

JOKABIDE-NEUROZIENTZIEN OINARRIAK

5. UNITATEA. Sistema sentsoriala eta motorra

Helburua

Unitate honen helburua da ikasleak ikusmenaren, entzumenaren, usaimenaren, dastamenaren eta somestesiaren oinarri biologikoak ikastea. Noranzko bakoitzari dagokion informazioa kodetzeko mekanismo biologikoak aztertuko dira, eta seinalearen pertzepziorako bideak eta nukleoak deskribatuko dira, prozesamendu-mailak eta inplikaturako egiturak kontuan hartuta. Halaber, unitate honen helburua da ikasleak sistema eragilearen oinarri biologikoak ulertzea. Plaka motorren eta unitate motorren kontzeptuak aztertuko dira, baita erreflexuen funtzionamendua eta mugimenduaren kontrol kontzientea ere.

Edukia

1. gaia. Sistema sentsorialen hastapenak. Somestesia: estimuluak eta hartzaileak. Somestesia-bideak eta proiektio kortikala.
2. gaia. Entzumen-sistema eta oreka. Deskribapen anatomo-fisiologikoa. Entzumenaren psikofisika. Entzumen-bideak eta -zentroak. Sistema bestibularra. Gorputz-jarreraren jardura.
3. gaia. Zentzu kimikoak. Usaimena: usaimen-bideak eta informazioaren kodifikazioa. Dastamena: organo hartzaileak, bideak eta informazioaren kodifikazioa.
4. gaia. Ikusmena: begia eta bide optikoak. Informazioa kodetzea.
5. gaia. Sistema sentsitibo-motorra: zentro sentsorimotorren garun-kokapena

Irakasleak

Garikoitz Azkona Mendoza
Garikoitz Beitia Oyarzabal
Maidier Muñoz Culla
Eider Pascual Sagastizabal
Oscar Vegas Moreno

1. gaia. Sistema sentsorialen hastapenak. Somestesia: estimuluak eta hartzaileak. Somestesia-bideak eta proiektzio kortikala.

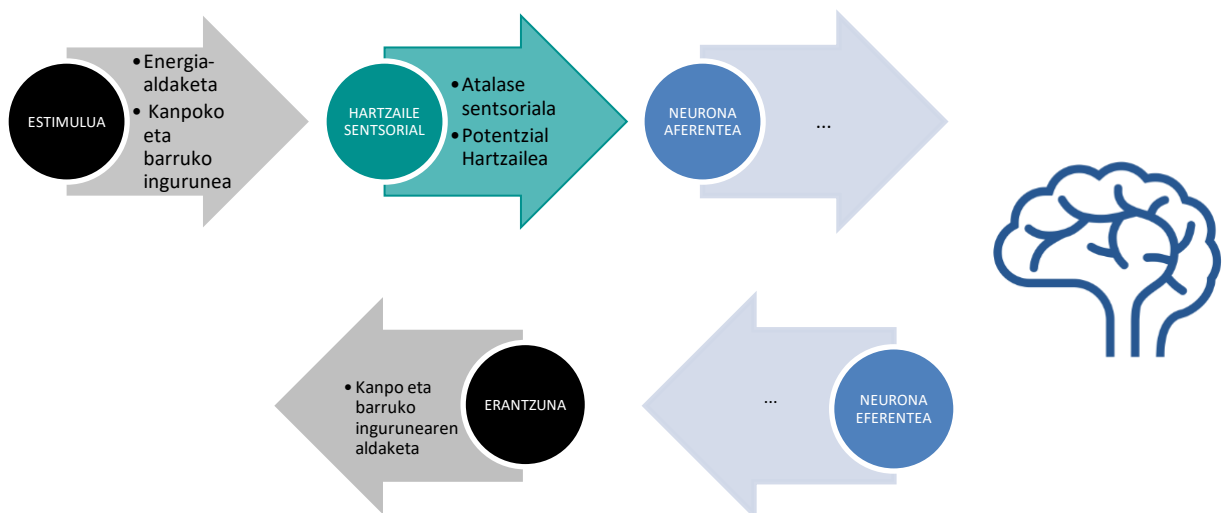
Pertzepzioa da gure ingurunetik datorren informazioa zentzumenen bidez jaso, landu eta interpretatzeko aukera ematen digun funtzio psikikoa. Hautespén naturalak energia mota desberdinekiko sentikorrek diren mekanismo batzuk modelatu ditu, gure biziraupenerako funtsezkoa den ingurune honekin harremana izatea ahalbidetzen digutenak. Mekanismo hartzaile horietatik jasotako energia mota edozein dela ere (soinua, argia, beroa), bulkada elektriko neuronal (transdukzio) bihurtuko da, eta horrela interpretatuko du nerbio-sistemak.

Tradizioz bost zentzumen bereizten badira ere (ikusmena, entzumena, usaimena, dastamena eta ukimena), gizakiarengan bederatzi ere ezar ditzakegu (ikusmena, entzumena, oreka, usaimena, dastamena, ukimena, termokontzepzioa, noziozepzioa eta propiozepzioa). Azterketa antolatzeke, bost zentzumenen eskema klasikoari jarraituko diogu, orekaren zentzua barne, eta ukimenaren orde zgorputzaren sentsazio somatikoen multzoak hartzen duen zentzu somestesikoa erabiliko dugu (ukimena, tenperatura, mina, gure artikulazioen posizioa, etab.).

1. Sistema sentsorialen hastapenak

Nerbio-sistema zentralak (NSZ) «zelula hartzaileak» dituzten zentzumenen organoen bidez jasotzen du informazioa, bai kanpoko ingurunetik, bai barneko ingurunetik. Zelula espezializatu horiek gai dira inguruneke energia-forma desberdinak nerbio sentsitiboetatik igarotzen diren ekintza-potentzial bihurtzeko; hau da, egitura anatomikoak dira, energia-aldaketak atzemateko eta horiek ekintza-potentzial bihurtzeko gai direnak.

Ekintza-potentzial horiek ematen duten informazioa hainbat mailatan aztertzen dute NSZren egiturek (bizkarrezur-muina, talamoa, garun-azala). Informazio horren arabera, NSZren zati eferenteak (motorra: muskulatura begetatibo leuna - muskulatura eskeletikoa - muskulatura ildaskatua) moldagarriak izan daitezkeen erantzunak hasten ditu. Prozesu horren eskema grafiko oso sinplifikatua honako hau izan liteke (1. irudia):



1. irudia. Estimulu-erantzun sistema. Egileen irudia

Hartzaileen literatura neurofisiologikoaren konplexutasuna kontuan hartuta, lehenik eta behin, funtsezko kontzeptu batzuk argituko ditugu:

1. Zentzumen-hartzaileak. Energia-forma partikularrei (mekanikoa, kimikoa, elektrikoa) erantzuten dieten zelulak dira. Energia horren detekzioa hartzaile sentsozialen propietate anatomo-fisiologikoen araberakoa da, horiek energia-iturri edo inguruneko substantzia jakin batzuekiko gorputz-erantzuna hasten baitute. Energia mota desberdinak seinale biologiko bihurtuz egiten dute.

2. Transdukzioa. Energia mota batetik bestera eraldatzeari *transdukzio* deritzo. Hartzaileak dira, beraz, zentzu-pertzepziozko esperientzietara daraman jarduera neuralaren hasierako puntuak.

3. Estimulu egokia. Hartzaile bat sentikorrakoa den energia-formari *estimulu egokia* deitzen zaio. Horrela, Paciniren korpuskulurako (hartzaile somatikoa) estimulua egokia horren deformazio mekanikoa da; begiaren kono eta bastoiak (ikusizko hartzaileak), berriz, argia da estimulua egokia.

4. Zentzumen-organoa vs zentzumen-hartzailea. Zentzumen-organoaren kontzeptua zentzumen-hartzailea baino zabalagoa da; lehenengoan bigarrena sartzen baita. Begiak (zentzumen-organoa) erretinaren hartzaileak sartzen ditu (konoak eta bastoiak).

5. Transdukzio-lekua vs zentzumen-hartzailea. Zentzumen-hartzaile bat ez da beti nerbio-akabera bat (neurona sentsozial primarioa). Barneko belarriko zelulak ez dira nerbio-zelulak, baina nerbio terminalekin lotuta daude. Oro har, transdukzioa zelula sentsozialaren toki jakin batean gertatzen da (mikrobelotasunak, zilioak).

6. Kitzikapen-atalasea. Zentzumen-hartzaileek kitzikapen-atalaseak dituzte, eta atalase horiek dira seinalearen transdukzioa gertatzeko behar den energia-kantitate txikiena. Atalase horiek ez dira finkoak, esperientziak, nekeak edo estimuluen testuinguruak eragina izan baitezake. Adibidez, minarentzako atalasea igo egin daiteke kirol-lehiaketan edo erditzean.

7. Zentzumen-unitatea. Zuntz aferente berarekin lotutako hartzaile multzo neurala edo ez-neurala da zentzumen-unitatea.

8. Ereku hartzailea, hartzailea edo ereku sentsozial periferikoa. Ereku sentsozial periferiko bat irudikatzeko erabiltzen den nerbio-ehunaren kantitateak lotura zuzena du inertzia periferikoaren dentsitatearekin. Adibidez, hatzetan zuntz aferente ugari daude mekano-hartzaileei lotuta, eta hatzen irudikapena oso zabala da garun-azalaren erdialdeko zirkunboluzioan. Horrek hatzen ukimen-zorroztasuna oso garatua dagoela esan nahi du.

9. Hartzaile tonikoak vs hartzaile fasikoak. Zentzumen-hartzaileak estimulazio jarraituaren aurrean egokitzeko duten gaitasunaren arabera sailkatzen dira: *tonikoak* eta *fasikoak*. Estimulazio jarraituari azkar egokitzen zaizkion hartzaileei *fasikoak* deitzen zaie, eta estimulazioak irauten duen aldi osoan egokitzen ez direnei, berriz, *tonikoak*. Horrela, hartzaile horietako bakoitzak informazio desberdina eskaintzen dio NSZri.

10. Nerbioen energia espezifikoki buruzko legea. Müllerrek, XIX. mendeko psikologo alemaniarrak, nerbioen energia espezifikoki legea ezarri zuen, sentazioaren nolaketasuna kitzikatzen den zuntz motaren arabera dela ezartzen duena, eta ez hartzailearen kitzikapena

hasten duen energia fisikoaren araberakoa. Nerbio-zuntz batek beti eragiten du sentrazio bera estimulatzen denean, estimulua egokia, naturala edo artifiziala den kontuan hartu gabe. Gaur egun, ideia hori «markatutako ildoaren printzipio» bezala ezagutzen da.

11. Eremu sentsorial periferikoaren garun-irudikapena. Eremu sentsorial periferiko bakoitzean bildutako informazioa hautemateko aukera ematen duen garun-eremu espezifiko bat dago. Horrela, adibidez, eskuin eskuko hatzek ezker hemisferioaren erdiondoko zirkunboluzioan aurkitzen dute euren helmuga kortikala.

a) Zentzumen-hartzaileen sailkapena

Hainbat irizpide daude hartzaile sentsorialak sailkatzeko. Adibidez, analisi-eremuaren arabera, honela sailkatzen dira: *exterorrezeptoreak (azala eta mukosak)*, *interorrezeptoreak (erraiak)*, *propiorrezeptoreak (muskuluak, tendoiak eta artikulazioak) edo telorrezeptoreak (usaimena, ikusmena eta entzumena)*.

Hala ere, sailkapen ohikoena transdukzio egokia ahalbidetzen duen estimuluaren arabera egiten da: *mekanorrezeptoreak (ukimena, entzumena, oreka)*, *kimiorrezeptoreak (dastamena, usaimena)*, *fotorrezeptoreak (ikusmena)*, *nozizeptoreak (mina)* (1. taula).

HARTZAILE MOTA	ENERGIA ESTIMULATUA	SISTEMA SENSORIALAREN MODALITATEA	HARTZAILEA/ TRADUKTOREA
Kimiohartzaileak	Kimikoa	Zapora/Gustoa Usaimena O ₂ arteriala Co ₂ odoleko pH Osmolaritatea Glukosa Azkurea/Nocicepzioa Mina/Nocicepzioa	Botoi gustatiboak Usaimen mukosako neuronak E. Gorputz karotideoa/aortikoa R. Bulbo errakideoa eta gorputz karotideoak/aortikoak R. Entzefaloaren uhala Zenb. organo baskularra Hipotalamoaren lamina terminala Nerbio-amaiera libreak
Mekanohartzaileak	Presioa Uzkurtze muskularra Soinu-uhinak	Ukimena/Somatosensorial Propiocepzioa Entzumena Baror-hartzea	Azalaren hartzaileak Golgiaren organo tendinosoa, eta muskuluetako hartzaileak Artikulazioen hartzaileak Cortiren organoa eta sistema vestibularreko zelula ziliatuak Arterien barohartzaileak
Termohartzaileak	Beroa	Beroa/Hotza Mina/Nocicepzioa	Nerbio-amaiera libreak
Fotohartzaileak	Argia	Ikusmena	Konoak eta bastoiak

1. taula. Hartzaile motak. Egileen taula.

b) Zentzumen-hartzaileen fisiologia

Baiezta daiteke zuntz aferente baten eta hari lotutako hartzailearen edo hartzaileen kitzikapen-prozesuak gertaeren ordena hau duela:

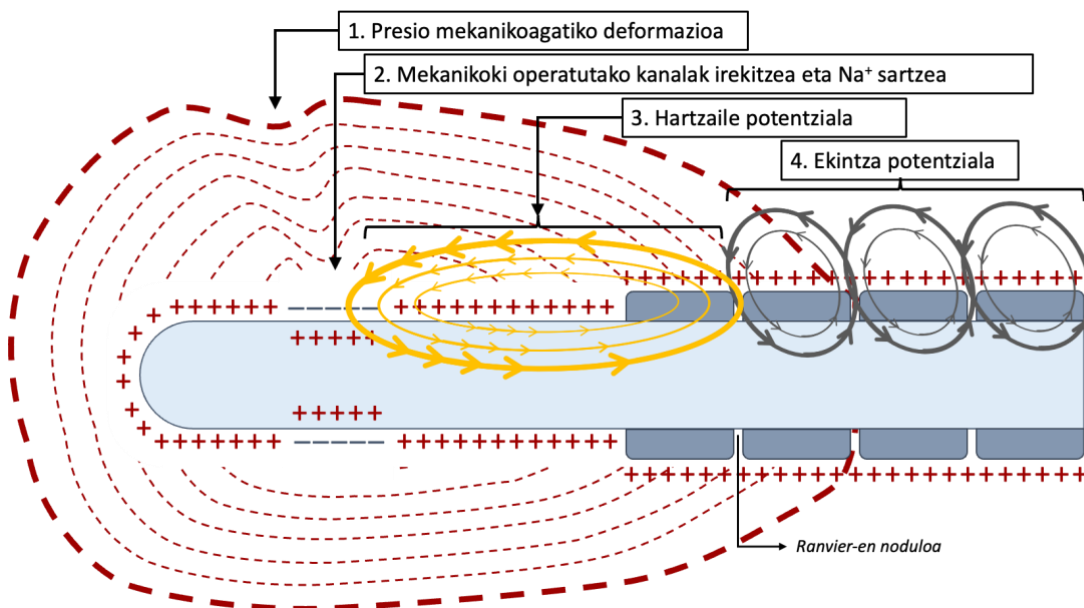


Egileen irudia

Eskema hau hartzaile guztientzat baliagarria denez, zehazki «Paciniaren korpuskulua» izeneko larruazalpeko ehunetan dagoen presio-hartzaile (mekanorrezeptore) batean egindako azterketak hartuko ditugu adibide gisa (2. irudia).

Paciniaren korpuskuluak kapsula elipsoidalak dira, ehun konjuntiboko xafla zentrokideak dituztenak. Kapsulak nerbio-zuntz sentsitiboaren nerbio-bukaera zuzena du, mielinizatu gabea. Zuntz sentsitiboaren mielinazko zorroa korpuskuluaren barruan bertan hasten da, non Ranvierren lehen noduluak korpuskuluaren barruan eta bigarrenak korpuskulutik kanpo baitaude.

Paciniaren korpuskulutik ateratzen den nerbio-zuntzean erregistro-elektrodo bat jartzen badugu eta kapsula pixkanaka sakatzen badugu, zabaldu gabeko despolarizazio-potentzial bat erregistratuko da: hartzaile-potentziala edo potentzial-sortzailea. Paciniaren korpuskuluaren gaineko presioa handitzen badugu, potentzial-sortzailearen magnitudea ere handitzen da.



2. **Irudia.** Paciniaren korpuskuluaren estimulazio sentsorialaren prozesuaren irudikapen eskematikoa. Paciniaren korpuskuluak kapsula elipsoidalak dira, ehun konjuntiboko xafla zentrokide batzuekin. Kapsulak nerbio-zuntz sentsitiboaren nerbio-amaiera zuzena du, mielinizatu gabea. Sentimenezko zuntzaren mielinazko zorroa korpuskuluaren barruan bertan hasten da, Ranvierren lehen noduluak korpuskuluaren barruan kokatuz eta bigarrena korpuskulutik kanpo. Egileen irudia.

Potentzial-sortzaileak 10 mV-ko zabalera (atalase sentsoriala) lortzen badu, nerbio sentsitiboan eragiteko potentziala sortzen da. Presioa handitzen den heinean, potentzial-sortzailea handiagoa bihurtzen da, eta nerbio-zuntza behin eta berriz deskargatzen da. Transdukzio-prozesua osatzeko, sorgailu potentzialak nerbio-zuntza despolarizatzen du Ranvierren lehen nodulan. Horrela, hartzailearen erantzun mailakatua ekintza-potentzial bihurtzen da, eta horren maiztasuna korpuskuluari aplikatutako presioaren magnitudearekiko proportzionala da.

Estimuluak etengabe eta antzeko iraupenarekin aplikatzen direnean, nerbio-zuntzen ekintza potentzialen maiztasuna gutxitu egiten dela ikusten da, eta fenomeno horri *egokitzapen* deitzen zaio. Hala ere, hori ez da gertatzen hartzaile mota guztietan; izan ere, badakigu termohartzaileak eta nozizepzio-hartzaileak ez direla egokitzen, edo, egokitzen badira, egokitzapena oso motela dela.

c) Estimuluen kodifikazioa

Neurofisiologiaren oinarria Müllerrek XIX. mendean proposatu zuen «nerbio-energia espezifikoaren doktrina» da. Doktrina horren arabera, sentsazio baten nolakotasuna ez dago estimulua energia espezifikoan, estimulatuako nerbio-bide edo zuntzean baizik. Gainera, garun-azalerako bidean bide sentsorial bat estimulatu den lekua alde batera utzita, hartzaile dagoen organismoaren tokiari buruzkoa izango da sentsazioa. Fenomeno horri *proiektzioaren legea* deitzen zaio, ebakuntza neurokirurgikoetan zehar pazienteengan azalaren estimulazio elektriko lanak eginez berretsi dena.

Garunak zentzumen-informazioa nola kodetzen duen jakiteko asko dagoen arren, ezagutzen ditugu zentzumen-estimuluen oinarriko lau ezaugarriak deskodetzeko gakoak: kokapena, intentsitatea, iraupena eta nolakotasuna.

- **Kokapena (kode topografikoa).** Dastamena eta usaimena izan ezik, sistema sentsorialak anatomikoki antolatuta daude azalera-mapa hartzaileen antolaketa espaziala zaintzeko moduan. Mapa neuronal horiek dira estimuluak zehaztasunez aurkitzeko dugun gaitasunaren gakoak. Ukimenezko edo ikusmenezko estimulu baten kokapena, beraz, topografikoki antolatutako neurona sentsorialen populazio osoaren artean neurona aktiboak banatzearen bidez kodetzen da.

- **Intentsitatea (maiztasun-kodea eta populazio-kodea).** Estimulua intentsitateari buruzko informazioa biztanleriaren maiztasun-kodeen arabera transmititzen da. Neurona sentsorial primario baten deskarga-maiztasuna (hau da, denbora-unitate bakoitzeko ekintza-potentzialen kopurua) estimulua intentsitatearekin batera handitzen da. Zuntz sentsorialen propietate hori kode neuralaren azpian dago, *maiztasun-kode* izeneko estimulua intentsitatearako. Estimulua indarraren eta deskarga-maiztasunaren arteko erlazioa estimulu baten indarraren eta hautematen den intentsitatearen arteko erlazioaren azpian dago.

Hala ere, neurona sentsorial primario batek erantzun diezaiokeen estimulua intentsitate-tartea zelularen transdukzio-ahalmenak (adibidez, kanal kopurua) eta axoiaren propietate eroaleek (adibidez, aldi errefraktarioak) mugatzen dute. Zuntz sentsorial primario baten erantzunak goiko muga bat duen arren, zeinaren gaintik deskarga-tasa ezin baita gehiago handitu, neurona batek kodetu dezakeen estimulua intentsitate maximoa askoz baxuagoa da sistema sentsorialak bere osotasunean erregistra dezakeen edo organismo horrek senti dezakeen intentsitate maximoa baino. Izan ere, estimuluak hartzaile bat baino gehiago aktibatzen ditu; estimulu bat zenbat eta indartsuagoa izan, orduan eta hartzaile gehiago aktibatzen dira. Horrela, banakako neurona sentsorialen deskarga-maiztasunaz gain, erantzuten duten neuronen populazioaren tamainak bizigarritasunaren intentsitatearako kode neural bat ere ematen du, *populazio-kode* izeneko (populazio neurala). Maiztasun-kodeak eta populazio-kodeak sistema motorrek ere erabiltzen dituzte, non motoneurona aktiboaren populazioaren tamainak eta horien deskarga-maiztasunak muskulu-uzkurduraren indarra baldintzatzen baitute.

- **Iraupena.** Estimuluaren iraupenari buruzko informazioa hartzaileen deskarga-patroien arabera kodifikatzen da, egokitzapen motela eta azkarra. Beraz, bi modutara neur daiteke: estimuluaren hasiera eta amaiera definitzen duten egokitzapen azkarreko hartzaileen deskargaren bidez, edo egokitzapen moteleko hartzaileen erantzunaren bidez.

- **Nolakotasuna edo modalitate sensoriala (kode lineal edo markatutako lerroarena).** Hartzailearen espezifikotasunak bide sensorial osoaren modalitatea definitzen du, hartzailetik kortexera, eta estimuluaren modalitaterako kodifikazio-mekanismo garrantzitsuenaren azpian dago markatutako lerro-kodea. Pertsona batek «mina» edo «ukimena» sentitzea, estimulua zein hartzailek kitzikatu duen eta hartzaileak nerbio-sistema zentrolean ezartzen dituen konexioen mende dago. Horrela, estimulu batek hartzaile jakin bat kitzikatzeak beti sentazio bera gogorarazten du (Müllerren nerbioen energia espezifikoaren legea).

Somestesia

Somestesiak lau modalitate sensorial ditu: ukimena (azalaren estimulazio mekanikoa), termokontzepzioa (tenperatura), kaltegarritasuna (mina) eta zinestesia edo propiozepzioa (gorputzaren posizioari eta mugimenduari buruzko informazioa). Bere hartzaileak gorputz osoan banatuta daude, eta, horrela, entzefaloari bere gainazalaren (azalaren zentzumenak), barnealdearen (zentzu organikoak) eta bere kokapenaren (kinestesia edo zinestesia) informazioa eskaintzen diote.

a) Hartzaileak

Larruazalak, dugun organo sensorial handienak, mekanorretzeptoreak (deformazio fisikoarekiko sentikorrek) eta nerbio-amaiera askeak ditu, eta horien bidez, funtsean, mina eta tenperatura hautematen ditugu. Hauek dira mekanohartzaileak (2. taula):

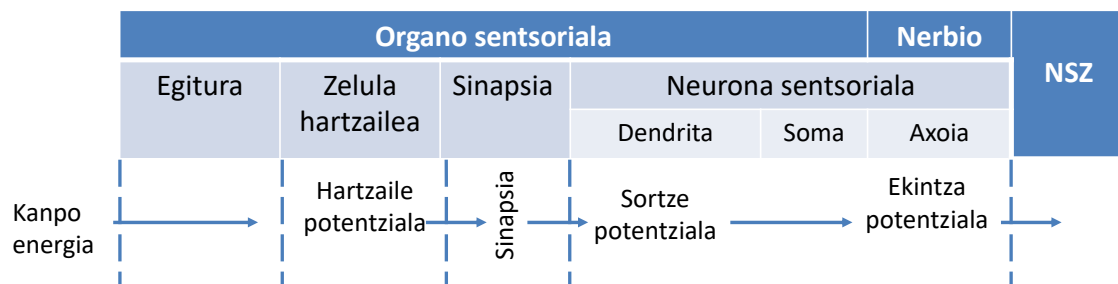
- **Ile-folikuluaren hartzaileak.** Haien bidez, ilearen desplazamendua hautematen dugu.
- **Meissner-en korpuskuluak.** Larruazalaren deformazio arinekiko sentikorrek dira. Azkar egokitzeko hartzaileak dira (hartzaile fasikoak dira, estimulazioaren hasierari eta etenaldiari erantzuten diete); horien bidez, objektuen hasierako kontaktua eta azalaren gaineko desplazamendu arina hautematen ditugu.
- **Merkel-en diskoak.** Larruazalaren deformazio arinekiko sentikorrek dira, poliki egokitzen dira (hartzaile tonikoak dira, etengabeko erantzuna sortzen dute estimulazioak irauten duen bitartean), eta horien bidez objektu baten ukimen-presentzia egiaztatzen dugu.
- **Pacini-ren korpuskuluak.** Azkar egokitzen diren eta tamaina handia duten hartzaileak fasikoak dira, dermisaren geruza sakonetan kokatuta daude, eta presio-aldaketa bizkorren aurrean bereziki sentikorrek dira.
- **Ruffini-ren organoak.** Dermisaren geruza sakonetan kokatuta daude hauek ere; oso poliki egokitzen diren hartzaile tonikoak dira, eta, beraz, bereziki sentikorrek dira larruazalaren deformazio-egoera jarraituak (presio konstantea) adierazteko.

Mekanohartzaileak	Kokapena	Funtzioa	Egokitzapena
Paccini-ren korpuskulua	Hipodermis eta muskulu barneko maila sakona.	Presioa eta bibrazioa detektatzen ditu (estimuluaren aldaketa azkarrak). Estimuluaren kokapen txarra.	Oso azkarra
Nerbio-amaiera libreak	Epidermis-en azpian.	Azkura, beroa eta mina, eta hotza.	Azkarra eta geldoa
Merkel-en diskoak	Epidermis-en azpian. Larruazal ez iletsua.	Larruazalaren deformazio mekaniko jarraitua, testura.	Geldoa
Meissner-en korpuskulua	Papila dermikoak. Behatz puntak, mihia, ezpainak. Larruazal ez iletsua.	Ukimen diskriminatzailea, maiztasun txikiko bibrazioa, azalean objektuen mugimendua detektatzen du. Testura identifikatzen dute.	Azkarra
Ruffini-ren organoa	Sakonak, Dermis. Larruazal iletsua.	Presio jarraitua, pisua, ukipena, artikulazioen errotazioa.	Geldoa
Ile-folikuluaren hartzaileak	Ile-folikuluetan.	Objektuen eta azalaren arteko hasierako kontaktua (abiadura eta norabidea).	Azkarra

2. taula. Mekanohartzaile motak. Egileen taula.

b) Energia mekanikoaren transdukzioa edo eraldaketa ekintza-potentzialean

Hartzaile horien estimulazioak kanal ionikoen irekiera eragiten du, eta neurona horien adar periferikoak atsedeen-potentzialaren aldaketarekin erantzuten du. Neurona horien somak bizkarrezurreko nerbioen bizkarraldeko erro dortsalaren gongoiletan daude. Potentzialaren atalasea iristen denean, ekintza-potentzial bat sortzen da, eta NSZra transmititzen da (3. irudia).



3. Irudia. Transdukzioaren irudikapen eskematikoa Egileen irudia.

c) Bide somatosentsorialak

Alde batetik, enborraren eta gorputz-adarren informazio somatosentsoriala hartzaileetatik bizkarrezur-muinera transmititzen da bizkarraldeko erro dortsalaren gongoilen neuronen bidez (gongoil horietan neurona sentsorialen somak daude). Bestalde, aurpegiaren eta buruaren informazio somatosentsoriala dagokion hartzaileetatik trigeminoaren nukleoetara transmititzen da, trigemino nerbioaren bidez (V. pareia). Azkenik, bizkarrezur-muinetik eta trigeminoaren nukleoetatik, axoi horiek modu ordenatuan iristen dira entzefaloaren azal somatosentsorialera, gorputzaren azaleraren mapa zehatz irudikatuz (antolamendu somatotopikoa).

Enborraren eta gorputz-adarren informazio somatosentsoriala bi sistemaren bidez iristen da entzefalora, 3. gaian ikusi genuen bezala:

- **Sistema lemniskalak** (dortsala) ukimen-informazio zehatza eta informazio propiozeptiboa transmititzen ditu.

Neurona primarioaren axoia (zeinaren soma erro dortsalaren gongoiletan kokatzen baita) bizkarrezurrean gora igotzen da, eta erraboilean kokatzen diren nukleoetan, substantzia gris ipsilateralean, sinapsia egiten du (nukleo mehea eta kuneiformea). Hemen, bigarren ordenako neuronaren axoiak dekusatzen du; hau da, bulboan beste aldera pasatzen da, eta lemnisko medialetik pasatu eta talamoan sinapsia egiten du. Hirugarren ordenako neuronak informazioa ematen du talamotik kortex somatosentsorial primarioa.

- **Sistema anterolateralak** (bentrala) mina eta tenperaturaren informazioa transmititzen ditu.

Neurona primarioaren axoiak (zeinaren soma erro dortsalaren gongoiletan kokatzen baita) sinapsia egiten du bizkarrezur-muinaren substantzia gris ipsilateralean. Bigarren ordenako neuronaren axoiak muinean dekusatzen du, eta talamoraino igotzen da. Hirugarren ordenako neurona azal somatosentsorialera iristen da.

Bestalde, aurpegiko eta buruko ukimen-informazioak entzefaloa lortzen du lemnisko trigeminalaren eta trigeminotalamo-traktuen bidez. Talamoa da informazio horren errelebozentroa (erdialdeko nukleoentral posteromediala), lehen mailako kortex somatosentsorialera iritsi aurretik.

d) Kortex somatosentsoriala

Kortex somatosentsorialak homunkulu sentsozialean gorputz osoaren azaleratik jasotako aferentzien dentsitatea islatzen du. Kortex somatosentsorialean leku zehatz bat dago gorputzeko ataletatik iristen diren nerbio-seinaleak jasotzeko (antolamendu somatotopikoa). Kortex somatosentsoriala lobulu parietalaren aurreko aldean dauden bi eremuk osatzen dute: kortex somatosentsorial primarioak eta somatosentsorial sekundarioak. Gainera, bi eskualde horiek proiektzioak bidaltzen dituzte atzealdeko kortex parietalera (asoziazio somatosentsoriala), non informazio somatosentsoriala gehiago gauzatzen baita eta informazio bisualarekin integratzen baita.

2. gaia. Entzumen-sistema eta oreka. Deskribapen anatómofisiologikoa. Entzumenaren psikofisika. Entzumen-bideak eta zentroak. Sistema bestibularra. Gorputz-jarreraren jarduera.

Soinua belarrian sentsazio (entzumen-sentsazio) bihurtzen da. Belarrian hiru zati bereizten dira:

Kanpoko belarria. Belarrietatik tinpanoraino doan kanpoko entzumen-kanalak osatzen du.

Erdiko belarria. Tinpanoaren eta koklearen arteko kanala, hiru hezurretako kate bat elkartzen duena: mailua, ingudea eta estribua.

Barneko belarria. Labirintoa hemen kokatzen da, aparatu bestibularraz (oreka) eta kokleaz (entzumena) osatua.

Entzumena

a) Hartzaileak

Entzumenaren mekanohartzaileak tinpanoaren barrualdean barraskilo-itxura duen eta *koklea* deritzon egitura baten barruan kokatzen dira. Koklearen barrualdea hiru kanaletan banatuta dago: vestibularra, tinpanikoa, eta, bien artean, kanal koklearra. Kanal horiek bi mintzez banatuta daude: vestibularra eta basilarra. Kanal vestibularra eta tinpanikoa *perilinf*a izeneko likido batez beteta daude; kanal koklearra, aldiz, endolinfaz. Kanal koklearraren barruan hodiaren erdiraino bakarrik iristen den beste mintz bat dago. *Mintz tektoriala* deritzo, eta Corti-ren organoa estaltzen du. Cortiren organoa entzumen-organo hartzailea da, eta mintz basilarrak, zelula ziliatuek eta mintz tektorialak osatzen dute. Cortiren organoko zelula ziliatuak mintz basilarrean ainguratuta daude, eta zilio batzuen bukaera mintz tektorialean. Soinu-uhinek mintz basilarra mugitzen dute tektorialarekiko, eta, horretarako, zelulen zilioak tolestean dituzte. Horrek kanalen irekiera eta energia mekanikoaren transdukzioa eragiten ditu, entzumen-nerbioaren kitzikapen elektrikoari esker.

b) Entzumenaren bide neuralak eta informazioaren kodifikazioa

Cortiren organoak entzefaloari informazioa bidaltzen dio pare vestibulokoklearraren adar koklearraren bidez (VIII). Informazio hori nukleo koklearretara (erraboila) iristen da, eta hortik olibako goiko nukleora (erraboila) transmititzen da. Konplexu horretako neuronek mesenzefaloaren beheko kolikuluetan proiektatzen dute, alboko lemniskoan zehar. Handik, proiektzioak sortzen dira talamoraino (gorputz genikulatu medialak), zeinek, aldi berean, entzumen azalean proiektatzen baitute (lobulu tenporala); horrek soinu baten iturria ezagutzea ahalbidetzen du.

Oreka

a) Hartzaileak

Hiru *kanal erdizirkularrek* eta bi egiturek osatzen dute: *sakulua* eta *utrikulua*. Kanal erdizirkularrak anpoila batean amaitzen dira. Horren barruan anpoilako gandorra dago, buruaren biraketa pertzibitzen duten hartzaileekin. Utrikuluan eta sakuluan makula dago, hartzaileekin; buruaren posizioaz eta azelerazioaz informazioa jasotzen dute. Hartzaile vestibularrak zelulak dira, neurona sensorial vestibular baten adarrekin eta entzefaloaren enborreko neuronekin kontaktu sinaptikoa egiten dutenak.

b) Orekaren bide neuralak eta informazioaren kodifikazioa

Zelula ziliatuek sinapsia osatzen dute nerbio vestibulokoklearraren adar vestibularreko neurona bipolarren dendritekin (VIII. para). Hortik, informazio gehiena erraboilaren nukleo vestibularretara iristen da (axoi batzuek, zuzenean, zerebeloan proiektatzen dute). Nukleo vestibularrek proiektzioak bidaltzen dituzte zerebelora, bizkarrezur-muinera, erraboilera eta protuberantziara; baita begi-mugimenduak kontrolatzen dituzten nukleoetara eta talamora ere, eta talamotik kortex parieto-insularrera.

3. gaia. Zentzu kimikoak. Usaimena: usaimen-bideak eta informazioaren kodifikazioa. Dastamena: organo hartzaileak, bideak eta informazioaren kodifikazioa.

Usaimena

a) Hartzaileak

Usaimenaren epitelioan dauden neurona bipolarrek dira (kimiorrezeptoreak). Neurona horien gorputzak lamina kribiformearen (burmuinaren basean aurpegi aldera dagoen hezurra) usaimen-mukosan kokatzen dira. Alde batetik, zilo ugariko proiektzio dendritiko bat mukian sartzen da, non molekula usaintsuak disolbatu eta hartzaileak estimulatzen baitira. Bestalde, axoiak, hezurrean zehar, lamina kribiformearen zulo txikietatik igotzen dira.

b) Usaimenaren bide neuralak eta informazioaren kodifikazioa

Zelula hartzaile bakoitzak axoi bakarra bidaltzen du usaimen-sinura, non sinapsia egiten baitu zelula mitralekin. Zelula mitralen axoiek entzefalora bidaiatzen dute usaimen-traktuetatik zehar, amigdalara (emozioak), kortex entorrinalera (hipokanpoa, oroimena) eta kortex piriformera arte (usaimen-kortex primarioa). Kortex piriformeko neuronen axoiek hipotalamora, eta hortik kortex orbitofrontalera, proiektatzen dute.

Dastamena

a) Hartzaileak

Ahosabaian, eztarran, laringean eta faringean dastamen-hartzaileak (*dastamen-botoiak*) dauden arren, gehienak mingainaren dastamen-papiletan daude (kimiorrezeptoreak). Hartzen duten formaren eta kokapenaren arabera, dastamen-papilak honako hauek izan daitezke: *fungiformeak* (mingainaren aurreko 2/3), *foliatuak* (mingainaren atzealdeko zatia) edo *zirkunbalatuak* (mingainaren atzealdeko 1/3). Papilen barruan, dastamen-zelulek listurantz proiektatzen dituzten mikrobiloak dituzten dastamen-botoiak daude.

b) Dastamenaren bide neuralak eta informazioaren kodifikazioa

Dastamen-zelulek sinapsia egiten dute VII., IX. eta X. garezur-pareen bidez entzefaloari dastamen-informazioa transmititzen dioten neurona sensorialekin. Lehenengo errelebo-estazioa erraboila da (traktu bakartiaren nukleoa), eta, geroago, talamoa (atzealdeko bentral-nukleo mediala). Hortik, dastamen-informazioa dastamen-kortex primarioa iristen da (kortex frontal insularra eta ondoko operkulofronto-parietala). Dastamen-kortex primarioaren neuronek kortex sekundarioan proiektatzen dute, alboko kortex orbitofrontal kaudalean.

4. gaia. Ikusmena: begia eta bide optikoak. Informazioa kodetzea.

Ikusmena

Ikusmena, ziurrenik, sistema sensorial garrantzitsuena da gizakiengan, eta haren galerak muga larria dakar. Agian horregatik izan da psikologo, anatomista eta fisiologoek aldetik arreta

handiena jaso duen sistema sentsoriala. Ikusmenaren estimuluak aurkitu, bideratu eta jarraitu egiten ditugu.

a) Hartzaileak

Ikusizko informazioaren prozesamendua erretinan hasten da, non argiarekiko sentikorrek diren zelula batzuk baitaude (fotohartzaileak), konoak eta bastoiak.

Konoak eta bastoiak. Konoak koloretako ikusmenaren erantzuleak dira, eta, batez ere, erretinako fobean kontzentratzen dira, zeinak ikusmen zorrotzagoa baitu. Argiarekiko sentikorrak diren bastoiak erretinaren periferian daude batez ere, eta ikuspegi akromatikoaren erantzuleak dira. Iluntasun-egoeran, fotohartzaile horiek glutamatoa askatzen dute.

Zelula bipolarrak. Konoak eta bastoiak sinapsia egiten dute bigarren zelula-geruza bateko zelulekin: zelula bipolarrak. Zelula horiek eremu hartzaile zentrokideak dituzte, eta bitan banatzen dira: hiperpolarizatuz glutamatoari erantzuten diotenak (On zentroko zelulak; argirik ezean hiperpolarizatuta daude) eta despolarizatuz glutamatoari erantzuten diotenak (Off zentroko zelulak; argirik ezean, despolarizatuta daude).

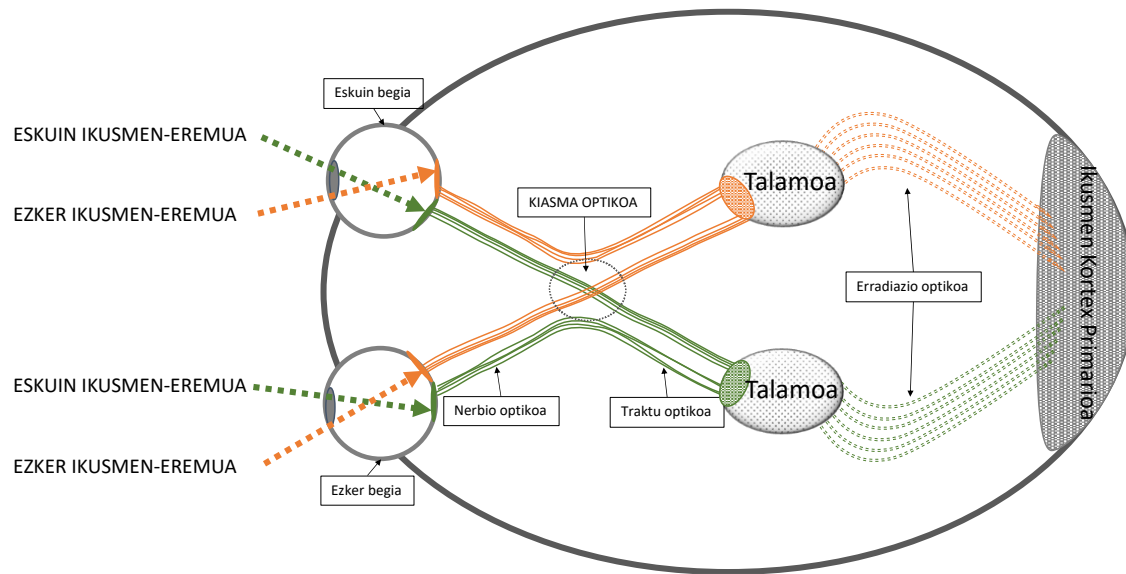
Gongoil-zelulak. Zelula bipolarrek sinapsia egiten dute nerbio optikoa osatzen duten gongoil-zelulekin. Zelula bipolarren kasuan bezala, gongoil-zelulek eremu hartzaile zentrokideak dituzte, eta bitan banatzen dira: *on zentrokoa* eta *off zentrokoa*.

Horietaz gain, zelula talde batek informazio hori erretinaren azalerarekiko paraleloan transmititzen du; horrela, aurreko zelulen mezuak konbinatuz, zelula horizontalak eta amakrinoak dira.

b) Ikusmenaren bide neuralak eta informazioaren kodifikazioa

Nerbio optikoa kiasma optikoa osatuz gurutzatzen da (sudurreko hemirretinak kontralateralki proiektatzen du, eta aldi baterakoak ipsilateralki), eta kiasma optikoaren zuntzek talamoaren errelebo-nukleoetan proiektatzen dute: batez ere, alboko nukleo genikulatua (mesentzefaloaren goiko kolikuluetan ere bai).

Talamoaren alboko gorputz genikulatua sei geruzatan antolatzen da; horietako hiruk kontrako aldeko begiaren sarrerak jasotzen dituzte (1, 4 eta 6), eta beste hiruk, berriz, begi ipsilateralarenak (2, 3 eta 5). Azkenik, alboko gorputz genikulatuaren axoiek erradiazio optikoa osatzen dute (erradiatutako koroaren zati bat), lehen ikusmen-azalera (V1) proiektatuz lobulu okzipitalean. Ikusmen-azal primarioaz gain, ikusmen-informazioaren hainbat alderdi prozesatzen dituzten ikusmen-eremu sekundarioak daude (V2, V3, V4 eta V5), baita ikusmen-informazioaren prozesamendu gorenaz arduratzen den asoziazio-kortexa ere (atzealdeko kortex parietala (kaudala) eta behealdeko kortex tenporala (bentrala)). Honetan bi sistema ezberdin daude: «bide dortsala» edo «non bidea» (atzealdeko kortex parietala) eta «bide bentrala» edo «zer bidea» (behealdeko kortex tenporala). «Ikusmen bide dortsalak» ikusmen espazialarekin zerikusia du. Objektuek espazioan duten itxura, posizioa, objektuen arteko distantzia eta posizio erlatiboak, objektuak estatikoak diren edo mugimenduan dauden... informazio horren guztiaren kodifikazioan diharduen sistema litzateke. Aldiz, «ikusmen bide bentrala» forma konplexuaren (aurpegiak adibidez), tamainaren, testuraren eta kolorearen kodifikazioan diharduen sistema litzateke (4. irudia).



4. Irudia. Ikusmen bideen irudikapen eskematikoa Egileen irudia.

5. gaia. Sistema sentsitibo-motorra: zentro sentsorimotorren garun-kokapena

Aurreko atalean ikusi dugunez, sistema sentsorial desberdinek energia fisikoa seinale kimiko neural bihurtzen dute, eta seinale horiek ekintza-potentzialak sortuko dituzte. Orain ikusiko dugu nola sistema eragileak seinale kimiko neuralak indar kontraktibo bihurtzen dituen mugimendua sortzeko. Muinak eta entzefaloak kontrolatzen dituzte mugimenduak, jarrera eta oreka. Horretarako, energia biokimikoa (elikagaien metabolismotik eta arnasketatik sortutako energia) energia mekaniko bihurtu behar da. Transformazio hori muskulu-proteina batzuek luza eta uzkur dezakete modu itzulgarrian. Proteina horien uzkurdura nerbio-bulkada baten bidez hasten denez, nerbio-sistema eta muskulu-sistema estuki lotuta daude, eta, oro har, **sistema neuromuskular** izena jasotzen dute. Hurrengo orrialdeetan, muskuluen egitura, uzkurdura-sistema eta nerbio-sistemaren eta muskuluen arteko erlazioa deskribatuko dira.

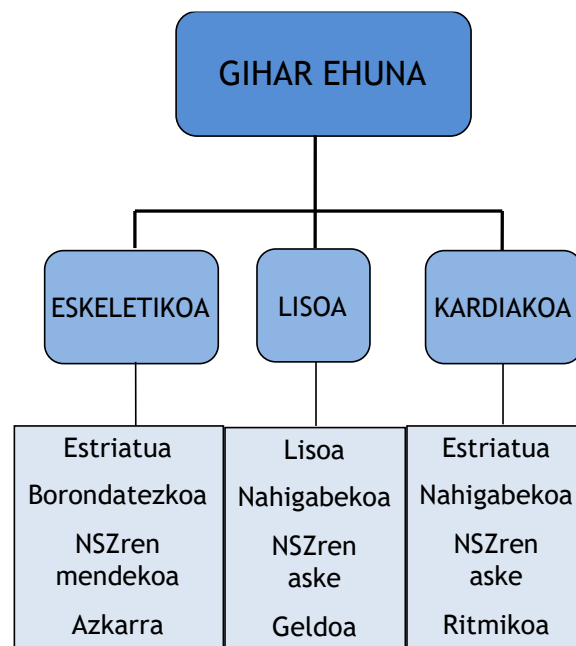
Giharrak

Muskulu-ehuna formaz aldatzen espezializatutako zelulek osatzen dute. Aldaketa hori bere luzera laburtuz egiten da. Muskulu-zelulek euren artean edo gorputzeko beste ehun batzuekin bat egiten dutenean, *gihar* deitzen dugun egitura batean antolatzen dira. Giharrak honela osatuta daude:

- (A) Muskulu-zelulak (muskuluen kontrakzio-unitateak).
- (B) Ehun konjuntiboa (muskulu-zelulak lotuta mantentzen dituen zorroari *aponeurosia* deitzen zaio).
- (C) Ehun baskularra (funtzionatzeko beharrezkoak diren mantengaiak ematen ditu, eta hondakinak ezabatzen ditu).

Zelula muskularrak espezializatze modua, neurri handi batean, eskatutako uzkurduraren araberkoa da, baita nerbio-sistemarekiko mendekotasun-mailaren araberkoa ere. Horrela, hiru muskulu-ehun mota bereiz daitezke (5. irudia):

- **Muskulu eskeletikoa** (borondatezkoa). Hezurretan edo aponeurosian txertatutako muskulu-ehuna (eskeletikoa), zeharkako zerrenda erregularrak dituena (ildaskatua), zelula-nukleo anitzeko luze eta zilindrikoz osatua; zelula horien eragina NSZtik jasotako bulkaden arabera (borondatezkoa) da.
- **Muskulu kardiakoa** (nahigabekoa). Bihotzeko hormetan eta ondoko odol-hodi nagusietako hormetan dago. Zelulek lotura terminal oso espezializatuak osatzen dituzte, nerbio-bulkada gidatzea errazten duten disko tartekatutako izenekoak.
- **Muskulu lisoa** (nahigabekoa). Errai hutsetako hormetan eta odol-hodi gehienetan dago. Beren zelulak fusiformeak dira, eta ez dute ildaskarik, ezta T tubulu-sistematik ere.



5. Irudia. Gihar ehun motak. Egileen irudia.

Muskulu eskeletikoa

Muskulu ildaskatua, eskeletikoa edo somatikoa da azkarren uzkuartzen den gihar mota. Hala ere, ezin ditu uzkuarturak luzaroan mantendu, muskulu leuna edo bihotzekoa ez bezala. Sistema periferikoaren nerbio motorren bidez NSZtik jasotako bultzadak jasotzen ditu.

Bere zelulak luzetarako ardatzaren noranzkoan orientatuta daude, eta muskuluaren bi muturretan tendoiekin konektatzen duen ehun konjuntiboaren bidez daude lotuta. Horrela, zelula indibidualak laburtzeak trakzio bat eragiten du tendoietan, muskulua laburtuz. Tendoiak bi muturretan finkatuta daude, eta horrek besoak edo hankak tolesteko edo zabaltzeko aukera ematen du. Ikus dezagun nola gertatzen den.

Muskuluak bikote kontrajarrietan antolatzen dira: **hedatzaileak** (gorputz-adarrak eta enborra hedatzea ahalbidetzen dute, eta *grabitatearen aurkako muskulu* ere deitzen zaie) eta **flexoreak**. Flexorea mugimendu zehatz baterako muskulu agonista bada (besoa tolestu), kontrako mugimendua egiten duen muskulu hedatzailea (besoaren luzapena) lehen mugimenduarekiko muskulu antagonista da. Horrela, muskulu antagonista bat (besoaren luzatzailea, adibidez)

erlaxatu egin behar da agonistak (besoaren flexorea) mugimendua egin dezan. Bi muskulu mota horiek nerbio-sistemak inerbatzen ditu, sistema periferikoaren nerbio motorren bidez. NSZ, muskulu agonista bat kitzikatzen dutenean, bere antagonista inhibitua izateko moduan antolatuta dago; fenomeno horrek **elkarrenganako inertzia** izena jasotzen du.

Muskuluetan, gainera, bi zuntz mota daude:

(A) Muskulu-zuntz estrafusalak: muskuluaren funtzio motorra ahalbidetzen dute, alfa neurona motorrak inerbatzen dituztenean.

(B) Familia barruko muskulu-zuntzak: muskuluaren funtzio sentzoriala ahalbidetzen dutenak (propiozepzioa), sentimen-hartzaileen bidez (mugimendua: *Ruffiniren eta Paciniren korpuskuluak*; posizioa: *Ruffiniren korpuskuluak*; tentsioa: *Golgiren organoak*), zeinen nerbio-bukaerak gamma eta beta motoneuronetatik baitatoz. Familia barruko zuntzak muskuluen barruko ardatzetan taldekatzen dira, giharretako zuntz motorrekin (estrafusalekin) paraleloan.

a) *Muskulu eskeletikoen egitura*

Muskulu eskeletikoa zelula luzez osatua dago: muskulu-zuntzak. Muskulu-zuntzen zelula-mintzari *sarkolema* esaten zaio. Muskulu-zuntz bakoitza *miozuntzexka* ugariz osatuta dago. Miozuntzexka baten luzetarako ebaketak banda ilunak (A) eta zurbilak (I) erakusten ditu. I. bandaren erdian eremu ilunago bat dago, Z ildoak. Bata bestearen segidako bi Z ildoen artean *sarkomeroa* dago, muskulu-zuntzaren unitate uzkurgarri txikiena.

Miozuntzkek bi proteina-harizpiz osatuta daude: miosina-molekulez osatutako filamentu lodiak (tonu ilunagokoak), eta filamentu finak aktina-molekulez osatuak. Erlaxazio-egoeran, sarkomero baten aktinazko filamentua ez da gainjartzen ondoko aktinazko filamentuzko sarkomeroan. Uzurturik, aktinazko harizpiak asko gainjartzen zaizkio elkarri. Aktinazko harizpiek miosinazko harizpien artean barrurantz lerratzeke eta bata bestearen gaintik jartzeko duten gaitasun hori da kontrakzio-prozesuaren oinarria.

Miozuntzkek *sarkotubular sistema* osatzen duten egiturek inguratzen dituzte: T sistema eta erretikulu sarkoplasmikoa. Zeharkako tubuluen T sistemak miozuntzkek zulatutako sare bat osatzen dute. T sistemako bi geruzen arteko espazioa zelulaz kanpoko espazioaren hedadura bat da. Erretikulu sarkoplasmikoak gortina irregular bat eratzen du miozuntzeka bakoitzaren inguruan, miozuntzeken arteko espazioa ia erabat betez. Interkonektatutako kanal sare handi bat bezala uler daiteke. Erretikulu horrek kontaktuak ditu T sistemarekin. Ugaztunen muskulu eskeletikoan, erretikuluak A eta I banden batasunean kokatuak daude. Triada muskular bezala ezagutzen da. T sistemaren funtzioa mintz zelularretik edo sarkolematik muskuluan dauden zuntzeka guztietara ekintza-potentziala azkar transmititzea da. Erretikulu sarkoplasmikoa Ca^{2+} eta muskulu-metabolismoaren mugimenduekin lotuta dago. T tubuluek zelulaz kanpoko likidoa dute.

b) *Muskulu eskeletikoaren eragin-mekanismoa*

Muskulu-zuntzaren kitzikapena. Lotura neuromuskularra amaiera axional motor baten eta zuntz muskular baten arteko kontaktu-eremua da. Muskulu-zuntzak alfa motoneuronek inerbatzen dituzte. Motoneurona bakoitzak hainbat muskulu-zuntz inerbatzen ditu, eta modu sinkronikoan aktibatzen ditu.

Nerbio-bulkada bat lotura neuromuskularrera iristen denean, azetilkolina askatzen da. Horrek mintz plasmatikoa Na^+ ioietarako iragazkor bihurtzen du. Na^+ azkar sartzeak ekintza-potentzial bat sortzen du lotura neuomotrizean, plaka terminaleko potentzial edo potentzial-motor deritzona. Potentzial horrek intentsitate nahikoa badu, bi norabidetan mugitzen den bulkada bat (ekintza-potentziala) hasten da muskulu-zuntzaren mintz osoan zehar, 5 m/s-ko abiaduran.

Bulkada muskulu-zuntzaren barrura transmititzea. Ekintza-potentziala zuntz muskular baten gainazalean zabaltzen denean, korrante elektrikoa egitura tubular berezietatik zuntzaren barnealderago sartzen da, T sistemaren tubuluetatik zirkulatzen duen zelulaz kanpoko likidoak ioiak erotea ahalbidetzen duelako.

Kaltzio-ioiak zisternetatik askatzea. T tubuluetan zehar doan korrante elektrikoa hodi luzeko zisternen barnealdera iristen da. Horrek Ca^{2+} ioiak askatzea eragiten du zisternetatik miozuntzexkaraino. Ca^{2+} ioi horiek uzkurduraren erantzuleak dira. Muskulu-zuntz eskeletikoaren uzkurdurak, ekintza potentzial bakar baten ondoren, segundo zati txiki bat baino ez du irauten; izan ere, kaltzio-ioiak askatu ondoren, hodi luzeen hormek berehala hasten dute ioi horien garraio aktiboa horien barnealdera; hau da, berriro likido endoplasmikorantz. Prozesu hori osatzeko, segundoko milaren bat baino ez da behar. Kaltzio-ioiak miozuntzexketan dauden bitartean irauten du muskulu-zuntzak uzkurtuta. Kontrakzioa eragiteko, kaltzio-ioien kantitate gutxi behar da.

Uzkurdura. Aktinazko eta miosinazko harizpiak pistoi moduan irristatzen dira, aktinazko harizpiak miosinazkoen artean sartuz (luzeraz aldatu gabe). Muskulu-uzkurduraren mekanismoa oraindik ondo ezagutzen ez dugun arren, badakigu: (a) aktina- eta miosina-harizpien elkarreaginaren ondorioz sortzen da, (b) kaltzio-ioien esku-hartzea behar da eragite horretarako, eta (c) ATPa beharrezkoa da prozesuan, uzkurdura eragiteko behar den energia emanez (3. taula).

UZKURDURA	ERLAXAZIOA
1. Motoneuronaren deskarga.	1. Ca^{2+} erretikuluan bahitzen da.
2. Azetilkolina askatzea. Na^+ barneratzea.	2. Ca^{2+} miosinatik askatzea.
3. Ekintza-motorra sortzea.	3. Aktinaren eta miosinaren arteko elkarrekiko ekintza etetea.
4. Zuntz muskularretan ekintza-potentziala sortzea.	
5. Despolarizazioa hedatzea T hodietan zehar.	
6. Ca^{2+} askatzea erretikulu sarkoplasmatikoen alboko zakuetatik, eta bere difusioa filamentu lodi (miosina) eta finetara (aktina).	
7. Ca^{2+} miosinara lotzea, eta miosina-aktina lotura puntuak desestaltzea.	
8. Aktinaren eta miosinaren arteko lotura gurutzatuak sortzea, eta filamentu meheak lodien artean lerratzea, laburtzea eraginez.	

3. taula. Uzurdura-erlaxio prozesua. Egileen taula.

Motoneurona bakar baten eraginez uzkuertzeko gai den muskulu baten zatirik txikienari **unitate motor (edo unitate eragile)** deitzen zaio. Unitate motor bat bizkarrezur-muinean dagoen motoneurona batek (neurona motorra), nerbio periferikoaren luzapenak (axoia) eta motoneuronak inerbatutako muskulu-zuntzen multzoak osatzen dute.

Bi motatakoak dira unitate motorrak:

A) **Unitate motor motelak.** Diametro txikiko zuntz gorriak dituzte (I. motako zuntzak), oso baskularizatuak, mitokondria ugariarekin eta glukogeno gutxiarekin. Zuntz horiek astiro nekatzen dira, eta, beraz, batez ere, indar gutxiko eta denbora luzeko ariketetan erabiltzen dira.

B) **Unitate motor azkarrek.** Diametro handiagoko zuntz zuriak dituzte (II. motako zuntzak), gutxi baskularizatuak, mitokondria gutxiarekin eta glukogeno askorekin. Zuntz hauek azkar nekatzen dira, eta, beraz, ariketa labur baino gogorretan erabiltzen dira.

Bi muskulu-zuntz mota horiek muskulu jakin batean batera egon daitezkeen arren (eta egon ohi diren arren), unitate motor bakoitzak mota bateko muskulu-zuntzak baino ez ditu.

Muskulu-zuntz batek estimulazio errepikatuari ematen dion erantzun elektrikoa nerbioarena bezalakoa da. Hala ere, uzkurdurak aldi errefraktarioak ez duenez, erlaxazioa gertatu aurretik behin eta berriz estimulatzeak aktibazio gehigarri bat eragiten du, kontrakzioen batura bezala ezagutzen dena. Erlaxazioak agertu baino lehen azkar errepikatzen den estimulazioak uzkurdura jarraitua eragiten du, *uzkurdura tetanikoa* deitua.

Muskulu eskeletikoak borondatez uzkurdu daitezke. Estimulua NSZren goiko zentroetatik dator, eta muskulura iristen da nerbio motorren bidez. Egitura horien lesio batek bulkadak garun-azaletik muskulura hedatzea eragozten badu, hori ezin da nahita uzkurdu, eta geldituta dagoela esaten da. Paralizatutako muskulu batek *atrofia* du; ariketa gogor eta jarraitua egiten ari den muskulu batek, berriz, *hipertrofia* du.

Muskulu kardiakoa

a) *Muskulu kardiakoaren egitura*

Bihotz-muskuluko zuntzak gihar eskeletikoaren antzekoak dira. Bere zuntzak muskulu ildaskatuko zuntzak bezala bananduta dauden arren, aldameneko zuntzen mintzak sarri bateratzen dira, zuntz batetik bestera bulkada transmititzea erraztuz. Mintzek elkarren paraleloak diren tolestura batzuk osatzen dituzte, *kalearteko diskoak* deitzen direnak (beti Z bandetan agertzen dira). Egitura horiek zuntzen arteko lotura handia ematen dute, zelula eta zelula arteko kohesioa mantenduz; horrela, kontrakzio-unitate baten ekintza bere ardatzean zehar hurrengora transmiti daiteke. Hori dela eta, bihotzeko muskuluak egitura bakarra balitz bezala jokatzen du. Laburbilduz, bihotzeko muskulua estimulatu denean, zuntz guztiek erantzuten dute, muskulu eskeletikoan gertatzen ez den bezala.

b) *Muskulu kardiakoaren eragin-mekanismoa*

Muskulu kardiakoaren uzkurduraren mekanismoa eskeletikoarena bezalakoa da. Hala ere, bihotz-muskuluaren uzkurdurari lotutako ekintza-potentziala nahiko desberdina da; izan ere, milisegundo gutxi batzuetan egin ordez, bihotz-muskuluak 200 ms behar ditu gutxienez. Bihotz-

muskuluan, birpolarizazio-denborak behera egiten du bihotz-maiztasuna handitzen denean. Bihotz-muskulua erabat errefraktarioa denez ekintza-potentzialaren zatirik handienez, kontrakzioak irauten duen denboran ezin da beste erantzun bat eman. Beraz, ezin da muskulu eskeletikoan ikus daitekeen tetanosarik eman.

Bihotzeko muskulua ez dago borondatearen kontrolpean, eta bere jarduera erregulatzen duten nerbio-zuntzak jasotzen dituen arren, erritmikoki uzkuartzen jarraitzen du, hondatzen bada. Bihotzeko muskulua berezko uzkuartzearen erritmikotasuna bere atseden potentzialaren ezegonkortasunaren ondorio da. - 80 mV-ko potentzian egon beharrez, negatibotasuna poliki-poliki jaisten da, Na⁺ ioiekiko iragazkortasuna hainbeste handitu den unean iristen den arte, non fluxu azkar bat sortzen baita, eta horrek ekintza-potentziala sortzen du. Bi ekintza-potentzialen artean atseden hartzeko potentzialaren negatibotasuna astiro murrizteari *prepotenzial* deitzen zaio. Ugaztunen bihotzean, aurikulan, **nodo senoaurikularrean**, espezializatutako eremu batean bakarrik daude prepotenzialak (bihotzaren gainerako zatiek atseden hartzeko potentzialak oso egonkorrak dira). Baina behin deskarga gertatzen denean, sortutako ekintza-potentzialak berehala hedatzen dira bihotzaren gainerako zatira, eta bihotz-zuntz guztiak despolarizatzen dira. Horrela, nodo senoaurikularrak bihotzaren uzkuartzearen pausoa edo erritmoa ezartzen du. Horregatik, *taupada-markagailu* izena jasotzen du.

Bihotzeko muskulua hipertrofiatu egiten da gehiegizko lanaren ondorioz, baina, eskeletikoa eta lisoa ez bezala, ez da birsortzen lesionatzen denean. Lesioak kaltetutako eremua ehun konjuntiboz osatutako orbain bihurtzen da, *infartu* izena hartzen du, eta ezin izango du gehiago lagundu uzkuartzearen indarrean.

Muskulatura lisoa

a) Muskulu lisoaren egitura

Muskulu lisoaren zeharkako zuntzak ez dira hain nabarmenak. Hala ere, badira aktina- eta miosina-harizpiak (nahiz eta desantolatuta egon), eta erretikulu sarkoplasmikoa.

Muskulu lisoa ez da distentsioaren aurka uzkuartzen, baizik eta orduan lasaitzen da. Horrela, adibidez, zenbat eta gertu gehiago pilatu maskurian, hainbat eta gehiago lasaitzen da muskuluhorma lisoa. Erlaxatzeko propietate horri *akomodazio* edo *plastizitate* esaten zaio.

Oro har, muskulu lisoa honela banatzen da: (a) **Muskulu liso biszerala**, nagusiki errai hutsetako hormetan dagoena, hesteak, umetokia eta ureterrak kasu; eta (b) **Muskulu liso multiunitarioa**, begiaren irisa bezalako egituretan dagoena, non kontrakzio graduatu eta finak gertatzen baitira, eta baita odol-hormetan ere.

b) Muskulu lisoaren eragin-mekanismoa

Muskulu lisoaren uzkuartze berekin dakarren ekintza-potentziala eta atseden-potentziala oso aldakorak dira. Bihotzeko muskuluen kasuan bezala, birpolarizazioaren ondoren, despolarizazio motel bat dago (prepotenziala), eta hori ekintza-potentzialaren bulkadarekin amaitzen da. Horrela, muskulu lisoa ere berez uzkuartzen da, eta uzkuartzen eta lasaitzen jarrai dezake nahiz eta nerbioak kendu.

Organismoaren toki askotan, muskulu laua bi aldiz inerbatzen dute nerbio-sistema autonomoaren bi banaketek: gongoilaren ondorengo zuntz sinpatikoek noradrenalina askatzen dute, eta parasinpatikoek azetilkolina. Substantzia horiek muskulu lisoaren erritmikotasuna aldatzen dute, baina modu aldatokorren; horrela, hesteetako muskulu leunean azetilkolinak areagotzen du uzkurdura (eta noradrenalinak murriztu egiten du); arteriolen muskulu leunean, berriz, noradrenalinak ahalbidetzen du uzkurtzea.

Azkenik, subjektuak hesteetako mugimendu peristaltikoen muskulatura leunaren mugimenduan kontrolik izaten ez duen arren, animalia guztiek ikasten dute beren gihar-errietako batzuk kontrolatzen, hala nola maskuriaren edo ondestearen kontrola.