

El concepto de centros neuronales*

Robert W. Doty, Sr.

Introducción

El término centro aquí se emplea para describir un grupo de neuronas cuyas acciones coordinadas producen un movimiento estereotipado o una serie de movimientos (Doty, 1951, 1960, 1968). Tres son las características esenciales de un centro: 1) un mecanismo receptor, en la parte aferente, el cual será responsable de la activación del centro cuando, y sólo cuando, ocurra un patrón sensorial específico; 2) una organización intrínseca que repetidamente produzca en forma apropiada una distribución anatómica y temporal de excitación e inhibición cada vez que el centro es activado; y 3) un control preestablecido del sistema motoneuronal necesario.

Este nivel de precisión no siempre se ha mantenido al definir este término. Sherrington (1900), entre otros, se oponía a la "laxitud" con que se aplicaba dicho término (v.gr. un centro de "convulsión" en el bulbo raquídeo), y en general, él evitaba su empleo. En el contexto de la actividad neuronal este concepto de centro parece haberse originado con Bouillaud (1825),¹ quién, con perspicacia y basado en material clínico, infirió la existencia de centros en la corteza cerebral que regulan el lenguaje. Fluorens (1842), en su trabajo sobre el control nervioso de la respiración, empleó ocasionalmente este término para describir el área situada en la unión del bulbo raquídeo y la médula espinal, que es esencial para la respiración. Sin embargo, él insistió cuida-

dosamente que tal centro no se debería considerar como un punto bien delimitado en el sistema nervioso, sino más bien como un área con cierta dispersión anatómica del sistema de control, aunque experimentalmente esto era difícil de demostrar. Asimismo, identificó y estableció sucintamente la dificultad cardinal que representaban todos los esfuerzos por dividir el sistema nervioso en unidades operacionales restringidas, concluyendo que: "1) a pesar de la diversidad de acción de cada una de las partes que constituyen el sistema nervioso, es un sistema especial; y 2) independientemente de la acción específica de cada parte, cada una de ellas ejerce una acción común sobre todas las demás, así como éstas a su vez actúan sobre ellas..." (Fluorens, 1842, pp 212). En otras palabras, los centros están circunscritos dentro de un sistema interactivo, y sólo en forma abstracta pueden considerarse unidades funcionales independientes.

En los siguientes años, las implicaciones del término "centro" fueron ampliadas significativamente. Siminov (1866a, b), el primer investigador que utilizó electrodos implantados para estimular el cerebro y para hacer discretas lesiones electrolíticas, describió la acción de lo que él llamó "centros inhibidores" (probablemente el núcleo caudado) en el diencefalo de perros. Poco tiempo después, Fritsch e Hitzig (1870), en su descubrimiento —extraordinariamente importante, pero en gran parte accidental (véase Doty, 1969)— de la excitabilidad

¹"...sería un error creer que las extremidades son los únicos participantes en el movimiento para el cual existen centros especiales en el cerebro... Me dedicaré subsecuentemente a determinar el sitio del centro nervioso que controla el mecanismo de los órganos del lenguaje".

*Traducido por H. Brust-Carmona e Ingrid Mascher, de Capítulo XVII del libro *Simpler Networks and Behavior*, editado por Sinauer Associates, Inc. Sunderland Mass., con permiso expreso tanto de la editorial como del autor.

eléctrica de la corteza cerebral, no sólo reivindicaron el concepto de Bouillaud sobre los centros cerebrales, sino que lo ampliaron. En las palabras concluyentes de Fritsch e Hitzig "... probablemente todas las funciones mentales individuales, al materializarse o al originarse en la materia, se encuentran localizadas en centros circunscritos de la corteza cerebral."

Esta atrevida proposición de Fritsch e Hitzig, en cuanto a que ciertos centros corticales operan de manera tan trascendental, aún puede tener mérito (Doty, 1976). Sin embargo, ni ésta, ni el hacer énfasis en áreas anatómicas restringidas, pueden ayudar a dilucidar la forma en que actúan los centros; ni el empleo del concepto de centros puede ser útil para esclarecer las bases neuronales de la conducta. De la definición ofrecida en el párrafo inicial, es evidente que un centro en parte corresponde al sustrato nervioso necesario para un reflejo. Si se desea mantener la proposición de Sechenov (1866), de que esencialmente toda conducta es un reflejo, esto es suficiente. Sin embargo, la clasificación de la conducta no es tan importante como lo es el hecho de que ésta se pueda explicar por la actividad de centros nerviosos. Por ello, leer un pentagrama musical, transcribir a máquina un manuscrito, frenar el automóvil ante una luz roja; son todas acciones regidas por los mismos principios operacionales de los centros nerviosos que controlan el que un perro levante la pata como un reflejo condicionado ante la presentación de un tono, o que un pájaro arregle sus plumas al recibir las claves sensoriales adecuadas. En cada caso, hay una emisión que se puede reproducir con exactitud, disparada exclu-

sivamente por una señal aferente de la misma exactitud, y que sólo ocurre cuando se han establecido las condiciones neuronales adecuadas (es decir, el pasajero en un automóvil no levanta el pie ante un freno que no existe, ni el pájaro se arregla las plumas durante el vuelo).

La forma en que tal conducta está organizada y controlada por el sistema nervioso central (o sea, cómo operan los centros) puede explicarse fácilmente al discutir ejemplos específicos. El análisis de la operación de cada centro está sujeto a seis preguntas:

- 1) El código aferente. ¿Cuál es el patrón espacio-temporal de los impulsos nerviosos necesario para descargar o liberar la activación de un centro?

- 2) El establecimiento del estado excitatorio central. ¿Cuáles son las condiciones nerviosas o neurohumorales de fondo que favorecen o previenen la activación de un centro? En realidad, aquí nos encontramos ante varios problemas: la forma de evitar la activación concurrente de movimientos incompatibles (limpieza y vuelo; respiración y deglución); la secuencia de los movimientos por medio de componentes previos, que proporcionan un estado de excitación de fondo apropiado para los componentes subsecuentes; los estados más generales tales como hambre o saciedad en relación a las respuestas alimenticias, los niveles hormonales en relación a la actividad sexual, o el estado intelectual tales como en el automovilista o el perro en la situación del reflejo condicionado; y, finalmente, si estas actividades de fondo solamente son efectivas por medio de la

Tabla 1. Frecuencia de ocurrencia de respuestas faciales a estímulos gustativos en neonatos*

	(Edad 3-7 días) Normales N = 100	Anencéfalos (Edad 1 a 19 días) N = 4
DULCE: Sacarosa al 2.5%		
Retracción de las comisuras de la boca	87	4
Expresión de satisfacción semejando una "sonrisa"	73	3
Succión vehemente, chupándose el labio superior	97	4
ACIDO: Acido cítrico al 2.5%		
Fruncimiento de labios	98	4
Arrugar la nariz	73	2
Parpadeo rápido, repetido	70	2
Aumento de salivación	65	4
Sonrojamiento de la cara	64	1
AMARGO: Quinina al 0.25%		
Levantamiento de los labios en forma de arco con depresión de las comisuras	96	4
Extensión de la lengua	81	3
Salivación y escupidos	87	4
Expresión general de "enojo" y "descontento"	86	3
Vómito	52	3

*Steiner, 1973, pp 255-278.

acción del complejo sistema de descarga, o si tienen efectos en etapas posteriores de la activación del centro.

3) La organización intrínseca. ¿Cómo se genera la secuencia espacio-temporal precisa de la salida?

4) El control eferente. ¿Cómo se garantiza que la salida del centro efectivamente sea una orden a las motoneuronas?

5) Retroalimentación. Una vez iniciado el movimiento controlado por el centro, ¿procede éste independientemente de la propiocepción u otras vías aferentes? Esto es lo que suele suceder, y existen numerosos ejemplos al respecto. La salida neuronal que produce una respuesta nataatoria de escape en el gastrópodo *Tritonia*, cuando se inicia en un cerebro aislado

in vitro se mantiene igual a como se iniciaba en el animal intacto (Dorsett, Willows y Hoyle, 1973). En la oca, ciertos movimientos de rotación del huevo hacia el nido, una vez iniciados, continúan aun cuando se retire el huevo de debajo de su pico (Lorenz y Tinbergen, 1938). Las aves conservan reacciones de limpieza de las plumas de la cola, aun cuando éstas ya no están presentes (Lorenz, 1955). El posible patrón de descarga de un centro puede desarrollarse casi normalmente, aun en ausencia de retroalimentación. Por ejemplo, ratones cuyas extremidades han sido amputadas al nacer, acompañan su limpieza de movimientos rápidos de inclinación y elevación de la cabeza, así como del



Fig. 1. Salida del centro que coordina parte de la conducta de alimentación en el primate: flexión del brazo con apertura de la boca. Para el *Macaco fascicularis*, en la izquierda, el estímulo consistió de 50 pulsos de 0.2 mA y 1 mseg de duración, aplicados en la circunvolución precentral durante 1 segundo. Se desconoce el estímulo para el niño de 13 meses de edad en el cuadro derecho, pero la respuesta es casi idéntica a la izquierda, aún en cuanto a la retracción y aplanamiento de la lengua (De Doty, 1960).

lamido de sus extremidades ausentes, y parpadeo que coincide con el momento en el que las extremidades deberían pasar ante los ojos (Fentress, 1973a). Monos macacos, cegados inmediatamente al nacer, limpian a sus compañeros desenredándoles cuidadosamente el pelo, “observándolos”, asiendo y comiendo partículas imaginarias con el pulgar y el dedo índice (Doty, sin publicar).

6) Organización jerárquica. ¿Hasta qué grado puede fraccionarse o incorporarse la salida del “centro” a otras sinergias o combinarse en diferentes secuencias conductuales?

Respuestas alimenticias

Como puede verse en la Tabla 1, el humano nace con un juego de respuestas innatas a varios estímulos gustativos (Steiner, 1973). Cada tipo de estímulo desencadena un conjunto único de conductas orofaciales. Basado en el hecho de que éstas se en-

cuentran presentes en monstruos anencéfalos, puede inferirse que están organizadas completamente a niveles romboencefálico y mesencefálico. Es de considerable interés que adultos normales muestran expresiones “reflejas” similares ante estos estímulos. Por consiguiente, la presencia de estas respuestas en lactantes parece estar más relacionada con el establecimiento de una comunicación no verbal, intraespecífica (Steiner, 1973) que con respuestas alimenticias en sí; puesto que, dentro del útero, el lactante ha estado ingiriendo líquido amniótico a razón de 500 ml/día (Pritchard, 1965) —un filtrado no muy estimulante— que después de nacer va a subsistir normalmente durante un tiempo prolongado, sólo con leche. Como consecuencia de la experiencia, pueden suprimirse tales reacciones gustativas tanto en animales como en el humano; por ejemplo, gatos que aprenden a saborear los plátanos, un alimento que en forma innata rechazan (Wyrwicka, 1974). Entonces,

puede verse que el código aferente que dispara la acción de un centro —en este caso toda una constelación de centros (sonrisa, lamido, succión, etc.)— puede ser modificado por el aprendizaje.

Otra respuesta de los lactantes es abrir la boca y prepararse para mamar en cuanto se les toca la región circumoral. Este control cutáneo de la apertura de la boca, tanto en el humano como en el mono, más tarde se inicia ante la visión de objetos que se acercan (Pilleri, 1971), después ante objetos que se llevan a la boca con la mano (figura 1); finalmente, en la etapa tardía de la infancia, se establece el patrón de alimentación del adulto, en el cual la boca sólo se abre en relación a alimentos, cuando éstos se acercan en una posición adecuada, y no como automatismo acoplado a la mano y objeto que se acercan. Nótese que la figura 1 demuestra la existencia en los primates de un centro de acoplamiento entre la mano, la boca y los movimientos de la lengua; la posición del lactante y del mono es idéntica y hasta la de la lengua; la misma respuesta se ha obtenido en macacos estimulados cerca de la cisura rinal (amígdala? Delgado, 1959).

Como acaba de ejemplificarse con la respuesta alimenticia de apertura de la boca, dicha “encefalización” progresiva del control aferente de un centro, probablemente sea característica de la mayoría de los centros del tallo cerebral. Bignall realizó una demostración particularmente clara de este principio (1974) con el reflejo de enderezamiento en ratas. Ratas que han madurado en forma normal durante más de 10 días requieren el mesencéfalo para la reacción de enderezamiento. Sin embargo, en ratas de 3 a 4 días de edad, la descerebración a nivel del bulbo raquídeo (!) no suprime el enderezamiento; y, a medida que dicho animal madura, su habilidad para enderezarse mejora hasta llegar a un nivel casi normal. Entonces, existe un centro espinal o a nivel del bulbo raquídeo, el cual, al perder el control mesencefálico o protuberancial,

se mantiene esencialmente autosuficiente pero si ya una vez ha sido controlado por centros superiores no puede funcionar en su ausencia.

Algunas veces, se ha observado liberación en lugar de depresión de algunos centros del tallo cerebral como consecuencia de la pérdida del control rostral, y esto también puede ejemplificarse con elementos de la respuesta alimenticia en el humano, en el gato y en el sapo (figuras 2, 3 y 4). En relación a esto, pacientes con atrofia cortical severa muestran una regresión más allá de la del lactante mostrado en la figura 1, hasta la de un lactante de 4 meses de edad que abre la boca ante un objeto que se aproxima (figura 2). En otros casos, tales pacientes abren la boca al tocárseles la región circumoral, parte del reflejo de búsqueda aún más temprano. Una liberación similar de la influencia diencefálica sobre los centros orales activados por entrada trigeminal puede verse en la figura 3. En esta situación, ciertos componentes de la conducta de captura de una presa por el gato se han liberado por lesión de las vías mesencefálicas (Randall, 1964). La presencia de tales centros en niveles inferiores del tallo cerebral para la conducta de caza, fue demostrada por Bignall y Schramm (1974). Ellos encontraron que gatos descerebrados a temprana edad, al oír un rasquido, se agazapan en el suelo y se precipitan hacia el origen del ruido mordiendo vigorosamente cualquier objeto colocado ahí. Esta conducta de ataque, cuando se provoca en el gato intacto mediante estimulación eléctrica del hipotálamo parece depender en forma importante de las señales trigeminales (MacDonnell y Flynn, 1966). Lo mismo ocurre en las ratas que matan ratones (Thor y Ghiselli, 1975). En relación a esto es interesante que, cuando el gato brinca al cazar, los bigotes se dirigen hacia adelante y abajo para asegurar contacto con la presa (figura 23 en Leyhausen, 1973). Este requerimiento de las señales trigeminales para el mordisco fatal proporciona un ejemplo

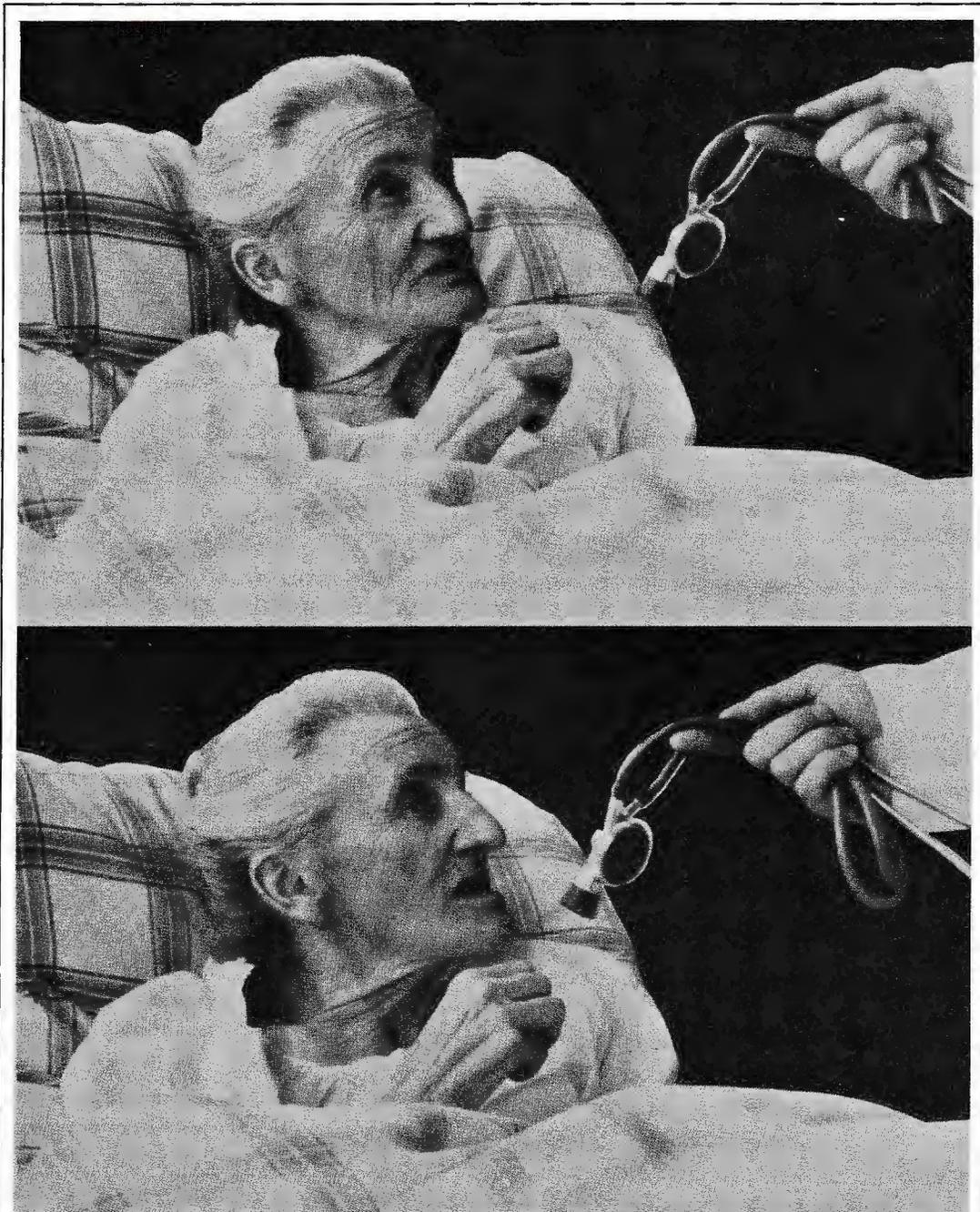


Fig. 2. Paciente con pérdida severa de tejido cerebral debido a la enfermedad de Alzheimer. Abre la boca y trata de hacer contacto oral con el objeto que se acerca. Tal como con el sapo de la figura 4, esto representa liberación de un centro normalmente inhibido por la acción tónica del diencéfalo (De Pilleri, 1971).

de la operación de centros controlados por retroalimentación aferente, un efecto que también se puede ver fácilmente en la etapa esofágica de la deglución (Roman y Tieffenbach, 1972). Por otro lado, las

señales trigeminales en la paloma, parecen proporcionar un estado excitatorio de fondo necesario para la operación normal del centro alimenticio, pero no para el de la sed, además de ser necesario para la ma-

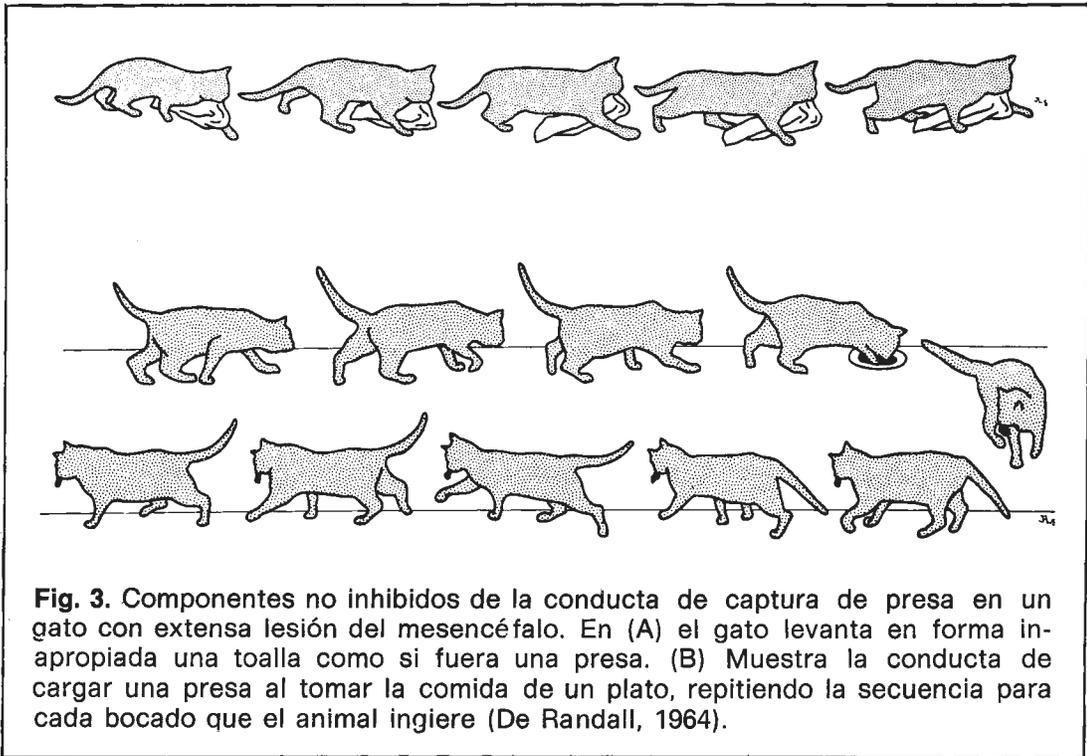


Fig. 3. Componentes no inhibidos de la conducta de captura de presa en un gato con extensa lesión del mesencéfalo. En (A) el gato levanta en forma inapropiada una toalla como si fuera una presa. (B) Muestra la conducta de cargar una presa al tomar la comida de un plato, repitiendo la secuencia para cada bocado que el animal ingiere (De Randall, 1964).

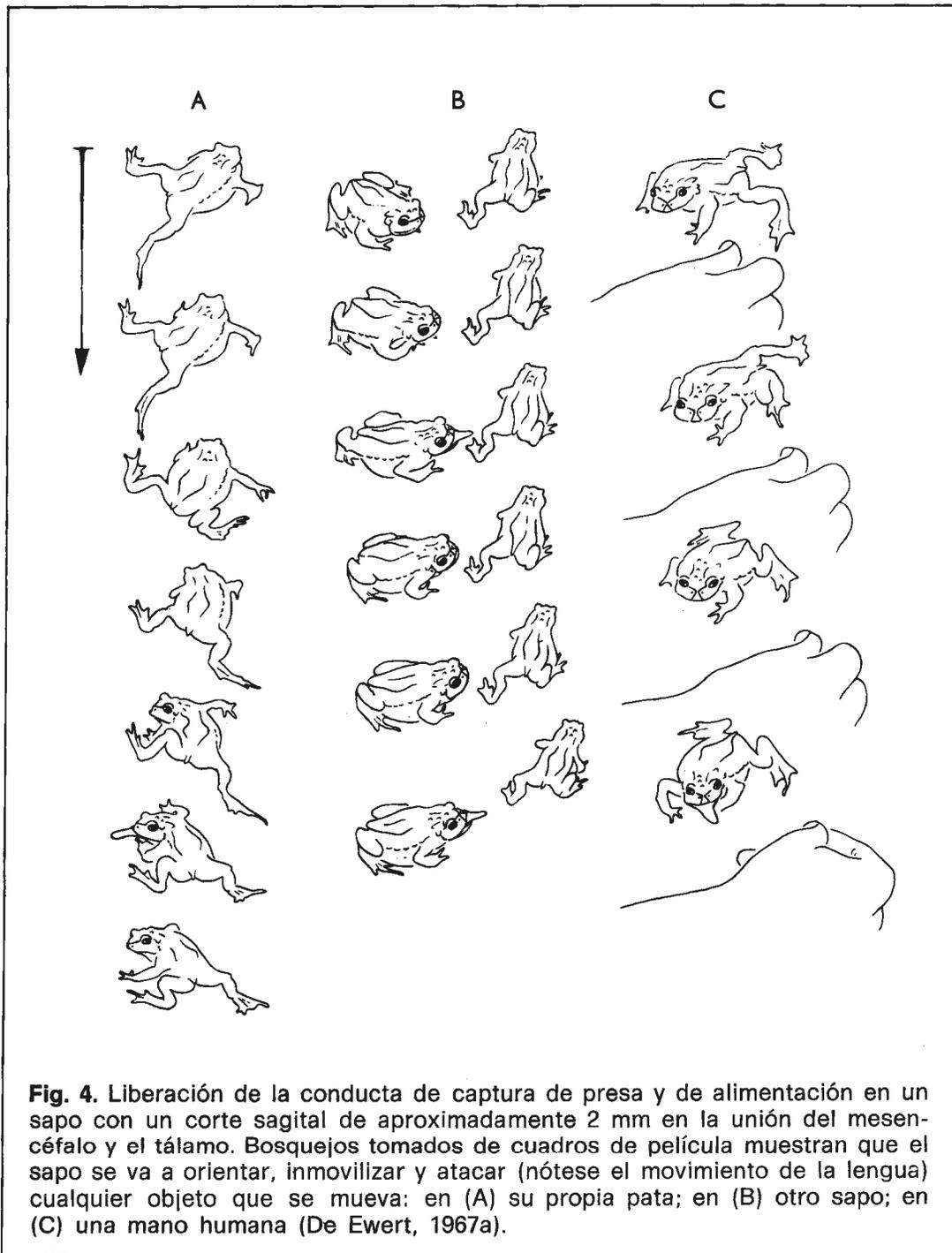
nipulación del alimento con el pico y la lengua (Zeigler, 1974).

Una liberación muy similar a la observada en el paciente de la figura 2 puede obtenerse en el sapo, cortando las conexiones comisurales mesodiencefálicas, lo que se ilustra en la figura 4. Un sapo normal no ataca objetos mayores de cierto tamaño y un sapo sin diencéfalo nunca ataca (Ewert, 1967a). Aparentemente, al cortar las conexiones intertectales, se altera el balance de la inhibición mutua entre ambos lados, de tal manera que el "centro de ataque" se dispara por cualquier estímulo visual en movimiento de tamaño suficiente (figura 4) y no muestra inhibición alguna al aumentar el tamaño (Ewert 1967b).

La figura 5 muestra la conducta normal alimenticia de un sapo y su fraccionamiento en cuatro componentes controlados por centros dirigidos visualmente: orientación, aproximación, fijación y ataque. La quinta reacción —deglución— se dispara por la presencia del gusano en las fauces y siempre sigue este estímulo con una latencia constante (figura 5). En contraste

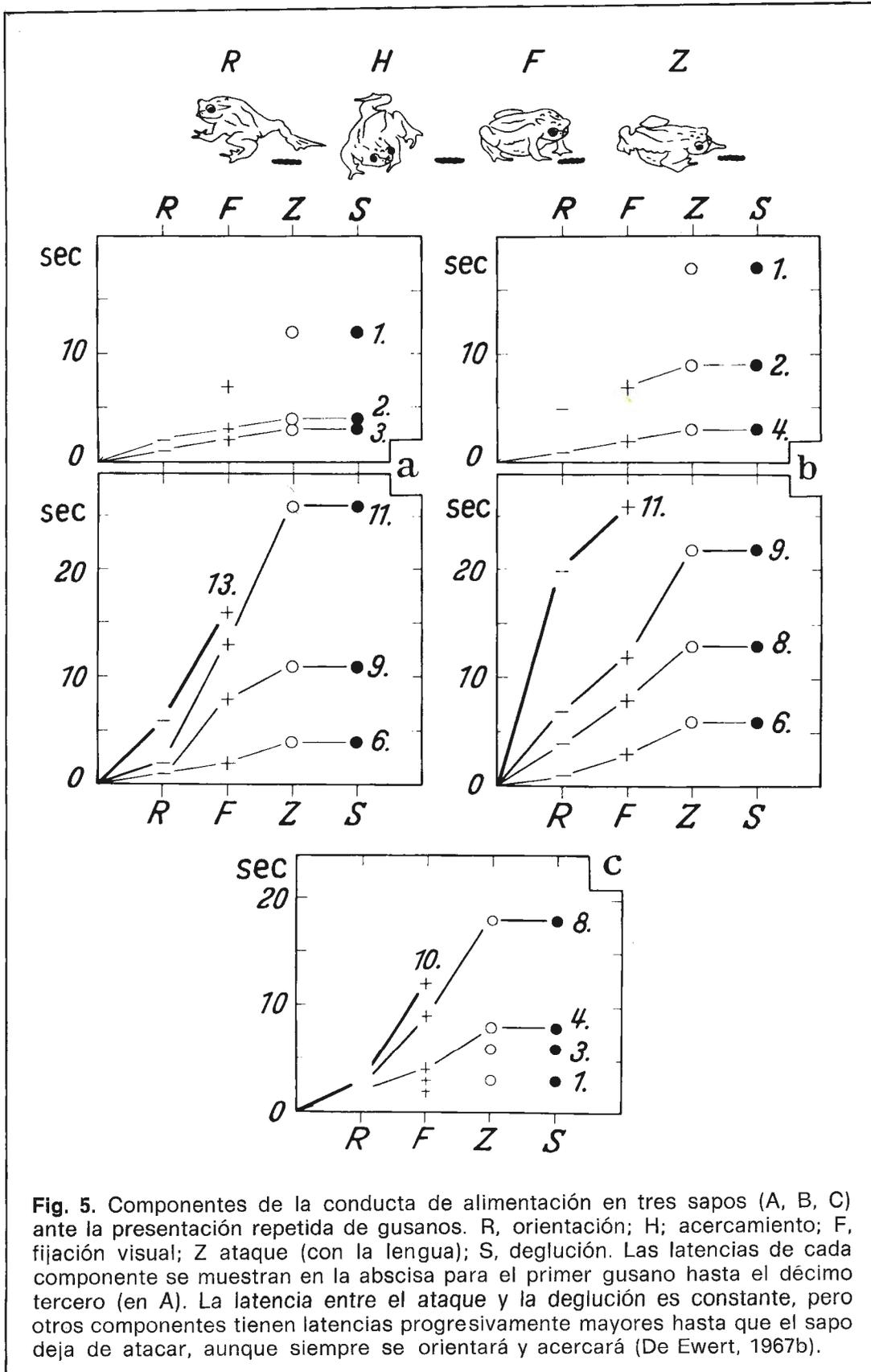
con un aparente grado de adaptación de los componentes tempranos, que se pone de manifiesto en el aumento progresivo de la latencia antes de su presentación (figura 5), las diferentes latencias demuestran la independencia de acción de estos centros. Estas latencias están determinadas por la frecuencia de repetición y no por el grado de saciedad, y una vez prolongadas por los estímulos a través de un ojo se prolongan en forma igual para el otro (Ewert, 1967b). La naturaleza automática de tales respuestas, como la de la figura 2, es más aparente por el hecho de que el sapo continúa orientándose hacia el estímulo aún después de 1,000 presentaciones. Tal como sucede en la respuesta asesina del gato (MacDonnell y Flynn, 1966) o la tendencia del macaco a cazar "mariposas" (Doty, 1967), la secuencia de captura de su presa en los sapos puede provocarse mediante la estimulación eléctrica de áreas apropiadas en el sistema nervioso central (Ewert, 1967b).

Puesto que la mayoría de los componentes de la respuesta de captura están pre-



sentes en gatos descerebrados a temprana edad (Bignall y Schramm, 1974), es evidente que la inmovilización, agazapo, zarzapazo repentino y mordizco fatal del gato cazador se efectúan bajo el control de centros del tallo cerebral programados, activados y controlados por el diencéfalo. Por

consiguiente, la función más importante de la corteza cerebral en relación al movimiento puede no consistir en el control directo de las motoneuronas implicadas, sino en la selección y programación de la secuencia de activación de los centros del tallo cerebral, los cuales están organizados



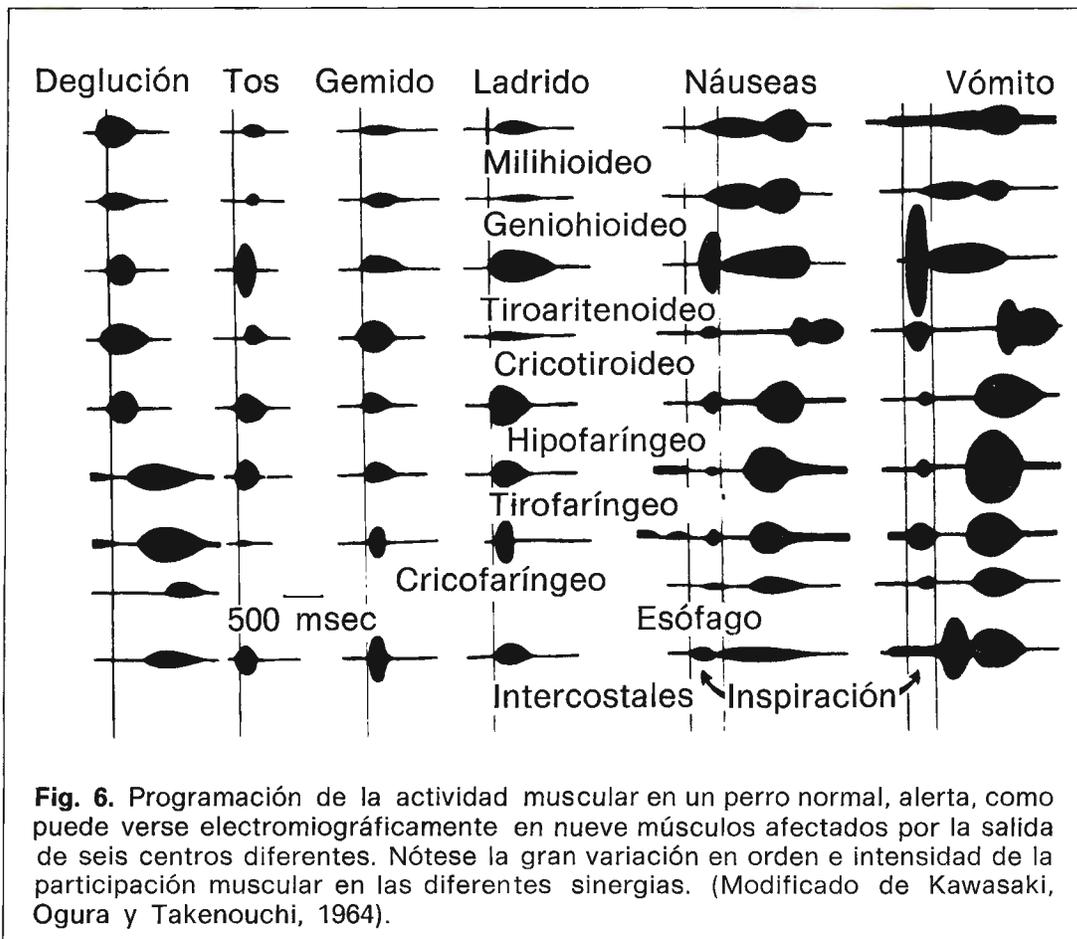


Fig. 6. Programación de la actividad muscular en un perro normal, alerta, como puede verse electromiográficamente en nueve músculos afectados por la salida de seis centros diferentes. Nótase la gran variación en orden e intensidad de la participación muscular en las diferentes sinergias. (Modificado de Kawasaki, Ogura y Takenouchi, 1964).

en forma inherente para producir los patrones necesarios de contracciones musculares. Algunos centros, tales como los encargados de generar el ritmo cruzado y alternante de caminar, o el ritmo bilateral congruente del correr, parecen localizarse inclusive en la médula espinal (por ejemplo, ten Cate 1965; Forssberg y Grillner, 1973).

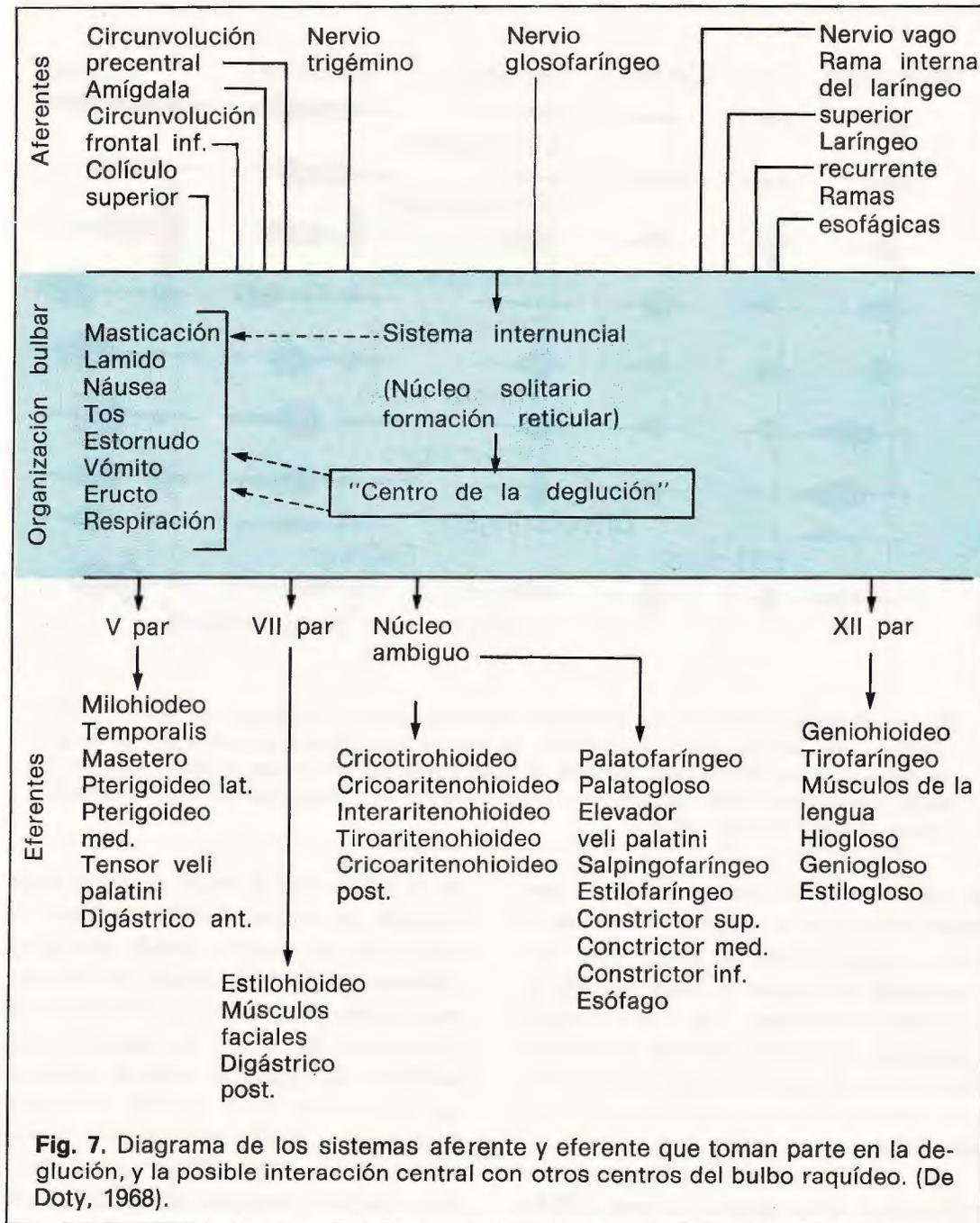
En concordancia con el fenómeno de "liberación" antes descrito, Robert (1974) sugirió con mucho ingenio que parte del control cortical ejercido sobre centros inferiores, en lugar de ser básicamente excitatorio, puede ser en cambio tónicamente inhibitorio, por lo que su activación podría reflejar una breve desinhibición.

La deglución, como paradigma de la acción de un centro

La importancia de los ejemplos anterior-

res se debilita por el hecho de que la comprensión del sistema neuronal operante de los centros de control, cuando mucho es rudimentaria. Se ha realizado un esfuerzo más extenso para definir las características funcionales del centro de deglución del mamífero. La deglución se puede provocar por la estimulación de nervios periféricos, de ahí que su estudio sea fácilmente accesible. Además, es el reflejo "todo-o-nada" más complejo conocido, que implica una secuencia bilateral precisa de excitación e inhibición durante más de 500 msec y que se distribuye desde la región cervical alta hasta el mesencéfalo.

En cierta forma, la figura 6 muestra por qué son necesarios los centros. Las seis respuestas sinergistas ahí ilustradas requieren de la activación del mismo grupo de músculos, pero con una relación temporal sorprendentemente diferente entre sí. Una



activación de este orden evidentemente sería imposible si el perro o el hombre tuviesen que calcular nuevamente cada sinergia cada vez que se requiere deglutir o toser (por ej. recordar que debe contraer el milohioideo primero y en forma vigorosa, retrasando al mismo tiempo el tirofaríngeo... para deglutir —pero contraer ligeramente después el milihioideo, habien-

do empezado por una contracción concurrente en lugar de secuenciada del hio— y tirofaríngeo para toser, etc.).

Los músculos que participan en la deglución se han identificado electromiográficamente (Doty y Bosma, 1956; Kawasaky, Ogura y Takenouchi, 1964; Hrycyszyn y Basmajian, 1972) y se muestran en la figura 7, así como su inervación, los impulsos

aferentes al centro de deglución, y las interrelaciones que pueden inferirse entre dicho centro de la deglución y otros centros relativos.

En realidad, existen dos centros de la deglución o medios centros, uno para cada lado. El bulbo raquídeo puede seccionarse en la línea media y la deglución prosigue con su repertorio normal de actividad muscular, pero en forma independiente en ambos lados por la estimulación bilateral concurrente (Ishibara, 1906; Doty, Richmond y Storey, 1967). Secciones transversales de la protuberancia, a nivel del óbex eliminan la participación de ciertas motoneuronas, pero el patrón básico de la deglución se retiene, lo cual indica que está organizado exclusivamente dentro del bulbo raquídeo (Doty, 1968). Sin embargo, es difícil una localización más precisa de dicho centro. Tanto la estimulación central como las lesiones pueden causar malinterpretaciones, debido a sus diversas acciones inespecíficas, así como sus efectos locales sobre los axones de neuronas distantes y la descarga de unidades aisladas no pueden identificarse en cuanto a su importancia en la actividad del centro en sí, puesto que solamente pueden correlacionarse con eventos aferentes o eferentes. Trabajos realizados con lesiones han sugerido que existe un área crítica localizada en la formación reticular medial, apenas rostral a la oliva inferior (Doty, Richmond y Storey, 1967). Sin embargo, las exploraciones de esta región con microelectrodos no han logrado revelar actividad alguna asociada con la deglución y, en cambio, han demostrado una significativa actividad "anticipadora" solamente en el núcleo solitario o alrededor de éste (Jean, 1972a). El núcleo solitario quizás sea el lugar donde se descifra la señal aferente. Seguramente, tiene que existir cierto mecanismo para seleccionar el acceso sensorial a los centros, y ha de ser bastante delicado distinguir estímulos que producen deglución de aquéllos que producen náusea. Como bien lo sabe todo aquél

que ha intentado darle una píldora a un niño pequeño, parte de la selección se puede atribuir a la condición central del sistema, pero esto claramente no es la única característica que permite la descarga selectiva. Usando estimulación eléctrica del nervio laríngeo superior, lo cual es altamente efectivo para producir deglución, extensos estudios han mostrado que el mecanismo aferente es altamente selectivo para diferentes frecuencias o patrones de estímulos (Doty, 1951; Miller, 1972a). Puesto que estas mismas frecuencias óptimas y bien delimitadas son capaces de producir deglución mediante la estimulación de la corteza frontal en el conejo (Sumi, 1969a), y en la oveja (Car, 1970), parece muy probable que el control cortical se ejerza, por lo menos hasta cierto grado, por la misma vía que usan las aferencias periféricas. Esto parece aún más probable si se tiene en cuenta que la estimulación cortical capaz de producir deglución también produce potenciales provocados en la región del núcleo solitario, y que estos potenciales interactúan con aquéllos provocados por la estimulación del nervio laríngeo superior (Car, 1973).

Una de las características notables de los centros es su habilidad para organizar una acción eferente motora compleja, independientemente de la regulación ejercida por la retroalimentación aferente. Por consiguiente, el centro de la deglución mantiene sus acciones básicas fundamentales a pesar de una gran variedad de perturbaciones, tales como sección de nervios aferentes y eferentes, estiramiento o fijación de músculos, y anestesia de las áreas reflexogénicas (Doty y Bosma, 1956; Miller, 1972b). La parálisis completa de los músculos estriados mediante agentes curarizantes no interrumpe la salida neuronal (Sumi, 1964; 1970; Car, 1970; Tieffenbach y Roman, 1972; Miller, 1972b). Sin embargo, en los primeros meses de vida del gato, la curarización suprime la coordinación (Sumi, 1967). También existe evidencia de que la organización de

la deglución en lactantes difiere significativamente de la del adulto (Tulley, 1953).

No debe inferirse que, como la deglución es independiente de la retroalimentación, no está sujeta hasta cierto grado a modificación por influencias aferentes continuas. Desde hace mucho tiempo, se reconoció que la deglución voluntaria es difícil o imposible si no hay nada que deglutir. Las características del material a deglutir también influyen en la duración de la descarga de la mayoría de los músculos participantes (por ejemplo: Hrycyshyn y Basmajian, 1972; véase Doty, 1968), y esto es especialmente cierto para la etapa esofágica, donde la retroalimentación aferente proporciona una influencia muy poderosa (Roman y Tieffenbach, 1972). El foco de por lo menos algunas de estas influencias puede localizarse en el área parasolitaria, puesto que Jean (1972) ha demostrado aquí un efecto potente sobre las descargas unitarias, ya sea en presencia de la distensión de la faringe o en ausencia de ella.

Es sorprendente la habilidad que tiene el centro de la deglución para aumentar o disminuir proporcionalmente la secuencia de descarga de cada grupo motoneuronal en concordancia con alteraciones en la duración de la deglución tanto por condiciones periféricas como mediante anestesia. Por ejemplo, aunque sea difícil de explicar, se observa que un aumento en la profundidad de la anestesia cambia el umbral de 12 impulsos a 240 a 30 Hz aplicados al nervio laríngeo superior, mostrando claramente una disminución marcada de la excitabilidad central; sin embargo, puede ser que sólo disminuya a la mitad la duración de la acción del milohioideo y no altere la secuencia del hipofaríngeo, el cual en cada caso, alcanza su descarga justo cuando termina la acción del milohioideo (Doty y Bosma, 1956).

El hecho que las motoneuronas son activadas por un centro común a menudo se hace evidente en forma clara por las pausas concurrentes, breves, bilaterales en la ac-

tividad de los músculos cuyas motoneuronas están ampliamente separadas —por ejemplo, el quinto y doceavo núcleo motor— (Doty, Richmond y Storey, 1967; véanse también la figura 59 en Faaborg-Andersen, 1957; y la figura 3 en Hrycyshyn y Basmajian, 1972). Pausas idénticas a éstas, también pueden observarse al hacer registros simultáneos de unidades en el centro respiratorio del bulbo raquídeo (figura 19, 4, en Merril, 1974).

La figura 8 muestra que el centro de la deglución es capaz de controlar motoneuronas mediante una intensa y sostenida depolarización. Con frecuencia, esa acción depolarizante es precedida, en las motoneuronas del hipogloso, por una hiperpolarización más breve (Sumi, 1969b). En muchos músculos, durante la deglución, puede observarse inhibición de la actividad de fondo antes y después de la descarga (Hukuhara y Okada, 1956; Doty y Bosma, 1956; Doty, Richmond y Storey 1967). Entonces es posible que el control excitatorio que ejerce el centro de la deglución sobre las motoneuronas se acompañe de acciones inhibitorias, asegurando así la ausencia de interferencias.

Desde luego, parte de la inhibición ejercida por el centro es más prolongada, y funcionalmente necesaria para la apropiada acción mecánica del reflejo. Este es el caso de la musculatura constrictora de la laringe inferior (hipofaríngeo, tirofaríngeo, cricofaríngeo, véase la figura 6); por ello, fue de gran interés saber que el control excitatorio de cada medio centro sobre estos músculos se origina contralateralmente, mientras que para todos los demás músculos en la deglución es ipsilateral (Doty, Richmond y Storey, 1967). Este arreglo “constrictor cruzado” es inesperado si se quiere explicar la existencia de sistemas de decusación en el cerebro, como consecuencia de la inversión óptica por el sistema de lentes en el ojo del vertebrado, tal como lo propuso Ramón y Cajal y otros. En realidad, la explicación “óptica” de la decu-

existe un aprovechamiento al azar —en ciertas circunstancias— en conjuntos motoneuronales para reflejos simples en la médula espinal (Wyman, Waldron y Wachtel, 1974), pero la regla más general parece ser que el orden de este aprovechamiento esté relacionado en forma inversa al tamaño de la motoneurona; esto es, mientras más pequeña sea una motoneurona, más temprana será su descarga en una sinergia dada por ejemplo, véase a Barillot y Dussardier, 1973). Por el otro lado, Miller (1974) encontró que las unidades que descargan muy regularmente durante la respiración, lo hacen a intervalos impredecibles durante la deglución.

El dilema del fraccionamiento en la operación del centro de la deglución no puede dilucidarse adecuadamente. Las lesiones electrolíticas parecen poder eliminar diferentes componentes (Doty, Richmond y Storey, 1967; Jean, 1972b) y, por consiguiente, deberían proporcionar un medio valioso para analizar la organización del centro. El ser humano es capaz de modificar o seleccionar componentes del acto de la deglución al realizar actos tales como lenguaje esofágico o respiración glossofaríngea (Weinberg y Bosma, 1970). Sin embargo, esto último puede constituir simplemente reactivación de una sinergia preexistente, puesto que el recién nacido insufla sus pulmones inicialmente a “tragar” aire con la laringe abierta y el cricofaríngeo cerrado (Bosma y Lind, 1962). Se ha sugerido que los movimientos del lenguaje se derivan de componentes de diferentes configuraciones reflejas en las áreas oral, faríngea y laríngea, estando el centro de la deglución entre ellos. La idea tiene cierto atractivo, pero aún no se demuestra.

Vocalización

Uno de los arreglos más marcadamente constantes en la evolución del cerebro en el vertebrado ha sido la localización en el mesencéfalo de la organización de conductas sociales, tales como la vocalización. Así, en

el pez *Opsanus beta* (Demski y Gerald, 1974), la rana (Schmidt, 1974a), el lagarto (Goodman y Simpson, 1960), los pájaros (véase Brown, 1974) y todas las especies mamíferas probadas —por ejemplo, gato (Kanai y Wang, 1962; Testerman, 1970), mono araña (Jürgens y Ploog, 1970) y chimpancés (Graham Brown, 1915)— la estimulación eléctrica de esta área puede producir vocalización normal, a menudo de naturaleza agresiva o “amenazante” (aunque en el chimpancé fue de “risa”). La destrucción localizada de la porción dorsal del tegumento produce muddez, tanto en el hombre como en el animal.

En peces, ranas y pájaros, mucha de la vocalización producida por estimulación de áreas mesencefálicas es importante para la conducta de reproducción. En el gorrión, las neuronas de estas restringidas áreas tienen una alta afinidad por la testosterona circulante (Zigmond, Nottebohm y Pfaff, 1973). En muchas situaciones, la excitabilidad del centro de la vocalización parece establecerse por el nivel hormonal cuando se emplean estímulos naturales para producir la vocalización (por ejemplo, Schmidt, 1966; Zigmond, Nottebohm y Pfaff, 1973). Pueden producirse patrones masculinos de vocalización en ranas hembras por extirpación de los ovarios e implantación de testículos y de la hipófisis anterior (Schmidt, 1966). Entonces, es evidente que la organización neuronal para la vocalización masculina se encuentra presente en el sexo femenino, aun cuando bajo circunstancias normales nunca se activa.

Lo mismo es cierto para el reflejo del abrazo sexual del sapo, en el cual el macho abraza a la hembra con sus patas delanteras durante la cópula. Por lo general la hembra no tiene este reflejo; pero, si se corta el tallo cerebral a la mitad del bulbo raquídeo, las patas delanteras tanto en el macho como en la hembra toman la postura del abrazo, que puede durar de unos minutos a varias horas (Koppányi y Pearcy, 1924), lo que ofrece otro ejemplo de li-

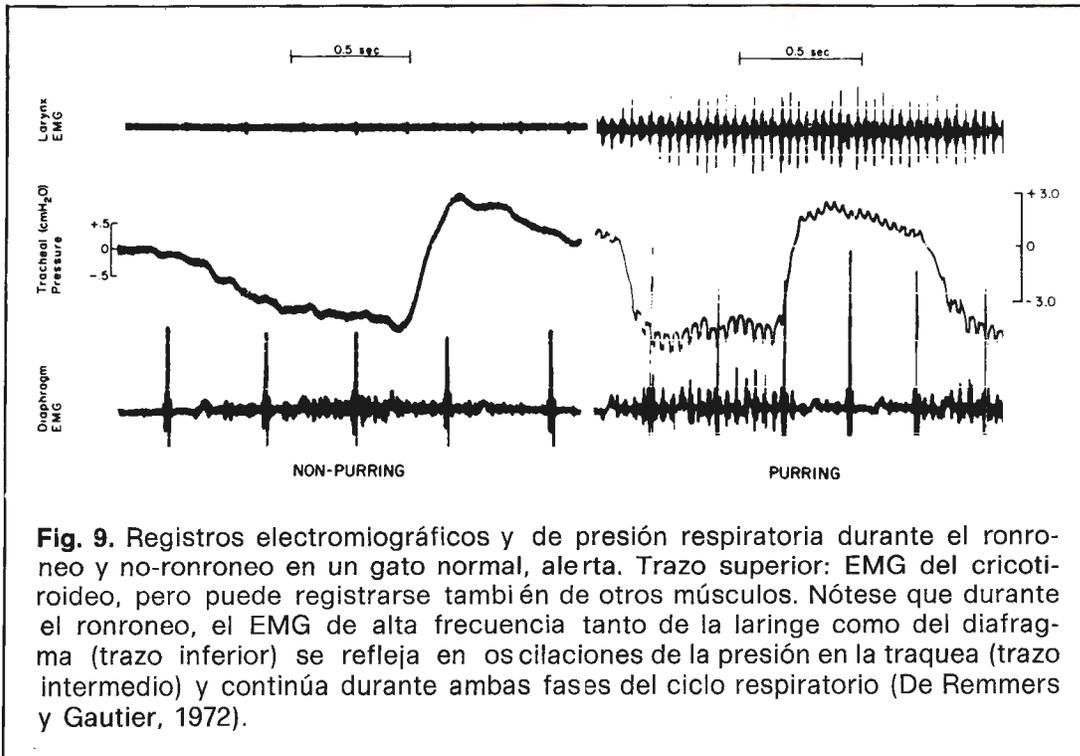


Fig. 9. Registros electromiográficos y de presión respiratoria durante el ronroneo y no-ronroneo en un gato normal, alerta. Trazo superior: EMG del cricotiroido, pero puede registrarse también de otros músculos. Nótese que durante el ronroneo, el EMG de alta frecuencia tanto de la laringe como del diafragma (trazo inferior) se refleja en oscilaciones de la presión en la traquea (trazo intermedio) y continúa durante ambas fases del ciclo respiratorio (De Remmers y Gautier, 1972).

beración de un centro inferior y de la supresión sexual selectiva de un centro por mecanismos rostrales. El abrazo sexual se produce normalmente y se mantiene por estimulación cutánea de la superficie interna del antebrazo, especialmente reforzado por los movimientos respiratorios de la hembra (Lullies, 1926). En tales circunstancias, el abrazo del macho sobre la hembra puede mantenerse por muchas horas o inclusive varios días. Por el otro lado, si el macho abraza a otro macho, este último produce una vibración vocalizadora del tipo del llamado que inhibe el reflejo del abrazo. En realidad, la vocalización es un producto secundario. El estímulo efectivo para inhibir el reflejo de abrazo es la percepción cutánea de las vibraciones del cuerpo del macho abrazado (Schmidt, 1974c). El reflejo del abrazo sexual es un ejemplo claro de cómo una señal táctil puede producir diferentes efectos sobre un centro, dependiendo 1) del estado hormonal y 2) de la clave temporal y posiblemente espacial del estímulo.

Mientras que la vocalización simplemente puede ser una forma de obtener un pa-

trón táctil efectivo, su producción implica cierta coordinación eferente compleja; la salida del "centro del llamado de liberación", el cual, a su vez, desde luego está controlado hormonalmente y se activa por la señal táctil. Su investigación tiene una larga historia, que se inicia desde el siglo pasado con los famosos experimentos (Quackversuche) de Goltz y muchos otros. Schmidt (1966, 1972) definió electromiográficamente la salida del centro, y localizó un foco de actividad eléctrica en el mesencéfalo, el cual se correlaciona con la descarga del centro (Schmidt, 1974a, b). El correlato central permanece inalterado después de la denervación total del tallo cerebral, y puede producirse, junto con el llamado de liberación, por estimulación eléctrica de los sitios apropiados (Schmidt, 1974b). La salida del centro, es esencialmente independiente del estímulo disparador, así como de la retroalimentación aferente.

Durante el llamado de liberación el electromiograma de varios músculos, de glotis y faringe, muestra gran tendencia de las unidades motoras a estar en fase con

una actividad de aproximadamente 30 Hz (Schmidt, 1966, 1972, 1974b). Un patrón y una frecuencia muy similar aparecen en los músculos diafragmáticos y laríngeos del gato durante el ronroneo (figura 9). Es característica peculiar del ronroneo que la actividad en la laringe continúe sin interrumpirse durante la inspiración (figura 9). La concordancia de fase de las unidades motoras es extremadamente precisa (dentro de 1 seg), y cuando el diafragma está activo durante la inspiración, sus unidades motoras descargan con una latencia fija después de las unidades de la laringe, durante los pocos milisegundos en que la glotis está abierta (Remmers y Gautier, 1972). Igual que en el llamado de liberación, el ronroneo está totalmente bajo control central, puesto que la deaferentación no tiene efecto sobre la descarga motora, ni tampoco lo tiene la eliminación de la actividad diafragmática o laríngea sobre el patrón de cada una de ellas.

Aunque la laringe del mamífero está bien provista de aferente propioceptivos (véase Doty, 1968), su papel debe encontrarse más en los reflejos de protección de la vía respiratoria que en el control laríngeo de la vocalización. Testerman (1970), al producir vocalización en el gato por estimulación eléctrica del mesencéfalo, encontró que el patrón de descarga de los músculos laríngeos no se alteraba al estirar o deaferentar la laringe. Por otra parte, insuflar los pulmones o realizar cualquier otra maniobra tal como estimular el nervio vago —lo cual activa el reflejo de Hering-Breuer— tiene una influencia muy poderosa sobre la actividad de la laringe durante la vocalización. El reflejo de Hering-Breuer se encuentra organizado más a nivel de la protuberancia que del bulbo raquídeo (Kahn y Wang, 1967); por lo tanto, es completamente distinto de la organización del centro respiratorio en sí (Merril, 1974). Puede concebirse que tal separación del reflejo de Hering-Breuer del centro respiratorio se debe a que su actividad está rela-

cionada con la organización de otros centros además del de la respiración— por ejemplo vocalización (Testerman, 1970) o tos.

Poco se conoce sobre la localización real y los detalles de operación del centro o centros de vocalización. El lugar donde la estimulación mesencefálica es efectiva no parece ser el centro en sí, debido a que 1) la estimulación eléctrica aplicada directamente a un centro debería interferir con su secuencia temporal y organización (Doty, 1969); y 2) una variedad de efectos vocales y otros se obtienen de la estimulación de un solo punto. Así, en el gato, la vocalización va de un suave maullido a gruñidos, y luego a gritos agudos *in crescendo*; en última instancia todos combinados con piloerección, golpeteo de la cola, giros del cuerpo y zarpazos repetidos con las garras de las patas delanteras completamente extendidas (Kanai y Wang, 1962). En otras palabras, todo el espectro de las reacciones de defensa del gato pueden obtenerse por estimulación de un solo punto, aun en el animal descerebrado (Doty, sin publicar). Sin duda, esto significa que ha participado un sistema aferente, el cual activa un grupo de centros en forma coordinada y jerárquica. La diversidad de respuestas vocales obtenidas por estimulación mesencefálica en el mono araña es aun mayor que en el gato (Jürgens y Ploog, 1970; Doty, sin publicar); y en la rana, tanto el llamado de liberación como el de copulación, puede obtenerse de un solo sitio (Schmidt, 1974a). En el gato, puede trazarse una vía en la protuberancia y el bulbo raquídeo para la respuesta de vocalización, independientemente de otros componentes de la reacción de defensa (Kanai y Wang, 1962). En la rana, parece ser que existe un foco similar a nivel del bulbo raquídeo (Schmidt, 1974a), puesto que la actividad en el mesencéfalo relacionada con la vocalización se pierde después de seccionar el bulbo raquídeo.

Tanto en las ranas (Schmidt, 1971) co-

mo en los pájaros (Newman, 1970), la actividad provocada acústicamente puede ser registrada de sitios en el mesencéfalo entremezclados o inmediatamente adyacentes a sitios que producen vocalización por estimulación eléctrica. Esta asociación tan cercana de señales auditivas y vocalizadoras se encuentra tanto en estudios conductuales como anatómicamente. El llamado para apareamiento de la rana es normalmente producido por el llamado de otra rana; efectos similares se observan en el canto y llamado de los pájaros. Existe una precisión extraordinaria en la categorización de estas señales auditivas (Capranica, 1965; Gerhardt, 1974a; Todt, 1974), lo cual de nuevo manifiesta la selectividad de la vía aferente a un centro. Es probable que, debido a la complejidad del proceso de "extracción de las características" en la zona auditiva del mesencéfalo, la estimulación de sitios que producen potenciales provocados auditivos sea inefectiva para producir vocalización (Newman, 1970), mientras que la estimulación de zonas adyacentes (¿la salida del analizador auditivo y la señal de entrada al centro de vocalización?) sí es efectiva.

Parte de la selectividad se obtiene por mecanismos periféricos del sistema auditivo (Capranica, 1965); pero, en todo caso, esta selectividad desempeña un papel muy importante en el proceso reproductivo que se confina a una sola especie, evitando aún las más cercanas (véase Gerhardt, 1974b).

Conclusiones

Un centro se define como un grupo de neuronas, funcionalmente ligadas, y que se activan únicamente por estímulos que presentan la clave apropiada y que se encuentran interrelacionados de tal manera que su actividad combinada produce un patrón predeterminado y reproducible de conducta. Este concepto de centro explica en forma general prácticamente toda la base neuronal de las conductas instintivas registradas por la etología, así como un amplio margen de

conductas aprendidas.

Se definen seis problemas que surgen en relación a los centros: 1) descifrar la señal aferente que dispara el centro, 2) el estado excitatorio central del centro determinado tanto neural como hormonalmente, 3) la organización intrínseca, 4) cómo el centro sustituye el control de las motoneuronas, 5) autonomía del centro una vez que ha sido activado (es decir, falta común de regulación propioceptiva), y 6) organización jerárquica de los centros, y la posibilidad de fraccionar su actividad. Existen numerosos ejemplos, en particular en relación a la alimentación, deglución y vocalización.

Un tema recurrente es que los centros superiores del diencefalo en gran medida operan a través del control de centros filogenéticamente estables en el tallo cerebral, y que mucho de este control se ejerce por medio de supresión tónica, dando así origen a fenómenos de liberación al extirpar áreas rostrales (figuras 2, 3 y 4). Las posibles razones que regulan la decusación ameritan un completo estudio. □

REFERENCIAS

- BARRILLOT, J.C. y M. DUSSARDIER, 1973. Modalités de décharge des motoneurones laryngés inspiratoires dans diverses conditions expérimentales. *J. Physiol. (Paris)* 66: 593-629.
- BIGNALL, K.E. 1974. Ontogeny of levels of neural organization: The righting reflex as a model. *Exptl. Neurol.* 42: 566-573.
- BIGNALL, K.E. y L. SCHRAMM, 1974. Behavior of chronically decerebrated kittens. *Exptl. Neurol.* 42: 519-531.
- BOSMA, J. y J. LIND, 1962. Upper respiratory mechanisms of newborn infants. *Acta Paediatrica. Suppl.* 135: 32-44.
- BOUILLAUD, J. 1825. Recherches cliniques propres à démontrer que la perte de la parole correspond à la lésion des lobules antérieurs du cerveau, et à confirmer l'opinion de M. Gall sur le siège de l'organe du langage articulé. *Arch. générales de Médecine* 8: 25-45.
- BRAITENBERG, V. 1967. Patterns of projection in the visual system of the fly. I. Retina-lamina projections. *Exptl. Brain Res.* 3: 271-298.
- BROWN, J.L. 1974. Brain stimulation parameters affecting vocalization in birds. In: *Birds, Brain and Behavior*. I. J. Goodman and M.W. Schein (Editors), New York, Academic Press, pp. 87-99.
- BULLOCK, T.H. y G.A. HORRIDGE, 1965. *Structure and Function in the Nervous System of Invertebrates*. Vol. II. San Francisco, Freeman & Co. p. 1088.
- CAPRANICA, R.R. 1965. *The Evoked Vocal Response of the Bullfrog: A Study of Communication by Sound*. Cambridge, Mass., M.I.T. Press, 110 pp.
- CAR, A. 1970. La commande corticale du centre déglutiteur bulbaire. *J. Physiol. (Paris)* 62: 361-386.
- CAR, A. 1973. La commande corticale de la déglutition. II. Point d'impact bulbaire de la voie corticofuge