al punto de que la víctima puede perder dedos de pies y manos, o incluso extremidades completas.

En resumen, el dolor es una sensación adaptativa y necesaria. No se trata sólo de un efecto de la estimulación excesiva de fibras nerviosas relacionadas con otras funciones, sino que es mediado por sus propias fibras nerviosas especializadas, los nocirreceptores. Éstos tienen una densidad muy alta en piel y mucosas, y están presentes en casi todos los órganos, aunque no en el encéfalo ni en el hígado. En algunas cirugías cerebrales, el paciente debe permanecer consciente y tener la capacidad de hablar con el cirujano. Estos pacientes sólo necesitan un anestésico local. Sin embargo, los nocirreceptores se encuentran en las meninges y desempeñan un papel importante en las cefaleas.

Hay dos tipos de nocirreceptores, que corresponden a diferentes sensaciones de dolor. Las fibras de dolor mielínicas conducen los impulsos a una velocidad de 12 a 30 m/s y producen la sensación de **dolor rápido (primer dolor)**: una sensación de dolor agudo, localizado y punzante, que se percibe en el momento de la lesión. Las fibras de dolor amielínicas conducen a una velocidad de 0.5 a 2.0 m/s y producen el **dolor lento (segundo dolor)**: una sensación duradera, inespecífica, difusa. El dolor en piel, músculos y articulaciones es el **dolor somático**, y el de las vísceras es, por supuesto, el **dolor visceral**. Este último a menudo se debe a estiramiento, irritantes químicos o isquemia, y suele acompañarse de náusea.

Los tejidos lesionados liberan varias sustancias químicas que estimulan a los nocirreceptores y desencadenan el dolor. La **bradicinina** es el estímulo del dolor más potente que se conoce; duele con intensidad cuando se inyecta bajo la piel. No sólo crea conciencia de las lesiones, sino que activa una cascada de reacciones que promueven la curación. La serotonina, las prostaglandinas y la histamina también estimulan a los nocirreceptores, al igual que los iones de potasio y el ATP liberado por células destruidas.

Rutas de proyección para el dolor

A los médicos se les dificulta mucho localizar el origen del dolor de un paciente, porque viaja por rutas muy diversas y complejas, y porque la sensación puede originarse en cualquier lugar a lo largo de esas rutas. Las señales de dolor alcanzan el encéfalo por dos rutas principales, pero hay varias subrutas dentro de ellas:

1. Las señales de dolor de la cabeza viajan al tallo encefálico por los cuatro pares craneales, sobre todo el nervio trigémino (V), pero también por el facial (VII), el glosofaríngeo (IX) y el vago (X). Las fibras del trigémino entran en la protuberancia y descienden para hacer sinapsis en el bulbo raquídeo. Las fibras de dolor de los otros tres pares craneales también terminan en este punto. Las neuronas de segundo orden surgen en el bulbo y ascienden al tálamo, que retransmite el mensaje a la corteza cerebral. Un poco más adelante se estudia la retransmisión del tálamo a la corteza.
2. Las señales de dolor del cuello hacia abajo viajan por tres de las vías ascendentes de la médula espinal: la vía espinotalámica, la espinoreticular y el fascículo grácil. Estas rutas se describen en el capítulo 13 y no es necesario repetir aquí los conceptos estudiados. La vía espinotalámica es la ruta de dolor más importante y lleva la mayor parte de las señales somáticas de éste que llegan a la corteza cerebral; de esta forma crea la conciencia del dolor. La vía espinoreticular lleva las señales de dolor a la formación reticular del tallo encefálico, de donde se retransmiten al hipotálamo y al sistema límbico. Estas señales de dolor activan las reacciones viscerales, emocionales y conductuales ante el dolor, como náusea, miedo y algunas respuestas reflejas. Sólo hasta hace poco se reconoció que el fascículo grácil es una ruta de dolor; lleva señales de dolor visceral al tálamo (como el dolor de estómago o de la expulsión de un cálculo renal). En la figura 16.3 se muestran las rutas espinotalámica y espinoreticular.

Cuando el tálamo recibe señales de dolor de las fuentes anteriores, retransmite la mayor parte de ellas a través de neuronas de tercer orden a su destino final en la circunvolución poscentral del cerebro. El lugar exacto de la circunvolución en el que se recibe el dolor depende del origen de éste (debe recordarse el concepto de somatotopía y el homúnculo sensitivo del capítulo 14). La mayor parte de esta circunvolución es somatosensitiva; recibe señales de dolor somático y de otros sentidos. Sin embargo, una región profunda de la circunvolución dentro de la cisura de Silvio del encéfalo es el área viscerosensitiva, que recibe las señales viscerales comunicadas por el fascículo grácil (véase la figura 14.22, p. 542).

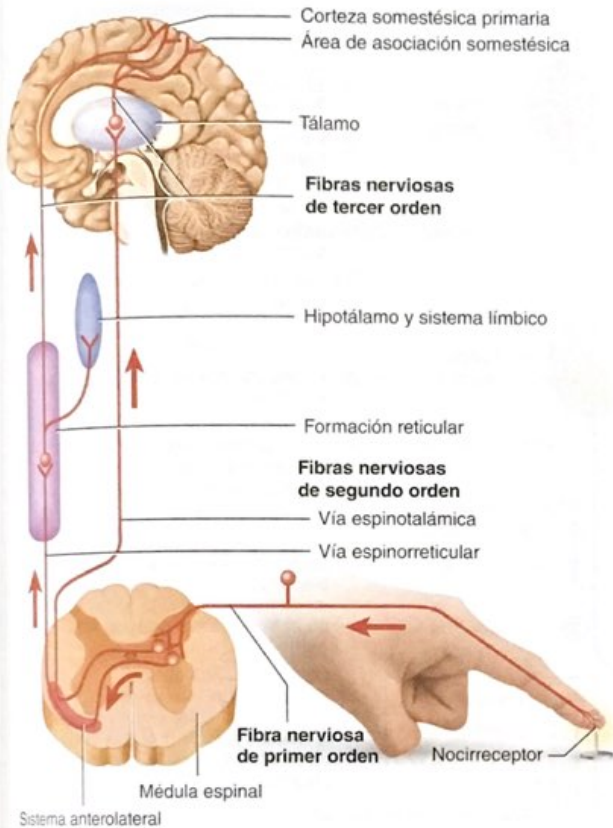


FIGURA 16.3 Rutas de proyección para el dolor. Una neurona de primer orden conduce una señal de dolor a un asta posterior de la médula espinal, una de segundo orden lo lleva al tálamo y una de tercer orden a la corteza cerebral. Las señales de la vía espinotalámica atraviesan el tálamo. Las señales de la vía espinoreticular omiten el tálamo en su camino hacia la corteza sensitiva.

Con frecuencia se considera, de manera errónea, que el dolor visceral proviene de la piel u otros sitios superficiales (p. ej., el dolor de un ataque al corazón se siente como si "irradiara" a lo largo del hombro izquierdo y en el lado medial del brazo). Este fenómeno, denominado **dolor referido**, es resultado de la convergencia de rutas neurales en el CNS. Por ejemplo, en el caso del dolor cardiaco, los segmentos de la médula espinal T1 a T5 reciben información del corazón y también del tórax y el brazo. Las fibras del dolor del corazón y la piel en esta región convergen en las mismas interneuronas espinales, luego siguen la misma ruta desde allí hasta el tálamo y la corteza cerebral. El encéfalo no puede distinguir de cuál fuente provienen las señales: actúa como si supusiera que el lugar de procedencia más probable es la piel, porque ésta tiene más receptores de dolor que el corazón y sufre lesiones con mayor frecuencia. El conocimiento de los orígenes del dolor referido es esencial para establecer con pericia el diagnóstico de funciones orgánicas (figura 16.4).

Modulación del dolor en el CNS

El estado físico y mental de una persona puede afectar en gran medida su percepción del dolor. Por ejemplo, muchos soldados con lesiones mortales informan poco dolor o ausencia de

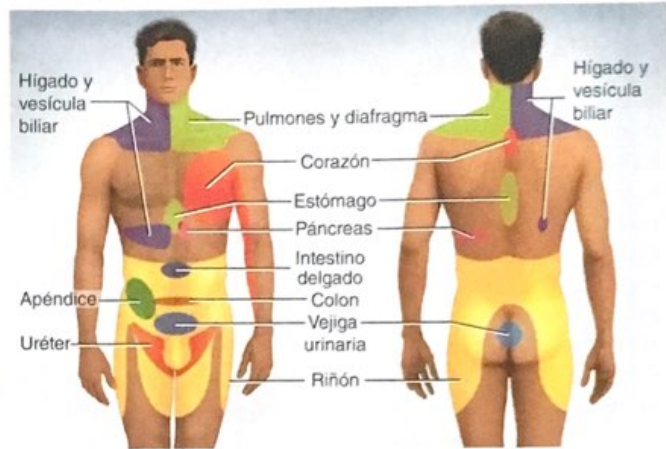


FIGURA 16.4 Dolor referido. El dolor de las vísceras a menudo se siente en áreas específicas de la piel. El patrón para las mujeres difiere en algunos detalles del de los hombres.

éste. El sistema nervioso central (CNS) tiene un mecanismo **analgésico**⁸ que apenas se empieza a comprender. Su descubrimiento se relaciona con los efectos analgésicos del opio, la morfina y la heroína, que se conocen desde hace mucho tiempo. En 1974, los neurofisiólogos descubrieron sitios receptores en el encéfalo para estas drogas. Debido a que los opiáceos no se presentan de manera natural en el cuerpo, los fisiólogos se preguntaban qué suele fijarse a estos receptores. Pronto encontraron dos oligopéptidos analgésicos con 200 veces más potencia que la morfina; los llamaron **encefalinas**.⁹ Más adelante se descubrieron dos neuropéptidos analgésicos de mayor tamaño, las **endorfinas**¹⁰ y las **dinorfinas**.¹¹ A los tres se les conoce como **opioides endógenos** (lo que significa "sustancias parecidas al opio que se producen en el interior del cuerpo").

Cuando se encuentran en un estado de tensión o ejercicio, el CNS, la hipófisis, el tubo digestivo y otros órganos secretan estos opioides. En el CNS se encuentran sobre todo en la materia gris central (alrededor del acueducto) del mesencéfalo (véase la figura 14.9a, p. 524) y el asta posterior de la médula espinal. Se trata de **neuromoduladores** (consúltese la p. 465) que pueden bloquear la transmisión de señales de dolor y producir sentimientos de placer y euforia. Pueden ser responsables de la "recuperación del aliento" ("euforia del corredor") experimentada por los atletas, y también de los informes ya mencionados en el campo de batalla. Su secreción aumenta de manera abrupta en mujeres en labor de parto. Los esfuerzos por emplearlos en el tratamiento del dolor han arrojado resultados decepcionantes, pero el ejercicio es una parte efectiva del tratamiento de dolor crónico y puede ayudar porque estimula la secreción de opioides.

¿Cómo bloquean el dolor estos opioides? Para que el dolor se perciba, las señales de los nocirreceptores deben llegar más allá del asta posterior de la médula espinal y viajar al encéfalo.

⁸ an = sin, no; algoritmo: dolor.

⁹ en = dentro; kephal: cabeza.

¹⁰ Castellización del acrónimo en inglés de *endogenous morphinelike substance* (sustancia endógena similar a la morfina).

¹¹ dyn = dolor.

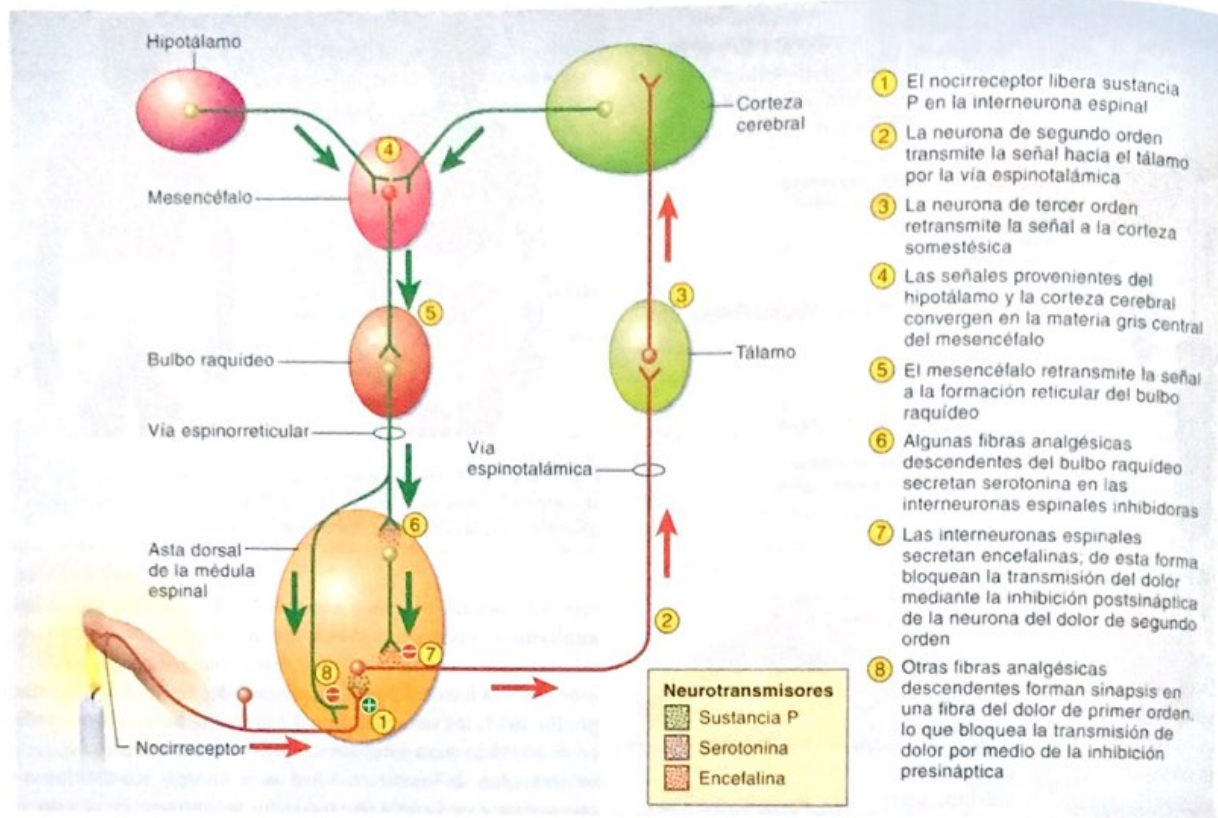


FIGURA 16.5 Compuerta espinal de las señales de dolor.

Mediante mecanismos llamados **compuertas espinales**, las señales de dolor pueden detenerse en el asta posterior. Aquí se describen dos de estos mecanismos.

Un mecanismo incluye **fibras analgésicas descendentes**. Se trata de fibras nerviosas que surgen del tallo encefálico, bajan por la médula espinal y la vía espinoreticular y bloquean las señales de dolor para que no asciendan por la médula hacia el encéfalo. En la figura 16.5 se describe un mecanismo simple de modulación de dolor en el asta posterior. La ruta normal de la transmisión del dolor está indicada por las flechas rojas, en los pasos 1 al 3:

- 1 Un nocirreceptor estimula una fibra nerviosa de segundo orden. El neurotransmisor en esta sinapsis es la **sustancia P**.¹²
- 2 La fibra nerviosa de segundo orden transmite señales hacia arriba por la vía espinotalámica del tálamo.
- 3 El tálamo retransmite las señales mediante una neurona de tercer orden a la corteza cerebral, donde se adquiere conciencia del dolor.

La ruta para el bloqueo, o la modulación, del dolor está indicada por las flechas verdes descendentes en los pasos 4 al 8:

- 4 Las señales del hipotálamo y la corteza cerebral se introducen en la materia gris central del mesencéfalo, lo que

permite percibir el dolor mediante influencias tanto autónomas como conscientes.

- 5 El mesencéfalo retransmite las señales a ciertos núcleos en la formación reticular del bulbo raquídeo.
- 6 El bulbo tiene fibras analgésicas descendentes, que secretan serotonina hacia la médula espinal. Estas fibras viajan por la vía espinoreticular y terminan en el asta posterior, en todos los niveles de la médula espinal.
- 7 En el asta posterior, algunas de las fibras analgésicas descendentes crean sinapsis con interneuronas espinales cortas, que a su vez crean sinapsis con la fibra de dolor de segundo orden. Estas interneuronas secretan encefalina para inhibir la neurona de segundo orden. Se trata de un ejemplo de inhibición postsináptica, que funciona en el lado descendente de la sinapsis entre las neuronas de dolor de primer y segundo orden.
- 8 Algunas fibras del bulbo raquídeo también ejercen inhibición presináptica; crean sinapsis con los axones de los nocirreceptores y bloquean la liberación de sustancia P.

Hay otro mecanismo de la compuerta espinal que quizá el lector haya utilizado a menudo de manera consciente sin saber por qué funciona. Cuando una persona se golpea el codo con la orilla de una mesa o se aplasta algún dedo con la puerta, puede aliviar el dolor al frotar o masajear el área adolorida. Esto funciona porque las interneuronas que inhiben el dolor del asta posterior (como en el paso 7) también reciben información de los mecanorreceptores de la piel y los tejidos más profundos. Cuando se frota

¹² Se le llamó *sustancia P* porque se describió por primera vez en un extracto en polvo de encefalo e intestino.

un área lesionada, se estimulan esos mecanorreceptores, que a su vez estimulan a las interneuronas espinales; éstas secretan encefalinas, que inhiben las neuronas de dolor de segundo orden.

El control clínico del dolor ha tenido una historia muy interesante, y parte de ella se vuelve a contar en el recuadro "Conocimiento más a fondo 16.5" (p. 626).

Antes de proseguir

Responda las siguientes preguntas para probar su comprensión de la sección anterior:

- ¿Qué modalidades de estímulos detectan las terminaciones nerviosas libres?
- Mencione cuatro terminaciones nerviosas encapsuladas e identifique sus modalidades de estímulo.
- ¿Dónde crean sinapsis la mayor parte de las neuronas somatosensitivas de segundo orden con las de tercer orden?
- Explique el fenómeno del dolor referido en términos de las rutas neurales que intervienen.
- Explique las funciones de la bradicinina, la sustancia P y las encefalinas en la percepción del dolor.

16.3 Los sentidos químicos

Resultados esperados del aprendizaje

Cuando haya completado esta sección, el estudiante podrá:

- Explicar cómo se estimulan los receptores del gusto y el olfato.
- Describir los receptores y las rutas de proyección para estos dos sentidos.

El gusto y el olfato son los sentidos químicos. En ambos casos, las sustancias químicas ambientales estimulan a las células sensitivas.

Gusto

El gusto es una sensación que se debe a la acción de sustancias químicas en los **botones gustativos**. Hay casi 4000 de éstos, sobre todo en la lengua, pero también en el interior de las mejillas y en el velo del paladar, la faringe y la epiglotis.

Anatomía

La lengua tiene cuatro tipos de proyecciones denominadas **papilas linguales** en la superficie (figura 16.6a):

- Las **papilas filiformes**¹⁴ son pequeños picos sin botones gustativos. Son responsables de la textura rasposa de la lengua de un gato y tienen importancia en muchos mamíferos para el acicalamiento de la piel. Son las papilas más abundantes en la lengua humana, pero son pequeñas y no tienen ningún papel relacionado con el gusto; sin embargo, sirven para percibir la textura de la comida.

- Las **papilas foliadas**¹⁴ también están poco desarrolladas en los seres humanos. Forman crestas paralelas a los lados de la lengua, casi a un tercio de distancia de la punta; se encuentran adyacentes a los molares y premolares, donde ocurre la mayor parte de la masticación y donde se libera la mayor parte de las sustancias químicas del sabor. Casi todos sus botones gustativos se degeneran a los 2 o 3 años de edad. Tal vez esto explique en parte por qué los niños rechazan con tanta frecuencia alimentos que los adultos toleran y disfrutan.
- Las **papilas fungiformes**¹⁵ tienen forma parecida a los hongos. Cada una cuenta con casi tres botones gustativos localizados sobre todo en el ápice. Estas papilas se distribuyen con amplitud, pero se concentran sobre todo en la punta y los lados de la lengua.
- Las **papilas valadas**¹⁶ son papilas grandes, organizadas en V en la parte posterior de la lengua. Una ranura circular profunda rodea a cada papila. Sólo hay siete a 12 de ellas, pero contienen hasta la mitad de todos los botones gustativos (cada una tiene alrededor de 250 botones localizados en la pared papilar y orientados hacia la ranura [figura 16.6b]).

Sin importar su ubicación ni la especialización sensitiva, todos los botones gustativos tienen un aspecto similar (figura 16.6c y d). Se trata de grupos parecidos a un limón que tienen 50 a 150 **células gustativas, de soporte y basales**. Las **células gustativas** tienen forma de plátano y cuentan con una cresta de microvellosidades apicales denominadas **cilios gustativos**, los cuales sirven como superficies receptoras de las moléculas del gusto. Los cilios se proyectan en un hueco denominado **poro gustativo** ubicado en la superficie epitelial de la lengua. Las células gustativas son epiteliales, no neuronas, pero crean sinapsis con fibras nerviosas sensitivas ubicadas en su base, y tienen vesículas sinápticas para la liberación de neurotransmisores. Una célula gustativa sólo vive siete a 10 días. Las **células basales** son citoblastos que se multiplican y reemplazan a las células gustativas muertas, pero también crean sinapsis con fibras nerviosas sensitivas del botón gustativo y pueden desempeñar alguna función en el procesamiento de la información sensitiva, antes de que la señal vaya al encéfalo. Las **células de soporte** se parecen a las gustativas pero no tienen vesículas sinápticas ni desempeñan un papel sensitivo.

Fisiología

Para saborear las moléculas, es necesario que se disuelvan en la saliva y que fluyan hacia un poro gustativo. En la lengua seca el azúcar o la sal tienen tan poco sabor como una pizca de arena. En la actualidad los fisiólogos reconocen cinco sensaciones primarias de sabor:

- Salado.** Es producto de iones metálicos como sodio y potasio. Como se trata de electrólitos vitales, es evidente la importancia que tiene la capacidad para detectar la sal y apetecerla. Las deficiencias de electrólitos pueden causar hambre de sal; muchos animales (como diversos insectos,

¹⁴ *foli* = hoja.

¹⁵ *fungum* = hongo; *forme*: que tiene forma de.

¹⁶ *vall* = pared.

¹⁴ *filan* = hilo; *forme*: que tiene forma de.

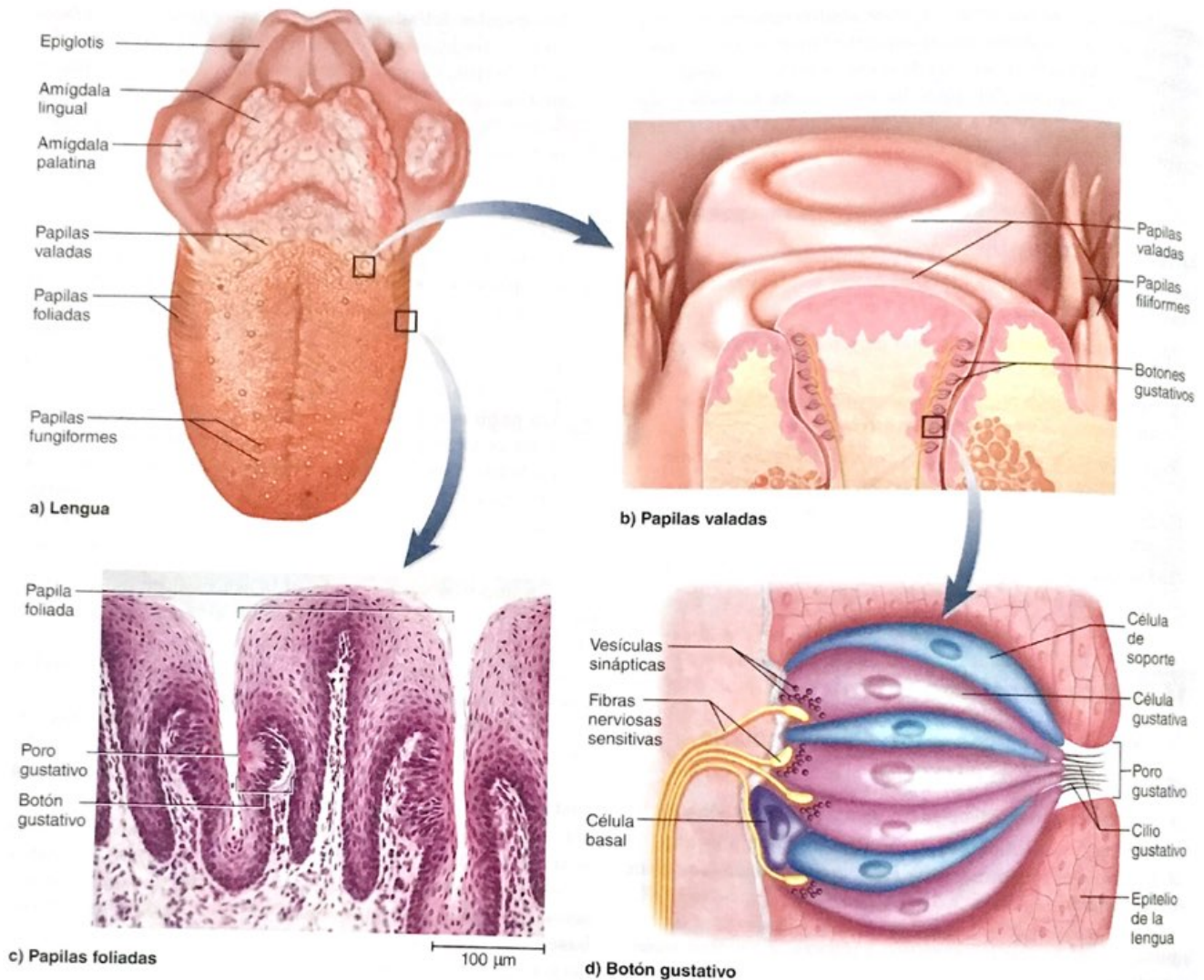


FIGURA 16.6 Receptores gustativos. a) Aspecto superior de la lengua y ubicación de sus papilas. b) Detalle de las papilas valadas (compárese con la p. 582). c) Botones gustativos en las paredes de dos papilas foliadas adyacentes. d) Estructura de un botón gustativo. **APR**

pericos, venados y elefantes) buscan depósitos de sal cuando es necesario. El embarazo puede reducir las concentraciones de electrolitos en la mujer y provocar "antojos" por ingerir comida salada.

2. **Dulce.** Es producido por muchos compuestos orgánicos, sobre todo azúcares. Lo dulce se relaciona con los carbohidratos y los alimentos que tienen alto valor calórico. Muchas plantas con flores han evolucionado para producir néctar y frutos dulces que atraen a los animales para que los coman y de esta forma dispersen su polen y semillas. La preferencia del ser humano por el azúcar ha evolucionado de manera paralela a las estrategias reproductivas de las plantas.
3. **Agrio o ácido.** Suele relacionarse con los ácidos (H^+) en alimentos como frutas cítricas.
4. **Amargo.** Se vincula con alimentos descompuestos y alcaloides como nicotina, cafeína, quinina y morfina. Con fre-

cuencia los alcaloides son venenosos, y la sensación del gusto amargo induce a seres humanos y animales a rechazar el alimento. Las plantas con floraciones tienen frutos dulces y tentadores, pero a menudo sus hojas están cargadas con alcaloides amargos para disuadir a los animales de que las coman.

5. **Umami.** Es un gusto "a carne" producido por aminoácidos como los ácidos aspártico y glutámico (el sabroso gusto del bistec o del caldo de pollo). La palabra proviene del habla popular japonesa, en la que significa "delicioso" o "sabroso".

La gran variedad de sabores que se perciben no son tan sólo una mezcla de estos cinco sabores primarios; también están influidos por la textura, el aroma, la temperatura, el aspecto de la comida y el estado de ánimo de la persona, entre otras cosas. Muchos sabores dependen del olor; por ejemplo,

sin su aroma la canela tendría sólo un sabor un poco dulce, el café y la menta serían amargos, y las manzanas y las cebollas tendrían un sabor casi idéntico. Algunos sabores como la pimienta se deben a la estimulación de terminaciones libres del nervio trigémino, más que de los botones gustativos. Quiénes se dedican a la tecnología de los alimentos se refieren a la textura de éstos como *sensación en la boca*. Las papilas filiformes y fungiformes de la lengua están inervadas por el *nervio lingual* (una rama del trigémino) y son sensibles a la textura.

Todos los sabores primarios pueden detectarse mediante la lengua, pero ciertas regiones de ésta son más sensibles a una categoría que a otras. La punta de la lengua es más sensible a los sabores dulces, lo que desencadena respuestas como lamer, salivar y deglutir. Los márgenes laterales de la lengua son las áreas más sensibles a los sabores salado y ácido. Los botones gustativos de las papilas valadas (que se encuentran en la parte posterior de la lengua) son muy sensibles a los compuestos amargos, que tienden a desencadenar respuestas de rechazo (como el reflejo nauseoso) para protegerse de la ingestión de toxinas. El umbral del sabor amargo es el menor de todos, es decir, se pueden probar concentraciones menores de alcaloides que de ácidos, sales y azúcares. Los sentidos de lo dulce y lo salado son los menos sensibles.

Los azúcares, los alcaloides y el glutamato estimulan a las células gustativas, para lo cual se fijan a receptores en la superficie de la membrana que luego activan proteínas G y sistemas de segundo mensajero dentro de la célula. El sodio y los ácidos penetran en la célula y la despolarizan de manera directa. Por cualquier de estos mecanismos, las células gustativas liberan neurotransmisores que estimulan a las dendritas sensitivas en su base.

Rutas de proyección

El nervio facial (par craneal VII) reúne información sensitiva de los botones gustativos de los dos tercios anteriores de la lengua, el nervio glossofaríngeo (IX) del tercio posterior y el nervio vago (X) de los botones gustativos del paladar, la faringe y la epiglotis. Todas las fibras gustativas se proyectan a un sitio en el bulbo raquídeo denominado *núcleo solitario*. De ahí surgen neuronas de segundo orden que retransmiten las señales en dos direcciones: 1) a los núcleos del hipotálamo y la amígdala, que activan reflejos autónomos como la salivación, el reflejo nauseoso y el vómito, y 2) al tálamo, que retransmite señales a la ínsula y la circunvolución poscentral del cerebro, donde se adquiere conciencia del sabor. Las señales procesadas se siguen retransmitiendo a la corteza orbitofrontal (véase la figura 14.17, p. 534), donde se integran con señales de la nariz y los ojos, y se forma una impresión general del sabor y lo apetitoso de la comida.

Olfato

Las células receptoras del **olfato (olor)** forman un parche de epitelio en el techo de la cavidad nasal: la **mucosa olfativa** (figura 16.7). Esta ubicación coloca a las células olfatorias cerca del **encéfalo**, pero quedan mal ventiladas; por tanto, suele ser necesario olfatear para identificar un olor o localizar su fuente.

Anatomía

La mucosa olfativa cubre casi 5 cm² del cornete superior, la lámina cribosa y el tabique nasal de cada fosa nasal. Consta de 10 a 20 millones de **células olfativas**, además de células epiteliales de soporte y de citoblastos basales. El resto de la cavidad nasal está cubierta por *mucosa respiratoria* no sensitiva.

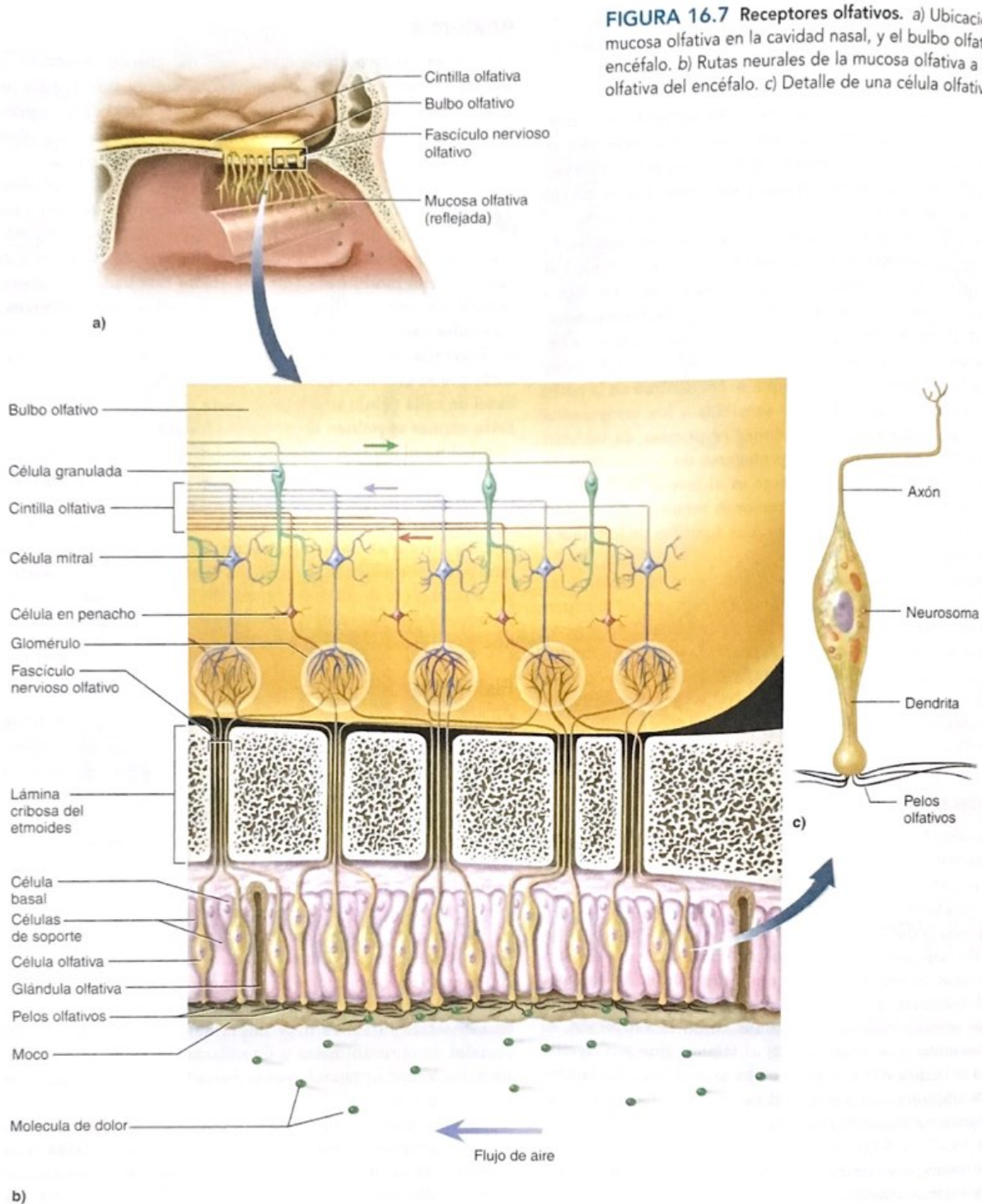
A diferencia de las células gustativas, que son epiteliales, las olfativas son neuronas. Tienen la forma de un pequeño pino de boliche (figura 16.7c). La parte más ancha, el neurosoma, contiene el núcleo. El cuello y la cabeza de la célula son una dendrita modificada con una punta hinchada. La cabeza cuenta con 10 a 20 cilios denominados **vellosidades olfativas**, las cuales carecen de movimiento pero tienen sitios de fijación de moléculas aromáticas. Se encuentran en una masa enmarañada que se incrusta en una capa delgada de moco. El extremo basal de cada célula se adelgaza hasta convertirse en un axón. Estos axones se reúnen en pequeños fascículos que salen de la cavidad nasal a través de poros (*agujeros cribosos*) en el etmoides. A los fascículos en conjunto se les denomina par craneal I (nervio olfativo).

Las células olfativas son las únicas neuronas expuestas de manera directa al ambiente externo. Al parecer, esto es difícil para ellas, porque su vida media es de sólo 60 días. Sin embargo, a diferencia de la mayor parte de las células basales, son reemplazables. Las células basales se dividen de manera continua y se diferencian en nuevas células olfativas.

Fisiología

Los seres humanos tienen un sentido del olfato más deficiente que otros mamíferos; al parecer, éste declinó de manera gradual en los primates a medida que aumentaba la importancia del sistema visual. Por ejemplo, un gato que pesa 3 kg tiene un total de casi 20 cm² de mucosa olfatoria en sus dos fosas nasales, en tanto que un ser humano, que pesa 20 veces más, sólo tiene la mitad de esa superficie, cuando mucho. No obstante, el sentido del olfato humano es mucho más sensible que el del gusto; se pueden detectar concentraciones de unas cuantas partes de sustancias aromáticas por billón. En promedio, las mujeres son más sensibles a los olores que los hombres, y lo son mucho más a ciertos olores cuando se acerca el momento de la ovulación, en comparación con otras fases del ciclo menstrual. El olfato es muy importante en las interacciones sociales de otros animales y, de manera más sutil, también en los seres humanos (consúltese el recuadro "Conocimiento más a fondo 16.1").

La mayoría de la gente puede distinguir de 2 000 a 4 000 olores, y algunas personas pueden distinguir hasta 10 000. Los intentos por agrupar los olores en clases han sido poco concluyentes y aún son motivo de controversia: las clases sugeridas incluyen acre, floral, almizcle y tierra. Los investigadores del olfato Linda Buck y Richard Axel recibieron el Premio Nobel en 2004 por aplicar métodos de genética molecular para identificar proteínas receptoras de olores y sus genes. Las ratas y los ratones tienen hasta 1 200 genes funcionales que codifican para proteínas receptoras que fijan moléculas aromáticas, pero en seres humanos dos terceras partes de los genes olfativos han mutado al punto de ser *seudogenes* inoperantes; sólo quedan



alrededor de 350 tipos de receptores olfativos. Cada célula olfativa tiene sólo un tipo de receptor y, por tanto, sólo se une a una molécula aromática.

El primer paso para la detección de un olor es la fijación de una molécula aromática a un receptor en una de las vellosidades olfativas. Las partículas olorosas hidrofílicas se difun-

den con libertad por todo el moco del epitelio olfativo y se fijan de manera directa a un receptor. Luego una *proteína de fijación a una partícula olorosa* en el moco transporta las sustancias hidrofóbicas al receptor. Cuando éste se une a una partícula, activa una proteína G y, con ella, al sistema de segundo mensajero del monofosfato de adenosina cíclico (cAMP). El

CONOCIMIENTO MÁS A FONDO 16.1

Medicina evolutiva

Feromonas humanas

Hay una cantidad abundante de anécdotas, pero sólo evidencia equivoca de que los olores del cuerpo humano afectan el comportamiento sexual. Sin embargo, hay una evidencia más concluyente de que el sudor y las secreciones vaginales de una persona afectan la fisiología sexual de otras personas, aunque los olores no se perciban de manera consciente. Datos experimentales demuestran que el sudor apocrino de la mujer puede influir sobre el momento en que se desarrolle el ciclo menstrual de otras mujeres. Esto puede producir el llamado *efecto de dormitorio*, en que las mujeres que viven juntas en relativa ausencia de varones tienden a tener ciclos menstruales sincrónicos. Al parecer, la presencia de hombres influye en la ovulación femenina. Por el contrario, cuando una mujer está en ovulación o cerca de hacerlo y, por tanto, es fértil, sus secreciones vaginales contienen feromonas denominadas *copulinas*, que según se ha demostrado aumentan los niveles de testosterona en los varones.

sistema del cAMP abre canales iónicos en la membrana plasmática, con lo que admite cationes (Na^+ o Ca^{2+}) en la célula y la despolariza; de esta forma crea un potencial de receptor que desencadena potenciales de acción en el axón de la célula olfativa. Entonces se transmite una señal al cerebro.

Sin embargo, algunos olores actúan sobre nocirreceptores del nervio trigémino en lugar de células olfativas. Algunas de estas sustancias son amoníaco, mentol, cloro y la capsaicina del chile. Las "sales aromáticas" reviven a personas inconscientes al estimular con fuerza el nervio trigémino con humos de amoníaco.

Rutas de proyección

Cuando las fibras olfativas atraviesan el techo de la nariz, entran en un par de **bulbos olfativos**, los cuales se encuentran debajo de los lóbulos frontales del encéfalo (véase la figura 14.27, p. 547). En ese punto crean sinapsis con dendritas de dos tipos de neuronas denominadas *células mitrales* y *células en penacho*. Los axones olfativos se extienden hacia arriba, y las células mitrales y en penacho lo hacen hacia abajo para encontrarse en grupos esféricos denominados *glomérulos* (figura 16.7b). Todas las fibras olfativas que llevan a cualquier glomérulo provienen de células con el mismo tipo de receptor; por tanto, cada glomérulo está dedicado a un tipo particular de olor. Los centros encefálicos superiores interpretan olores complejos como chocolate, perfume y café, al decodificar señales de una combinación de glomérulos específicos del olor. Esto es similar a la manera en que el sistema visual decodifica todos los colores del espectro con señales provenientes de sólo tres células receptoras de un color específico en el ojo.

Las células en penacho y mitrales acarrean señales de los glomérulos. Sus axones forman haces denominados *cintillas olfativas*, que viajan en sentido posterior a lo largo de la parte inferior de los lóbulos frontales. Casi todas las fibras de las *cintillas olfativas* terminan en varias regiones de la superficie

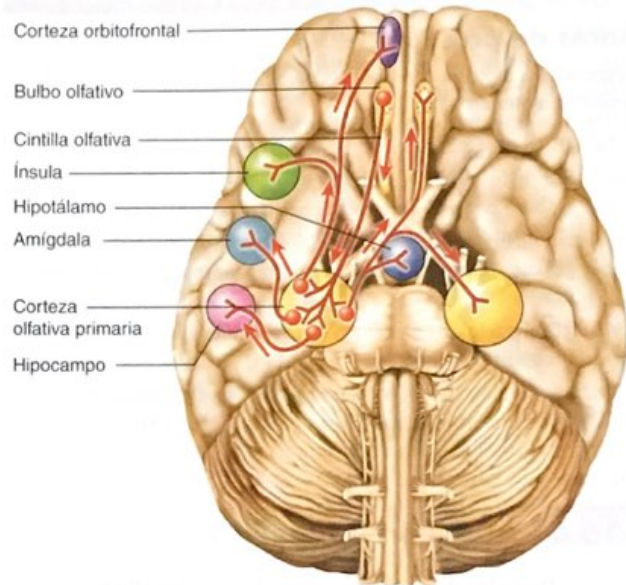


FIGURA 16.8 Rutas de proyección olfativa en el encéfalo.

interior del lóbulo temporal, que recibe el nombre de **corteza olfativa primaria** (figura 16.8). Es notable que las señales olfativas puedan alcanzar la corteza cerebral de manera directa, sin pasar primero por el tálamo; esto no sucede con ningún otro sentido. Sin embargo, aun en el olfato, algunas señales de la corteza olfativa primaria se retransmiten en el tálamo cuando se dirigen a otras áreas de asociación olfativa.

A partir de la corteza olfativa primaria, las señales viajan a otros destinos secundarios en el cerebro y el tallo encefálico. Dos destinos encefálicos importantes son la ínsula y la corteza orbitofrontal. En ésta se identifican y discriminan los olores. Recibe información del gusto y el olfato y la integra en una percepción general de sabor. Otros destinos secundarios para las señales olfativas son el hipocampo, la amígdala y el hipotálamo. Si se consideran las funciones de estas áreas encefálicas, no resulta sorprendente que el olor de ciertos alimentos (un perfume, un hospital o carne en descomposición) pueda evocar recuerdos fuertes, respuestas emocionales y reacciones viscerales como olfatear, toser, secretar saliva y ácido estomacal, o vomitar.

La mayor parte de las áreas de la corteza olfativa también envían fibras en sentido inverso a los bulbos olfativos, mediante neuronas denominadas *células granuladas* que pueden inhibir a las células mitrales y en penacho. Un efecto de esta retroalimentación son los cambios en la calidad e importancia de los olores en diferentes circunstancias. Por ejemplo, la comida puede tener un aroma más apetitoso cuando se tiene hambre que cuando se acaba de comer o cuando se está enfermo.

Aplicación de lo aprendido

¿Qué sensaciones del gusto se perderían después de daño a: 1) el nervio facial o 2) el nervio glossofaríngeo? ¿La fractura de qué hueso craneal tendría mayores probabilidades de suprimir el sentido del olfato?

Antes de proseguir

Responda las siguientes preguntas para probar su comprensión de la sección anterior:

12. ¿Cuál es la diferencia entre una papila lingual y un botón gustativo? ¿Cuál es visible a simple vista?
13. Elabore una lista de sensaciones del gusto y analice su importancia adaptativa (valor para la supervivencia).
14. ¿Cuáles pares craneales transportan los impulsos del gusto al encéfalo?
15. ¿Qué parte de una célula olfativa se une a las moléculas aromáticas?
16. ¿Qué regiones del encéfalo sirven al sentido del olfato y cuáles son sus diferencias con las funciones olfativas?

16.4 Audición y equilibrio

Resultados esperados del aprendizaje

Cuando haya completado esta sección, el estudiante podrá:

- a) Identificar las propiedades de las ondas sonoras responsables del tono y la sonoridad.
- b) Describir la anatomía macroscópica y microscópica del oído.
- c) Explicar la manera en que el oído convierte las vibraciones en señales nerviosas y discrimina entre sonidos de diferente intensidad y tono.
- d) Explicar la manera en que el aparato vestibular ayuda a que el encéfalo interprete la posición y movimientos corporales.
- e) Describir las rutas que siguen las señales auditivas y vestibulares hacia el encéfalo.

La *audición* es una respuesta a la vibración de las moléculas en el aire, y el *equilibrio* es el sentido del movimiento y la orientación corporal y el balance. Estos sentidos residen en el conducto auditivo interno, un laberinto de pasajes y células sensitivas llenos de líquido. A continuación se estudia la manera en que este líquido se pone en movimiento y las células sensitivas convierten dicho movimiento en un patrón informativo de potenciales de acción.

La naturaleza del sonido

Para comprender la fisiología de la audición es necesario conocer algunas propiedades básicas del **sonido**, el cual se define como una vibración audible de moléculas. Puede transmitirse a través del agua, los sólidos o el aire, pero no en el vacío. La siguiente exposición está limitada al sonido que se transporta por el aire.

El sonido es producido por un objeto vibrante, como un diapasón, una bocina o las cuerdas vocales. Considere una bocina: cuando su cono se mueve hacia delante, empuja las moléculas de aire que se encuentran delante de ella; de esta forma la energía se transfiere de una molécula a otra hasta que alcanza la membrana timpánica. Ninguna molécula se mueve

muy lejos; tan sólo chocan entre sí como bolas de billar hasta que algunas alcanzan la membrana timpánica y la hacen vibrar. Las sensaciones percibidas como tono y sonoridad se relacionan con las propiedades físicas de esas vibraciones.

Tono

El **tono** se relaciona con la percepción de un sonido como "alto" (agudo) o "bajo" (grave). Está determinado por la frecuencia con que vibran la fuente del sonido, la membrana timpánica y otras partes del oído. A un movimiento hacia el frente y hacia atrás de un objeto vibrante se le denomina *ciclo*, y la cantidad de ciclos por segundo (o hercio, Hz) es la **frecuencia**. Por ejemplo, la nota más baja en un piano es de 27.5 Hz, el do intermedio es de 261 Hz y la nota más alta es de 4 176 Hz. Los oídos humanos más sensibles pueden escuchar frecuencias de 20 a 20 000 Hz. El oído humano no detecta frecuencias *infrasónicas* (inferiores a 20 Hz), pero éstas se pueden percibir como vibraciones del cráneo y la piel, y desempeñan un papel importante en la apreciación de la música. Las vibraciones inaudibles superiores a 20 000 Hz son *ultrasónicas*. Los oídos humanos son más sensibles a las vibraciones de 1 500 a 5 000 Hz. En este rango, se pueden escuchar sonidos de poca energía (volumen), en tanto que sonidos superiores o inferiores a este rango deben tener más volumen para ser audibles (figura 16.9). El habla normal se ubica dentro de este rango de frecuencias. La mayor parte de la pérdida de audición que se experimenta con la edad se encuentra en el rango de 250 a 2 050 Hz.

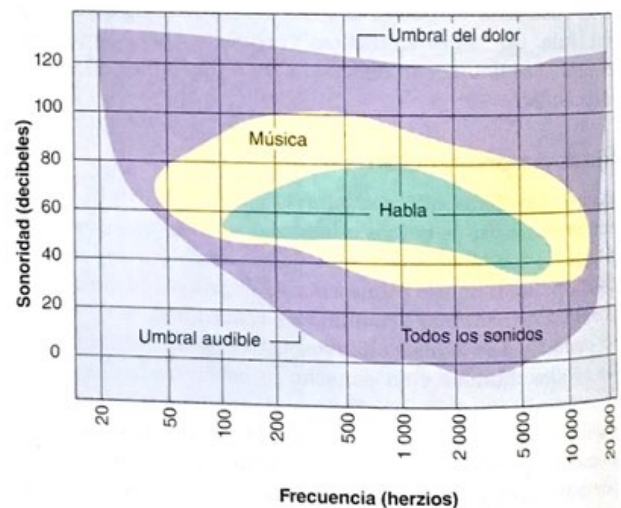


FIGURA 16.9 El rango audible del ser humano. Las personas con oídos muy sensibles pueden escuchar sonidos de 20 a 20 000 hercios (Hz); sin embargo, para ser escuchados, los sonidos en estos extremos deben ser más sonoros que los que se encuentran en el rango medio. Los oídos humanos son más sensibles a frecuencias de 1 500 a 5 000 Hz, en que pueden escucharse sonidos de bajo volumen. Por tanto, el umbral de la audición varía con la frecuencia del sonido. Casi todos los sonidos superiores a 120 decibelios (dB) son dolorosos para el oído.

● ¿Cómo cambiaría la forma de esta gráfica en el caso de una pérdida moderada de la audición entre 200 y 5 000 Hz?

Sonoridad

La **sonoridad** es la percepción de la energía o intensidad de un sonido, y representa la **amplitud** de la vibración. En el ejemplo de la bocina, la amplitud es una medida del rango de vibración del cono hacia delante y hacia atrás en cada ciclo, y de la cantidad de compresión a que se someten las moléculas de aire. La sonoridad se expresa en decibeles (dB). El umbral de la audición del ser humano es de 0 dB. Cada 10 dB de aumento en la escala representa un sonido con intensidad 10 veces mayor; por tanto, 10 dB es 10 veces mayor que el umbral, 20 dB es 100 veces mayor, 30 dB es 1 000 veces mayor, etc.; una conversación normal tiene una sonoridad de casi 60 dB. En casi todas las frecuencias, el umbral de dolor es de 120 a 140 dB (la intensidad aproximada de un trueno fuerte). La exposición prolongada a sonidos superiores a 90 dB puede causar pérdida permanente de la audición.

Anatomía del oído

El oído tiene tres secciones denominadas *oído externo*, *medio* e *interno*. Los primeros dos se relacionan sólo con la transmisión del sonido al oído interno, donde la vibración se convierte en señales nerviosas.

Oído externo

El **oído externo** es, en esencia, un embudo para la conducción de las vibraciones que se transportan en el aire hacia la *membrana timpánica*. Empieza con la **aurícula** carnosa, que se ubica a un lado de la cabeza y está formada por cartilago elástico de soporte, excepto en el lóbulo. La aurícula tiene una disposición predecible de espirales y recovecos que dirigen el sonido hacia el conducto auditivo (figura 16.10).

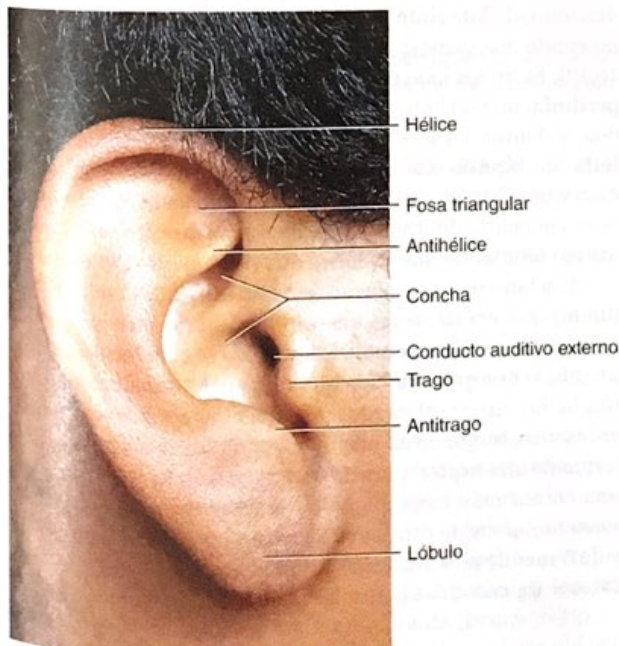


FIGURA 16.10 Anatomía de la aurícula de la oreja.

El **conducto auditivo** es el pasaje que atraviesa el hueso temporal hacia la membrana timpánica. A partir de la abertura externa, llamada **conducto auditivo externo**, sigue una ruta con ligera forma de "S" por casi 3 cm (figura 16.11). Está cubierto por piel y tiene soporte de fibrocartilago en la abertura y del hueso temporal en el resto de su extensión.

El extremo exterior del canal está protegido por los rígidos **pelos de guardia**. El conducto tiene glándulas ceruminosas y sebáceas, cuyas secreciones se mezclan con células de piel muerta y forman **cerumen**. Éste es pegajoso y recubre los pelos de guardia, lo cual aumenta su efectividad para bloquear partículas externas del canal auditivo. Su consistencia también puede evitar la entrada de insectos, garrapatas y otras plagas; además, contiene lisozima y cuenta con un pH bajo, lo que inhibe el crecimiento bacteriano. El cerumen impermeabiliza al conducto y protege tanto a su piel como a la membrana timpánica de la absorción de agua; además, mantiene la flexibilidad de dicha membrana. Por lo general, el cerumen se seca y cae del conducto, pero en ocasiones se impacta e interfiere con la audición.

Oído medio

El **oído medio** se localiza en la **cavidad timpánica**¹⁷ del hueso temporal. La **membrana timpánica** cierra el extremo interno del conducto auditivo y lo separa del oído medio. La membrana mide casi 1 cm de diámetro y tiene una superficie externa un poco cóncava. Está suspendida en un surco con forma de anillo en el hueso temporal y vibra con libertad en respuesta al sonido. Está innervada por ramas sensitivas de los nervios vago y trigémino, y es muy sensible al dolor.

En sentido posterior, la cavidad timpánica forma un continuo con las células neumáticas mastoideas de la apófisis mastoideas. Está llena con aire que ingresa por la **trompa acústica (de Eustaquio**¹⁸ o **faringotimpánica**), un pasaje hacia la nasofaringe. (No debe confundirse la *trompa auditiva* con el *conducto auditivo*.) La trompa auditiva suele ser aplanada y estar cerrada, pero al tragar o bostezar se abre y permite que el aire entre o salga de la cavidad timpánica. Esto iguala la presión de aire a ambos lados de la membrana timpánica, lo que permite que ésta vibre con libertad. La presión excesiva a un lado u otro amortigua el sentido de la audición. Por desgracia, la trompa auditiva también permite que las infecciones de garganta se extiendan al oído medio (consúltese el recuadro "Conocimiento más a fondo 16.2").

La cavidad timpánica es un espacio de sólo 2 a 3 mm de ancho situado entre los oídos externo e interno, que contiene los tres huesos y los dos músculos más pequeños del cuerpo. Los huesos, llamados **huesecillos del oído**, conectan la membrana timpánica con el oído interno. De afuera hacia dentro, el primero es el **martillo**, que tiene un *mango* alargado adjunto a la superficie interna de la membrana timpánica; una *cabeza* suspendida por una ligamento de la pared de la cavidad timpá-

¹⁷ *tympan* = tambor.

¹⁸ Bartholomeo Eustachio (1524 a 1574), anatomista italiano.

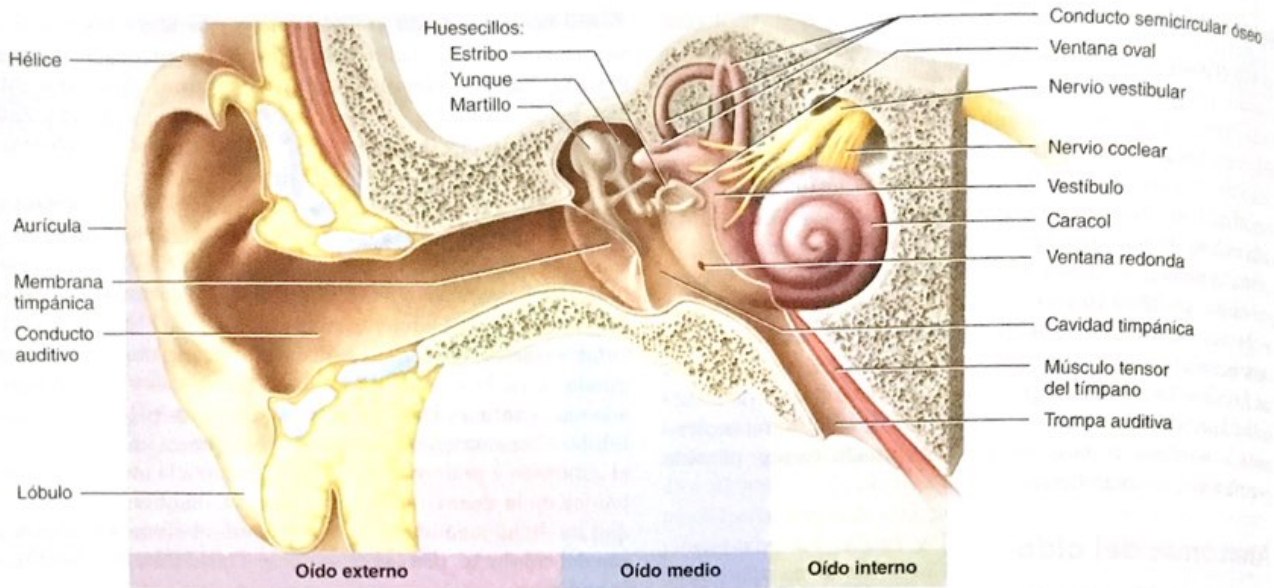


FIGURA 16.11 Anatomía interna del oído.

nica, y una *apófisis corta* que se articula con el siguiente huesecillo. El segundo hueso, el **yunque**, tiene un *cuerpo* triangular que se articula con el martillo; una *rama larga* que se articula con el estribo, y una *rama corta* (no ilustrada) que está suspendida de la pared de la cavidad por un ligamento. El **estribo** tiene una *cabeza* que se articula con el yunque, dos *ramas* que forman un arco y una *base* elíptica. La base se mantiene en su lugar gracias a un ligamento en forma de anillo que se encuentra en una abertura llamada **ventana oval**, donde empieza el

oído interno. Del otro lado de la base se encuentra la *perilinf*a, un líquido del oído interno.

Los músculos del oído medio son el del estribo y el tensor del tímpano. El **músculo del estribo** surge de la pared posterior de la cavidad y se inserta en el estribo. El **tensor del tímpano** surge de la pared de la trompa auditiva, la recorre y se inserta en el martillo. La función de estos músculos se estudia en el apartado Fisiología de la audición.

Oído interno

El **oído interno** es un laberinto de pasajes de hueso temporal denominado **laberinto óseo**, el cual está cubierto por un sistema de conductos carnosos llamado **laberinto membranoso** (figura 16.12). Entre los laberintos óseo y membranoso se encuentra la **perilinf**a, un colchón de líquido similar al líquido cefalorraquídeo, y dentro del laberinto membranoso se encuentra la **endolinf**a, un líquido similar al líquido intracelular. Los laberintos óseo y membranoso forman una estructura en la que un conducto se encuentra dentro de otro, de una manera parecida al neumático tubular de una bicicleta que tiene dentro una cámara.

Los laberintos empiezan con una cámara denominada **vestíbulo**, que contiene órganos del equilibrio (que se explican más adelante). El órgano de la audición es el **caracol** (o cóclea), un tubo o trompa enrollada que surge del lado anterior del vestíbulo. En otros vertebrados, el caracol es recto o un poco curvo. Sin embargo, en la mayor parte de los mamíferos toma la forma de una espiral parecida a un caracol, lo que permite que una cóclea más larga quepa en un espacio compacto. En los seres humanos, la espiral es de casi 9 mm de ancho en la base y de 5 mm de alto. Su ápice apunta en sentido anterolateral. El caracol da casi 2.5 vueltas alrededor de un eje parecido a un

CONOCIMIENTO MÁS A FONDO 16.2

Aplicación clínica

Infección del oído medio

La otitis¹⁹ media (infección del oído medio) es común en niños porque sus trompas de Eustaquio son cortas y horizontales. Permiten a las infecciones de vías respiratorias superiores dispersarse con facilidad de la garganta a la cavidad timpánica y las células neumáticas mastoideas. El líquido se acumula en la cavidad y produce presión, dolor y audición deficiente. Si la otitis media no se trata, puede extenderse a partir de las células neumáticas mastoideas y causar meningitis, una infección que puede ser mortal (consultese el apartado Conocimiento más a fondo 14.1, p. 518). La otitis media crónica también puede causar fusión de los huesos del oído medio y llevar a pérdida de la audición. En ocasiones, es necesario drenar el líquido de la cavidad timpánica, para lo cual se abre la membrana timpánica con una lanceta y se inserta un pequeño dren (procedimiento denominado *timpanostomía*).²⁰ El dren, que con el tiempo se desprende del oído, alivia la presión y permite que la infección sane.

¹⁹ *ot* = oído; *itis* = inflamación.

²⁰ *tympan* = tambor, relativo al tímpano; *stom* = realización de una abertura.

²¹ *modiolus* = eje.

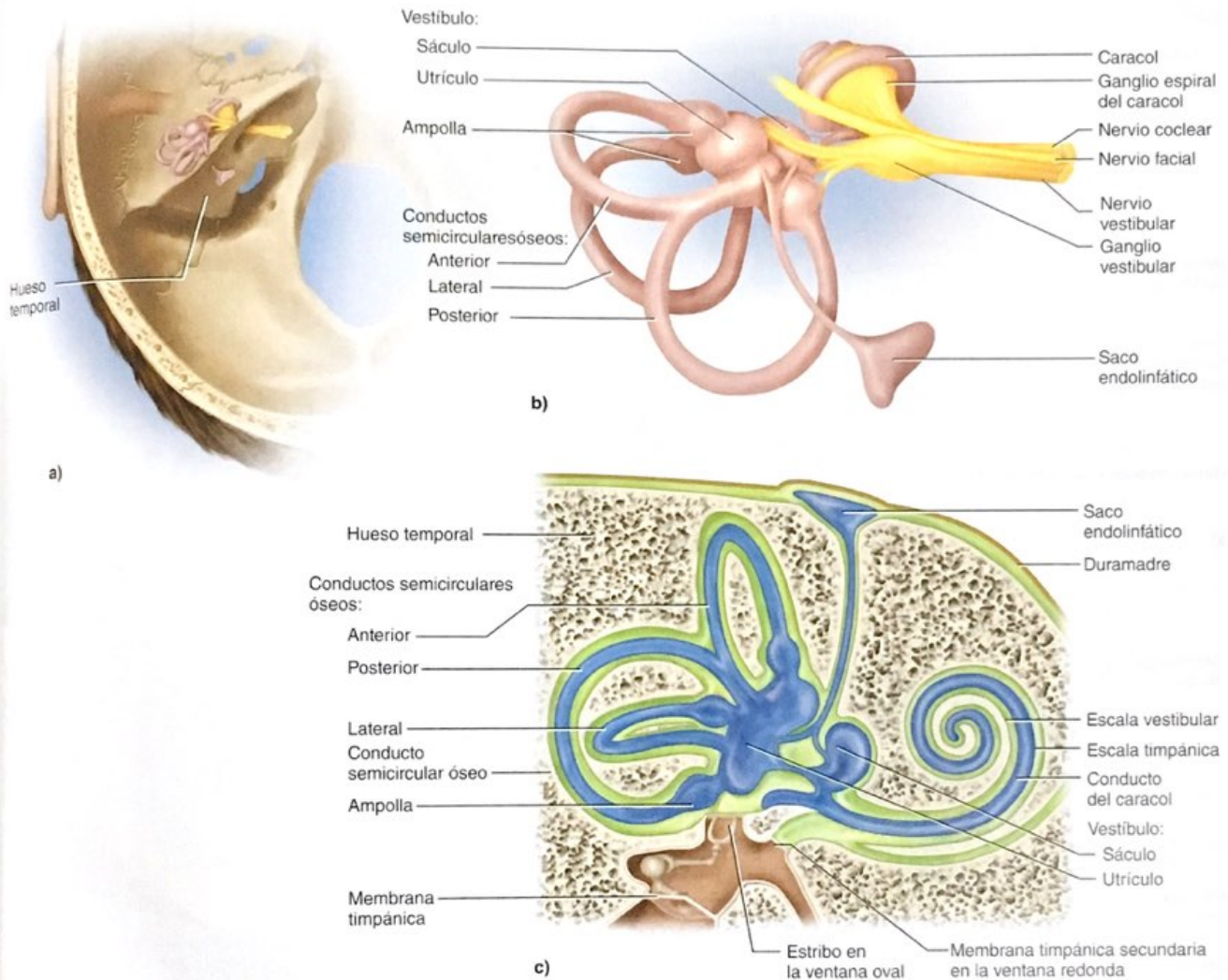


FIGURA 16.12 Anatomía del laberinto membranoso. a) Posición y orientación dentro de la parte pétreo del hueso temporal. b) Estructura del laberinto membranoso y los nervios. c) Relación de la perilinfa (en verde) y la endolinfa (en azul) con el laberinto.

tornillo de hueso esponjoso, el **modiolo**²¹ o **columela**. La “rosca del tornillo” forma una plataforma en espiral que da soporte a la trompa carnosa del caracol.

Un corte vertical atraviesa cinco veces el caracol (figura 16.13a). Un solo corte transversal tiene el aspecto que se observa en la figura 16.13b. Es importante tomar en cuenta que las estructuras observadas en el corte transversal en realidad tienen la forma de tiras en espiral que se enredan en la columela desde la base hasta el ápice.

El caracol tiene tres cámaras llenas de líquido, separadas por membranas. La cámara superior es la **escala vestibular** y la inferior la **escala timpánica**. Están llenas de perilinfa y se comunican entre sí mediante del ápice del caracol. La escala vestibular empieza cerca de la ventana oval y se enrolla en espiral hasta el ápice; de allí, la escala timpánica recorre en espiral hacia la base y termina en la **ventana redonda** (figura 16.12).

Esta última está cubierta por una membrana denominada **membrana timpánica secundaria**.

La cámara media es un espacio triangular, denominado **conducto del caracol (escala media)**. Está separada de la escala vestibular superior por una pequeña **membrana vestibular** y de la escala timpánica inferior por una **membrana basilar** mucho más gruesa. A diferencia de esas cámaras, está llena con endolinfa en lugar de perilinfa. La membrana vestibular separa la endolinfa de la perilinfa y ayuda a mantener una diferencia química entre ellas. Dentro del conducto del caracol se encuentra el **órgano de Corti** (también conocido como **órgano acústico**, **órgano auditivo** u **órgano espiral**),²² el cual se apoya en la membrana basilar. Se trata de un epitelio grueso de células sensitivas y de soporte, así como membranas conexas (figura 16.13c). Es el dispositivo que convierte la vibración en impulsos nerviosos, de modo que se debe prestar especial atención a los detalles de su estructura.

²² Alfonso Corti (1822 a 1888), anatomista italiano.

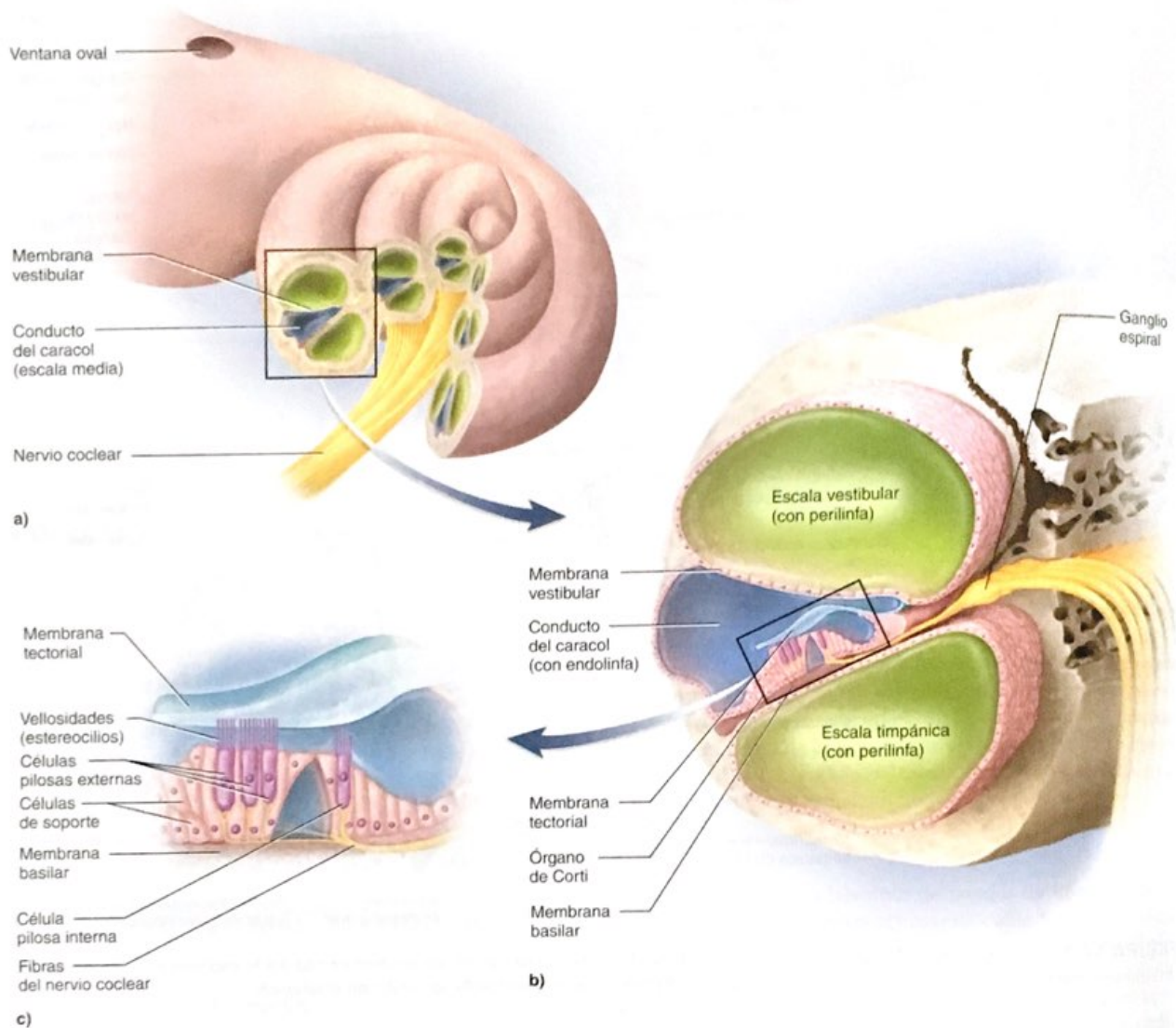


FIGURA 16.13 Anatomía del caracol. a) Corte vertical. En posición anatómica, el ápice del caracol se encuentra hacia abajo y en sentido anterolateral. b) Detalle de un corte transversal del caracol. c) Detalle del órgano de Corti.

El órgano de Corti tiene un epitelio compuesto por **células pilosas** y **células de soporte**. Las células pilosas reciben su nombre por los **estereocilios**,²³ microvellosidades largas y firmes que se encuentran en sus superficies apicales. (Los estereocilios no deben confundirse con los cilios verdaderos, ya que no tienen un axonema de microtúbulos como estos últimos y no se mueven por sí solos.) Sobre la parte superior de los estereocilios se encuentra una **membrana tectoria**²⁴ gelatinosa.

El órgano de Corti tiene cuatro filas de células pilosas que lo rodean en espiral en toda su extensión (figura 16.14). Casi

3 500 de éstas, llamadas **células pilosas internas (IHC)**, se organizan en una fila del lado medial de la membrana basilar (hacia la columela). Cada una tiene un grupo de 50 a 60 estereocilios, dispuestos del más corto al más largo. Otras 20 000 **células pilosas externas (OHC)** se disponen de manera ordenada en tres filas a través de las células pilosas internas. Cada OHC tiene casi 100 estereocilios dispuestos en forma de "V", con sus puntas incrustadas en la membrana tectoria. Todo lo que se escucha proviene de las IHC, que proporcionan 90 a 95% de las fibras sensitivas del nervio coclear. La función de las OHC consiste en ajustar la respuesta del caracol a diferentes frecuencias y permitir que las IHC funcionen con gran precisión. Más adelante se estudiará cómo lo hacen. Las células pilosas no son neuronas; crean sinapsis con fibras nerviosas en su base

²³ *stere* = sólido, en tres dimensiones; *cilium* = párpado, pestaña.

²⁴ *tect* = techo.

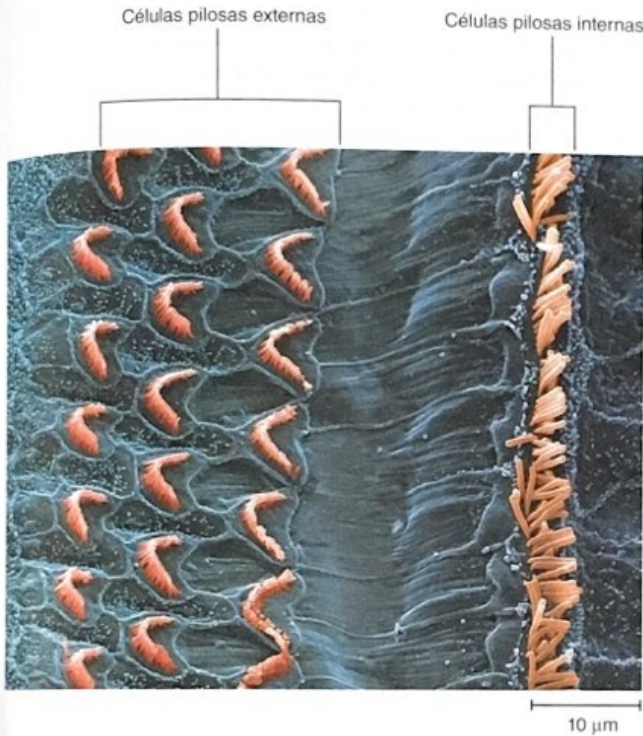


FIGURA 16.14 Superficies apicales de las células pilosas cocleares. Todas las señales que se escuchan provienen de las células pilosas internas que se muestran a la derecha.

● ¿Cuál es la función de las tres filas de células pilosas de la izquierda?

(las OHC con neuronas sensitivas y motoras, y las IHC sólo con sensitivas).

Fisiología de la audición

Ahora se puede examinar la manera en que el sonido afecta al oído y produce potenciales de acción. Por un lado, entran ondas de sonido al canal auditivo y, por el otro, salen señales nerviosas del oído interno. La conexión entre ambos se lleva a cabo en el oído medio, de modo que este estudio empieza con el análisis de su contribución.

El oído medio

Alguien podría preguntarse por qué tenemos un oído medio (por qué la membrana timpánica no vibra sólo contra el laberinto lleno de líquido del oído medio). La razón es que la membrana timpánica, que se mueve con el aire, vibra con facilidad, en tanto que el estribo debe empujar la perilinfa del oído interno. Este líquido resiste el movimiento mucho más que el aire. Si la membrana timpánica tuviera aire en un lado y perilinfa en el otro, las ondas de sonido no tendrían suficiente energía para mover la perilinfa de manera adecuada. Sin embargo, la membrana timpánica tiene un área 18 veces mayor que la ven-

tana oval. Al concentrar la energía de la membrana timpánica vibratoria en un área que cubre 1/18 de ese tamaño, los huesecillos crean una mayor fuerza por unidad de área en la ventana oval y superan la inercia de la perilinfa.

Pero los huesecillos auditivos no proporcionan alguna ventaja mecánica ni amplifican el sonido. Las vibraciones del estribo contra el oído interno suelen tener la misma amplitud que las de la membrana timpánica contra el martillo. ¿Por qué, entonces, se tiene un sistema de palancas compuesto por tres huesecillos? ¿Por qué no se tiene uno solo que concentre la energía mecánica de la membrana timpánica de manera directa en el oído interno?

La respuesta es que el huesecillo sirve en ocasiones para *reducir* la transferencia de energía al oído interno. Como respuesta a un sonido de volumen alto, el tensor del tímpano tira la membrana timpánica hacia el interior y la tensa, en tanto que el músculo del estribo reduce el movimiento del huesecillo correspondiente. Este **reflejo timpánico** amortigua la transferencia de vibraciones de la membrana timpánica a la ventana oval. Tal vez el reflejo evolucionó en parte como protección contra sonidos naturales fuertes pero que aumentan con lentitud, como un trueno. El reflejo tiene un retraso de casi 40 ms, que no es lo bastante rápido para **proteger al oído interno** de ruidos artificiales súbitos como el de las armas de fuego. El reflejo timpánico tampoco **protege de manera adecuada** a los **oídos de ruidos altos** y sostenidos como el de una fábrica o el de música a alto volumen. **Estos ruidos pueden dañar de manera irreversible las células pilosas del oído interno**. Por tanto, es imperativo proteger a los oídos cuando se usan armas de fuego o cuando se trabaja en entornos ruidosos.

Los músculos del oído medio también ayudan a coordinar el habla con la audición. Sin ellos, el sonido del habla propia sería tan alto que podría dañar el oído interno, y opacaría por completo sonidos suaves o muy agudos de otras fuentes. Sin embargo, cuando una persona empieza a hablar, el encéfalo envía señales a esos músculos para que se contraigan. Esto amortigua el sentido de la audición en sintonía con las inflexiones de la propia voz y facilita la escucha de otras personas mientras se habla.

Aplicación de lo aprendido

¿Qué tipo de fibras musculares, oxidativas lentas o glucolíticas rápidas (consúltese la p. 425) considera que constituyen el músculo del estribo y el tensor del tímpano? Es decir, ¿qué tipo sería más adecuado para los objetivos de estos músculos?

Estimulación de las células pilosas cocleares

El siguiente paso en la audición se basa en el movimiento de las células pilosas cocleares en relación con las estructuras estacionarias cercanas. En esta sección se estudia la manera en que los movimientos de los líquidos del oído interno y de la membrana basilar mueven las células pilosas y por qué es importante que la membrana tectorial que se encuentra cerca de las células pilosas permanezca inmóvil.

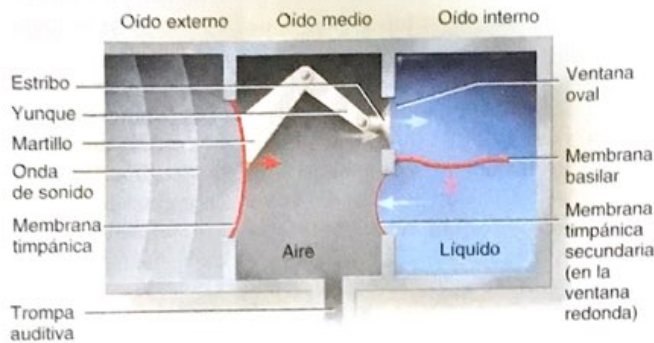


FIGURA 16.15 Modelo mecánico de la función auditiva. Cada movimiento hacia dentro de la membrana timpánica tira en el mismo sentido de los huesecillos auditivos del oído medio y del líquido del oído interno. Esto empuja hacia abajo la membrana basilar; la presión se alivia mediante la formación de una protuberancia hacia fuera de la membrana timpánica secundaria. Por tanto, la membrana basilar vibra hacia arriba y hacia abajo en sincronía con las vibraciones de la membrana timpánica.

● ¿Por qué la presión elevada del aire en el oído medio reduce los movimientos de la membrana basilar en el oído interno?

Un simple modelo mecánico del oído ayuda a visualizar la manera en que esto ocurre (figura 16.15). (En el modelo se omite la membrana vestibular para simplificarlo, porque no tiene un efecto importante sobre la mecánica del caracol.) Mientras una persona escucha su música favorita, cada movimiento hacia dentro de la membrana timpánica empuja en el mismo sentido los huesecillos del oído medio. A su vez, el estribo empuja a la perilinfa en la escala vestibular. Como otros líquidos, la perilinfa no puede comprimirse, de modo que se aleja de la base del estribo. La presión resultante en la escala vestibular empuja hacia abajo a la membrana vestibular, que empuja, a su vez, a la endolinfa del conducto del caracol; la endolinfa empuja hacia abajo a la membrana basilar; ésta empuja a la perilinfa en la escala timpánica y, por último, la membrana timpánica secundaria se protruye hacia fuera para aliviar la presión. A medida que el ciclo de vibración continúa, el estribo se aleja de la ventana oval y todo el proceso se repite en sentido inverso.

En resumen, a medida que el estribo va de adentro hacia fuera y de nuevo hacia dentro, la membrana timpánica secundaria se mueve en sentido inverso y la membrana basilar sube y baja. No es difícil comprender la manera en que esto ocurre, lo difícil es imaginar que se repite ¡hasta 20 000 veces por segundo! Lo importante acerca de este movimiento es que las células pilosas —que se encuentran fijadas en la membrana basilar— lo siguen, para lo cual saltan y caen a medida que la membrana basilar se mueve.

Para comprender cómo lleva esto a la excitación eléctrica de las células pilosas, debe hacerse una breve digresión con el fin de analizar las puntas de las células pilosas. Éstas se encuentran bañadas por un líquido con alta concentración de potasio: la endolinfa. ¿Por qué este líquido contiene cantidades abundantes de potasio y cuál es la importancia de esto?

Algunas células ubicadas en la circunferencia del conducto del caracol (en la pared opuesta a la columela) secretan potasio en la endolinfa. La membrana vestibular retiene este líquido en el conducto. En relación con la perilinfa, la endolinfa tiene potencial eléctrico de casi +80 mV, y en el interior de la célula pilosa de casi -40 mV. Por tanto, hay un gradiente electroquímico demasiado fuerte entre la endolinfa y el citoplasma de la célula pilosa. Este gradiente proporciona la energía de potencial que permite el funcionamiento de la célula pilosa.

En las células pilosas internas (las que generan todas las señales que se escuchan) cada estereocilio tiene en la punta una sola proteína transmembrana que funciona como canal iónico con compuerta habilitada de manera mecánica. Un filamento de proteína fino y alargado llamado **punte apical** se extiende como un resorte del canal iónico de un estereocilio a la pared lateral del siguiente (figura 16.16). La altura de los estereocilios aumenta de manera progresiva, de modo que cada uno —excepto el más alto— tiene un puente apical que lo conecta con el estereocilio siguiente en altura y ubicación.

¿Y qué sucede con la membrana tectoria? Se trata de una estructura notable del órgano de Corti que está anclada al centro del caracol y permanece más o menos estable mientras las células pilosas se mueven hacia arriba y hacia abajo al ritmo de la música. Cada vez que la membrana basilar sube hacia la membrana tectoria, empuja a los estereocilios de la célula pilosa contra la membrana y éstos se doblan hacia el más grande. A medida que los estereocilios se doblan de menor a mayor, cada uno tira del puente apical; éste, conectado a la compuerta iónica del estereocilio inmediato más corto, abre la compuerta y permite que los iones fluyan en la célula. La compuerta no es selectiva, pero como el ion predominante en la endolinfa es el K^+ , el efecto primario de esta abertura es permitir un rápido flujo de K^+ al interior de la célula pilosa. Esto despolariza la célula mientras la compuerta está abierta, y cuando la membrana basilar baja y los estereocilios se doblan hacia el otro lado, la compuerta se cierra y la célula queda por un instante hiperpolarizada. Durante cada momento de la despolarización, una célula pilosa libera un flujo de neurotransmisores desde su base, con lo que excita a la dendrita sensitiva y crea una sinapsis. Por tanto, cada despolarización genera una señal en el nervio coclear.

Para resumir este proceso: cada onda de sonido empuja a la membrana timpánica y los huesecillos hacia dentro, lo cual genera presión en la perilinfa de la cámara superior (escala vestibular) del caracol. La onda de presión en los líquidos del oído interno empuja hacia abajo la membrana basilar y la protrusión de la membrana timpánica secundaria alivia esta presión. Cuando la membrana timpánica vibra hacia fuera, todo ocurre de manera inversa: la membrana basilar sube y la membrana timpánica secundaria vibra hacia dentro.

Cada movimiento hacia arriba de la membrana basilar empuja las células pilosas internas para que se acerquen a la membrana tectoria estacionaria. Esto fuerza a los estereocilios a doblarse en dirección del más alto. Cada estereocilio tiene un puente apical que lo pone en contacto con un canal iónico en la parte superior del estereocilio más corto inmediato. Cuando el más alto se dobla, abre el canal. Los iones de potasio fluyen en la célula pilosa y la despolarizan. La célula pilosa libera un flujo de neurotransmisores que excita los procesos sensitivos de las

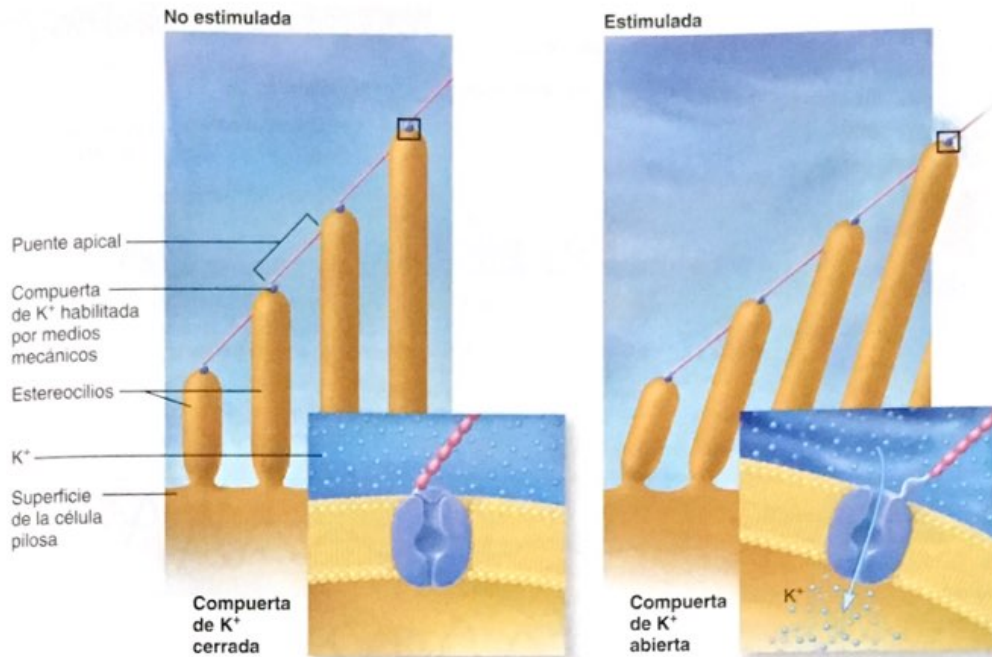


FIGURA 16.16 Canales de potasio de las células pilosas cocleares. Cada estereocilio tiene un canal de potasio en la punta. Las vibraciones del caracol hacen que cada estereocilio se doble y, con su puente apical abra el canal de K^+ del estereocilio adyacente. El flujo de K^+ despolariza la célula pilosa.

células del nervio coclear que se encuentra abajo. Por tanto, se genera una señal en el nervio coclear y se transmite al encéfalo.

Codificación sensitiva

Para que los sonidos tengan algún significado, se debe tener la capacidad de distinguir las diferencias presentes en la sonoridad y el tono. La capacidad para hacerlo se debe a que el caracol responde de manera diferente a sonidos de amplitud y frecuencia variables. Las variaciones en sonoridad (amplitud) causan variaciones en la intensidad de la vibración coclear. Un sonido suave produce movimientos ligeros hacia arriba y hacia abajo en la membrana basilar. Las células pilosas sólo se estimulan de forma moderada, y una determinada frecuencia de sonido estimula células pilosas en una región más o menos limitada o concentrada del caracol. Un sonido más sonoro hace vibrar con más vigor la membrana basilar. Las células pilosas responden con mayor intensidad y generan una frecuencia de activación más alta en el nervio coclear. Además, para una frecuencia determinada, un sonido más alto hace vibrar un segmento mayor de la membrana basilar y, por tanto, estimula a un mayor número de células pilosas. Si el encéfalo detecta frecuencias de activación moderadas que se relacionan con células pilosas en bandas estrechas del caracol, lo interpreta como un sonido suave. Si detecta una frecuencia de activación alta en las fibras nerviosas relacionadas con bandas más anchas, lo interpreta como un sonido fuerte.

La discriminación de la frecuencia se basa en el gradiente estructural de la membrana basilar, que se parece al gradiente de las frecuencias de sonido que reproducen las cuerdas cortas a largas de un piano. En su extremo proximal (la base del caracol),

la membrana está fija, es estrecha y permanece inmóvil, como las cuerdas cortas de un piano. En su extremo distal (el ápice del caracol), está suelta y es cinco veces más ancha y flexible. La membrana basilar es una especie de alambre estirado con fuerza entre dos postes. Si se tira del alambre en un extremo, una onda de vibración viaja hacia al otro extremo y regresa al origen. Esto produce una onda constante y algunas regiones del alambre se desplazan en sentido vertical más que otras. De manera similar, un sonido causa una onda continua en la membrana basilar. En el caso de sonidos de baja frecuencia, la máxima amplitud de esta onda se alcanza cerca del extremo distal, y más cerca del extremo proximal en sonidos de frecuencias más altas. Cuando el encéfalo recibe señales que provienen sobre todo de las células pilosas internas en el extremo distal, interpreta el sonido como de tono bajo; cuando las señales provienen principalmente del extremo proximal, lo interpreta como de tono alto (véase figura 16.17). Por supuesto, el habla, la música y otros sonidos cotidianos no son tonos puros: crean patrones complejos y cambiantes de vibración en la membrana basilar que el encéfalo debe decodificar.

Modulación coclear

Tal como se modula un radio para que reciba cierta frecuencia, el caracol se modula para recibir algunas frecuencias mejor que otras. Las células pilosas externas (OHC) son inervadas por unas cuantas fibras sensitivas (5 a 10% de las fibras del nervio coclear), pero lo más importante es que reciben fibras motoras del encéfalo.

Como respuesta al sonido, las OHC envían señales nerviosas al bulbo raquídeo por medio de neuronas sensitivas, y la

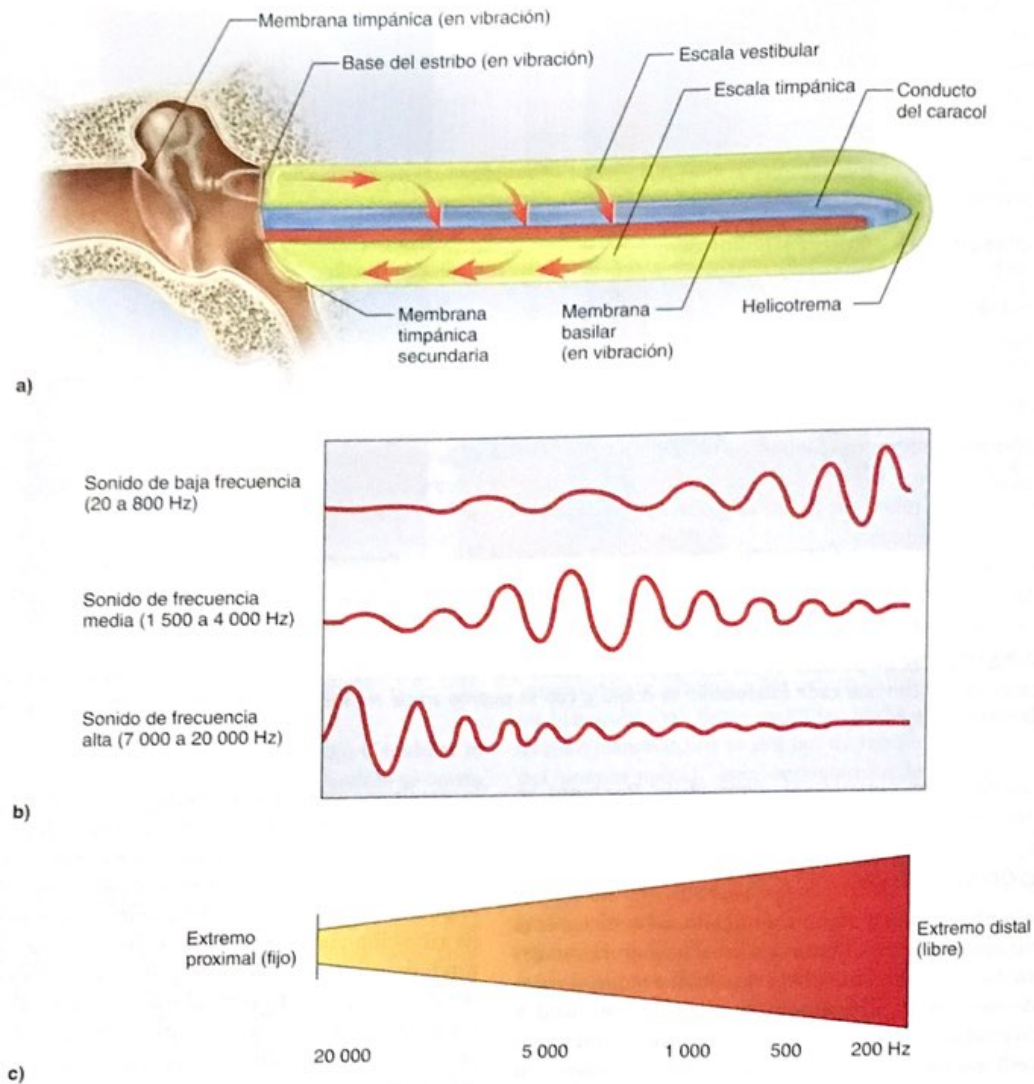


FIGURA 16.17 Respuesta de la membrana basilar del caracol a la frecuencia. a) El caracol sin enrollar, dispuesto en forma recta. b) Los sonidos producen una onda continua a lo largo de la membrana basilar. La amplitud máxima de la onda varía de acuerdo con la frecuencia del sonido, como se muestra aquí. La cantidad de vibración se ha exagerado en el diagrama para evidenciar la onda continua. c) El estrechamiento de la membrana basilar y su correlación con las frecuencias de sonido. Las células pilosas que se encuentran cerca del extremo proximal delgado detectan mejor las frecuencias altas (7 000 a 20 000 Hz), y las que se encuentran cerca del extremo distal más ancho, a la derecha, detectan mejor las frecuencias bajas (20 a 800 Hz).

protuberancia envía de inmediato señales de regreso a las OHC por medio de motoneuronas. Como respuesta, las células pilosas se acortan 10 a 15%. Debe recordarse que una OHC está anclada a la membrana basilar inferior y que sus estereocilios están incrustados en la membrana tectoria superior. Por tanto, la contracción de una OHC reduce la movilidad de la membrana basilar. Esto provoca que algunas regiones del caracol envíen menos señales al encéfalo que las regiones vecinas, de modo que el encéfalo puede diferenciar mejor las células pilosas más activas de las menos activas, así como las frecuencias de sonido. Cuando se realizan experimentos en que se incapaci-

tan las OHC, las células pilosas internas (IHC) responden con mucha mayor precisión para diferenciar los tonos.

Hay otro mecanismo de la modulación coclear en que intervienen las células pilosas internas. La protuberancia envía fibras eferentes al caracol que hacen sinapsis con las fibras nerviosas sensitivas de la base de las IHC. Las fibras eferentes pueden inhibir a las sensitivas para que no se activen en algunas áreas del caracol, lo que mejora el contraste entre señales de las regiones con mayor y menor capacidad de respuesta. Junto con la función ya descrita de las OHC, esto agudiza la modulación del caracol y la capacidad para discriminar sonidos de diferentes tonos.

CONOCIMIENTO MÁS A FONDO 16.3

Aplicación clínica

Sordera

El término *sordera* se refiere a cualquier pérdida de la audición, de leve y temporal a completa e irreversible. La *sordera conductiva* se debe a cualquier trastorno que interfiere con la transmisión de vibraciones al oído interno. Entre estos trastornos se incluyen membrana timpánica dañada, otitis media, bloqueo del conducto auditivo y otosclerosis.²⁵ Esta última es la fusión de los huesecillos auditivos, o la del estribo con la ventana oval. En cualquier caso, evita que los huesos vibren con libertad. La *sordera neurosensitiva* se debe a la muerte de las células pilosas o de cualquier elemento nervioso relacionado con la audición. Se trata de una enfermedad ocupacional común en trabajadores fabriles y de la construcción, músicos y otras personas expuestas a sonidos fuertes, frecuentes y sostenidos. La *sordera* lleva a algunas personas a tener pensamientos delirantes de que se habla de ellas, se les desacredita o se les engaña. Beethoven dijo que su sordera casi lo llevó al suicidio.

La ruta de la proyección auditiva

Las fibras nerviosas sensitivas que se encuentran en la base de las células pilosas pertenecen a neuronas sensitivas bipolares. Sus somas forman una espiral, el **ganglio espiral**, que rodea la columela (véase la figura 16.13); sus axones se alejan del caracol y forman el **nervio coclear**. Éste se une al *nervio vestibular*, que se estudia más adelante, y juntos se vuelven el *nervio auditivo* o *vestibulococlear* (par craneal VIII).

Cada oído envía fibras nerviosas a ambos lados del bulbo raquídeo. Ahí terminan en los **núcleos cocleares**, los cuales crean sinapsis con neuronas de segundo orden que ascienden a los **núcleos olivares** de la protuberancia (figura 16.18). Por medio del par craneal VIII, el núcleo olivar superior envía fibras eferentes de regreso al caracol, las cuales intervienen en la modulación coclear. Por medio de los pares craneales V y VII también se envían fibras motoras al tensor del tímpano y a los músculos del estribo, respectivamente. El núcleo olivar superior también funciona en la **audición binaural**,²⁶ que es la comparación de señales entre los oídos izquierdo y derecho para identificar la dirección de la que proviene el sonido.

Otras fibras de los núcleos cocleares ascienden hasta los tubérculos cuadrigéminos inferiores del mesencéfalo, que ayudan a localizar el origen de un sonido en el espacio, a procesar fluctuaciones en el tono (importante para propósitos como la comprensión del habla de otra persona) y a mediar el reflejo de sobresalto auditivo y el giro rápido de la cabeza, que se presentan como reacción a ruidos fuertes o súbitos.

Las neuronas de tercer orden comienzan en los tubérculos cuadrigéminos inferiores y llegan hasta el tálamo. Las neuronas de cuarto orden van de allí hasta la corteza auditiva primaria para completar la ruta; por tanto, la ruta auditiva, a diferencia

de la mayor parte de las rutas sensitivas, no implica a tres sino a cuatro tipos de neurona desde el receptor hasta la corteza cerebral. La corteza auditiva primaria se encuentra en el margen superior del lóbulo temporal, en una zona profunda de la cisura de Silvio (véase la figura 14.21, p. 541). El lóbulo temporal es el sitio de la percepción consciente del sonido, y completa el procesamiento de información esencial para la audición binaural. Como resultado de la extensa decusación de las rutas auditivas, el daño a la corteza auditiva derecha o izquierda no causa pérdida unilateral de la audición.

Equilibrio

La función original del oído en los vertebrados no fue la audición, sino el **equilibrio**: coordinación, balance y orientación en el espacio tridimensional. Sólo más adelante evolucionaron en los vertebrados el caracol, las estructuras de los oídos externos y medio, y la función auditiva del oído. En seres humanos, los **receptores del equilibrio** constituyen el **aparato vestibular**, que consta de tres **conductos semicirculares** y dos cámaras: un **sáculo**²⁷ interior y un **utrículo**²⁸ posterior (figuras 16.12b y c).

El sentido del equilibrio se divide en **equilibrio estático**, que es la percepción de la orientación de la cabeza cuando el cuerpo se encuentra estacionario, y el **equilibrio dinámico**, que consiste en la percepción del movimiento o la aceleración. De esta última hay dos tipos: *aceleración lineal* (un cambio de velocidad en una línea recta, como cuando se viaja en un automóvil o elevador) y *aceleración angular* (un cambio en la velocidad de rotación, como cuando se da vuelta en una esquina o se gira en una silla rotatoria). El sáculo y el utrículo son responsables del equilibrio estático y la sensación de aceleración lineal; los conductos semicirculares sólo detectan la aceleración angular.

El sáculo y el utrículo

Cada una de estas estructuras contiene un parche de 2 por 3 mm de células pilosas y de soporte denominado **mácula**.²⁹ La **mácula sacular** se encuentra en posición casi vertical en la pared del sáculo y la **mácula utricular** se ubica en posición casi horizontal en el piso del utrículo (figura 16.19a).

Cada célula pilosa de una mácula tiene 40 a 70 estereocilios y un cilio verdadero denominado **cinetocilio**.³⁰ Las puntas de los estereocilios y el cinetocilio se incrustan en una **membrana otolítica** gelatinosa que está llena con gránulos de carbonato de calcio y proteínas llamados **otolitos**³¹ (figura 16.19b), los cuales se suman al peso y a la inercia de la membrana y mejoran el sentido de la gravedad y el movimiento.

En la figura 16.19c se muestra la forma en que la mácula utricular detecta la inclinación de la cabeza. Con la cabeza erecta, la membrana otolítica se encuentra debajo de las célu-

²⁷ *sac* = saco; *ul* = pequeño.

²⁸ *utri* = bolsa; *ul* = pequeño.

²⁹ *macula* = mancha.

³⁰ *kine* = mover; *cilium* = párpado, pestaña.

³¹ *ot* = oído; *lytho* = piedra.

²⁵ *ot* = oído; *soler* = endurecimiento; *osis* = proceso, enfermedad.

²⁶ *bi* = dos; *aur* = oídos.