
2. INTRODUCCIÓ A LA NEUROFISIOLOGIA DELS SENTITS

Josep M. Arqué i Bertran*

2.1. CONCEPTE D'ANALITZADOR SENSORIAL

Els diferents sentis són detectats per l'organisme mitjançant estructures que configuren el que es coneix per *analitzador sensorial*. Cada modalitat sensorial (gust, olfacte, tacte, visió, audició i equilibri) té el seu analitzador sensorial respectiu. Aquests es componen de: 1) L'òrgan dels sentits: conjunt d'estructures especialitzades entre les quals destaquen les cèl·lules receptores que faciliten i possibiliten la captació i transducció dels estímuls sensorials. 2) Les vies nervioses de conducció. 3) Els centres nerviosos on s'integra i s'emmagatzema la informació.

2.1.1. *Fases de la percepció sensorial*

En tota percepció sensorial s'esdevenen els fenòmens següents:

1) La captació de l'estímul. Els receptors reaccionen específicament a cada tipus d'estímul. L'energia de l'estímul arriba a les cèl·lules receptores, modifica la permeabilitat dels canals iònics de la membrana i indueix canvis en la polaritat cel·lular: potencial de receptor (o potencial generador, en el cas que les cèl·lules receptores siguin d'origen nerviós).

2) La transducció. Aquesta consisteix en la transformació del potencial de receptor o/i generador dels receptors en canvis de

* Unitat de Fisiologia Mèdica, Universitat Autònoma de Barcelona.

Del plaer dels sentits al plaer de les xifres

TAULA

Classificació de les modalitats sensorials (adaptat de Ganong)

<i>Modalitat sensorial</i>	<i>Energia de l'estímul</i>	<i>Òrgan receptor</i>	<i>Tipus de receptor</i>
<i>Química</i>			
química comuna	molècules	diversos	terminals nerviosos lliures
oxigen arterial	tensió d'O ₂	cos carotidi	terminals nerviosos
pressió osmòtica	pressió osmòtica	hipotàlem	osmoreceptors
glucosa	glucosa	hipotàlem	glucoreceptors
pH	ions	medulla	neurones
<i>Gust</i>	ions i molècules	llengua i faringe	botó gustatiu
<i>Olfacte</i>	molècules	nas	cèl·lules bipolars
<i>Somatosensorial</i>			
tacte	mecànica	pell	terminals nerviosos lliures
pressió	mecànica	pell i teixit profund	terminals nerviosos
temperatura	temperatura	pell, hipotàlem	terminals nerviosos i neurones centrals
dolor	diversos	pell i diversos	terminals nerviosos
<i>Múscul</i>			
pressió vascular	mecànica	vasos sanguinis	terminals nerviosos
estirament musc.	mecànica	fus muscular	terminals nerviosos
tensió muscular	mecànica	òrgans dels tendons	terminals nerviosos
posició articular	mecànica	articulació i lligaments	terminals nerviosos
<i>Equilibri</i>			
accel. lineal	mecànica	vestíbul	cèl·lules ciliars
accel. regular	mecànica	vestíbul	cèl·lules ciliars
<i>Oïda</i>	mecànica	còclea	cèl·lules ciliars
<i>Visió</i>	electromagnètica	retina	fotoreceptors

l'excitabilitat de les fibres nervioses amb les quals estan connectades.

3) La conducció de la informació sensorial per les vies nervioses. Es realitza mitjançant els potencials d'acció que es transmeten en forma d'impulsos elèctrics per les fibres nervioses. El contingut del missatge viatja de manera codificada: una major intensitat de l'estímul es tradueix en un increment de la freqüència de descàrrecs

ga dels potencials d'acció. En el seu recorregut, les vies nervioses estableixen escales sinàptiques en diferents nuclis i centres nerviosos abans d'arribar al seu destí final, que són les àrees cerebrals primàries. Prèviament, les vies sensorials travessen la formació reticular i el tàlem, els quals modulen i filtren la informació (excepte el cas de l'olfacció, que no passa per aquestes estructures per arribar a les àrees primàries).

4) La integració. Es produeix en els centres especialitzats del cervell: les àrees primàries. Aquestes elaboren la informació de manera progressivament més complexa fins a completar el procés en les àrees secundàries (situades en les zones circumdants). Existeix un elevat grau d'organització i diferenciació somatotòpica (anatòmica) entre les fibres que recullen la informació dels receptors en una zona sensorial determinada, les fibres durant el seu trajecte i les zones corticals on finalment es projecten. És a dir, que aquesta organització possibilita la percepció dimensional de les sensacions (en l'espai i del propi organisme) i la identificació de les diferències qualitatives (com, per exemple, les diferents gammes tonals acústiques, les característiques de la percepció tàctil, etc.).

5) Emmagatzematge. Finalment, la informació sensorial es guarda en les mateixes àrees sensibles (primàries i secundàries) i la seva elaboració conceptual es «memoritza» en les àrees terciàries, els lòbuls temporal i frontal i l'hipocamp.

2.1.2. Fenòmens electrofisiològics implicats

Hi ha tres fenòmens elèctrics en els quals es fonamenta el procés neurosensorial: el potencial de receptor, el potencial d'acció i els potencials sinàptics.

2.1.2.1. El potencial de receptor

El potencial de receptor consisteix en el canvi de polaritat de la cèl·lula receptora sensorial en interaccionar amb l'estímul. Exceptuant-ne el cas dels fotoreceptors retinians (cèl·lules bastonet i cons), que responen hiperpolaritzant-se, la resta de receptors coneguts es despolaritzen, és a dir, disminueixen l'electronegativitat interna de la cèl·lula (la major part de casos, per una entrada d'ions Na^+).

Del plaer dels sentits al plaer de les xifres

El potencial de receptor es caracteritza perquè reuneix les propietats dels potencials electrònics: *a)* Són graduals, més intensos en funció de la intensitat de l'estímul. *b)* Són susceptibles de sumació en l'espai i el temps: és a dir, s'aconsegueix un increment de potencial més gran si els estímuls incideixen en zones contigües o es produeixen en successió repetitiva contínua en el mateix punt. *c)* Es propaguen en sentit decreixent en funció de la distància. *d)* No són afectats pels anestèsics locals.

2.1.2.2. El potencial d'acció

Conegut també per *potencial d'espiga* o *impuls nerviós*, consisteix en una inversió del potencial de la membrana neuronal (electronegativa en estat de repòs). Es desencadena quan la fibra nerviosa es

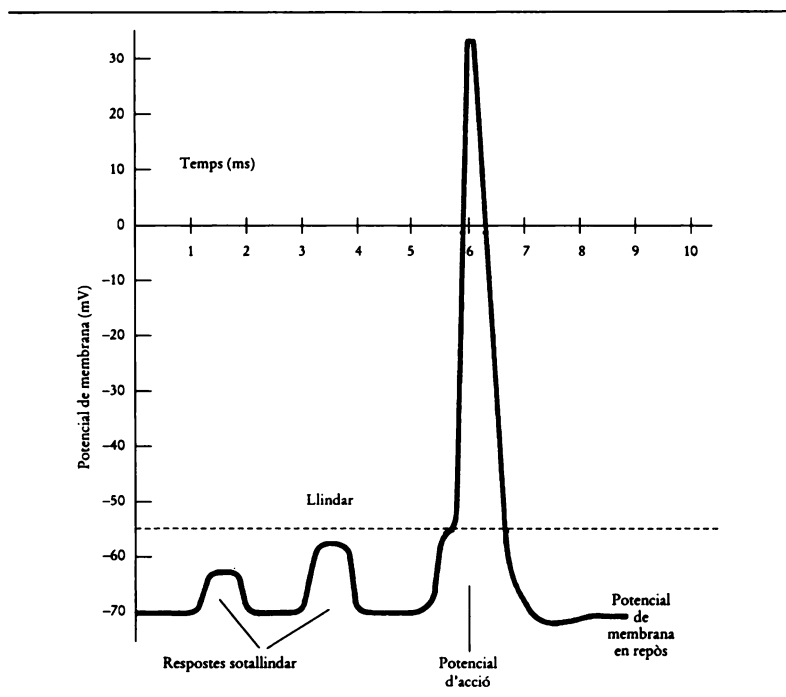


FIGURA 1. El potencial d'acció.

despolaritza parcialment fins a arribar al llindar d'excitabilitat a partir del qual es desencadena tot el procés. Pot ser induït per l'arribada de potencials de receptor, d'estímuls directes (físics) sobre la fibra mateix, per potencials postsinàptics excitatoris (PEPS) procedents d'altres vies neuronals, o bé pot ser degut a la mateixa autoexcitabilitat de la cèl·lula.

2.1.2.3. Els potencials postsinàptics

Són petits canvis de polaritat de la membrana neuronal post-sinàptica que poden ser de signe excitatori (PEPS) o inhibitori (PIPS). Elèctricament, tenen propietats similars al potencial de receptor: són d'acció local, gradual i estan subjectes a sumació espacial i temporal. La coincidència de diversos potencials postsinàptics del mateix signe generen efectes de sumació i facilitació sobre les neurones en les quals convergeixen; d'aquesta manera s'estableix un mecanisme regulador de la seva excitabilitat. Aquests potencials són els responsables de la detecció i caracterització dels diferents components de les respostes evocades sensorials (sometèsiques, visuals, acústiques...).

2.1.3. *Atributs de la percepció sensorial*

2.1.3.1. La localització

La identificació localitzadora es basa en l'estreta correlació entre la ubicació dels receptors, la disposició de les vies nervioses i la representació somatotòpica en les àrees cerebrals sensorials específiques. Quan, amb independència de l'estimulació dels receptors, s'estimulen directament les fibres nervioses que transporten una percepció, pot obtenir-se un efecte localitzador, com succeeix en els casos de pèrdua d'una extremitat, on hi ha sensacions virtuals en ser estimulades les fibres nervioses perifèriques, fenomen conegut per *membre fantasma*.

Del plaer dels sentits al plaer de les xifres

2.1.3.2. La intensitat

Aquesta depèn del nombre i el grau d'estimulació dels receptors, dels fenòmens de reclutament d'unitats sensibles (nombre de circuits neuronals paral·lels que s'activen), de l'eficiència del filtratge dels impulsos nerviosos que arriben a les àrees sensibles, així com de l'estat mental o psicològic del subjecte. És conegut de tothom que l'atenció i l'estat psicològic de l'individu modifica la discriminació respecte al dolor i la tolerància a aquest. Els estímuls d'elevada intensitat generen una percepció dolorosa o desplaent.

2.1.3.3. L'adaptació

És conegut que hi ha fenòmens d'adaptació fisiològica responsables d'una disminució de la percepció sensorial. Existeixen diferents nivells i mecanismes d'adaptació en relació amb els estímuls. Un primer nivell d'adaptació depèn dels receptors mateixos. Els receptors caracteritzats per una adaptació ràpida es coneixen per receptors *fàsics*, mentre que els que no s'adapten o ho fan lentament es denominen *tònics*. En relació amb els diferents tipus de receptors existents, hi ha una gran varietat de comportaments. En general, els receptors relacionats amb funcions puntuals i altament discriminatives tendeixen a ser fàsics.

Un segon nivell d'adaptació és el fenomen d'habitució de la formació reticular i el tàlem, que frenen o prioritzen l'entrada d'impulsos que finalment accedeixen a una zona més o menys àmplia del còrtex. Aquest mecanisme facilita l'atenció.

Un tercer nivell obeeix a un fenomen d'adaptació psicològica.

2.1.3.4. L'apreciació qualitativa

En la percepció d'un estímul complex, és a dir, en la percepció dels matisos i contrastos sensorials de les diferents modalitats, hi intervenen diversos mecanismes:

a) Receptors específics; per exemple, en la sensibilitat somàtica hi ha receptors específics del tacte, la temperatura, la posició, les vibracions. La visió dels colors està basada en l'existència de tres tipus de cons, que es diferencien pel fet de tenir un pigment especialment sensible a una longitud d'ona (verd, taronja i blau).

b) Interaccions fisicoquímiques amb les membranes receptors (olfacte i gust).

c) Fenòmens de retroinhibició entre vies per a millorar el contrast (d'una via que és més estimulada respecte a les veïnes, que han sofert una menor intensitat d'estimulació).

d) Fenòmens de correspondència: en les percepcions més discriminatives, més fines (epicrítiques), s'observa un procés de paral·lelisme entre el nombre de receptors i el nombre de fibres nervioses que recullen la informació. Inversament, en les percepcions més grolleres o menys discriminants, predomina un procés de convergència de molts receptors sobre poques fibres nervioses, és a dir, hi ha una menor representació del nombre de receptors.

e) Participació de diferents sentits: és el cas de la sensació gustativa, que, a més d'estar configurada per una determinada combinació dels gustos anomenats *purs* (dolç, salat, àcid i amargant), depèn de la participació del sentit de l'olfacte (l'aroma) i del tacte (textura i temperatura) dels aliments.

2.1.3.5. El concepte

El conjunt complex de la informació sensorial permet establir la idea conceptual dels objectes. En aquesta direcció, són decisius els treballs realitzats per Sperry (pels quals fou guardonat amb el Premi Nobel), basats en pacients als quals s'havia desconnectat els dos hemisferis mitjançant secció del cos callós. Sperry observà que, en tancar els ulls i posar un determinat objecte (per exemple, una clau) a la mà dreta (pressuposant que el subjecte fos dretà), l'individu era capaç de conceptualitzar l'objecte en qüestió; mentre que si l'estímul era presentat a la mà contrària (esquerra), tot i palpar l'objecte, era incapaç d'arribar a determinar-ne el nom. Aquest dèficit s'explica per la incomunicació entre els dos hemisferis i la manca d'accés de l'hemisferi dret a l'àrea d'especialització del llenguatge (ubicada en l'hemisferi esquerre).

2.1.3.6. La interpretació

La percepció no és la recepció passiva dels senyals sensorials individuals, sinó que suposa la interpretació activa del significat

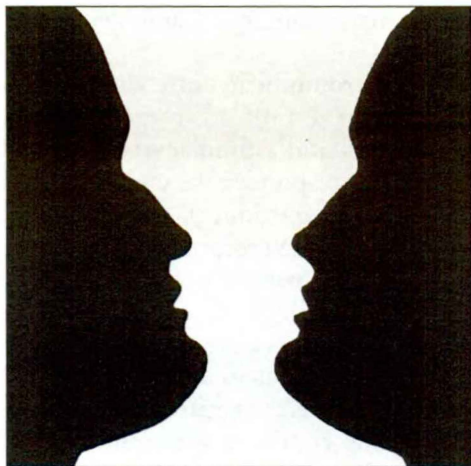


FIGURA 2. En aquesta figura, les àrees negres apareixen com cares i les blanques com el perfil d'un gerro. La nostra percepció alterna entre aquestes dues interpretacions. Això il·lustra el fet que percebem models com a conjunts consistents, cada un diferent de l'altre. També il·lustra que la percepció implica prendre una «decisió» sobre allò que és la figura (*senyal*) i allò que és el fons (*soroll*). Finalment, mostra que la percepció no és només passiva, de senyals individuals, sinó que suposa la interpretació activa pel cervell del significat dels models de l'estímul. (Figura i comentari de Gregory.)

conceptual dels estímuls rebuts. Un exemple clar és el proposat per Gregory (1966), on una mateixa figura pot ser interpretada de dues maneres diferents: com dues cares (la part fosca) o com un gerro (la part clara). Aquesta elaboració complexa depèn d'estructures superiors (les àrees terciàries i el lòbul frontal).

2.2. EXPLORACIONS D'AVAUACIÓ NEUROSENSORIAL

S'han desenvolupat diferents tècniques per a poder valorar els diferents graons de la cadena sensorial i, d'aquesta manera, accedir a l'estudi funcional, diagnòstic i de correcció física o bé de tractament medicoquirúrgic dels diferents sistemes sensorials.

2.2.1. *L'agudesa sensorial*

En el cas de la visió i de l'oïda, per a determinar-ne la capacitat funcional, hem de mesurar, respectivament, l'agudesa visual (capacitat de discriminar dos punts en la distància) i el llindar de sensibilitat auditiva (audiometria) per a les diferents bandes tonals.

2.2.2. *Potencials d'òrgan receptor*

El segon nivell d'estudi és el dels potencials d'òrgan receptor per tal de conèixer si el dèficit sensorial és per afectació dels receptors. Mitjançant elèctrodes podem obtenir els potencials del conjunt de receptors en estimular-los: electroretinogrames, electrocoqueogrames.

De manera indirecta, pot obtenir-se informació dels receptors i de les vies vestibulars (inaccessibles) explorant els moviments dels globus oculars (accessibles i fàcils d'explorar), ja que existeixen estretes interconnexions nervioses entre els dos sistemes. Aquest és el cas de l'electronistagmograma: registre del nistagme (moviment de desviament automàtic dels globus oculars, que presenta un doble component: lent, d'influència tònica —lenta i sostinguda— laberíntica, i ràpid, d'influència fàsica —ràpida i breu— de caràcter corrector, generat pels nuclis nerviosos motors oculars que inerven la musculatura extrínseca ocular i retornen la mirada sobre el punt d'interès de la visió). El nistagme pot desencadenar-se estímulant els canals semicirculars, tèrmicament (amb aire fred o calent sobre el conducte auditiu extern) o rotatoriament, de manera que les característiques del nistagme (la intensitat, durada del temps de latència abans de desencadenar-se, etc.) ens informen de la funció laberíntica (excitabilitat, lesió, etc.).

2.2.3. *La velocitat de conducció nerviosa*

El seu estudi permet de conèixer l'eficàcia del transport d'impulsos a través del nervi. La velocitat té relació directa amb el diàmetre de l'axó i el grau de mielinització de la fibra. La velocitat pot determinar-se, tant en les arrels sensitives com en les motores, si

Del plaer dels sentits al plaer de les xifres

coneixem la distància entre el punt on s'aplica l'estímul (elèctric) i un segon elèctrode situat a una distància coneguda. La velocitat de conducció varia entre 0,5 m/s per a les fibres no mielinitzades (que transporten el dolor difús) i els 120 m/s de les mielinitzades de major diàmetre, les de la sensibilitat propioceptiva (profunda) i cinestèsica (vibratòria).

Existeixen taules estandarditzades dels valors normals de les diferents arrels nervioses. D'aquesta manera, pot establir-se quan hi ha una alteració de la percepció o percepció motora per una afectació del nervi.

2.2.4. *Els potencials evocats*

Les respostes evocades són senyals induïts —per estímuls sensorials perifèrics— en els diferents segments del sistema nerviós central, on les vies nervioses fan escala sinàptica. Hi ha una correspondència entre els diferents components que configuren les respostes i el nivell sinàptic on fan escala. Aquesta correspondència, la latència dels components, la morfologia i la simetria del registre, aporten una valuosa informació de valor funcional i diagnòstic. Lògicament, poden obtenir-se diferents modalitats de potencials evocats en funció dels sistemes sensorials explorats.

2.2.5. *La tomografia per emissió de positrons*

Les possibilitats d'aquesta tècnica permeten un estudi topogràfic no invasiu en viu dels processos metabòlics i bioquímics del teixit cerebral, mitjançant l'administració a la sang de compostos marcats emissors de positrons, que es caracteritzen perquè presenten una vida mitjana curta i una dosi de radiació baixa.

Aquesta tècnica s'ha aplicat amb èxit a l'estudi dels mecanismes d'activació cortical durant la percepció i ha servit per a posar de relleu les diferents zones d'especialització cortical: s'han apreciat increments en l'índex d'utilització de glucosa en les àrees visuals occipitals en funció de la complexitat de l'estímul visual; s'ha vist que els estímuls verbals indueixen increments asimètrics d'activació de les àrees del llenguatge de l'hemisferi esquerre (còrtex frontotemporal), mentre que els estímuls no verbals (música

per piano) indueixen activació difusa de l'hemisferi dret. També s'han evidenciat augments en les àrees parietals en realitzar moviments complicats de la mà contralateral.

BIBLIOGRAFIA

- ARQUÉ, J. M.; FROST, J. J. «Utilidad de la tomografía por emisión de positrones en el estudio del sistema nervioso central». *Medicina Clínica*, 94 (1990), p. 633-636.
- GANONG, W. F. *Manual de fisiología médica*. México: El Manual Moderno, 1974.
- GREGORY, R. L. *Eye and brain: The psychology of seeing*. Londres: Weidenfeld and Nicolson, 1966.
- PHELPS, M. E.; MAZZIOTTA, J. C.; SCHELBERT, H. R. *Positron emission tomography and autoradiography*. Nova York: Raven, 1986.
- SCIARRETTA, G.; BERGAMASCO, B. *Potenziali Corticali Evocati: Tecnica e applicazione clinica*. Florència: OTE Biomedica, 1975.
- SHEPHERD, G. H. *Neurobiología*. Barcelona: Labor, 1985.
- SPERRY, R. W.; GAZZANIGA, M. S.; BOGEN, J. E. «Interhemispheric relationships; the neocortical commissures; syndromes of hemisphere disconnection». A: VINKEN, P. J.; BRUYN, G. W. [ed.]. *Handbook of clinical neurology*. Vol. 4. North Holland Publishing Co., 1969.
- TORTORA, G. J.; EVANS, R. L. *Principles of human physiology*. Nova York: Harper & Row Publishers, 1986.