



Universidad del País Vasco Euskal Herriko Unibertsitatea

JOKABIDE NEUROZIENTZIAREN OINARRIEN IKASMATERIALA

Egileak

GARIKOITZ AZKONA MENDOZA
GARIKOITZ BEITIA OYARZABAL
LARRAITZ GARMENDIA REZOLA
MAIDER MUÑOZ CULLA
EIDER PASCUAL SAGASTIZABAL
OSCAR VEGAS MORENO

**EUSKARA, KULTURA ETA NAZIOARTEKOTZEAREN
ARLOKO ERREKTOREORDETZA**

Argitalpen honek UPV/EHUko Euskara, Kultura eta Nazioartekotzearen arloko
Errektoreordetzaren laguntza izan du

ISSN 2603-8900

Aurkibidea

1	NERBIO-SISTEMAKO ZELULAK. EGITURA ETA FUNTZIOA	
1.1	PSIKOBIOLOGIAREN HASTAPENAK	2
1.2	NEURONEN EGITURA OROKORRA	5
	MAKROMOLEKULA ORGANIKOAK	5
	ZELULAREN EGITURA	11
	NERBIO-SISTEMAKO ZELULAK	19
	GALDETEGIA	24
	ERANTZUNAK	27
	BIBLIOGRAFIA	28
2	NEURONAREN FISILOGIA	29
2.1	ATSEDEN-POTENTZIALA ETA EKINTZA-POTENTZIALA	31
2.2	SINAPSIA	37
	GALDETEGIA	44
	ERANTZUNAK	47
	BIBLIOGRAFIA	48
3	NERBIO-SISTEMAREN ANATOMIA	50
3.1	NERBIO-SISTEMAREN ANTOLAKETA OROKORRA. BANAKETA NAGUSIAK. GARUNEKO BASKULARIZAZIOA. MENINGEAK. SISTEMA BENTRIKULARRA	51
3.2	BIZKARREZUR-MUINA. BIDE SENTSITIBOAK ETA MOTORRAK. GARUN-ENBORRA. ZEREBELOA. JOKABIDEAREN INPLIKAZIOA	53
3.3	DIENTZEFALOA. EPITALAMOA, TALAMOA ETA HIPOTALAMOA. LOTURA FUNTZIONALAK ETA PORTAERA-KONTSIDERAZIOAK	61
3.4	ESKUALDE AZPIKORTIKALA. GONGOIL BASALAK. GORPUTZ KAILUKARA, FORNIXA ETA MINTZ ZURIAK. SISTEMA LINBIKOA. JOKABIDE-KONTSIDERAZIOAK	62
3.5	GARUN-AZALA. AZTERKETA HISTOLOGIKOA. LOBULU ZEREBRALAK. ARLO FUNTZIONALAK. ALBOKOTASUNA ETA NAGUSITASUN HEMISFERIKOA. KONEXIO INTER ETA INTRAHEMISFERIKOAK	65
3.6	NERBIO-SISTEMA PERIFERIKOA: EGITURA ETA ATALAK.....	68
	GALDETEGIA	72
	ERANTZUNAK	74
	BIBLIOGRAFIA	75
4	SISTEMA NEUROENDOKRINOA.....	80
4.1	GURUIN ENDOKRINOAK ERANTZUN-SISTEMA GISA. SAILKAPENA ETA EKINTZA-MEKANISMOAK. HORMONEN JARIAKETA ERREGULATZEA	81
4.2	NERBIO-SISTEMAREN ETA SISTEMA ENDOKRINOAREN ARTEKO HARREMANAK. HORMONA TROPIKOAK. NEUROHIPOFISIA. ADENOHIPOFISIA	83

4.3	HIPOTALAMOA / HIPOFISI-TIROIDEA ARDATZA. TIROIDE GURUINEKO HORMONAK. JOKABIDEAREN GAINeko ONDORIOAK.....	85
4.4	HIPOTALAMOA / HIPOFISI-ADRENALA ARDATZA. MUINA ETA AZAL ADRENALA. HORMONA ADRENAL NAGUSIEN FUNTZIOA. ESTRESAREN ERANTZUN FISIOLoGIKOA. JOKABIDE-INPLIKAZIOAK.....	86
4.5	HIPOTALAMOA / HIPOFISI-GONADA ARDATZA. BARRABILAK ETA OBULUTEGIAK. HORMONA GONADAL NAGUSIAK ETA FUNTZIO FISIOLoGIKOAK. INPLIKAZIOAK GARAPENEAN ETA EZAUGARRI SEXUALAK. HILEKOAREN ZIKLOA. HORMONA GONADALEK SEXU-JOKABIDEAN DUTEN ERAGINA.....	88
4.6	BESTE GURUIN BATZUK. EPIFISIA. PANKREA ETA PARATIROIIDEAK. HORMONA NAGUSIAK.....	89
	GALDETEGIA.....	91
	ERANTZUNAK.....	93
	BIBLIOGRAFIA.....	94
5	SISTEMA SENTSORIALA ETA MOTORRA.....	97
5.1	SISTEMA SENTSORIALEN HASTAPENAK. SOMESTESIA: ESTIMULUAK ETA HARTZAILEAK. SOMESTESIA-BIDEAK ETA PROIEKZIO KORTIKALA.....	98
5.2	ENTZUMEN-SISTEMA ETA OREKA. DESKRIBAPEN ANATOMO-FISIOLoGIKOA. ENTZUMENAREN PSIKOFISIKA. ENTZUMEN-BIDEAK ETA -ZENTROAK. SISTEMA BESTIBULARRA. GORPUTZ-JARRERAREN JARDUERA.....	104
5.3	ZENTZU KIMIKOAK. USAIMENA: USAIMEN-BIDEAK ETA INFORMAZIOAREN KODIFIKAZIOA. DASTAMENA: ORGANO HARTZAILEAK, BIDEAK ETA INFORMAZIOAREN KODIFIKAZIOA.....	106
5.4	IKUSMENA: BEGIA ETA BIDE OPTIKOAK. INFORMAZIOA KODETZE.....	107
5.5	SISTEMA SENSITIBO-MOTORRA: ZENTRO SENTSORIOMOTORREN GARUN-KOKAPENA.....	108
	GALDETEGIA.....	115
	ERANTZUNAK.....	116
	BIBLIOGRAFIA.....	117

1. UNITATEA. Nerbio-sistemako zelulak. Egitura eta funtzioa

- **Gaitasunak / Irakasgaia ikastearen emaitzak**

Nerbio-sistemako zelulen antolakuntza estrukturala eta funtzionala ezagutzea eta identifikatzea.

- **Helburuak**

Unitate honen lehen helburua da ikasleari Psikobiologiaren ezagutza-arloa aurkeztea, haren izaera plurala nabarmenduz eta haren kontzeptu zabal bat defendatuz, portaeraren edozein esplikazio-murrizketatatik urrun. Jakintza-arlo horren barruan, jokabidearen oinarri biologikoak aztertzeke beharrezko lehen urrats gisa sortu zen Jokabide Neurozientziaren Oinarriak irakasgaia. Irakasgaia, gainera, Psikologiako ikasketa-planaren testuinguruan kokatzen da, bai eta arlo bereko beste irakasgai batzuekin lotuta ere. Bigarrenik, unitate honen beste helburu bat da ikasleek nerbio-sistema osatzen duten zelulak ezagutzea, neuronaren morfologia deskribatuz eta, oro har, nerbio-sistema osatzen duen atal bakoitzaren funtzioa deskribatuz. Era berean, gliako zelulen egitura eta funtzioa aztertuko dira. Unitate honek bi gai teoriko ditu, eta ez du inolako praktikarik barne hartzen.

- **Gaiak**

1. Psikobiologiaren hastapenak. Jokabidearen azterketa biologikoaren psikologiari 2 egindako ekarpenak. Jokabide Neurozientziaren Oinarriak irakasgaiaren helburuak, eta beste diziplina batzuekin duen lotura.
2. Neuronaren egitura orokorra. Garraio axoplasmikoa. Neurona motak. Gliako zelulak. 5 Hesi hematoentzefalikoa.

- **Galdetegia** 24

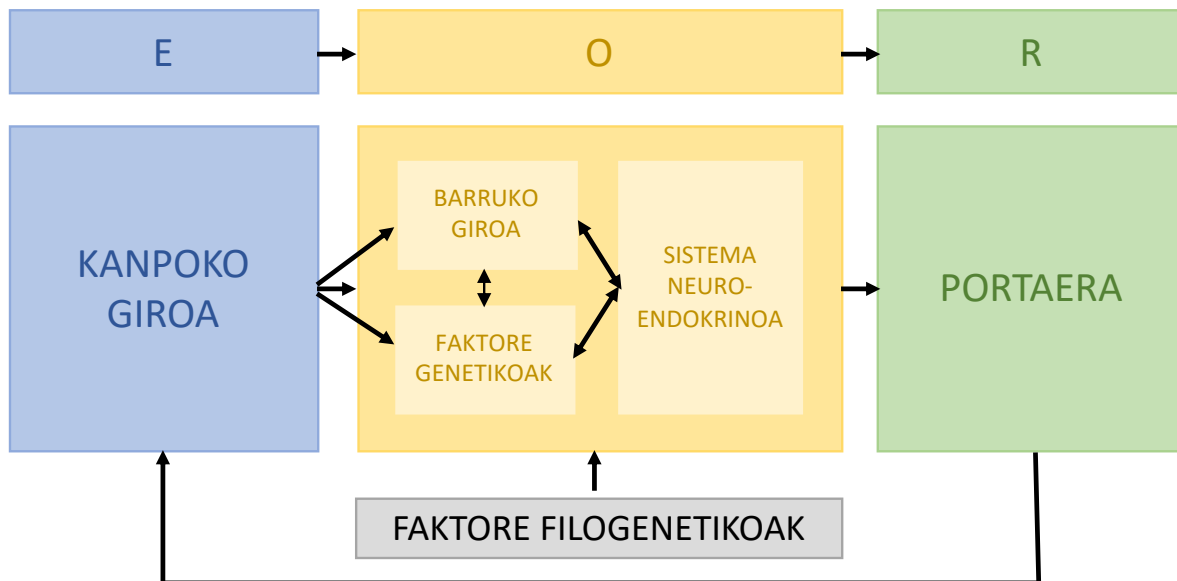
- **Bibliografia** 28

1. gaia. Psikobiologiaren hastapenak

1. Zer da Psikobiologia, eta zein da haren aztergaia?

Psikobiologia, gaur egun, Psikologiaren funtsezko jakintza-erlotzat hartzen da, eta, beraz, unibertsitateko ikasketa-plan guztien parte da. Psikobiologiak Psikologiarekin partekatzen du bere aztergaia: jokabidea, eta jokabidearen oinarri biologikoak aztertzen dituen Psikologiaren zati gisa definitu ohi da. Portaera ulertzeko, alderdi biologiko horiei erreparatu behar zaie, eta, gaur egun, Psikobiologiak aztertzen du jokabidea, metodo zientifikoari jarraituz eta hartzen dituen diziplina ugarien bidez: Etologia, Psikofisiologia, Jokabidearen Genetika, Psikofarmakologia, Neuropsikologia, etab.

Psikobiologiak, beraz, ikuspegi biologikotik heltzen dio jokabidearen azterketari, haren funtsezko interesa portaeraren oinarri biologikoak baitira. Portaeraren oinarri biologikoetan, sistema neuroendokrinoaz gain, organismoa beste antolamendu-maila batzuetan murgilduta dago; autore batzuek, oro har, sistema konplexu moldagarria deritze horri (1.1 irudia). Robert Woodworth-ek proposatutako paradigmari jarraituz (estimulua-organismoa-erantzuna (E-O-R)), esan genezake Psikobiologiak publikoki beha daitezkeen adierazpenak (R) aztertzen dituela, bai eta animalia baten (O) egokitzapen-sistema konplexua garatzen den ingurunearekin aktiboki erlazionatzen denean gertatzen diren azpiko prozesu mentalak ere (E).



1.1. irudia. Sistema konplexu egokitzailearen irudikapen eskematikoa. Abril Alonso et al., (2001)etik hartutako irudia.

Zenbait kasutan, Psikobiologiak hartzen dituen diziplina horiek gainjartze-mailaren bat badute ere, pentsa dezakegu berezko garapen nahikoa lortu dutela, diziplina independentetzat hartzeko modukoa.

3. Jokabide Neurozientziaren Oinarriak, Psikobiologiaren sarrera gisa

2010-2011 ikasturtean, Psikologiako gradu-titulu berria jarri zen indarrean UPV/EHU. Jokabide-neurozientziaren oinarriak ikasgaia UPV/EHUK eskainitako Psikologiako graduatuaren titulu ofizialeko oinarrizko prestakuntzako ikasgaia da. Biologiako irakasgaitzat hartzen da, Osasun Zientzien Ezagutza adarrekoa eta nahitaezkoa. 6 ECTS kredituko irakasgai hori 1. ikasturteko lehen lauhilekoan ematen da. Bilakaera eta jokabidea irakasgaiarekin batera (6 ECTS kreditu), zeina 1. ikasturteko lehen lauhilekoan ere ematen baita, irakasgai hori da ikasleak psikobiologiarekin duen lehen harremana, eta oinarrizko irakasgaia da ezagutza arloko honako irakasgai hauek ulertzeko: Psikologia Fisiologikoa, eta Neuropsikologia eta Psikofarmakologiaren Oinarriak (2.1 taula).

Maila	Irakasgaia	Mota	ECTS
1°	• Eboluzioa eta jokabidea	Oinarrizkoa	6
	• Jokabide Neurozientziaren Oinarriak	Oinarrizkoa	6
2°	• Psikologia Fisiologikoa	Oinarrizkoa	6
3°	• Neuropsikologia eta Psikofarmakologiaren Oinarriak	Oinarrizkoa	6

2.1 taula. Euskal Herriko Unibertsitateko Psikologia Fakultatean Psikobiologiako graduatu-titulua lortzeko ematen diren Psikobiologia arloari atxikitako irakasgaiak.

Jokabide Neurozientziaren Oinarriak irakasgaiaren helburua da jokabidearen azpian dauden oinarri neurofisiologikoak ezagutzea, eta, esan bezala, oinarrizko ikasgaia da jokabidearen oinarri biologikoak prestakuntza-blokea edo modulua osatzen duten gainerako irakasgaiak aztertu ahal izateko. Oinarri horietan sartzen dira Psikologia Fisiologikoa, eta Neuropsikologia eta Psikofarmakologiaren Oinarriak. Horrela, lehen aipatutako irakasgaiekin koordinatuta egon behar duten irakasgaiaren berariazko gaitasunak deskribatu dira; baina lehen mailako beste irakasgai batzuekin ere koordinatu behar dira, hala nola: arreta, pertzepzioa eta motibazioa, eta jokabide-ikaskuntza eta kognizioa.

Ildo horretan, UPV/EHUren Psikologiako graduko ikasketa-planean, titulazioaren kompetentziak ikasturteko nola eskuratzen diren sekuentziatu da. Horretarako, maila bakoitzeko gaitasunak zehaztu dira, bai eta irakasgaien kompetentziek horiek eskuratzen nola lagundu behar duten ere.

Jokabide Neurozientziaren Oinarriak irakasgaiaren fitxa teknikoa Esleipenaren gidan kontsulta daiteke.

2. gaia. Neuronaren egitura orokorra

1.- Makromolekula organikoak

Materia bizia lau elementuk osatzen dute nagusiki: hidrogenoa (H), karbonoa (C), nitrogenoa (N) eta oxigenoa (O). Elementu sinpleak elkartzean, molekulak/konposatuak sortzen dira. Materia biziaren oinarriko konposatuak bi multzo handitan sailkatzen dira: konposatu ez-organikoak eta organikoak.

Inorganikoak: konposatu sinpleak, nahiko txikiak, elementu gehienek osatzen dituztenak.	Organikoak: osaeran karbonoak eta hidrogenoak parte hartzen dute, lotura kobalenteen bidez elkartuta. Konposatu handiak eta egitura konplexukoak.
<ul style="list-style-type: none"> • Ura: H₂O; gure gorputzeko likido intrazelularra (%65) eta extrazelularra (%35) • Gasak: O₂ eta CO₂ • Gatz mineralak: NaCl (gatz arrunta) • Ioak: hidrogenoa (H⁺), sodioa (Na⁺), potasioa (K⁺), kaltzioa (Ca⁺⁺), kloroa (Cl⁻) 	<ul style="list-style-type: none"> • Gluzidoak • Lipidoak • Proteinak • Azido nukleikoak

Jarraian, lau makromolekula organiko horien ezaugarri nagusiak deskribatzen dira, zelulari egitura eta funtzioa eskaintzen dizkietenak.

1.1. Gluzidoak (edo karbohidratoak)

C-z, H-z eta O-z osaturiko konposatu biomolekularrak.

Sailkapena:

- monosakaridoak
- oligosakaridoak
- polisakaridoak

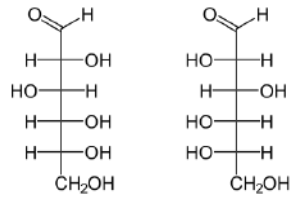
Monosakaridoak

Egoera solidoan, zapore gozoko, kristal-itxurako eta uretan disolbagarriak diren substantzia zuriak dira. Karbono-atomo (C) eta ur-molekula (H₂O) kopuru berberak ditu, eta, horregatik, *karbohidratoak* ere esaten zaie.

Formula enpirikoa: (CH₂O)_n (n = 3 edo n > 3)

Izendatzeko modua: aurrizkiak karbono kopurua adierazten digu, eta bukaera -osa.

Adibidez: triosa (n = 3) edo hexosa (n = 6)



Glukosa

Biologikoki interesgarriak diren zenbait monosakarido:

Erribosa, pentosa, RNA molekularen osagaia eta metabolismoaren bitarteko garrantzitsua.

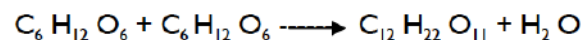
Glukosa, izaki bizidunen energia-iturri garrantzitsua.

Fruktosa, landareetan agertzen den azukrea.

Galaktosa, esnean dagoen laktosa disakaridoaren parte.

Oligosakaridoak

Bi monosakarido edo gehiagoz, baino hamar baino gutxiagoz, osaturiko gluzidoak. Naturan, normalki, disakaridoak bi hexosen loturaz sortzen dira. Zapora gozokoak, kristal-itxurakoak eta uretan disolagarriak dira.



Biologikoki interesgarriak diren zenbait oligosakarido:

Sakarosa, glukosa + fruktosa. Erremolatxa eta kanaberako azukrea. Azukre arrunta da, eta janariak gozatzeko karbohidrato erabiliena.

Maltosa, glukosa + glukosa. Maltako azukrea.

Laktosa, glukosa + galaktosa. Esnean dagoen azukre garrantzitsua da.

Polisakaridoak

Monosakaridoen polimerizazioz sortzen dira. Normalean, hexosen polimeroak izaten dira.



Polisakaridoak ez dira kristal-itxurakoak, ez dira uretan disolagarriak, eta, askotan, almidoi erara landareetan eta glukogeno bezala animalietan metatzen dira.

Gluzidoen funtzio garrantzitsuenak

1.- *Funtzio energetikoa.* Animaliek behar duten energia metaboliko gehiena gluzidoetatik lortzen dute. Metabolismoan, CO₂ eta H₂O arte deskonposatzen dira.

Deskonposaketa horretan, zelulek behar duten energia askatzen da.

2.- *Erreserba-funtzioa*. Glukosa glukogeno polisakarido eran gordetzen da. Era berean, gantz ere bihur daiteke.

3.- *Egitura-funtzioa*. Ehun mota batzuk osatzen dituzte. Mintzetan ere azaltzen dira, proteina eta lipidoekin batera.

4.- *Azido nukleikoen osagai*. Pentosak RNA eta DNA molekuletan azaltzen dira.

1.2. Lipidoak

C-z, O-z eta H-z osaturiko biomolekulak, sarritan fosforoa (P) eta nitrogenoa (N) ere edukitzen dutenak. Nahiz eta egitura aldetik oso talde heterogeneoa izan, guztiak azaltzen dituzte zenbait propietate:

- Uretan disolbagarritasun txikia, baina disolbagarri organikoetan disolbagarriak.
- Ura baino dentsitate txikiagoa, eta itxura koipetsua.

Hain talde heterogeneoa denez, hainbat motatako sailkapenak egin dira. Guk honako hau erabiliko dugu:

a.- Gantz azidoak

b.-Saponifikagarriak:

b.1.- Lipido sinpleak

b.2.- Lipido konplexuak

c.- Ez-saponifikagarriak

a.- Gantz azidoak

Kate hidrokarbonatu lineal, luze eta bipolarrak. Urarekin kontaktuan, bere alde hidrofiloa (-COOH) jartzen da, eta, horrekiko perpendikularki, gantz azidoen alde hidrofoboa (CH₃- CH₂-CH₂-).

b.- Saponifikagarriak

Gantz azidoz osaturik.

b.1.-Sinpleak: C, O, eta H dute soilik.

Gantzak (triglizeridoak: glizerina + 3 gantz azido). Organismoak energia-iturri erara erabiltzen ditu, eta modu horretan metatzen dira gantz-ehunetan. Gantzen osaeran parte hartzen duten gantz azidoek C atomo kopuru bikoitza izaten dute beti.

Ezkoak (gantz azido + kate luzeko alkohola)

b.2.- Konplexuak: C-z, O-z, eta H-z gain, N, P, S edo gluzidoen moduko beste konposatu batzuk

azaltzen dira.

Fosfolipidoak (glizerina + 2 gantz azido + azido fosforikoa). Beste zenbait funtzioaren artean, egitura-funtzioa betetzen dute; neuronetako mielina eta mintz biologikoak.

Glukolipidoak. Ez dira fosfolipidoak bezain ugariak zelulen mintzetan, baina bertan funtzio espezifiko garrantzitsuak betetzen dituztela pentsatzen da.

c.- Ez-saponifikagarriak

Ez dute gantz azidorik. Bipolarak dira. Zeluletan eta ehunetan lipido konplexuak baino kantitate txikiagoetan agertzen dira, baina, beren artean, jarduera biologikoak dituztenak aurkitu daitezke; halaber, hormonak, bitaminak, etab.

Esteroidoak. Kolesterolaren deribatuak. Animalien esteroide ugariena kolesterola da. Horien zelula askotako mintz plasmaticoetan eta odol-plasmako lipoproteinetan aurkitu daiteke. Animalien ehunetako beste esteroide askoren aitzindaria da. Kolesterolaren deribatuak:

Azido biliarrak: lipidoen emulsiotan eta hesteko xurgapenean dute eragina.

Androgenoak eta estrogenoak: sexu-hormonak.

Progesterona: haurdunaldiko hormona.

Hormona adrenokortikalak: kortisola.

Karotenoideak (terpenoak). Animalia- eta landare-zeluletan azaltzen diren koloredun konposatuak. Jatorria landareetan dute (tomatearen likopenoa, azenarioaren karotenoa). Terpenoen artean daude A, E eta K bitamina liposolugarriak eta erretinako rodopsina.

Prostaglandinak. Animalien ia ehun guztiek sorrarazten dituzten eta modulatzailerak duten substantziak. Prostaglandinen ekintza nagusien oinarri molekularrak ez ezagutu arren, badakigu prozesu anitzetan parte hartzen dutela: hantura areagotzen, ehun batzuen odol-fluxua kontrolatzen, transmisio sinaptikoa modulatu...

Lipidoen funtzio garrantzitsuenak

- 1.- Funtzio energetikoa: karbohidratoak baino erregai indartsuagoak dira.
- 2.- Erreserba funtzioa: ehun adiposoan (gantz ehuna) metatzen dira.
- 3.- Egitura funtzioa: mintz zelularrak osatzen parte hartzen dute.
- 4.- Funtzio dinamikoa: bitaminak eta hormonak.
- 5.- Isolatzaile termikoak.

1.3. Proteinak

Zeluletako osagai nagusiak, zelulen pisu hezearen % 50 edo gehiago osatzen dutenak. Zelulan edozein lekutan agertzen dira, eta beren egitura eta funtzioak bideratzeko ezinbestekoak dira. Hori dela eta, proteina mota ugari dago, eta horietako bakoitza funtzio edo betebeharr biologiko jakinean espezializaturik dago. Guztiek C, H, O eta N dute, eta gehienek S ere bai. Horiez gain, beste elementu batzuek osa ditzakete: fosforoa (P), burnia (Fe), zinka (Zn) eta kobrea (Cu) dira garrantzitsuenak.

Polimeroak dira, eta beren monomeroak aminoazidoak; beraz, proteinak aminoazidoz osaturik daudela esan dezakegu.

Aminoazidoak

Karboxilo (-COOH; azido) eta amino (-NH₂) taldeek osaturiko konposatu organikoak. Aminoazidoak lotura peptidikoei esker elkartu daitezke, peptidoak sortuz. Bi aminoazido elkartzen direnean, dipeptidoak eratzen dira; hiru elkartzen badira, tripeptidoak, etab.; hamarreraino iristen ez bada, polimeroari *oligopeptido* deritzo, eta hortik gorakoei *polipeptido* deitzen zaie (proteina gehienek 20 aminoazido baino gehiago izaten dituzte).

Proteinen egitura

Lau egitura-maila bereiz ditzakegu:

Egitura primarioa. Kate polipeptidikoan, aminoazidoen ordena zehatza edo sekuentzia adierazten du. Aminoazidoen polimerizazioan, monomeroak ez dira denak berdinak edo homologoak, eta, hori dela eta, aminoazidoen kateetan sekuentzia izeneko kontzeptua agertzen zaigu. Kontzeptu hori ulertzeko, alfabetoarekiko analogia azaltzea izaten da errazena. Analogia horren bidez, aminoazido bakoitzari letra bat dagokiola suposatzen da, eta, era horretan, aminoazidoen polimerizazioa eta idazketa, maila bateraino, gauza bera izanen lirakeke.

Egitura sekundarioa. Katea polipeptidikoek espazioan hartzen duten konformazioa.

Egitura tertziarioa. Egitura sekundarioa duten kateak tolestutzen direnean sortzen diren egitura espazialak (globularra, harikaria). Adibidez: albuminak, globulinak eta histonak.

Egitura kuaternarioa. Egitura honek kate polipeptidiko batzuen artean sortzen diren lotura ahulak adierazten dizkigu. Ondorioz, konplexu proteikoak sortzen dira. Adibidez: hemoglobina.

Proteinen funtzio garrantzitsuenak

- 1.- Egitura-funtzioa: mintz zelularren parte dira; egitura biologikoei sendotasuna eta forma ematen diete (kolagenoa, elastina, keratina).
- 2.- Garraioa: hemoglobinak oxigenoa, edo albuminak lipidoak.
- 3.- Funtzio katalitikoa (entzima bezala). Entzima guztiek izaera proteikoa dute. Entzimak

dira bizidunetan gertatzen diren erreazio kimikoak katalizatzen dituzten molekulak. Entzima bakoitza espezifikoa da erreazio jakin baterako edo antzeko erreazio multzo baterako. Bi fase bereiz daitezke: lehenengoan, substratua entzimarekin konbinatzen da, eta, bigarrean, substratua produktuetan eraldatzen da, entzima berreskuratuz.

- 4.- Funtzio hormonalak: hazkuntza-hormona, intsulina...
- 5.- Funtzio immunologikoa (babesa): gorputzak antigorputzak sintetizatzen ditu antigenoen aurka.
- 6.- Uzkuetze-funtzioa: giharren proteinei esker gertatzen da.
- 7.- Histonek (proteinak) kromosomen egitura parte hartzen dute.

1.4. Azido nukleikoak

Nukleotido izeneko monomeroen errepikapenez eratutako polimero handiak:

1. Base nitrogenatuak:

Purina: adenina (A) eta guanina (G).

Pirimidina: zitosina (C) eta timina (T; DNA) edo uraziloa (U; RNA).

2. Pentosa: desoxirribosa (DNA) edo erribosa (RNA).

3. Azido fosforikoa: H_3PO_4 .

Pentosak eta base nitrogenatuak osatzen duten unitateari *nukleosido* deritzo; horrek, azido fosforiko molekula batekin elkartzen bada, *nukleotido* izena jasotzen du, eta ehunkada edo milaka nukleotido elkartuz azido nukleikoak osatzen dira.

Nukleosidoak base nitrogenatuari *-osina* atzizkia (purikoetan) eta *-idina* (pirimidikoetan) erantsiz izendatzen dira: adenosina, guanosina, timidina, uridina eta zitidina.

Edozein nukleotido izendatzeko, base nitrogenatuari *azido* hitza ipini eta *-iliko* atzizkia eranstean zaio. Sarritan, formula garatuaren siglak besterik ez dira ipintzen. Adibidez: AMP: adenosin monofosfatoa; ATP: adenosin trifosfatoa.

Ehunkada edo milaka nukleotido elkartuz azido nukleikoak osatzen dira; beraz, nukleotido unitateen errepikapenez osaturiko katea polinukleotidikoak dira. Polipeptidoetan monomeroak aminoazidoak ziren bezala, azido nukleikoetan nukleotidoek funtzio berbera betetzen dute. Makromolekula bien antzekotasuna sakonagoa da gainera. Azido nukleikoak nukleotidoen base-sekuentziaz bereizten dira.

Molekulan agertzen den pentosaren arabera, bi azido nukleiko bereizten dira: azido desoxirribonukleikoa (DNA) eta azido erribonukleikoa (RNA).

DNA

Zelularen nukleoan azaltzen da batez ere. Zelula guztien informazio genetikoa DNA molekuletan metaturik dago. Base nitrogenatuen sekuentziak (adenina, guanina, zitosina eta timina) lehen mailako egitura osatzen du, eta bertan mezu genetikoa (proteinen sintesirako mezua, hain zuzen) dago jasorik. Bigarren mailako egitura helize bikoitza da, non base nitrogenatuak aurrez aurre kokaturik eta hidrogenozko zubien bidez loturik baitaude. Lotura hori beti A = T eta C = G artean gertatzen da (base osatzaileak). DNA kateek kromatina eratzen dute. Kromatinaren egitura aldakorra izan daiteke; trinko metafaseko kromosometan, adibidez.

RNA

Zelularen nukleoan eta zitoplasman azaltzen da. RNAren pentosa erribosa da, eta base nitrogenatuak: adenina, guanina, zitosina eta uraziloa. Katea bakarreko molekulak dira, eta funtzio nagusia proteinen sintesia dute. Motak: RNA-m (mezularia), -r (erribosomikoa), -t (garraiatzailea).

2. Zelularen egitura

Bizidun guztiok zelulaz osaturik gaude. Zelulak dira bizidunon unitate fisiologikoa. Kontzeptu hori garrantzitsua da, bizidun guztiok jatorri berbera dugula adierazten duelako. *Zelula* hitzak «gelatxo» esan nahi du, eta orain dela 300 urte hasi zen zentzu biologiko batean erabiltzen. Gaur egungo teoria zelularrak honako hau esaten du: 1) organismoak zelulaz osaturik gaude; 2) erreakzio kimiko guztiak, energia lortzekoak eta biosintesia, horien barnean gertatzen dira; 3) zelulak beste zelula batetik datoz; eta 4) zelulek bizidunen informazio heredagarria daukate, eta informazio hori zelula amatik zelula umeetara pasatuko da.

Deskribapen orokorra:

Tamaina: zelulak behatzeko mikroskopiaok behar dira; honako neurri edo unitate hauek erabiltzen dira zelula eta bere egituren tamaina adierazteko:

$$\text{Mikra } (\mu) = 10^{-6} \text{ m}; \quad \text{Nanometroa } (n) = 10^{-9} \text{ m}; \quad \text{Angstroma } (\text{\AA}) = 10^{-10} \text{ m}$$

Forma: zelula batzuek forma aldakorra izaten dute; beste batzuek, berriz, iraunkorragoa, funtzioaren arabera.

Egitura orokorra: zelula eukariotoan hiru zati nagusi bereiz daitezke:

1. Mintz plasmatikoa: zelula inguratzen eta banatzen duen geruza jarraitua.
2. Zitoplasma: ingurune urtsua, non organulu ugari murgilduta baitaude.
3. Nukleoa: material genetiko gehiena hemen agertzen da.

2.1. Mintz plasmatikoa (zelula-mintza)

Zelula osoa inguratu eta babesten duen egitura. Mintza oso mehea da; 7,5-10 nanometro bitarteko (10^{-9} m, 75 Å) lodiera du. Zelula ez da erabat isolatua egoten, kanpo-ingurunearekiko komunikazioa ezinbestekoa baita zelularen funtzionamendu egokirako.

Osagai kimikoak

Proteinaz (proteina globularrak) eta lipidoz (gehienbat, fosfolipidoak eta kolesterola) osaturik dago gehienbat, nahiz eta karbohidratoak (glukoproteina eta glukolipidoak) ere badauden.

Egitura

Mintzaren oinarritzko egitura lipido-geruza bikoitza da (bikapa lipidikoa), eta tarteka globulu-proteinak daude. Fosfolipido eta kolesterol-molekulen zati bat uretan disolbagarria da. Ondorioz, lipido-molekulen atal horiek urari begira gelditzen dira. Molekulen atal hidrofoboek, aldiz, uretatik ihes egin nahian, elkar erakartzen dute. Lipido-geruza erabat iragazgaitza da ioi, glukosa eta urea gisako substantzia hidrosolugarriekiko. Bestalde, iragazkorra da oxigenoa, karbono oxidoa edo alkohola bezalako substantzia liposolugarriekiko.

Proteinei dagokienez, horietako batzuek mintz osoa zeharkatzen dute (proteina integralak); beste batzuk, aldiz, mintzaren alde batean soilik daude (proteina periferikoak). Proteina integral asko erretenak edo kanalak dira; hau da, haien barnetik substantzia hidrosolugarriak pasa daitezke (ioiak, glukosa, urea...). Hala ere, proteina horiek ez diote edozein substantzia hidrosolugarri pasatzen uzten; izan ere, substantzia batzuekiko selektiboak dira. Beste proteina integral batzuek proteina garraiatzaile modura jokatzen dute. Horien funtzioa da gradientearen aurkako norantzan substantzia jakin batzuk garraiatzea. Beste batzuek, aldiz, entzima-lana egiten dute. Zelula espezifiko batzuetan, neuronetan, mintzeko proteinak izango dira kinadaren aurrean erantzunari hasiera emateko arduradunak. Globulu gorrien azalean dauden proteinek (antigenoak) odol-taldea mugatzen dute.

Funtzioak

Lehen esan dugun bezala, mintz plasmatikoa zelularen isolatzaile bat da neurri batean, baina bere funtzioa, batez ere, zelularen eta ingurunearen arteko gai-trukeak kontrolatzea da. Mintzak ez dio edozein substantziari igarotzen uzten; izan ere, mintzaren zeharreko iragazkortasun selektiboa gertatuko da.

Substantzien trukea edo, beste modu batera esan da, mintzaren zeharreko garraioa prozesu edo mekanismo desberdinez gerta daiteke:

- Barreiadura (difusioa):
 - Mintzaren zeharreko barreiadura sinplea.
 - Erreten zeharreko barreiadura.
 - Lagundutako barreiadura.
 - Osmosia.
- Garraio aktiboa.
- Xixku (besikula) bitarteko garraioa.
 - Makromolekula eta partikula garraioa

Barreiadura

Disoluzio bateko molekulak eta ioiak aldi oro higitzen ari dira (higidura browndarra). Ingurunean, substantzia baten kontzentrazio desberdinek kontzentrazio-gradienteak sortzen dute. Molekula eta ioien higidura dela eta, kontzentrazio desberdin horiek berdintzera jotzen dute. Kontzentrazio handitik txikira molekulak eta ioiak higituko dira. Prozesu horri *barreiadura* edo *difusio* deritzogu. Higidura espontaneoak denez gero, ez dago energia-gasturik.

- Mintzaren zeharreko barreiadura sinplea.

Molekula liposolugarriek eta tamaina txikikoek ez dute eragozpenik mintza zeharkatzean. Urak, bere tamaina txikia dela eta, oso bizkor zeharkatzen du mintza (nahiz eta lipidoetan oso disolbagarritasun txikikoa izan). Ioiek, karga elektrikoa dutenez, ura baino miloi bat aldiz geldoago zeharkatzen dute mintza, eta, horretarako, erreten proteikoen (kanal proteikoen) bidea soilik erabil dezakete.

- Erreten proteikoetan zeharreko barreiadura.

Erreten hauek bi ezaugarri garrantzitsu dituzte:

- a. Substantzia batzuentzat soilik dira iragazkorak. Selektiboak dira. Adibidez, sodio ioiaren (Na^+) erreten espezifikoei katioi hau igarotzen utziko dute soilik.
- b. Erretenak irekiak edo itxiak egon daitezke.

- Lagundutako barreiadura

Tamaina handi samarra duten molekulak garraiatzen dira horrela. Modu horretan garraiatzen diren substantziak proteina garraiatzaile baten bidez zeharkatzen dute zelula-mintza. Garraiatu behar den substantzia mintzaren proteina-garraiatzaile batekin elkartzen da; orduan, proteinaren konformazioa aldatu egiten da, eta, horren ondorioz, garraiatutako substantzia askatu eta mintzaren beste aldera pasatzen da. Mekanismo hori erabiltzen duten substantzien artean ditugu glukosa eta aminoazidoak.

- Osmosia.

Mintz batek substantzia batzuen iragana uzten duenean, beste batzuen berriz galaraziz, mintz erdiragazkorra dela esaten da. Ur molekulen mugimendua barreiaduraren kasu berezi bat da mintz horietan zehar: osmosia. Osmosia uraren mugimendua da, solutu-kontzentrazio txikia duen disoluzio batetik solutu-kontzentrazio handia duen beste batera.

Eman dezagun urez beteriko ontzi baten erdian mintz erdiragazkorra jarri dugula. Alde batean, 20 molekula solutu disolbatzen ditugu, eta, beste aldean, solutu beraren molekula bakarra. Bai solutuaren bai disolbatzailearen molekulak mugitzen direnez, bi aldeetan dauden kontzentrazioek berdintzera joko dute. Hala ere, erdian mintz erdiragazkorra dagoenez, solutua ezingo da beste aldera iragan. Beraz, ur molekulek zeharkatuko dute mintza bi aldeetan dauden kontzentrazioak berdintzeko.

Uraren fluxu osmotiko hori ezerezteko egin behar den presioari *presio osmotikoa* (π) deritzogu. Bolumen unitate batean, partikula kopuru berdina duten bi edo disoluzio gehiago **isotonikoak** direla esaten da. Kasu honetan, ez da egongo uraren mugimendurik disoluzioen artean. Kontzentrazio desberdineko disoluzioak konparatzen ditugunean, solutu gutxiena duena **hipotonikoa** deitzen da, eta solutu gehiena duena **hipertonikoa**. Osmosia bitartean, ur molekulak barreiatzen dira mintz erdiragazkorrean zehar disoluzio hipotoniko batetik disoluzio hipertoniko baterantz.

Garraio aktiboa

Orain artean, gradientearen alde gertatzen den barreiaduraz hitz egin dugu soilik. Hala ere, nahiz eta substantzia zelula barnean kontzentrazio handiagoan eduki, sarritan, substantzia hori kanpotik barnealdera garraiatu behar da. Horren adibidea potasioa dugu. Beste batzuetan, kontrakoa gertatzen da. Hau da, barnetik kanpoalderako garraioa interesatuko zaigu, nahiz eta substantzia kanpoaldean kontzentratuago egon. Beraz, mota horretako mugimenduak posible izan daitezten, energia-iturri baten beharra dago, prozesu hori maldaz gora bultzatzeko. Mintz zelular batek gradientearen aurka ioiak edo molekulak mugitzen dituenean, garraio aktiboaz ari gara. Proteina garraiatzaileen bidez gauzatzen da prozesua.

Garraio aktiboaren bidez mugitzen diren substantzien artean daude sodioa (Na), potasioa (K), burdina (Fe), hidrogenoa (H), kloroa (Cl), iodoa (I), zenbait azukre eta aminoazido gehientsuenak.

Sodio-potasio ponpa. Ponpak 3 Na⁺ ioi zelularen kanpoaldera ponpatzen ditu, eta, aldi berean, 2 K⁺ ioi barneratzen. Ponpa organismo osoko zelula guztietan dago. Mintzaren bi aldeetan diren Na⁺ eta K⁺ ioien kontzentrazio desberdinen eta neuronen barnean dagoen potentzial elektriko negatiboaren eragilea da ponpa hori. Zelularen barnealdera luzatzen den proteina zatian sodio molekulekin lotzeko hartzaiak daude, eta kanpoaldean potasio molekulekin lotzeko hartzaiak. Bestetik, hartzaielen lekutik gertu, proteinak ATPasa-jarduera

du. Hau da, ATP apurtu, eta ADP, fosfato taldea eta energia lortuko ditu prozesu horren bidez. Barnealdean sodio ioiak eta kanpoaldean potasio ioiak hartzaileekin batzen direnean, proteinaren ATPasa funtzioa aktibatzen egiten da, ATP apurtuz. Horrela, energia lortu eta proteinaren konformazio-aldaketa gertatuko da energia horri esker, sodio-ioiak kanpoaldera ateraz eta potasio ioiak barnera sartuz.

Xisku-bitarteko garraioa

Orain artean, molekula txikien zelula barnerako garraioaz arduratu gara. Hala ere, zelula gehienek molekula handiak ere berenganatzen dituzte. Molekula txikien garraioa mintzeko proteinen bidez gauzatzen da. Makromolekulekin, ostera, erabat desberdina da barneratzeko edo kanporatzeko erabiltzen den mekanismoa.

- Exozitosisia

Molekula handiak kanporatzearen adibidea intsulina jariatzeko duten zeluletan dugu. Intsulina, ekoitzi ondoren, xixku baten barnean sartzen da. Xixkua mintzez inguraturiko egitura da. Xixku horiek mintz zelularrekin bat egiten dute, barnean zegoen intsulina kanpoaldean jariatuz. Zelula askok Golgi aparatuko xixkuetan dauden gaiak jariatzeko kanporantz, modu horretara.

- Endozitosisia

Makromolekulak eta partikulak barneratzeko prozesua; exozitosiaren aurkakoa. Kanpoan diren substantziak xixkuen bidez zelula barnera sartzen dira. Horretarako, zelularen mintzean inbaginazioak sortzen dira, substantzia jasoko duen xixku bat osatuz. Barneratutako xixkuen tamainaren arabera, endozitosisia bi motatan sailkatzen da: pinozitosisia (zelularen edana), likido eta solutu txikiak barneratzea; eta fagozitosisia (zelularen jana), partikula handiak barneratzea.

2.2. Zitoplasma

Zitoplasma mintz zitoplasmaticoak eta nukleo-mintzak mugatzen duten gunea da. **Zitosolez** edo hialoplasmaz (likidoa) eta **organulu zitoplasmaticoez** osatua dago. Organuluak zuntz proteiko sare batez zitosolera loturik egoten dira. Mikrozuntz horiek euskarri erdi-solidoa ematen diote zelulari, eta barneko **zitoeskeletoa** osatzen dute. Zitoeskeletoaren zuntzek forma ematen diote zelulari, molekulen garraioa zuzentzen dute, eta zelularen mugimenduaren arduradunak dira.

Zitoeskeletoa

Hiru motatako zuntzak ezagutzen dira: (1) aktina-zuntzak, (2) erdibideko zuntzak eta (3) mikrotubuluak. (1) Aktina-zuntzak aktina proteinaz osaturiko hari proteiko oso meheak dira. Askotan, hari horiek elkarri loturik azaltzen dira sorta bat osatuz, zitoplasma zeharkatzen duen

kable baten antzera, edo elkarrekin nahasturik sareak osatuz. Zuntzak mintz zelularren azpian dagoen zitoplasma atalera (mintzaren proteinetara) lotzen dira. (2) Erdibideko zuntzen tamaina beste bien artekoa da. Zelula gehienetan erradioen itxuraz ezartzen dira, mintz nuklearretik abiatuak. Beren funtzioa ez da oraindik ondo ezagutzen, baina ugariago agertzen dira indar mekaniko bat jasan behar duten zeluletan (larruzaleko zeluletan). (3) Zitoeskeletoaren egitura handienak mikrotubuluak dira. Proteina globularrez osaturiko tubulu luze eta hutsak dira. Nukleotik ateratzen dira mintz zelularreraino. Mikrotubuluek organuluaren kokapena baldintzatzen dute, eta bidea ezartzen dute organulu horien eta xixkuaren mugimendurako. Aktinazko zuntzen kasuan bezala, mikrotubuluak oso garrantzitsuak dira zelularen zatiketarako.

2.3. Erribosomak eta erretikulu endoplasmatikoa

Erribosometan, aminoazidoak elkarrekin lotzen dira proteinak osatzeko; beraz, proteinen biosintesirako tokia dira. Zenbat eta proteina gehiago ekoitzi, orduan eta erribosoma kopuru handiagoa izango du zelulak. Zelula eukariotetan, erribosomak askeak egoten dira zitosolean, edo erretikulu endoplasmatikora loturik (barneko mintz-sistema konplexu bat).

Erretikulu endoplasmatikoa xixku-egituren sareska zapal eta luzez osaturik dago. Tubulu eta xixku guztiak elkarri konektaturik daude, eta xixkuaren hormak bi lipido-geruzaz osatuak dira. Bi geruza horien barnean ere proteina ugari dago, zelula-mintzean bezala.

Zelulako hainbat tokitan ekoitziriko substantziak erretikulu endoplasmatikora sartzen dira. Handik zelulako beste atal batzuetara garraiatzen dira. Erretikulua zelularen funtzio metaboliko askotan hartzen du parte.

Erretikulu endoplasmatikoa zehar forma desberdineko eremuak daude. Horrela, erretikulu endoplasmatikoa bi forma bereizten dira: **zimurra edo bikortsua** (erretikuluko hormetan erribosomak atxikirik daudelako) eta **leuna** (erribosomarik gabekoa). Erretikulu endoplasmatikoa bikortsua nukleoaren kanpoko geruzarekin kontaktuan dago (jarraipen bat da). Erretikulu bikortsuan dauden erribosometan sintetizatzen diren proteinak erretikulua barnealdera pasatzen dira. Beraz, proteina-kontzentrazio handia egongo da bertan, eta proteina horiek gero zelularen beste eremuetara abiatuko dira. Erretikulu endoplasmatikoa leunak substantzia lipidikoen sintesian hartzen du parte.

2.4. Golgi aparatua

Golgi konplexuak edo aparatua erlazio estua du erretikulu endoplasmatikoaarekin. Mintzez inguraturiko barrunbe multzo bat erabada. Golgi konplexu bakoitza 4tik 8rako geruza edo zakutxo multzo osaturik egoten da. Nukleoaren alboan egoten da, eta xixku jariatzaile ugari ekoizten ditu.

Erretikulu endoplasmatikotik Golgi aparatuantz abiatzen dira xixku garraiatzaileak; horrekin batu eta bertan xixku horien edukia prozesatu eta gero, zelulak behar dituen hainbat

konposatu edo jariatu behar diren hainbat proteina ateratzen dira bertatik (exozitosia).

Golgi aparatuan prozesatu, bildu eta banatzen diren produktuen artean, mintz plasmatico berria edo organuluaren mintzak osatzeko behar diren substantziak daude (erretikulu endoplasmaticoan sintetizatutako lipidoak eta proteinak). Golgi aparatuko zakuetan gertatzen da proteinen eta gluzidoen arteko azken lotura (glukoproteinak osatuz), eta gluzidoen eta lipidoen artekoa (glukolipidoak osatuz).

2.5. Bakuolak eta xixkuak

Zelula askok, batez ere landare-zelulek, **bakuola** izeneko organuluak dauzkate. Bakuola bat mintzez inguraturiko zati zitoplasmatiko bat da. Barruan ura eta bertan disolbaturiko gaiak egongo dira.

Xixkuak bakuolaren antzeko egitura dauka, baina askoz txikiagoa izaten da. Xixkuen funtzio garrantzitsuenetariko bat garraioa da.

Lisosomak Golgi aparatuan sorturiko organuluak dira; sortu ondoren, zitoplasma osoan zehar barreiatzen dira, eta digestio-funtzioa betetzen dute. Elikagaiak, hondakinak edota gorputz arrotzak (bakterioak) digeritzeko baliagarriak dira egitura horiek. Bi lipido-geruzaz inguraturik dagoen egitura da, eta barrua multzo proteikoz osaturik egoten da. Multzo proteiko horiek entzima hidrolitikoak dira. Lisosoma bakar batek 50 entzima hidrolitiko desberdin eduki ditzake.

2.6. Mitokondriak

Mitokondriak zelularen energia zentrala direla esan liteke. Organulu horiek gabe, zelulak ia ezingo luke elikagaietatik energiari lortu. Orokorrean, mitokondrietan elikagaiak oxigenoarekin konbinatzen dira, eta zelularentzat erabilgarria den energia lortu ahal izango da; hau da, ATP. Elikagaien oxidazioan askatzen den energia erabiltzen da ADP molekulak ATP bihurtzeko.

Mitokondriak zitoplasma osoan hedaturik daude. Mitokondrien forma eta tamaina ere oso aldakorra da. Mitokondria bi lipido-geruzaz osaturik dago: kanpo-mintzaz eta barne-mintzaz. Barne-mintzak gangar-itxurako tolesturak ditu. Tolestura horiei atxikirik, fosforilazio oxidatiboa bideratzen duten entzima oxidatiboak daude. Horrez gain, mitokondriaren barnealdeak edo matrizeak entzima solteak ditu, elikagaietatik energia ateratzeko beharrezkoak direnak. Ekoitzi ondoren, ATP mitokondriatik kanpora doa, eta zelula osoan zehar barreiatzen da, edozein prozesutarako eskuragarri egon dadin.

Mitokondriak bere kabuz errepikatzen direla uste da (DNA eta RNA daukate). Bakterioen eta mitokondrien arteko antzekotasuna ikusiz, azken mendeko zitologoek hipotesi bat azaldu zuten. Hipotesi horren arabera, mitokondria zelularen barruan sinbiosian bizi den bakterio bat da. Bestetik, zelulak, mitokondrietan gertatzen diren erreakzio kimikoei esker (fosforilazio oxidatiboa), energia lortuko luke onura gisa.

2.7. Nukleoa

Zelula eukariotikoetan, DNA gehiena zelulen nukleoetan dago. Nukleoa zelularen beste atal guztietatik bereizten duen bi geruzako mintzaz inguraturik dago. Bi mintz kontzentriko horiek tarteka batu egiten dira, zulo edo **poro nuklearrak** osatuz. Zulo horietatik gaiak truka daitezke, nukleoaren eta zitoplasmaren artean.

Nukleoan dagoen informazio genetikoa modu desberdinean aurki dezakegu zelularen zikloaren unearen arabera. Hau da, zelula interfasean dagoenean (ez dagoenean zatitzen), DNAk, beste proteina batzuekin loturik, **kromatina** deritzan egitura eratzen du (hari izpiak bezala ikusten da). Zelularen zikloan aurrera egin ahala (zatitzerakoan), mitosira heltzen da, kromatina era berezian egituratzen da, eta, azkenik, kromosoma izeneko egiturak sortzen dira.

Nukleoaren barnean, garrantzi handia duen egitura bat dugu: **nukleoloa**; erribosomen eraketan garrantzi handia du nukleoloak.

Nukleoa bi funtzio oso garrantzitsu betetzen ditu. Batetik, informazio genetikoaren eramailea da, eta, bestetik, zelularen jardura kontrolatzen du, une bakoitzean behar diren molekulen sintesia ziurtatuz.

2.8. ATPren ekoizketa: glukolisia eta arnasketa

Energia (ATP) lortzeko bide bat glukidoen katabolismoa da. Izaki bizidunen zeluletan, glukidoek deskonposaketa entzimatikoa jasaten dute. Deskonposaketa horren ondorioz, zelulek ATP eran behar duten energia lortzen dute. Monosakarido guztiak glukosa bihurtzen direnez, azter dezagun glukosaren katabolismoa.

Glukosaren katabolismoa, oro har, erreakzio honetara labur dezakegu:



2.9. Metabolismoa

Metabolismoaren barnean, bi prozesu metaboliko ditugu:

Anabolismoa: izaki bizidunen osagaiak eratzerazuzendurik dagoen erreakzio multzoa da; erreakzio horiek gertatu ahal izateko, energia behar da.

Katabolismoa: anabolismoan eta bizitzan zehar gertatzen diren ezinbesteko prozesuetan behar diren unitateak; energia lortzea helburu duten erreakzioen multzoa da.

3. Nerbio-sistemako zelulak

Nerbio-sisteman bi motatako zelulak daude: neuronak eta glia. Neuronak dira zelula garrantzitsuenak garunaren funtzio esklusiboan. Neuronak inguruneko aldaketez jabetzen dira, aldaketa horiek beste neuronei komunikatzen dizkiete, eta, sentipen horien arabera, gorputzaren erantzun egokiak agintzen dituzte. Gliak, bestalde, garun-funtzioari laguntzen dio, jarduera neuronalari eutsiz, isolatuz, elikatuz eta neuronek beren funtzioa ahalik eta baldintza onenetan bete dezaten beharrezkoa den oreka neurokimikoa mantenduz.

Gaur egun, oraindik, gliaren funtzioaren gaineko ezjakintasun handia egon arren, esan dezakegu neuronei dagokiela garuneko informazioaren prozesamendua. Hau da, neurona (nerbio-zelula) da nerbio-sistemako informazioa prozesatzeko oinarrizko unitatea. Horregatik, neurona izango da gai honetako aztergai nagusia.

3.1. Neurona prototipikoa

Neurona batean, zenbait atal bereizten dira:

- Soma (gorputz zelularra), nukleoa eta zitoplasma.

Bi luzapen mota (neurita):

- Dendritak ugariak izan ohi dira, gorputz zelularretik distantzia laburrera adarkatuak eta nahiko ibilbide motzekoak.
- Axoia; kono axonikoan sortzen den adar gutxiko eta ibilbide oso luzea izan dezakeen luzapen bakarra

Soma

Ereduzko neurona baten soma esferikoa izaten da, eta 20 μm -ko diametroa du gutxi gorabehera. Neuronen zitosolean potasio ugari ager daiteke; mintz neuronala lipidoz eta proteinaz osaturik dago.

Mintzean tartekaturik dauden proteinek egitura aldakorra dute, eta hainbat funtzio betetzen dituzte. Hala, batzuek barruko gaiak kanporatzen dituzte; beste batzuek, aldiz, poroak osatzen dituzte, neuronaren barrura sar daitezkeen gaiak erregulatzeko. Mintza nongoa den (somakoa, dendritetakoa edo axoikoa) aldatu egiten da haren konposizio proteikoa. Espezializazio proteiko hori neuronaren ezaugarri garrantzitsu bat da. Mintza eta hari loturiko proteinen egitura eta funtzioa ezagutzea beharrezkoa da neuronaren funtzioa ulertzeko.

Zitoeskeletoak ematen dio neuronari bere itxura berezia (berezko itxura), eta mikrotubuluz, neurozuntzez eta mikrozentzez osaturik dago. Zitoeskeletoa ez da estatikoa: haren

elementuak dinamikoki erregulaturik daude, eta etengabeko mugimenduan izaten dira. Mikrotubuluak handiak dira, 20 nm-ko diametroa dute, eta longitudinalki luzatzen dira neuritetaraino. Hodi huts baten antza dute, eta hormak tubulina izeneko proteina batez osaturiko zuntzez eratuak daude. Mikrozuntzak txikiak dira, 5 nm-ko diametrokoak. Neuronaren atal guztietan azaldu arren, ugariagoak dira neuritetan. Bi hariz osaturiko txirikordak dira, eta aktina izeneko proteinaz osaturik daude. Neuritetara luzatzeaz gain, mikrozuntzak neuronaren mintzera loturik azaltzen dira. Neurozuntzek aurreko bien tarteko tamaina dute; 10 nm-ko diametroa dute. Gorputzeko zelula guztietan azaltzen dira tarteko zuntz izenarekin (zuntz ertaina), eta, beste zuntzak bezala, proteinaz osaturik daude; dirudenez, ordea, ez dira besteak bezain dinamikoak. Dena den, egonkortasun hori erabat aldaturik azaltzen da Alzheimerren eritasunean, non neuronak neurozuntzez beterik baitaude, harik eta azkenean hiltzen diren arte.

Axioia

Orain arte deskribatu duguna ez da neuronekiko espezifikoa; zelula guztietan agertzen diren egiturak aipatu ditugu. Axioia, berriz, neuronetan bakarrik dagoen egitura da, eta nerbio-sisteman informazioa urrun hedatzeko espezializaturik dago.

Axioia somatik irteten denean, zabalagoa da; **kono axonikoa** eratzen du, baina mehetu egiten da berehala, eta bide ematen dio axoiaren hasierako segmentuari. Aipatzekoak dira somarekiko bi ezberdintasun nagusi: batetik, axoian ez dago ez erribosomarik, ez erretikulu endoplasmatikorik –beraz, ez da proteinaren sintesirik gertatuko–; bestetik, mintzak eduki proteiko espezifikoa du, bere funtzio hedatzailea ahalbidetzeko.

Axoiaren diametroa aldakorra da; gizakiaren kasuan, 1 μm -tik 25 μm -ra bitartekoa izan daiteke. Ezaugarri hori oso garrantzitsua da, nerbio-bultzada transmititzeko abiadura diametroarekin aldatu egiten baita. Zenbat eta lodiagoa, hainbat eta abiadura handiagoa. Axioia 1 mm-tik 1 m-ra luza daiteke. Axoiaren inguruan, **mielina** izeneko estalki babesle bat dago. Lipidoz osaturiko zorro hori ez da jarraitua; aldizka etenuneak ditu, mielinarik gabeko tarte txiki batzuk baititu. Mielinarik gabeko tarteak **Ranvier-en noduluak** dira.

Adar bakoitzaren azken zatiari **bukaerako botoi** deritzo. Bertan, mitokondrioak eta neurotransmisorez beteriko besikula ugari ikus daitezke. Beste neuronekin edo beste zelulekin kontaktua egiten duen zatia da (kontaktu-puntuari **sinapsi** deritzo), eta informazioa beste egitura horietara bidaltzen du. Informazioa jasotzen duen egitura beste neurona, muskulu edo guruin bat izan daiteke. Neuronak egitura horiek inerbatzen dituela esaten da, edo, bestela, egitura horiei **inerbazioa** ematen diela.

Garraio axoplasmikoa

Aurretik esan dugun bezala, erribosomarik ez izatea da axoiaren zitoplasmaren ezaugarri bat (bukaera axonikoa barne). Erribosomak proteina-fabrikak direnez, axoian ez egoteak esan nahi

du proteina axonikoak soman sintetizatu beharko direla, eta gero axoian zehar garraiatu. Materialaren mugimendu horri **garraio axoplasmiko** deritzen, eta bi motatakoa izan daiteke: bizkorra eta motela.

- a) Bizkorra (100-1.000 mm/egun). Materiala besikula barruan garraiatzen da. Besikulak mikrotubuluei eutsiz mugitzen dira; horretarako, zinesina proteina eta ATP molekulak emandako energia behar dira. Zinesinak somatik bukaerara garraiatzen du materiala. Noranzko horretan egindako garraioari **aurreranzko garraio** (anterograde) deritzen. Aurreranzko garraioaz gainera, badago beste mekanismo bat materialak bukaeratik somarantz eramateko. Uste da prozesu horren bitartez bidaltzen direla somara bukaera axonikoaren behar metabolikoen seinaleak. Noranzko horretako mugimenduari **atzeranzko garraio** (retrograde) deritzen. Haren mekanismo molekularra aurreranzkoaren antzekoa da, baina, atzeranzko garraioan, *dineina* izeneko proteina erabiltzen da zinesinaren ordez.
- b) Motela (geldia) (1-10 mm/egun): besikulak ez dira erabiltzen, eta beti da aurreranzkoa.

Dendrita

Dendrita terminoa *dendron* hitz grekotik dator; «zuhaitz» esan nahi du, eta neuritekin zuhaitz baten adarren antza dutela islatzen du. Neurona bateko dendritek arboreszentzia dendritikoa osatzen dute. Zuhaitz dendritiko horiek neuronak sailkatzeko erabiltzen diren oso forma eta tamaina aldakorak har ditzakete. Atal hartzailea denez, mintzak proteina espezializatu asko ditu (geroago ikasiko ditugu hartzaileak). Neurona batzuetako dendritak arantza dendritiko izeneko egitura espezializatuz estalirik daude. Luzakin edo irtengune motzak dira, eta esperientziarekin aldatuz joaten dira (nerbio-sistemaren plastizitatea agerian utziz). Dendritak berak ere forma alda dezake esperientziaren arabera.

Neurona motak

Ezaugarrietan oinarriturik egin daiteke sailkapena:

Informazioaren noranzkoaren arabera (konexioetan oinarriturik)

- a) Neurona aferenteak: informazioa nerbio-sistema zentralerantz eramaten dute; adibidez: neurona sentsorialak.
- b) Neurona eferenteak: informazioa nerbio-sistema zentraletik abiatu kanporantz eramaten dute; adibidez: neurona motorrak.
- c) Interneuronak: konexioak beste neuronekin egiten dituzte.

Dendritetan oinarriturik

Dendriten arboreszentzia asko alda daiteke neurona batetik bestera, eta izen berezia hartzen dute

neuronek, arboreszentziaren itxuraren arabera. Adibidez: garun-azaleko zelula piramidalak (piramide-itxurakoak) eta izar-antzeko zelulak (izar-itxurakoak).

Neurita kopuruan oinarriturik

- a) **Unipolarrak.** Neurita bakarra dute. Talde honetan, sasiunipolarrak sar daitezke. Neurona hauetan somatik adar bakarra zabaltzen da hasieran, baina laster bitan banatzen da adar bakar hori. Adar bat dendritikoa izango da, eta bestea axonikoa. Adibidez: ukimeneko neuronasentsorialak.
- b) **Bipolarrak.** Somatik bi adar zabaltzen dira, bata dendritikoa eta bestea axonikoa. Adibidez: erretinako eta usaimeneko neurona sentsorialak.
- c) **Multipolarrak.** Hiru edo adar gehiago zabaltzen dira somatik abiatuturik. Neurona gehienak talde honetakoak dira.

Axoiaren luzeran oinarriturik

- a) **I tipoko Golgi zelulak.** Axoi luzekoak dira. Proiekzio-neurona ere baderitze. Adibidez, garun-azalean, zelula piramidalek garuneko beste tokietara zabaltzen diren axoi luzeak izaten dituzte.
- b) **II tipoko Golgi zelulak.** Axoi laburrekoak dira. Lehenago aipaturiko interneuronak edo zirkuitu lokaleko neuronak dira. Adibidez, izar-antzeko neuronek garun-azaletik ateratzen ez diren axoi motzak izaten dituzte.

Neurotransmisoreetan oinarriturik

Neuronen kimikan oinarritzen da sailkapen hau. Adibidez: bukaera axonikoan azetilkolina askatzen dutenak neurona kolinergikoak dira.

3.2. Neuroglia

Nerbio-sisteman, neurona ez da azaltzen den zelula mota bakarra. Neuronaz gain beste zelula batzuk agertzen dira, glia izenekoak. Hasieran, euskarri-funtzioa besterik ez zutela pentsatu zen. Gaur egun, funtzio gehiago ezagutzen zaizkio, eta neurozientzialari askok uste dute, oraindik froga garbirik ez egon arren, informazioaren prozesamenduan parte hartzen duela.

Neuroglia motak

Astrozitoak

Garunean azaltzen diren gliako zelula ugariak dira. Izar-itxurakoak dira, eta haien luzakinek neuronak eta odol kapilarrak ukitzen dituzte. Neurona arteko tartea betetzen dituzte. Iragazki moduan funtzionatzen dute, garunera gai toxikoak hel ez daitezela. Barrera

hematoentzefalikoaren oinarritzko elementuak dira. Astrozitoen funtsezko betekizun bat da neuronen zelulaz kanpoko espazioaren eduki kimikoa erregulatzea, eta, ondorioz, neuronei ingurune aproposa ematea. Hala, neurotransmisoreak erregulatzeaz gain, funtzio neuronal egoki bat oztopa dezaketen beste zenbait gairen zelulaz kanpoko kontzentrazioa ere kontrolatzen dute astrozitoek. Adibidez, potasio ioiek zelulaz kanpoko likidoan duten kontzentrazioa erregulatzen dute astrozitoek. Astrozito mota batek, glia erradialak, neuronen migrazioa eta dendriten eta axoien hazkuntza bideratzen du garapen enbriologikoan.

Mikroglia

Zelula horiek fagozito moduan funtzionatzen dute, neuronek eta beste zelula hilek nahiz endekatzen ari direnek uzten dituzten hondakinak deuseztatzeko.

Glia mielinizatzailea: oligodendrozitoak eta Schwann zelulak

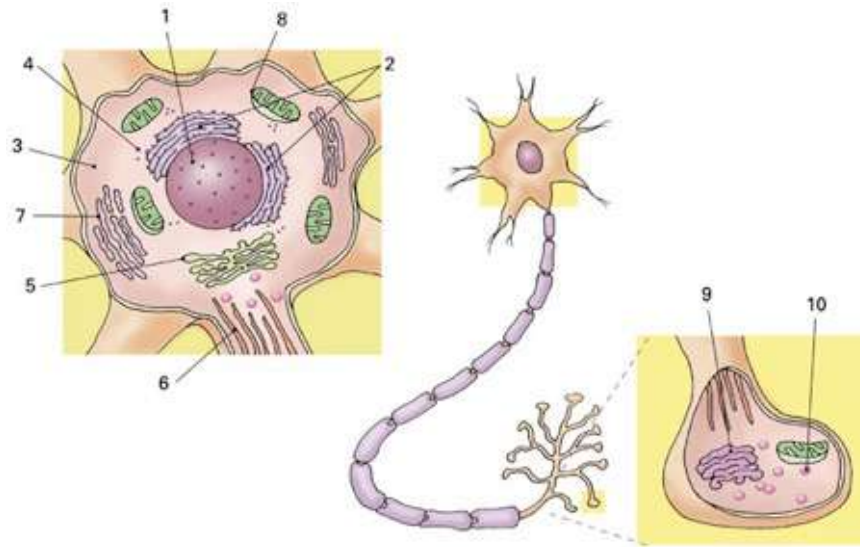
Zelula horien funtzioa argia da: axoiak inguratuko dituzten mintz-geruzak eratzea, hau da, mielina osatzea. Schwann zelulek nerbio-sistema periferikoan osatzen dute mielina-zorroa. Horretarako, zelulak axoiaren inguruan bueltak emanaz biribilkatzen dira, geruza edo zorro bat osatuz. Oligodendrozitoek, berriz, nerbio-sistema zentralean osatzen dute mielina, eta ez da zelula osoa axoia inguratzen eta biltzen duena, adarrak baizik.

Ependimozitoak

Garuneko bentrikuluen hormak estaltzen dituzte.

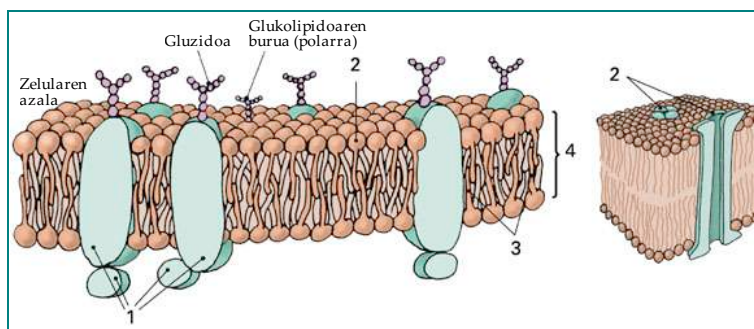
Galdetegia:

1. Idatzi zenbakiak adierazten dutena:



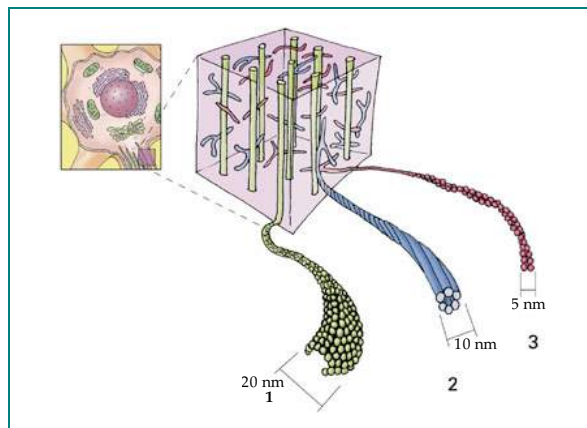
- | | |
|-----|------|
| 1.- | 6.- |
| 2.- | 7.- |
| 3.- | 8.- |
| 4.- | 9.- |
| 5.- | 10.- |

2.- Mintz plasmaticoaren irudi hauetan, idatz ezazu zenbakiak adierazten dutena:



- | | | | |
|----|-----|----|-----|
| a) | 1.- | b) | 1.- |
| | 2.- | | 2.- |
| | 3.- | | |
| | 4.- | | |

3. Idatz itzazu irudian zenbakiak bitartez adierazten diren zitoeskeletoaren osagaiak:

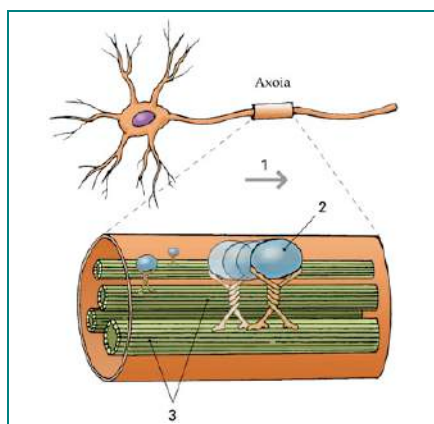


1.-

2.-

3.-

4. Bete ezazu garraio axoplasmikoaren irudia:

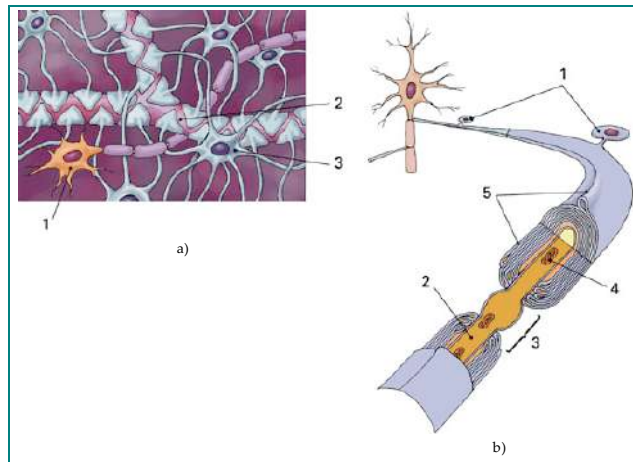


1.- (noranzkoa)

2.-

3.-

5. Gliako zein zelula azaltzen dira irudian? Idatz ezazu geziek adierazten dutena:

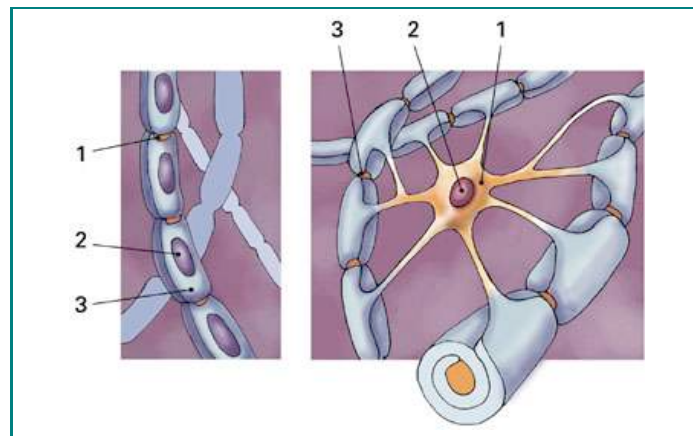


a) 1:
2:
3:

b) 1:
2:
3:
4:
5:

Zer da mielina?

Nerbio-sistemaren zein ataletakoak dira irudiko neuronak (c eta d)? Zein zelulak osatzen dute haien mielina? Idatz ezazu geziek adierazten dutena:



1c)
2c)
3c)

1d)
2d)
3d)

Erantzunak

1. 1) Nukleoa, 2) Erretikulu endoplasmatico zimurra, 3) Zitosola, 4) Erribosomak, 5) Golgi aparatua, 6) Mikrotubuluak, 7) Erretikulu endoplasmatico leuna, 8) Mitokondrioa, 9) Besikula sinaptikoa, 10) Besikula barruan dauden neurotransmisoreak.
2. a) 1) Proteina integralak eta periferikoak, 2) Fosfolipidoaren buru polarra, 3) Fosfolipidoaren karbonato-kate luze hidrofobikoak, 4) Fosfolipido-geruza bikoitza.
 b) 1) Fosfolipido-geruza bikoitza, 2) Erretea eratzten duen proteina.
3. 1) Mikrotubuluak, 2) Neurozuntzak (neuroharizpiak 3) Mikrozuntzak (mikroharizpiak).
4. 1) Garraioaren noranzkoa (aurreranzkoa), 2) Garraiatu behar diren molekulez beteriko besikulak, 3) Mikrotubuluak.
5. a) Astrozitoak dira. 1) Neurona, 2) Kapilarra, 3) Astrozitoa.
 b) Oligodendrozitoa da. 1) Oligodendrogliaiko zelulak, 2) Axoia, 3) Ranvier-en nodulua, 4) Mitokondrioa, 5) Mielina-zorroa.
 c) Nerbio-sistema periferikoa. Schwann zelulek osatzen dute mielina.
 1) Ranvier-en nodulua, 2) Schwann zelularen nukleoa, 3) Schwann zelula.
 d) Nerbio-sistema zentrala. Oligodendrozitoek osatzen dute mielina.
 1) Oligodendrozitoa, 2) Oligodendrozitoaren nukleoa, 3) Ranvier-en nodulua.

Bibliografia

1. gaia. Psikobiologiaren hastapenak. Jokabidearen azterketa biologikoaren psikologiari egindako ekarpenak. Jokabide Neurozientziaren Oinarriak irakasgaiaren helburuak eta beste diziplina batzuekin duen lotura

Barr, M.L., & Kiernan, J.A. (2000). «Técnicas de imagenología y métodos de investigación neuroanatómica», *El Sistema nervioso humano: un punto de vista anatómico* (65-79). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.

Pinel, J.P.J. (2007). «Lo que hacen los biopsicólogos: métodos de investigación de la biopsicología» (M.J. Ramos Platón, Trans.), *Biopsicología* (6. argit., 121-156). Madril: Pearson Educación.

Ramos, J.M.J., Arnedo, M.L., Gallo, M., Morales, A., & Puerto, A. (1987). «Técnicas de Psicobiología: estimulación, registro intracerebral e inhibición de la actividad neurobiológica». In A. Puerto (arg.), *Psicofisiología* (3. argit., 27-54). Madril: UNED.

Rosenzweig, M.R., Breedlove, S.M., & Watson, N.V. (2005). «Psicobiología Biológica: alcance y visión general». In M.R. Rosenzweig, S.M. Breedlove & N.V. Watson (arg.), *Psicología biológica: una introducción a la neurociencia conductual, cognitiva y clínica* (21-43). Bartzelona: Ariel.

2. gaia. Neuronaren egitura orokorra. Garraio axoplasmikoa. Neurona motak. Gliako zelulak. Hesi hematoentzefalikoa

Afifi, A.K., Bergman, R.A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006). «Neurohistología». *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2. argit., 3-38). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.

Bear, M.F., Connors, B.W., Paradiso, M.A., & Lienas Massot, B. (2008). «Neuronas y glía». *Neurociencia: explorando el cerebro* (3. argit., 22-45). Bartzelona: Wolters Kluwer.

Crossman, A., & Neary, D. (2007a). «Células del Sistema Nervioso». *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. argit., 29-33). Bartzelona: Elsevier-Masson.

Crossman, A., & Neary, D. (2007b). «Introducción y visión general». *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. argit., 1-28). Bartzelona: Elsevier-Masson.

Hutchins, J., Naftel, J., & Ard, M. (2003). «Biología celular de las neuronas y la glía». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 15-36). Madril: Elsevier Science.

Schwartz, J.H., & Westbrook, G.L. (2001). «Citología de las neuronas». In E.R. Kandel, J.H. Schwartz & T.M. Jessell (arg.), *Principios de neurociencia* (4. argit., 67-87). Madril: McGraw-Hill Interamericana.

Snell, R.S. (2007). «Neurobiología de la neurona y la Neuroglía». *Neuroanatomía clínica* (6. argit., 33-72). Buenos Aires: Médica Panamericana.

2. UNITATEA. Neuronaren fisiologia

• Gaitasunak / Irakasgaia ikastearen emaitzak

Nerbio-zelulen arteko komunikazioan inplikaturik dauden mekanismo neurofisiologikoak eta neurokimikoak ulertzea eta deskribatzea, jokabidearen oinarri fisiologikoen ikasketari ekin ahal izateko.

• Helburuak

Unitate honen helburua da nerbio-bulkada nola sortzen eta transmititzen den ezagutzea eta ikaslea neuronen arteko komunikazioaren eremu konplexuan sartzea. Mintzaren ezaugarri bioelektrikoak aztertuko ditugu, ekintza-potentzialaren sorrera eta mintz axonikoan duen hedapena ulertu ahal izateko. *Sinapsi* kontzeptua, mota desberdinak eta transmisio elektrikoaren eta kimikoaren mekanismoak aztertuko ditugu. Integrazio sinaptikoko mekanismoak aztertuko ditugu, eta nerbio-sistemaren jardueraren oinarri gisa mekanismo sinaptikoen duten garrantzia baloratuko dugu. Azkenik, neurotransmisore nagusiak eta horiek jokabidean duten proiektzioa aztertuko ditugu. Unitate honek hiru gai teoriko eta hiru jarduera praktikoko ditu.

• Gaiak

- | | |
|--|----|
| 1. Atsedeen-potentziala eta ekintza-potentziala | 31 |
| 2. <i>Sinapsi</i> kontzeptua eta motak. Sinapsiaren fisiologia. Integrazio sinaptikoa. Erraztasun eta inhibizio presinaptikoa. | 37 |
| 3. Neurotransmisoreak (ikasleek garatzeko gaia) | - |

• Galdetegia 44

• Bibliografia 48

Nerbio-sisteman, neuronetatik garraiatzen den informazioa modu berezian kodeturik egoten da: kode elektrikoa nahiz kimikoa izan daiteke.

Neuronaren atal bakoitzak kode mota bat erabiltzen du. Axoiak, atal transmisoreak, kode elektrikoa erabiltzen du. Hau da, mintz plasmatikokan gertatzen diren aldaketa elektrikoek bitartez gertatzen da neurona barruko komunikazioa.

Elektrizitatearen eroale onak ez diren arren, mintz plasmatikokan zeharreko ioi-fluxuan oinarriturik dauden mekanismo landuak garatu dituzte neuronek seinale elektrikoak sortzeko. Kobrezko kable batean, informazioa toki urrunetara eraman daiteke abiadura handiz, kobrezko kablea elektroien eroale oso ona delako, ondo isolatua dagoelako, eta airean (airea oso eroale txarra da) zintzilikaturik dagoelako. Horregatik, kablearen kanpoalderantz ihes egin beharrean, barrutik mugitzen dira elektroiak. Axoiko zitosoleko karga elektrikoa, aldiz, elektrikoki kargaturik dauden atomoek (ioiek) garraiatzen da, eta ez elektroien askeen bidez. Beraz, zitosola kobrea baino eroale okerragoa da. Gainera, axoia ez dago ondo isolaturik, eta elektrizitatea garraiatzen duen zelulaz kanpoko gatz-likido batez inguraturik dago. Ondorioz, axoian zehar pasiboki garraiatzeko korrante elektrikoa ez litzateke oso urrun joango aurretik galdu gabe.

Zorionez, axoiaren mintzak seinale mota berezi bat –nerbio-bulkada edo ekintza-potentziala– eroateko ezaugarriak ditu, muga biologiko horiek gaindituko dituztenak. Ekintza-potentzialak, pasiboki erooten diren seinale elektrikoak ez bezala, ez dira urritzen distantziarekin. Tamaina eta iraupen finak seinaleak dira. Ekintza-potentzialak sortzeko eta garraiatzeko gai diren zelulek –nerbio-zelulak eta muskularrak barne– mintz kitzikakorra dute.

Mintz kitzikakorra duen zelula batek bulkadak –ekintza-potentzialak– sortzen ez dituenean, atsedenean dagoela esaten da. Neurona atsedenean dagoenean, mintzaren barruko azalaren zitosolak karga negatiboa dauka, kanpokoarekin konparatuz. Mintzean zeharreko karga elektriko horri atsedeen-potentziala deritza (geldialdiko mintz-potentziala). Ekintza-potentziala egoera horren inbertsio labur bat besterik ez da; hau da, une txiki batez (segundo-milaren batez, gutxi gorabehera) mintzaren barruko aldea positiboki kargatzen da kanpoko aldearekiko.

Ekintza-potentzialak nola sortzen diren jakiteko, beharrezkoa da aurretik atsedeen-potentziala nola gertatzen den ulertzea.

1. gaia. Atsedeen-potentziala eta ekintza-potentziala

1.- Atsedeen-potentziala

Lehen esan dugunez, neuronaren (eta beste zelulen) mintza polarizatua dago. Hau da, mintzaren bi aldeetan desberdina da karga elektrikoaren banaketa. Barruko alde negatiboki kargaturik dago kanpoko aldearekiko. Horrek potentzial elektriko bat sortzen du (pila edo bateria baten antzera), eta hori milivoltetan neurtzen da. Zelularen barruko aldean negatiboki kargaturik dauden ioi organikoen (proteinak) emaitza da, batez ere, atsedeneko potentziala, eta zelulan mikroelektrodo oso meheak txertatuz neur daiteke. Lesiorik eragin gabe txertatzeko bezain txikia izan behar du elektrodoaren diametroak. Edozein modutara, ohiko elektrodoa beirazko hodi fin bat izaten da, gatz-soluzio kontzentratu batez betea, eta muturrean 0,0005 mm-ko diametroa lortu arte finduz doana. Elektrodo hori, neuronaren barruan txertatua, erregistrarako ekipo batera konektatzen da. Zelularen kanpoaldean dagoen erreferentzia-elektrodo batek zirkuitua osatzen du. Elektrodoek potentzial negatiboa ematen digute, voltmetro batera konektatuz gero. Potentzial erreala aldatu egiten da neurona batetik bestera; maila tipikoa -70 mV izaten da, baina hori baino handiagoa edo txikiagoa izan daiteke (-60 mV-etik -90 mV-era bitartekoa).

Atsedeen-potentzialaren oinarri ionikoak

Zergatik daude neuronak polarizatuak atsedenean? Soluzioetan dauden gatz guztiak bezala, positiboki edo negatiboki kargaturik dauden partikuletan banatzen dira ehun neuronaleko gatzak ere; hau da, ioietan. Neuronaren barrualdean karga negatiboaren proportzioa positiboena baino handiagoa delako eta kanpoaldean positiboena negatiboena baino handiagoa delako sortzen da atsedeneko potentziala. Lau faktoreren arteko elkarrekintzaren bitartez azaldu daiteke karga-banaketa desberdin hori: kanpoko eta barruko ioi-banaketa berdintzeko diharduten bi faktore, batetik, eta homogeneizatzeko joera hori konpentsatzen duten beste bi faktore, bestetik.

Homogeneizaziorako bi indarrak gradiente elektrokimikoan oinarritzen dira. Hau da, gradiente kimikoaren arabera eta barreiaduraren bitartez mugituko dira ioiak, eta neuronaren bi aldeetako kontzentrazioak berdintzeko joera izango dute. Banaketa uniformea eragiten duen beste indarra tentsio elektostatikoa da. Edozein kargaren metaketa karga berdinen arteko aldarapen-indarrak eta karga desberdinen arteko erakarpen-indarrak sakabanatuko dute.

Indar homogeneizatzaile horiek egon arren, ez dago mintz neuronalaren bi aldeetan uniformeki banatzen den ioi motarik. Batez ere, lau dira atsedeneko potentzialaren sorreran parte hartzen duten ioiak: sodio ioiak (Na^+), potasio ioiak (K^+), kloro ioiak (Cl^-) eta negatiboki kargaturik dauden ioi proteiko batzuk. Na^+ eta Cl^- ioien kontzentrazioa handiagoa da atsedenean dagoen neurona baten kanpoko aldean, barruko aldean baino; K^+ ioiak, berriz, kontzentratuago daude barruko aldean. Negatiboki kargaturik dauden proteinak neuronaren barruko aldean sintetizatzen dira, eta gehiengoa bertan geratzen da.

Atsedenean ioi-banaketa desberdin horren erantzule diren bi ezaugarri ditu mintz neuronalak. Ezaugarri bat pasiboa da, eta, bestea, aldiz, aktiboa. Ioi horiekiko iragazkortasun

hautakorra da ezaugarri pasiboa. Atsedenean, K^+ eta Cl^- ioiek erraz zeharkatzen dute mintz neuronala; Na^+ ioiek zailtasun handiz, eta negatiboki kargaturiko ioi proteikoek ez dute mintza zeharkatzen. Mintzak ioi bakoitzarentzat erreten ioniko espezifikoak dituelako da hori horrela.

Kloroaren kasuan, banaketa desberdina egonkor mantentzen da mintzaren bi aldeetan, oreka baitago bi indarren artean —gradiente kimikoagatik barrurantz bidaltzeko indarraren eta kanporantz bidaltzeko indar elektrostatiakoaren artean—.

Potasio ioiei dagokienez, egoera bestelakoa da. Gradiente kimikoagatik potasio ioiak kanporatzeko joerak indar handiagoa du barruan mantenezteko indar elektrostatiakoak baino. Beraz, K^+ ioiek kanpoalderantz ihes egiten dute.

Sodioaren kasuan, egoera oraindik larriagoa da, bi indarrek —gradiente kimikoarenak eta gradiente elektrostatiakoarenak— noranzko berean dihardutelako. Hala eta guztiz ere, Na^+ ioiaren iragazkortasuna oso txikia denez, ioi kantitate txiki bat besterik ez da neurona barruan sartzen.

Potasio ioiek ihes egiten badute eta Na^+ ioiak sartzen badira, zergatik mantentzen dira iraunkor ioi horien kanpoko eta barruko kontzentrazioak? Mekanismo aktibo baten bitartez, denbora guztian Na^+ kanporatzen eta K^+ barneratzen delako. Na^+/K^+ ponpa izenez ezagutzen da mekanismo hori, eta ATP erabiltzen duen mintz neuronaleko proteina batez osatua dago.

Na^+ , K^+ , eta Cl^- banaketa horiek eta barruan harrapatu geratzen diren ioi proteiko negatiboak dira atsedeneko potentzialaren erantzuleak.

Erreten ionikoak

Ioiek erreten batzuk izan behar dituzte mintz plasmatikoa zeharkatzeko. Egoera normalean, erreten horiek itxita edo irekita egon daitezke, ioiekiko erreten motaren arabera. Hala, esan dugunez, atsedenean ioiekiko iragazkortasun desberdina du mintzak, eta, Na^+ erretenen kasuan, itxita daude gehienak.

Egoera berezi batean, erreten horiek zabaldu egin daitezke potentzial-aldaketak egiteko; horren ondorioz, ioiak sartu edo irten daitezke, eta, horrekin batera, atsedeneko potentziala alda daiteke.

Erreten horiek irekitzeko, hainbat modu daude:

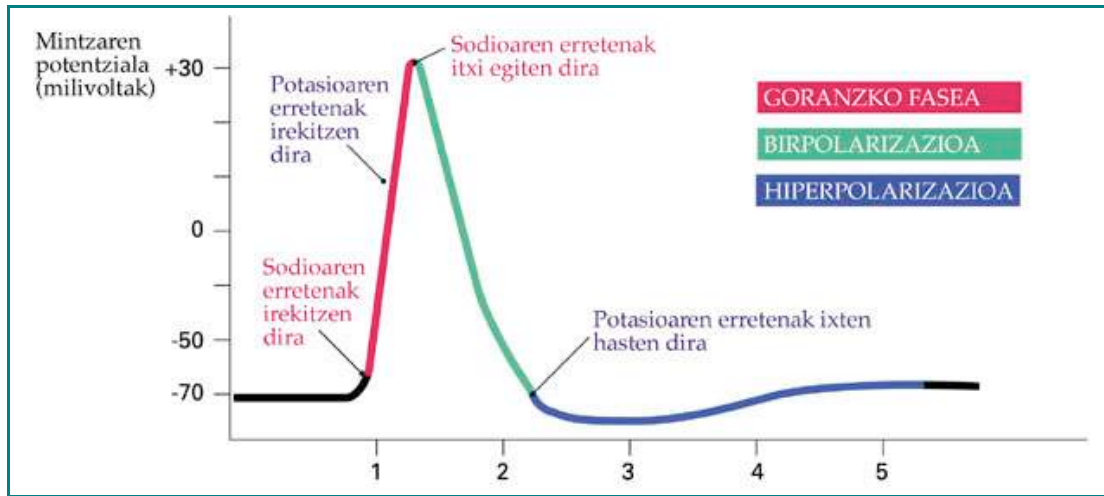
- Tentsioaren mendeko erretenak: potentzial elektrikoaren aldaketaren ondorioz irekitzen dira.
- Neurotransmisoreen mendeko erretenak: substantzia kimiko batzuek irekiarazten dituzte erretenak.

2.- Ekintza-potentziala

Neurona- eta muskulu-zelulek gaitasun berezi bat dute; atsedeneko egoera, hau da, atsedeneko potentziala alda dezakete kinada baten aurrean, ekintza-potentziala sortuz. Ekintza-potentziala mintzaren potentzialaren bat-bateko inbertsioa da, milisegundo batzuk baino irauten

ez duena. Nerbio-sisteman zehar garraiatzen den informazioaren unitatea dela esan daiteke, eta *nerbio-bulkada* edo *nerbio-deskarga* ere deitzen zaio.

Ekintza-potentzialean gertatzen diren potentzial-aldaketak grafikoki azaldu daitezke:



Goranzko fasean, mintzaren despolarizazioa (kargen banaketa desberdina berdinuz doa) eta kargen inbertsioa gertatzen dira. Beheranzko fasean, mintzaren birpolarizazioa (atsedeneko potentziala berreskuratu arte) eta hiperpolarizazioa ikus daitezke.

Ekintza-potentzialaren oinarri ionikoak

Nola gertatzen da ekintza-potentziala, eta nola garraiatzen da axoian zehar? Bi galderen erantzuna, funtsean, bera da: tentsioaren eraginez aktibatzen diren erreten ionikoen ekintza dela medio, hau da, mintzaren tentsio-aldaketen ondorioz irekitzen edo ixten diren erretenen bitartez.

a) Goranzko fasea. Kinadak (kanpo-kinada, integrazio sinaptikoa, kinada mekanikoa, elektrodoen bitarteko kinada), mintzaren Na^+ -arekiko iragazkortasuna aldatzen du, eta, kanpoan Na^+ -aren kontzentrazioa handiagoa denez, barrurantz sartzen da; barruko aldea apur bat positiboago bihurtzen da horrela, hau da, despolarizazio txiki bat gertatzen da, tentsio-aldaketa bat.

Tentsioak aktibaturiko Na^+ erretenak ireki egiten dira tentsio-aldaketen eraginez, eta Na^+ ioiak bizkor sartzen dira barrura. Ondorioz, mintzaren potentziala erabat aldatzen da, -70 mV-etik $+30$ mV-era.

Sodio-sarrerak eragindako tentsio-aldaketa bizkor horrek tentsioaren eraginez aktibaturiko K^+ erretenak irekitzen ditu. Une horretan, mintzaren barrualdean dauden K^+ ioiak kanporantz bidaltzen dira erreten horien bitartez –hasieran, barruko K^+ kontzentrazio handiagoagatik, eta, gero, ekintza-potentziala bere muturraren inguruan dagoenean, barruko karga positiboagatik–. Milisegundo bat geroago, gutxi gorabehera, Na^+ erretenak itxi egiten dira eta inaktibaturik geratzen dira. Ekintza-potentzialaren goranzko fasearen bukaera eta beheranzko fasearen hasiera adierazten ditu horrek.

b) Beheranzko fasea. K^+ ioien etengabeko irteerak mintza birpolarizatzen du. Mintza birpolarizatzen denean, K^+ erretenak pixkanaka-pixkanaka itxiz doaz. Pixkanaka ixten

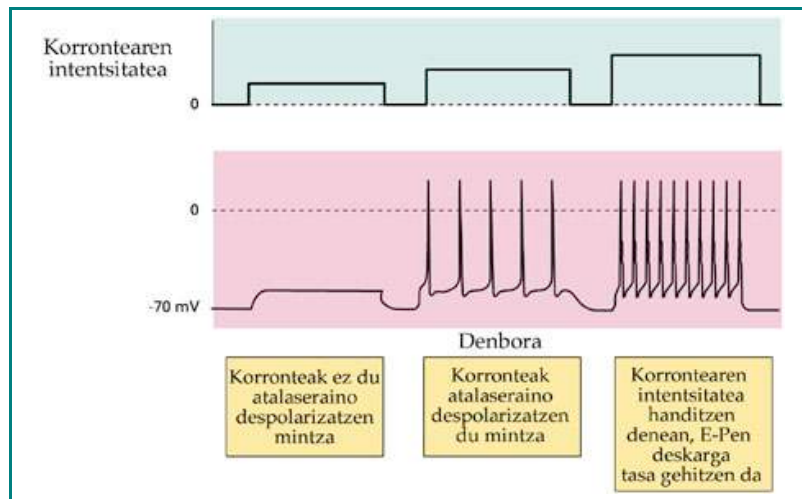
direnez, K^+ ioiek irteten jarraitzen dute; gehiegi kanporatzen dira, eta, ondorioz, kanpoaldean karga positibo asko sortzen dituzte; hau da, mintza hiperpolarizatua geratzen da une labur batez.

Laster berreskuratzen da atsedeneko ioi-kontzentrazioa. Batetik, garraio aktiboaren bitartez (Na^+/K^+ ponpa). Bestetik, esan behar da ekintza-potenzialean gertatzen diren aldaketa ionikoak oso bizkor gertatzen direla, baina mintzean zeharreko ioi-fluxua ez dela oso handia izaten; beraz, aldameneko ioien mugimenduak berehala lehengoratzen ditu atsedeneko ioien kontzentrazioak. Bitartean, Na^+ erretanak aktibatzeke prest geratzen dira berriz; prest daude beste kinada baten aurrean erantzuteko.

Hiperpolarizatua dagoen bitartean despolarizazio bat lortzea zailagoa denez, egoera horretan mintza inhibitua dagoela esaten da.

Kitzikadura-atalasea

Ekintza-potenzial bat sortzeko lortu behar den despolarizazio-maila kritikoa da. Hau da, tentsioak eragindako Na^+ erretanak irekitzeko eman behar den gutxieneko despolarizazioa da.



Despolarizazioa atalasea irits dadin, kinadaren intentsitateak behar adinakoak izan behar du. Hasierako ekintza despolarizatzailea izan daiteke kanpo-kinada, integrazio sinaptikoa, kinada mekanikoa edo elektrodoen bitarteko kinada.

«Dena edo ezer ez» erantzuna

Behin kitzikapen-atalasea gaindituz gero (tentsioaren mendeko Na^+ erreten guztiak irekiko dira), intentsitatearen hurrengo handitzeak ez du aldatuko ekintza-potenzialaren magnitudea.

Ekintza-potenzialaren magnitudea independentea da kinadaren intentsitatearekiko.

Kinadaren intentsitatea areagotzen badugu, ekintza-potenzialak sortzeko erritmoa areagotu egiten da. Axoi batek kinada arina dela adieraz dezake denbora bateko ekintza-potenzialaren maiztasuna baxua bada, eta kinada indartsuagoa dela adieraz dezake maiztasuna handiagoa bada.

Aldi errefraktarioak

Ekintza-potentziala egiten den bitartean, neuronak ez du kinadaren aurrean erantzuteko gaitasun bera.

Ekintza-potentziala hasi ondoren, denboraldi txiki batean (1-2 milisegundo) neuronak ezin dio beste estimulu bati erantzun; **aldi errefraktario absolutu** deritzo horri. Neurona oso despolarizatua dagoenean, Na^+ erretenak inaktibatu egiten dira, eta ezin da beste ekintza-potentzial bat sortu, mintzaren potentziala erretenak aktibatzeke bezain negatiboa izan arte.

Jarraian, **aldi errefraktario erlatiboa** dator; aldi horretan beste erantzun bat lor daiteke, baina, horretarako, kitzikapen-mailak normala baino handiagoa izan behar du. Aldi horretan, K^+ ioiak kanporatzen dira, K^+ erretenak zabalik daudelako; horregatik, kinadak indartsuagoa izan beharko du, ekintza-potentziala lortu nahi izanez gero.

Ekintza-potentzialen maiztasuna edo neuronaren deskarga-erritmoa mugatzen ditu aldi errefraktarioak. Neurona bati kitzikapen-maila altua ematen badiogu, lehenbizi desarra bat edo ekintza-potentzial bat sortuko da, eta, aldi errefraktarioa bukatu bezain laster beste bat, harik eta gehiengo batera heldu arte, gutxi gorabehera 1.000 desarra/segundo.

Ekintza-potentzialaren farmakologia

Neuronak modu egokian funtziona dezan (hau da, ekintzako potentzialak modu egokian sor ditzan), sodio eta potasio ioiek erritmo egokian mugitu behar dute mintzean zehar. Zenbait gai kimiko gai dira, erritmo-mugimendu hori aldatuz, neuronaren jarduera aldatzeko. Adibidez: nobokainak eta antzeko anestesiko lokalek (kokainak ere bai) Na^+ erretenak blokeatzen dituzte, eta, ondorioz, Na^+ -aren sarrera galarazten dute. Hala, ez da ekintza-potentzialik sortuko farmakoa emandako tokian, eta, minaren mezuak bidaltzen dituzten neuronetara iristen bada farmako hori, mezu horiek garunera heltzea galaraziko da.

Eterrak eta antzeko anestesikoek K^+ erretenak irekitzen dituzte, normalean baino gehiago; era horretan, kinadak Na^+ erretenak irekitzen dituenean, K^+ ioiak ere bizkor irteten dira, eta ekintza-potentzial gehienak galarazten dituzte.

TTX (Tetradotoxina): Na^+ erretenak blokeatzen ditu.

Eskorpioiaren pozoiak: Na^+ erretenak irekita eta K^+ -arenak itxita mantentzen ditu; ondorioz, mintza despolarizatuta mantentzen da luzaro, eta, hala, ezingo du mezurik garraiatu.

Ekintza-potentzialaren hedapena

Seinale elektriko horien gune urrunetarako hedapena ere argitzen dute tentsioaren mendeko ekintza-potentzialaren mekanismoek. Ekintza-potentzial batek sortzen duen korrontea pasiboki eta bizkor garraiatzen da axoietan zehar, baina potentzial-aldaketaren magnitudea gutxituz joaten da distantziarekin. Korrontea axoiaren mintzean zehar galduz doalako gertatzen da gutxitze hori. Beraz, seinale elektrikoa galduz doa hedapen pasiboaren bitartez, eta potentziala hasierako balioetara itzultzen da milimetro gutxira. Hala, garraio pasiboa ez da garraio mota eraginkorra izango axoietan, horiek oso motzak ez badira behintzat. Baina, tentsioaren mendeko

erretenei esker, ekintza-potentziala axoi luzeetako gune urrunetara heda daiteke potentzial-aldaketaren magnitudea gutxitu gabe.

Kono axonikoan ekintza-potentzial bat gertatzen denean, axoiaren mintzean zehar garraiatzen da pasiboki hurrengo tentsio-mendeko Na^+ erretenetarantz, eta, hala, ireki egiten dira erreten horiek. Ondorioz, Na^+ ioiak neuronan sartuko dira, eta beste ekintza-potentzial bat sortuko da mintzaren puntu horretan. Seinale hori pasiboki hedatzen da berriz hurrengo Na^+ erretenetaraino, non beste ekintza-potentzial bat sortuko baita. Fenomeno hori behin eta berriro errepikatzen da, bukaerako botoietaraino. Hala ere, axoiaren mintzeko Na^+ erretenak bata bestetik hain gertu daudenez, kitzikapen-uhin bakar bat balitz bezala hartzen da hedapen axonikoa.

Sortutako kitzikapen-uhina bi noranzkoetan heda daiteke; hau da, gorputz zelularrerantz eta dendritetarantz. Baina, gorputz zelularrean eta dendritetan tentsioaren mendeko erretenik ez dagoenez, garraioa pasiboa izango da, eta, beraz, gutxituz joango da. Bestalde, uhinak ezin du berriro atzerantz egin, mintz zati hori aldi errefraktarioan egongo delako (Na^+ erretenak inaktibatutik).

Ekintza-potentzialaren garraioaren abiadura axoiaren diametroarekin handitu egiten da, zeharreko erresistentzia handitzen delako (mintzean zeharreko ioi-korrontearen ihesa gutxitu egiten da diametroa handitu ahala). Baina axoi oso lodiek espazio asko behar dute, eta ornodunetan beste irtenbide bat garatu da, garraio-abiadura egokia izan dadin: axoiak mielina izeneko isolatzaile batez inguratzea. Mielinizatutako axoietan, ioiek Ranvier-en noduluetan bakarrik zeharka dezakete mintza. Horrez gainera, tentsioaren mendeko erretenak nodulu horietan daude bildurik. Ekintza-potentziala pasiboki garraiatzen da, mielinaren azpiko zatitik lehenengo Ranvierren nodulura heldu arte. Nahiz eta seinalea gutxituz joan, nahikoa da tentsioaren mendeko Na^+ erretenak irekitzeko, eta, hala, beste ekintza-potentzial bat sortzeko. Ekintza-potentzial hori pasiboki garraiatuko da hurrengo noduluraino, non beste ekintza-potentzial bat sortuko baita, eta hortik hurrengora, eta hurrengora.

Mielinizazioak ekintza-potentzialaren garraio-abiadura handitzen du. Mielinaren azpiko zatitik ekintza-potentziala pasiboki eta, beraz, oso bizkor garraiatzen da. Hala, esan daiteke seinaleak «salto» egiten duela nodulu batetik bestera.

2. gaia. *Sinapsi* kontzeptua eta motak. Sinapsiaren fisiologia. Integrazio psinaptikoa. Erraztasun eta inhibizio presinaptikoa.

1.- Sinapsia

Ikusi dugun bezala, nerbio-sisteman, neuronak jasotako kinadak seinale elektriko bihur daitezke, hau da, ekintza-potentzial. EPA nerbio-sistemako informazio-unitatea izango da, eta axoiaren mintzean zehar hedatuko da magnitudea aldatu gabe. Informazio hori nerbio-sistemako beste atalek integra eta azter dezaten, ekintza-potentzialak beste neuronetara transmititu beharko dira. Giza entzefaloak 100.000 milioi neurona dauzka gutxi gorabehera, eta, haien artean komunika daitezzen, mekanismo eraginkorren bat behar da.

Komunikazio hori sinapsiaren mekanismoarekin lortzen da. *Sinapsi* hitza 1897an erabili zuen Sherrington-ek neuronen arteko kontaktu-toki espezializatuak adierazteko. Lotura espezializatu bat da, non axoiaren bukaera batek beste neurona edo beste zelula mota batekin kontaktua (kontaktu funtzionala) egiten baitu. Informazio-fluxuaren noranzko normala bukaera axonikotik itu-neuronarako izaten da; beraz, axoi-bukaera presinaptikoa dela esaten da, eta itu-neurona, berriz, postsinaptikoa.

Sinapsi mota asko egon arren, bi mota orokorretan sailka daitezke: sinapsi elektrikoak eta sinapsi kimikoak. Sinapsi elektrikoetan, korrante elektrikoak zuzenean eta pasiboki garraiatzen da neurona batetik bestera, bi neuronak konektatzen dituzten mintzetako erreten espezializatuak esker. Sinapsi kimikoetan, neuronen arteko komunikazioa gai kimiko espezializatuak (neurotransmisoreak) esker gertatzen da. Garuneko sinapsien gehiengoa kimikoa da. Azken hamarkadetan, transmisio sinaptiko kimikoaren jakintzak aurrerapen handia egin du. Nola gertatzen den ezagutuz gero, drogen eta psikofarmakoen ekintzak ulertuko ditugu, baita nahaste mentalen arazoak eta ikaskuntzaren eta oroimenaren oinarri neuralak ere; eta, oro har, nerbio-sistemako eragiketa guztiak ulertuko ditugu.

1.1. Sinapsi elektrikoa

Ugaztunen nerbio-sisteman, sinapsi gehienak kimikoak dira, baina badira sinapsi elektriko bakar batzuk ere. Toki berezietan gertatzen dira, hau da, komunikatzen diren bi neuronaren artean oso tarte txikia dagoen tokietan (3 nm). Tarte horretan, proteina bereziak azaltzen dira, konexoi izenekoak. Konexoiek erreten batzuk osatzen dituzte, zeinek ioiei zelula baten zitoplasmatik beste zelula baten zitoplasmara zuzenean pasatzen utziko baitiete. Transmisio elektriko oso bizkorra da, ia aldiuneko (bat-batekoa) baita erretenetan zeharreko korrontearen fluxu pasiboa. Bestetik, transmisioa noranzko bikoia izan daiteke (hau da, korrontea edozein noranzkotan joan daiteke), ekintza-potentziala zein neuronetatik datorren. Aldameneko neuronen jardueraren sinkronizazio handia behar den tokietan azaltzen da sinapsi elektrikoak, ugaztun helduen NSZn. Adibidez, hormonak jariatzen dituzten hipotalamoko neurona batzuetan.

1.2. Sinapsi kimikoa

Bulkada elektriko moduan axoitik doan informazioa, bukaera axonikora heltzean, seinale kimiko bihurtzen da, eta horrek, tarte sinaptikoa zeharkatuz, neurona postsinaptikoari eragingo dio. Mintz postsinaptikoan, hasierako seinale elektriko seinale elektriko bihurtzen da berriro ere. Seinale kimikoa neurotransmisoreak dira, eta bukaera presinaptikoan dauden besikuletan metatu eta bertatik askatzen dira. Elektriko-kimiko-elektriko eraldaketa horrek garuneko gaitasun informatizatu asko egiten ditu posible.

Ezaugarri orokorrak

Sinapsi kimikoetan, 20-50 nm-ko zabalerako tarte (arraildura) sinaptiko batek bereizten ditu mintz presinaptikoa eta postsinaptikoa. Sinapsiaren alde presinaptikoa axoiaren bukaera izaten da, eta *besikula sinaptiko* izeneko mintzez inguraturiko esfera txikiz beterik egoten da. Besikula horiek neurotransmisorez (neurona postsinaptikoarekin komunikatzeko seinale edo gai kimikoz) beterik egoten dira. Bukaera axoniko askok tamaina handiagoko besikulak ere edukitzen dituzte; horiek jariapen aleak dira, eta proteinaz beterik egoten dira. Arraildura sinaptikoaren alde bakoitzeko mintzean, proteina bereziak egoten dira. Alde presinaptikoan, *gune aktibo* izeneko azala osatzen dute; hor askatzen dira neurotransmisoreak. Mintz postsinaptikoan azaltzen diren proteinek, batez ere, neurotransmisoreentzako hartzaileak osatzen dituzte, eta zelulen arteko seinale kimikoa zelula barruko erantzun bihurtzen dute neurona postsinaptikoan. Ikusiko dugun bezala, neurotransmisoreak aktibatzen duen hartzaile proteiko motaren arabera, erantzun postsinaptikoak izaera bat edo beste bat izango du.

Sinapsi kimiko motak

Nerbio-sistema zentrolean mintz postsinaptikoa neuronaren zein ataletakoa den, hainbat sinapsi mota bereiz daitezke:

- Sinapsi axodendritikoak: mintz postsinaptikoa dendritena denean, edo, beste modu batean esanda, egitura postsinaptikoa dendrita bat denean.
- Sinapsi axosomatikoak: mintz postsinaptikoa gorputz neuronalean dagoenean.
- Sinapsi axoaxonikoak: mintz postsinaptikoa beste axoi batena denean.

Neurona espezializatu batzuetan, sinapsiak bi dendriten artean gertatzen dira; hala, sinapsi dendrodendritikoak eratzen dira.

Nerbio-sistema zentraletik kanpo ere aurkitzen dira sinapsiak. Nerbio-sistema autonomoko axoiek, adibidez, guruinak, muskulu leuna eta bihotza inerbatzen dituzte. Sinapsi kimikoak bizkarrezur-muineko axoi motorren eta muskulu eskeletikoaren artean ere gertatzen dira. Azken horiei *lotura neuromuskular* ere baderitze, eta antzekotasun handia dute NSZko sinapsi kimikoekin. Lotura neuromuskularretara NSZko sinapsiara baino errazago iritsi daitekeenez, gaur egun transmisio sinaptikoari buruz dakigun parte handi bat lehen aldiz maila horretan finkatutakoan oinarritzen da.

Aipaturiko sinapsiak zuzenak edo bideratuak direla esan daiteke; horrek esan nahi du neurotransmisoreak egitura presinaptikotik zuzenean doazela egitura postsinaptikora. Baina, zenbait kasutan, neurotransmisoreak toki urrunetara hel daitezke barreiadura dela medio, eta

barreiadura-erradio barruan kokatzen den edozein hartzailerekin elkarreragin dezakete; sinapsi ez-zuzenduak direla esaten da kasu horretan.

Nagusiki, sinapsiak noranzko bakar batean gertatzen dira, egitura presinaptikotik egitura postsinaptikorantz. Hala ere, geroz eta ageriagoa da neurona postsinaptikoak ere «erantzun» diezaiokeela neurona presinaptikoari, oxido nitrikoaz eta antzeko gai kimikoez baliatuz. Horren bidez, sinapsiaren funtzionamendu egoki bat erabaki daiteke.

Transmisio-sinapsi kimikoen oinarriak

Transmisio sinaptikoa gerta dadin, zenbait urrats egin behar dira:

- A) Neurotransmisoreak sintetizatzea eta metatzea.
- B) Neurotransmisoreak askatzea.
- C) Neurotransmisore-hartzaile lotura eta erantzun elektrikoa edo kimikoa, neurona postsinaptikoan.
- D) Neurotransmisoreak arraildura sinaptikotik kanporatzea.

A) Neurotransmisoreak sintetizatzea eta metatzea

Neurotransmisoreak hiru talde kimikotan sailka daitezke: 1) aminoazidoak, 2) aminak eta 3) peptidoak. Aminoazido eta amina taldeetako neurotransmisoreak nitrogeno atomo bat duten molekula organiko txikiak dira, eta besikula sinaptikoetan metatzen dira. Izaera peptidikoa duten neurotransmisoreak, berriz, tamaina handiko molekulak dira, eta jariapen aleetan metatzen dira. Lehen esan dugun bezala, besikula sinaptikoak eta jariapen aleak bukaera axoniko berean egoten dira askotan.

Garuneko neurona mota bakoitzak neurotransmisore batzuk askatzen ditu. Neurotransmisoreak bide espezifikoetan sintetizatzen dira, eta, horretarako, entzima espezifikoak daude neuronetan. Aminoazido eta amina taldeko neurotransmisoreak sintetizatzeke, axoiaren bukaeraraino garraiatzen dira entzimak, eta han bizkor zuzentzen dute neurotransmisorearen sintesia. Bukaera axonikoan sintesia gertatu ondoren, neurotransmisoreak besikuletan barneratzen dira proteina garraiatzaile batzuen bitartez.

Neurotransmisore peptidikoak, berriz, soman sintetizatzen dira, erretikulu endoplasmatico zimurrean, eta Golgi aparatuan egoera aktibora eraldatzen dira. Neurotransmisore peptidikoak beteriko jariapen aleak Golgi aparatutik askatzen dira, eta, garraio axonikoari esker, bukaera axonikoraino eramaten dira.

B) Neurotransmisoreak askatzea

Ekintza-potentziala bukaera axonikora iristeak eragiten du neurotransmisoreak askatzea. Bukaerako mintza despolarizatzen denean, tentsioaren mendeko Ca^{++} erretinak irekitzen dira. Erreten horiek lehen aipaturiko Na^+ erretinen antzekoak dira, baina, Na^+ -arekiko iragazkorrek izan ordez, Ca^{++} -arekiko dira iragazkorrak. Mintzaren barruko Ca^{++} kontzentrazioa oso baxua denez, Ca^{++} ioiak barrurantz mugituko dira erretinak irekitzean. Ondorioz, barruko Ca^{++} kontzentrazioa handitu egingo da, eta hori neurotransmisoreak besikuletatik askatzeko seinalea

izango da. Despolarizazioak irauten duen bitartean, Ca^{++} erretenak irekita mantentzen dira bukaera axonikoan, eta, beraz, neurotransmisoreak askatu egingo dira denbora horretan.

Besikulek exozitosi-prozesuaren bidez askatzen dute beren edukia. Besikula sinaptikoaren mintzak mintz presinaptikoarekin bat egiten du gune aktiboan, eta besikularen edukia arraildura sinaptikoan husten da.

C) Neurotransmisore-hartzaile lotura

Arraildura sinaptikoan askaturiko neurotransmisoreek neurona postsinaptikoan eragiten dute, mintz postsinaptikoan dauden proteina hartzaile ugariei lotuta. Horren ondorioz, erantzun elektriko edo kimiko bat sortuko da neurona postsinaptikoan. Giltza bere sarrailan sartzea bezalakoa da neurotransmisorearen eta hartzailearen arteko lotura; horrek aldaketak eragiten ditu proteinaren konformazioan, eta, neurona postsinaptikoko hartzaile motaren arabera, erantzun bat edo bestea sorraraziko du. Ehun hartzaile mota baino gehiago egon arren, bi taldetan sailkatu daitezke: erreten ionikoei loturiko hartzaileak eta G proteinari loturiko hartzaileak.

C.1) Erreten ionikoei loturiko hartzaileak

Neurotransmisoreen arabeko erreten ionikoak mintza zeharkatzen duten proteinak dira, eta poro bat osatzen duten bost azpiunitate peptidikok osatzen dituzte. Neurotransmisorerik egon ezean, poroa itxita dago. Neurotransmisoreak, erretenaren zelulaz kanpoko atalaren toki espezifikoetara lotzen denean, konformazio-aldaketa eragiten du azpiunitateetan, eta milisegundo gutxi batzuk aski dira poroa irekitzeko. Hala, ioiek mintza zeharkatzeko aukera izango dute.

Poroa zeharkatzen duen ioia zein motatakoa den, hainbat ondorio funtzional gertatuko dira:

Neurotransmisoreen arabeko erretenetan ez da gertatzen tentsioaren mendeko erretenetan gertatzen den bezainbesteko hautakortasun ionikoa. Adibidez, lotura neuromuskularrean, azetilkolinaren mendeko erretenak iragazkorrak dira Na^+ eta K^+ ioiekiko. Hala ere, arau moduan, irekitako erretenak Na^+ -arekiko iragazkorrak direnean, atsedentpotentzialetik abiatuta zelula postsinaptikoa despolarizatzea izango da efektu garbia. Horrek mintzaren potentziala ekintza-potentziala sortzeko behar den atariraino eramateko joera duenez, sorturiko efektua kitzikatzaila dela esaten da. Neurotransmisorearen askatze presinaptikoak mintz postsinaptikoan sorrarazitako despolarizazio iragankorrari potentzial postsinaptiko kitzikatzaila (PPSK) deritza. Azetilkolinak eta glutamatoak eragindako erreten ioniko sinaptikoen aktibazioak PPSK-k sortzen ditu.

Neurotransmisoreen arabeko erretenak Cl^- ioiarekiko iragazkorrak direnean, berriz, atsedentpotentzialetik abiatuta zelula postsinaptikoa hiperpolarizatzea izango da efektu garbia. Horrek mintzaren potentziala ekintza-potentziala sortzeko behar den ataritik urruntzeko joera duenez, sorturiko efektua inhibitzailea dela esaten da. Neurotransmisorearen askatze presinaptikoak eragindako mintz postsinaptikoaren hiperpolarizazio iragankorrari *potenzial postsinaptiko inhibitzaile* (PPSI) deritza.

C.2) G proteinari loturiko hartzaileak

Aipaturiko transmisio sinaptiko bizkorra amina eta aminoazido taldeko neurotransmisoreak direla medio gertatzen da. Hala ere, hiru motatako neurotransmisoreek izan ditzakete eragin postsinaptiko geldoagoak, iraupen luzeagokoak eta askotarikoak, G proteinari loturiko hartzaileek eta neurotransmisoreek elkarri eragiten diotenean. Hartzaile horiek molekula proteiko bakarrekoak izaten dira, eta ez dute erreten ionikorik beren egituran.

Neurotransmisorearen efektu horretan, hiru fase bereizten dira:

1. Neurotransmisorea mintz postsinaptikoan dauden hartzaile proteikoei lotzen zaie.
2. Hartzaile proteikoei *G proteina* izeneko molekula proteiko txikiak aktibatzen dituzte, eta haiek libreki mugituko dira mintz postsinaptikoaren barruko azalean.
3. G proteina aktibatuek proteina «efektoreak» (AMPz) aktibatuko dituzte.

Proteina efektoreak erreten ionikoak edo entzimak izan daitezke; azken horiek zitosolera igaroko diren bigarren mezulariak sintetizatuko dituzte. Bigarren mezulariek, bestalde, zitosoleko beste entzimak aktiba ditzakete, eta, hala, erreten ionikoen funtzioa erregula edo metabolismo zelularra alda dezakete. G proteinari loturiko hartzaileek efektu metaboliko zabalak sor ditzaketenez, hartzaile metabotropiko izena eman zaie.

Autohartzaileak

Bukaera presinaptikoak askaturiko neurotransmisoreekiko sentikorrek diren hartzaile presinaptikoei *autohartzaile* deritze. Ereduzko autohartzaileak bigarren mezulariaren ekoizpena estimulatu duten G proteinei loturiko hartzaileak dira. Hartzaile horiek aktibatzearen ondorioak beti berdinak ez izan arren, neurotransmisorearen askatzea inhibitzea da efektu komun bat, eta, kasu batzuetan, baita neurotransmisorearen sintesia inhibitzea ere. Dirudenez, hartzaile horiek segurtasun-balbula baten antzera funtzionatu dute.

D) Neurotransmisoreak arraildura sinaptikotik kanporatzea

Neurotransmisoreak, askatu eta hartzaile postsinaptikoekin errakzionatu ondoren, arraildura sinaptikotik kanpora irten behar du, transmisio sinaptikoa berriz gertatu ahal izateko; hau da, zelula postsinaptikoak neurotransmisorea askatzen, finkatzen eta seinalea sortzeko beste ziklo batean parte har dezan. Neurotransmisoreak kanporatzeko, mekanismo bat baino gehiago dago:

1. *Barreiadura sinplea*: arraildura sinaptikotik urrunduz doaz neurotransmisoreak.
2. *Birkaptazioa*. Mekanismo honen bidez, neurotransmisorea berriro bukaera axonikoan sartzen da (zenbait kasutan, gliako zeluletan ere bai). Birkaptazioa mintz presinaptikoan dauden proteina garraiatzaileei esker gertatzen da. Neurotransmisoreak, bukaerako zitosolaren barruan daudenean, entzimatikoki suntsi daitezke, edo berriro besikula presinaptikoetan sartu. Neurotransmisoreen garraiatzaileak sinapsia inguratzen duten gliako zeluletan ere agertzen dira, eta neurotransmisorea arraildura sinaptikotik ateratzen laguntzen dute. Hori da monoaminek gehien erabiltzen duten mekanismoa. Bukaera axonikoaren barruan suntsituak izateko dauden entzima espezifikokoak monoaminonoxidasak dira (MAO).

3. *Inaktibazio entzimatikoa, arraildura sinaptikoan.* Arraildura sinaptikoan dauden entzima espezifiko batzuek suntsitzen dute birkaptatu gabeko neurotransmisorea. Horrela ezabatzen da azeltikolina lotura neuromuskularrean. Horretarako entzima espezifikoa azeltikolinesterasa da (AKE).

2.- Integrazio sinaptikoa

Potentzial postsinaptikoen magnitudea sinapsian askatzen den neurotransmisore kantitatearen mende dago; hots, potentzial postsinaptikoak mailakakoak izango dira. Lotura neuromuskularrean kasuan, neurotransmisore ugari askatzen dira sinapsi bakar batean, eta, ondorioz, sorturiko PPSKren magnitudea ere handia izaten da (ekintza-potentziala sortzeko behar adinakoa). Baina NSZko sinapsi gehienetan neurotransmisore gutxiago askatzen dira, eta efektu postsinaptikoa ez da lotura neuromuskularrean gertatzen den bezain handia izaten. Hau da, ekintza-potentziala sortzeko behar den ataritik beherako potentzial postsinaptikoak gertatzen dira. Baina nerbio-sistema zentralako neurona gehienek milaka aferentzia sinaptiko jasotzen dituztenez, neurona postsinaptiko bakar batean mila sinapsitik gora gerta daitezke. Sinapsi horietan, neurotransmisoreen araberrako erreten ionikoak eta G proteinari loturiko hainbat hartzaile-konbinazio aktibatuko dira. Neurona postsinaptikoak seinale elektriko eta kimiko konplexu horiek guztiak integratzen ditu, eta eferentzia mota bakar bati bide ematen dio: ekintza-potentzialari. Aferentzia sinaptiko asko eferentzia neuronal batean transformatzeak kalkulu neural bat eskatzen du. Bizi garen segundo bakoitzean, milaka kalkulu neural egiten ditu garunak.

Aferentzia horietako guztietako sinapsietan gertatzen diren PPSK eta PPSIak bat-batean eta pasiboki (magnitudea gutxituz) garraiatzen dira mintz postsinaptikoan zehar, kono axonikoraino. Kono axonikora heltzen diren despolarizazioen eta hiperpolarizazioen batuketak kitzikadura-atarira heltzeko behar adinako despolarizazioa eragiten badu, ekintza-potentzial bat sortuko da.

Potentzial postsinaptikoen batuketa bi motatakoa izan daiteke: espaziala eta denborazkoa.

- Batuketa espaziala: mintz postsinaptikoaren hainbat tokitan batera gertatzen diren potentzialen batuketa da.
- Denborazko batuketa: sinapsi berean segida bizkor batean, 5-15 ms-ko tartean gertatzen diren potentzialen batuketa da; potentzial postsinaptikoa erabat amaitu aurretik toki berean beste bat gertatzen denean, aurrekoari batuko zaio bigarrena.

Sinapsi batek mintz postsinaptikoan duen kokapena faktore garrantzitsua da ekintza-potentziala sortzeko nolako gaitasuna izango duen mugatzeko. Potentzial postsinaptikoak –kitzikatzaileak eta inhibitzaileak– gutxitzen doaz garraioak dirauen bitartean. Horregatik, neuronaren deskargan eragin handiagoa izango dute kono axonikotik gertu dauden sinapsiek, urrun daudenek baino.

3.- Sinapsi axoaxonikoak. Errazte eta inhibizio presinaptikoak

Sinapsi axoaxonikoen bitartez, axoiaren adar bakar baten jardura kontrola daiteke, eta, ondorioz, adar horrek beste neurona batekin egingo duen sinapsiaren eraginkortasuna aldatu. Neurona presinaptikoaren bukaera axonikoetan, Ca^{++} -aren sarrera kontrolatzea izango da sinapsi axoaxonikoen ekintza garrantzitsu bat, eta, ekintza horren ondorioz, neurotransmisoreen askatzea gehitzea edo gutxitzea.

Errazte eta inibizio presinaptikoaren mekanismoak ornogabeen neuronetan eta ornodunen neurona mekanorrezeptoreetan aztertu dira, batez ere. Azterketa horiek jakinarazi digute mekanismoa ez dela bakarra. Hainbat aukera azalduko ditugu:

Errazte presinaptikoa

Sinapsi axoaxonikoaren ondorioz, Ca^{++} gehiago sartzen da neurona presinaptikoan, exozitosi-prozesuak gehiago iraungo du, eta neurotransmisore gehiago askatuko dira hirugarren neurona batera.

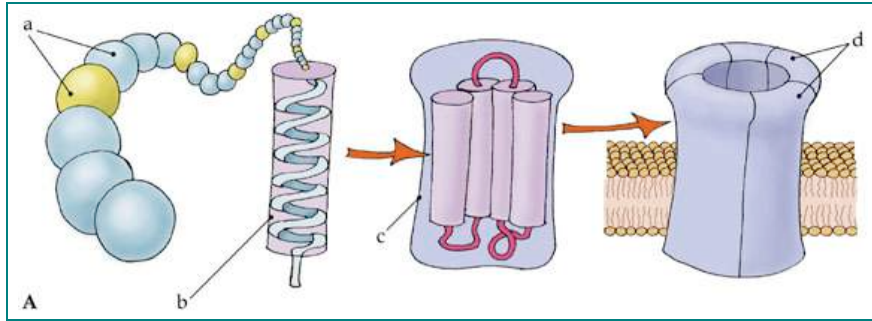
Moluskuen neurona batzuetan, serotonina askatzen da sinapsi axoaxonikoan, eta, ondoren, elkarri eragiten diote hartzaile presinaptikoek eta serotonina horrek. Ondorioz, sintetizatutako bigarren mezulariaren bitartez (AMPz), K^+ erretenak ixten dira, eta neurona horretan ekintza-potentzialak sorturiko despolarizazioaren iraupena luzatzen da; azken batean, Ca^{++} -aren sarrera areagotzen da. Mekanismo hori sentsibilizazioaren erantzule izan daiteke; sentsibilizazioan gehiegizko erantzuna gertatzen da kinada baten aurrean.

Inhibizio presinaptikoa

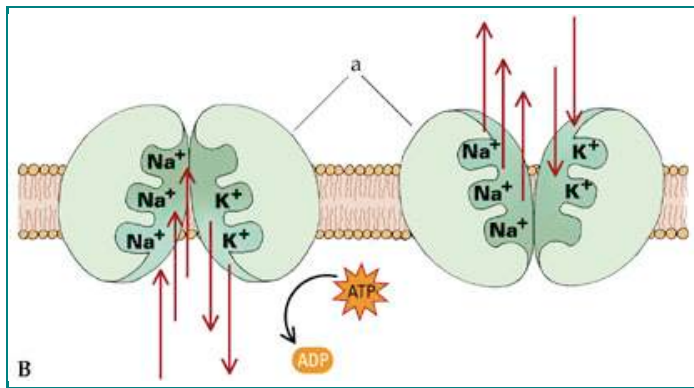
Sinapsi axoaxonikoaren ondorioz, neurona presinaptikoan Ca^{++} gutxiago sartzen da, eta, hala, neurotransmisore gutxiago askatuko dira hirugarren neurona batera. Ca^{++} -aren sarrera gutxitzea hartzaile metabotropiko baten eraginez ere gerta daiteke; izan ere, hartzaile horrek Ca^{++} erretenak ixtea eta K^+ erretenak irekitzea eragingo du. K^+ kanporatzea erraztuz, laburtu egingo da birpolarizazioaren iraupena, eta, ondorioz, Ca^{++} -aren sarrerak ere gutxiago iraungo du.

Galdetegia

1. Zein dira atsedeneko potentziala sortzeko eta mantentzeko mintz-proteinen bi funtzioak? Zer dira irudiko egiturak (ikus irudiak)? Zein funtzio betetzen dute? Zer adierazten du gezi bakoitzak?

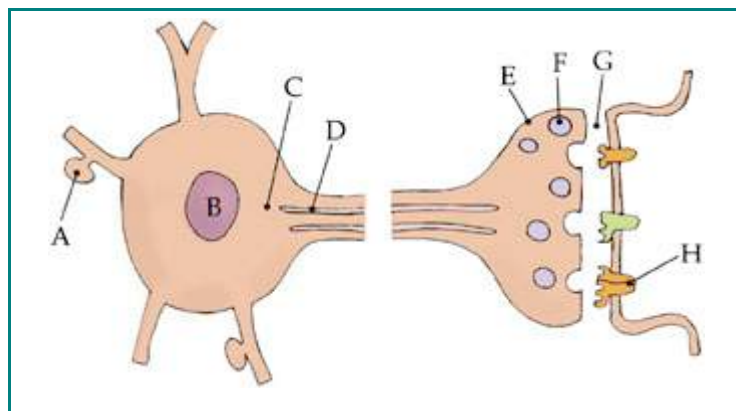


A) a: b:
c: d:



B) a:

2. Ikus irudia:



Azaldu itzazu geziek seinalatzen dituzten neuronaren osagaiak:

a) A: arantza dendritikoa; B: mitokondrioa; C: kono axonikoa; D: mielina-zorria; E: bukaera presinaptikoa; F: besikula sinaptikoa; G: tarte sinaptikoa; H: sinapsi elektrikoa.

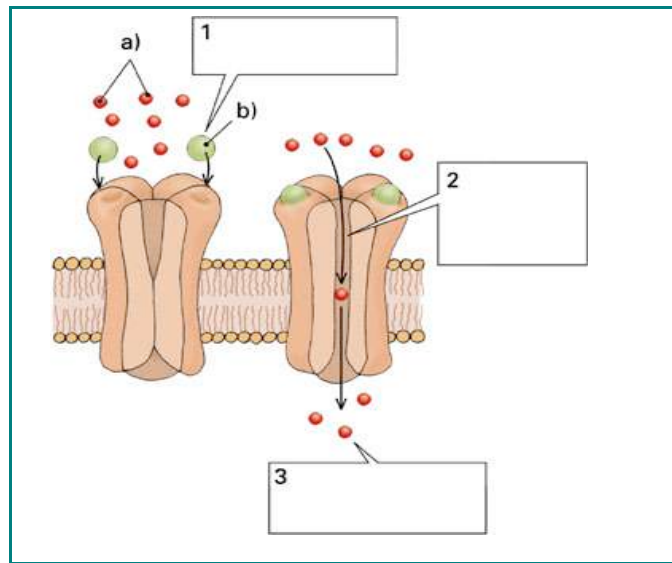
b) A: arantza dendritikoa; B: neuronaren nukleoa; C: kono axonikoa; D: mikrotubulua; E: bukaera presinaptikoa; F: besikula sinaptikoa; G: tarte sinaptikoa; H: hartzaile postsinaptikoa.

c) A: bukaerako dendrita; B: erribosomak; C: kono axonikoa; D: mikrotubulua; E: arantza dendritikoa; F: besikula sinaptikoa; G: tarte sinaptikoa; H: hartzaile postsinaptikoa.

d) A: arantza dendritikoa; B: neuronaren nukleoa; C: kono axonikoa; D: mielina-zorroa; E: bukaera presinaptikoa; F: erribosomak; G: tarte sinaptikoa; H: neurotransmisorea.

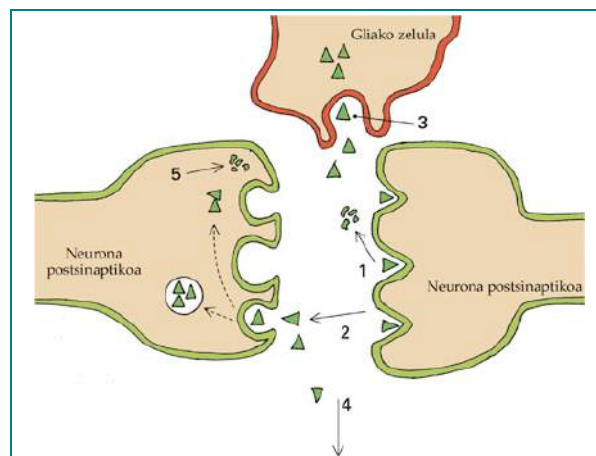
3. Irudian erreten ionikoei loturiko hartzailea adierazten da:

Azaldu ezazu geziek (a eta b) eta zenbakiak (1, 2 eta 3) seinalatzen dutena:



4. Sinapsiaren amaiera

Azaldu ezazu geziek adierazten dutena:



1:

2:

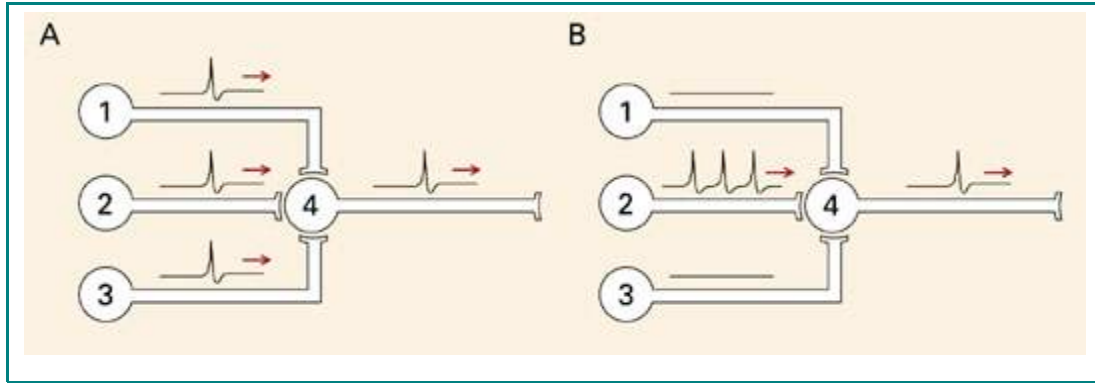
3:

4:

5:

5. Integrazio sinaptikoa.

Irudian, 4. neuronarekin sinapsia egiten duten beste hiru neurona azaltzen dira. A irudian, neurona guztiek (1, 2 eta 3) sortu dute nerbio-bulkada bat beren axoian. B irudian, 2. neuronak soilik sortu du nerbio-bulkada.



A irudian, hau ikusten da 4. neuronari dagokionez:

- Nerbio-bulkada indartzea.
- Batuketa espaziala.
- Deskarga neuronal baten blokeoa.
- Konexio sinaptiko inhibitzaileen adibide bat.

B irudian, hau ikusten da 4. neuronari dagokionez:

- Nerbio-bulkada gutxitzea.
- Deskarga neuronal baten blokeoa.
- Denborazko batuketa.
- Inibizio presinaptikoaren adibide bat.

Erantzunak

1. Funtzio bat, ioiekiko iragazkortasun selektiboa sortzea, eta, bestea, ioien garraio aktiboa bideratzea.
 - A) Erreten ionikoa (iragazkortasun selektiboaren erantzule): a) aminoazidoa, b) aminoazido-katea (alfa helizea), c) mintza zeharkatzen duen aminoazido-katea (erretenaren azpiunitate bat) d) erretenaren azpiunitateak.
 - B) Na^+/K^+ ponpa (ioien garraio aktiboaren erantzule): a) Na^+ ioiak kanporatu eta K^+ ioiak barneratu.
2. b)
3. a) Ioiak 1: Neurotransmisorearen lotura
b) Neurotransmisorea 2: Erretena ireki egiten da.
3: Ioiak barrura joaten dira mintza zeharkatuz.
4. 1: Suntsiketa entzimatikoa arraildura sinaptikoan
2: Birkaptazioa egitura presinaptikoan
3: Birkaptazioa gliako zeluletan
4: Barreiadura
5: Suntsiketa entzimatikoa egitura presinaptikoan.
5. A irudia: b) B irudia: c).

Bibliografía

1. gaia. Atsedeen-potentziala eta ekintza-potentziala

- Afifi, A.K., Bergman, R.A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006). «Neurohistología». *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2. argit., 3-38). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.
- Bear, M.F., Connors, B.W., Paradiso, M.A., & Lienas Massot, B. (2008). «Neuronas y glía». *Neurociencia: explorando el cerebro* (3. argit., 22-45). Bartzelona: Wolters Kluwer.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007a). «Células del Sistema Nervioso». *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. argit., 29-33). Bartzelona: Elsevier-Masson.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007b). «Introducción y visión general». *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. argit., 1-28). Bartzelona: Elsevier-Masson.
- Hutchins, J., Naftel, J., & Ard, M. (2003). «Biología celular de las neuronas y la glía». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 15-36). Madril: Elsevier Science.
- Kalat, J.W. (2004). «Las células del sistema nervioso central» (M.V. Rollón, Trans.). *Psicología biológica* (8. argit., 24-32). Madril: Thomson.
- López, C., & Nácher, J. (1998). «Las células del tejido nervioso: neuronas y células gliales». In J.M. Delgado, A. Ferrús, F. Mora & F. Rubia (argit.), *Manual de neurociencia* (59-93). Madril: Síntesis.
- Schwartz, J.H., & Westbrook, G.L. (2001). «Citología de las neuronas». In E.R. Kandel, J.H. Schwartz & T.M. Jessell (arg.), *Principios de neurociencia* (4. argit., 67-87). Madril: McGraw-Hill Interamericana.
- Snell, R. S. (2007). «Neurobiología de la neurona y la Neuroglía». *Neuroanatomía clínica* (6. argit., 33-72). Buenos Aires: Médica Panamericana.

2. gaia. Sinapsi kontzeptua eta motak. Sinapsiaren fisiologia. Integrazio sinaptikoa. Errazte eta inhibizio presinaptikoa.

- Ambrosio, E. (2001). «Transmisión sináptica». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 589-628). Madril: Sanz y Torres.
- Bear, M.F., Connors, B.W., Paradiso, M.A., & Lienas Massot, B. (2008). «Transmisión sináptica». *Neurociencia: explorando el cerebro* (3. argit., 92-120). Bartzelona: Wolters Kluwer.
- Ceña, V. (1998). «Comunicación interneural. Tipos de sinapsis». In J.M. Delgado, A. Ferrús, F. Mora & F. Rubia (arg.), *Manual de neurociencia* (183-199). Madril: Síntesis.
- Kalat, J. W. (2004). «Comunicación en las sinápsis» (M.V. Rollón, Trans.). *Psicología biológica* (8. argit., 43-59). Madril: Thomson.
- Pinel, J.P.J. (2007). «Conducción neuronal y transmission sináptica» (M.J. Ramos Platón, Trans.). *Biopsicología* (6. argit., 91-102). Madril: Pearson Educación.
- Purves, D. (2006). «Señalización neuronal». *Neurociencia* (3. argit., 33-179). Madril: Médica Panamerica.
- Rockhold, R. (2003). «Bases electroquímicas de la integración neuronal». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 37-56). Madril: Elsevier Science.

3. gaia. Neurotransmisoreak

- Abril Alonso, A. (2001). «Organización anatomofuncional del SNC I: médula espinal, tronco del encéfalo y cerebelo». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, M.R. De Blas, A.A. Caminero, C. Lecumberri, J.M. De Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 421-480). Madril: Sanz y Torres.
- Carlson, N.R. (2010). «Psicofarmacología» (M.J. Ramos Platón, Trans.). *Fundamentos de fisiología de la conducta* (8. argit., 107-142). Madril: Pearson-Prentice Hall.
- Kalat, J.W. (2004). «Comunicación en las sinápsis» (M.V. Rollón, Trans.). *Psicología biológica* (8. argit., 43-59). Madril: Thomson.
- Kandel, E.R., Schwartz, J.H., & Jessell, T.M. (2001). «Neurotransmisores». *Principios de neurociencia* (4. argit., 315-331). Madril: McGraw-Hill Interamericana.
- Pinel, J.P.J. (2007). «Conducción neuronal y transmission sináptica» (M.J. Ramos Platón, Trans.), *Biopsicología* (6. argit., 91-102). Madril: Pearson Educación.
- Purves, D. (2006). «Señalización neuronal». *Neurociencia* (3. argit., 33-179). Madril: Médica Panamerica.
- Rosenzweig, M.R., Breedlove, S.M., & Watson, N.V. (2005). «Bases químicas de la conducta: neurotransmisores y neurofarmacología». In M.R. Rosenzweig, S.M. Breedlove & N.V. Watson (arg.), *Psicología biológica: una introducción a la neurociencia conductual, cognitiva y clínica* (2. argit., 129-159). Bartzelona: Ariel.
- Snyder, S.H., & García de la Mora, J.M. (1992). *Drogas y cerebro*. Bartzelona: Prensa Científica.

3. UNITATEA. Nerbio-sistemaren anatomia

- **Gaitasunak / Irakasgaia ikastearen emaitzak**

Nerbio-sistemaren antolakuntza ulertzea, jokabidearen oinarri neuroanatomikoen ikasketari hasiera emateko.

- **Helburuak**

Unitate honen helburua da ikasleak nerbio-sistemaren anatomia ezagutzea, eta, horretarako, atal bakoitza, espazioaren hiru dimentsioetan duen kokapena, anatomia eta nerbio-nukleo eta -zentro nagusien funtzioa, zentzumen- eta mugimendu-bide nagusiak eta jokabide-proiekzioa bereiztea. Sistema linbikoa aztertuko dugu, eta garuneko bi hemisferioen eta horien korrelatu funtzionalaren arteko desberdintasun anatomiko, biokimiko eta funtzional nagusien analisisan sartuko dugu. Era berean, unitate honen helburua da lurrazalaren lobulu eta eremu nagusiak ulertzea eta goiko funtzioen azterketan sartzea; batez ere, garun-azalaren funtzio kognitiboaren erlazioa. Azkenik, nerbio-sistema periferikoaren azterketa anatomo-funtzionala landuko dugu. Unitate honek sei gai teoriko eta hiru jarduera praktiko ditu.

- **Gaiak**

1. Nerbio-sistemaren antolaketa orokorra. Banaketa nagusiak. Garuneko baskularizazioa. Meningeak. Sistema bentrularra. 51
2. Bizkarrezur-muina. Bide sentsitiboak eta motorrak. Garun-enborra. Zerebeloa. Jokabidearen inplikazioa. 53
3. Dientzefalua. Epitalamoa, talamoa eta hipotalamoa. Lotura funtzionalak eta portaera-kontsiderazioak. 61
4. Eskualde azpikortikala. Gongoil basalak. Gorputz kailukara, fornixa eta mintz zuriak. Sistema linbikoa. Jokabide-kontsiderazioak. 62
5. Garun-azala. Azterketa histologikoa. Lobulu zerebralak. Arlo funtzionalak. Albokotasuna eta nagusitasun hemisferikoa. Konexio inter eta intrahemisferikoak. Goi-mailako integrazioak. 65
6. Nerbio-sistema periferikoa: egitura eta atalak. 68

- **Galdetegia** 72

- **Bibliografia** 75

1. gaia. Nerbio-sistemaren antolaketa orokorra. Banaketa nagusiak. Garuneko baskularizazioa. Meningeak. Sistema bentrrikularra.

3. unitate honetan, aurreko gaietan ikasitako zelula nerbioen morfologia eta fisiologiatik nerbio-sistema (NS) ikastera pasatuko gara. Beraz, alderdi morfologiko eta fisiologikoen ikuspegietatik salto handia egingo dugu; alegia, zelulen eta molekulen eskala batetik, egitura anatomikoak ikastera pasatuko gara.

Ibilbide honetan jarraituko dugun irizpidea NSren atal nagusiak ezberdintzen ikastea izango da. Alde batetik, NS babesten duten sistema ezberdinak: garun-meningeak, bentrrikuluak, likido zefalorrakideoa. Baita ere, garun-baskularizazioa nola gertatzen den. Eta, nola ez, helburu izango da nerbio-sistema zentraleko gune anatomiko esanguratsuenak eta betetzen dituzten funtzio nagusiak ezagutzea. Amaitzeko, nerbio-sistema periferikoaren egitura eta funtzio nagusiak ikasiko ditugu.

Lehenik eta behin, esan beharra dago nerbio-sistemaren unitate funtzional nagusia nerbio-zelulak edo neuronak direla. Nahiz eta glia-zelulak 10 aldiz gehiago izan, dudarik gabe, esan genezake neuronak direla gure protagonistak. Nerbio-sistema milioi bat neuronaz osaturik dago, eta horiek elkarrekin konektaturik daude.

NS ezagutzeko, lehendabizi, NS zentrala (NSZ) eta NS periferikoa (NSP) ezberdindu behar ditugu. NSZ bizkar-muinaz eta entzefaloz osaturik dago. Egitura horiek bizkarrezurraren eta garezurraren barnean kokaturik daude. Aldiz, NSP hezurren kanpoaldean gelditzen den NSren atala litzateke; alegia, nerbioak eta gongoilak. NSP bitan zatika daiteke: NSP somatiko eta NSP autonomoa.

Bestalde, NSZ hainbat gunetan banatzen da. Behetik gora hasita, bizkar-muina (orno-muina), eta bere gainean garun-enborra. Horretan erronbentzefaloo dugu, eta hori bitan banatzen da: mielentzefaloo (erraboila) eta metentzefaloo (zubia eta zerebeloo). Horien gainean mesentzefaloo dago, eta, guztiak batuta, garun-enborra osatzen dute. Garun-enborraren gainean prosentzefaloo dugu, eta hori bitan banatzen da. Dientzefaloo (talamoo, hipotalamoo...) garunaren erdialdean kokatzen da, eta, azkenik, telentzefaloo (garun-azala, sistema linbikoo eta gongoil basalak).

NSren ikasketa hasi aurretik, garrantzitsua da NS nondik behatzen ari garen jakitea. Horretarako, komenigarria da bista, ardatza eta ebaketak ezberdintzen jakitea.

Garuna bere osotasunean goitik ikusten dugunean, ikuspegi dortsala dugu, eta behetik ikustean, ikuspegi bentrala. Alde batetik, ikuspegi laterala edo albokoa (ezkerretik ala eskuinetik), eta erditik mediala. Bestalde, garuna ebakita dagoenean, hiru aukera daude. **Ebaketa horizontala**: garuna behetik ala goitik ikusiko dugu. **Ebaketa koronala**: garuna aurretik ala atzetik ikusiko genuke. **Ebaketa sagitala**: garuna ezkerretik ala eskuinaldetik ikusiko genuke.

Meningeak

NSZ osoa (entzefaloo eta bizkar-muina) hiru ehun konjuntibo erresistentez babestua dago. Ehun horiek *meninge* deitzen dira. Kanpoko geruza lodi eta gogorra *duramatera*. Tartean

araknoidea (armiarma itxurakoa), leuna eta porotsua. Entzefaloarekin eta bizkar-muinarekin estuki lotuta eta zirkunboluzio bakoitzari jarraituz, **piamatera** dago. Geruza horren barruan, entzefaloaren azaleko odol-hodi txikiak daude. Piamaterraren eta araknoidearen artean, espazio azpiaraknoideo izeneko tarte bat dago. Espazio hori likido zefalorrakideoz (LZR) beteta dago, eta odol-hodi handiak igarotzen dira bertatik.

Sistema bentrrikularra eta likido zefalorrakideoaren (LZR) ekoizpena

Entzefaloa oso biguna eta apurkorra da. Giza entzefalo baten pisu handiak (1.500 g ±), bere izaera delikatuarekin batera, kolpeetatik babestea behar du. Entzefaloak ezin du bere pisua jasan; oso zaila da gizaki baten entzefalo fresko bat lesionatu gabe ateratzea eta maneiatzea.

Zorionez, gizaki bizidun baten barruko entzefaloa ondo babestuta dago. Meningeen barruan dagoen likido zefalorrakideoan (LZR) flotatzen du. Likidoan erabat murgilduta dagoenez, bere pisua asko murrizten da, eta, beraz, entzefaloaren oinarriaren gaineko presioa aski jaisten da. Entzefaloa eta bizkar-muina inguratzen dituen LZRak buruaren mugimendu bortitzak sortuko lukeen NSZko talka murrizten du. Bestalde, temperatura egonkorrago mantentzen dute, garraio kimikorako baliagarria da, metabolismoaren gai batzuk odolera kanporatzen dituzte, eta sistema immuneren babes-lanari ere lagunduko liokete.

Entzefaloak, LZRz betetako eta elkarri konektatutako kamera huts batzuk ditu. Kamera horiek espazio azpiaraknoideoarekin lotuta daude zulo txikien bidez (foramenak), baita bizkar-muinaren erdiko kanal estuaren bidez ere (ependimo zuloa).

Bentrikulu handiena **alboko bentrikuluak** dira, aurreko, atzeko eta beheko gorputzekin. Garuneko hemisferio bakoitzean alboko bentrikulu bat dago, ezkerrekoa eta eskuinekoa. Alboko bentrikuluak, Monro zuloaren bidez, **hirugarren bentrikuluarekin** lotuta daude. Hirugarren bentrikulua entzefaloaren erdialdean dago. Izpi nerbiosoz osaturiko zubi batek (erdiko masa) hirugarren bentrikuluaren erdialdea zeharkatzen du. **Sylvius-en akueduktuak** (edo garun-akueduktuak) hirugarren bentrikulua laugarren bentrikuluarekin lotzen du. Era berean, **laugarren bentrikuluak** bere behealdea bizkar-muinaren ependimo zuloarekin konektatzen du.

LZR plexu koroideotan (ependimozitoak) ekoizten da, zeina odol-plasmatik eratorria baita. LZR osatzen dute urak, proteina zati txikiak, disoluzioan dauden gasek (O₂ eta CO₂), ioiek (batez ere, sodioa, potasioa, kaltzioa, kloro, magnesioa), glukosak, leukozitoek (gehienak linfozitoak eta monozito batzuk) eta beste osagai organiko askok. LZR etengabe sortzen da; egunean 6-7 aldiz berritzen dela jotzen da. LZR etengabe ekoizteak hori kanporatzeko mekanismo baten beharra sortzen du. LZR alboko bentrikuluen plexu koroideoek sortzen dute, eta hirugarren bentrikuluaren barruko bentrikuluen arteko zulotik (Monro zuloa) igarotzen da. Ondoren, Sylvius-en akueduktuan zehar doa laugarren bentrikulurantz. Laugarren bentrikulutik Magendieren eta Luschkaren zuloetatik irteten da (erdian eta alboz kokatuak, hurrenez hurren), eta entzefaloa inguratzen duen tarte azpiaraknoideoan biltzen da. LZR gutzia, orduan, NSZren inguruko tarte azpiaraknoideora doa, non, bikortadura edo granulazio araknoideoen bidez, benen bitartez odol-irrigaziorantz birxurgatzen baita.

Garuneko baskularizazioa

Entzefaloak bihotzaren odol-fluxuaren % 20 inguru jasotzen du, eta fluxu hori etengabe jasotzen du. Entzefaloak erreserba metaboliko txikia du, bere energia glukosatik lortzen du, eta horrek odol-ekarpen handi baten beharra eskatzen du. Garunak jandakoan lortutako kalorien 1/5 inguru erabiltzen du. Gorputzeko beste atal batzuek, beharren arabera, odol kantitate aldakorrek jasotzen dituzte, baina entzefaloak ezin du erregairik biltegiratu, eta ezin du O₂ gabeko energiarik atera, muskuluek egiten duten bezala. Garuneko odol-jariapena segundo batez eteteak oxigeno disolbatuaren kopuru handia kontsumitzen du; segundo gutxiko etenaldiak konortea galtzea eragin lezake, eta minutu gutxiren buruan kalte iraunkorra gerta liteke.

Gorputzeko odol-zirkulazioa arterietatik arterioletara eta arterioletatik kapilarretara bideratzen da. Aldi berean, kapilarrek benetan drainatzen dute; horiek odola bihotzera itzultzen dute, eta bertan prozesua berriz hasten da. Bi arteria multzo nagusik garunera jotzen dute: ornoetako arteriek entzefaloaren garun-enborrera eta garunaren atzeko aldera zuzentzen dute, eta barneko arteria karotidek (erdiko garun-arteria eta aurreko garun-arteria, non garuneko erdiko eta aurreko aldera baitaramate odola). Normalean, aurreko eta atzeko arterien arteko odol-nahasketa txikia izaten da; baita garunaren ezkerreko eta eskuineko aldean irrigazioaren kasuan ere. Hala ere, odol-hodi bat eteten bada, odol-fluxuak beste bide bat jarrai lezake, odol-hornidura ez galtzarren, eta, ondorioz, ehun entzefalikoa hondatzeko probabilitatea murriztuko litzateke. Fenomeno horri *anastomosi* edo *bide anastomosikoa* deitzen zaio.

Entzefaloko odola zain (bena) handietatik kanporatzen da, eta, arteria nagusien kasuan bezala, elkarri konektatuta daude, odola edozein norabidetan jariatzeko moduan, tokian tokiko garun barneko presioaren arabera.

2. gaia. Bizkarrezur-muina. Bide sentsitiboak eta motorrak. Garun-enborra. Zerebeloa. Jokabidearen inplikazioa

Kanpoko itxura orokorra

Bizkar-muina egitura luze eta zilindrikoa da, eta aurreko eta atzeko aldean apur bat lautua. Bere luzera osoan zehar ez du zabalera berdina; bi eremu zabalago ditu. Goiko aldean, lodigune zerbikala dago (orno zerbikalen parean), eta beheko aldean lodigune lunbarra (orno lunbarren parean). Bi lodiguneak goiko gorputz-adarren (zerbikalak) eta behekoen (lunbarrak) nerbio-sustraien sarrerei eta irteerei dagozkie. Bizkar-muina bizkarrezurraren barruan dago, eta hori baino motzagoa da. Pertsona helduengan bizkar-muina lehen orno lunbarraren altueran amaitzen da. Goialdean, bizkar-muinak bat egiten du erraboilarekin. Behealdean, amaiera-konoa dago, eta azpian nerbio lunbar eta sakroen *zaldi-buztan* deituriko zuntzez betetako gunea.

Bizkar-muina, ornoarteko zuloetatik bi aldeetara simetrikoki sartzen edo irteten diren nerbioen arabera, muin-segmentutan banatzen da. Guztira 31 muin-segmentu daude, bakoitza bere nerbio parearekin: zortzi pare zerbikal; hamabi pare toraziko; bost pare lunbar; bost pare sakro eta kokzix pare bat. Izen horiek dagozkien ornoetatik hartzen dira. Bestalde, meningeek eta LZRk bizkar-muina estaltzen eta inguratzen dute.

Ebaketa horizontal batean, muina bi zati simetrikotan (eskuinaldean eta ezkerrean) banatua dago ildo bentral eta dorsa bidez. Erdietako bakoitza aurreko, alboko eta atzeko kordioetan banatzen da, laterobentral eta laterodorsal muineko sustraien irteerarekin. Gainera, bizkar-muinaren sekzio horizontalak aukera ematen digu gai grisa (erdialdean) eta gai zuria (periferikoa) hautemateko. Bizkar-muinaren erdian, gutxi gorabehera, kanal ependimarioa dago.

Gai zuria

Bertan, hiru kordoi bereiz daitezke: aurrekoa, albokoa eta atzekoa. Aurreko eta alboko kordioak, batzuetan, ez daude argi eta garbi bereizita, eta bakar batean biltzen dira: aurre-alboko kordioan. Kordoi horiek goranzko, beheranzko eta muin-segmentu arteko axoien faszikuluak osatzen dituzte. Neurona horien bidez, muin-segmentu ezberdinen arteko interkonexioa egiten da, eta periferia eta goiko nerbio-zentroak lotzen dituzten faszikuluak igarotzen dira: batzuk goranzko bulkada sentitiboan eramaileak izango dira, eta beste batzuk beheranzko motorrenak.

Bestalde, bizkar-muinaren bi aldetara eta apur bat atzean, bi gongoil daude. Gongoil horietan neurona sasiunipolar sentorialen gorputz neuronalak daude. Neurona horien somatik neurita labur bakarra abiatzen da, bi neurita luze sortuz. Bata, periferiatik datorren neurita hartzaile sentoriala, eta, bestea, gongoil dorsaletatik bizkar-muina sartzen dena.

Gai grisa

Gai grisa zentrala da. H baten forma du, aurreko adar lodiekin eta atzeko adar zorrotzekin. Batez ere, neuronen gorputzez osatzen da. Neurona sentitiboak eta motorrak beren barnean nola banatzen diren nahiko ondo ezagutzen da, eta eskeman honela azal dezakegu:

Atzeko adarrean:

- **Buruan:** sentikortasun exterozeptiboa edo larruazalekoa (ukimena, tenperatura eta mina); informazioa larruazaleatik jasotzen duten neuronak daude.
- **Lepoan:** sentikortasun propiozeptiboa; informazioa hezurretatik, artikulazioetatik eta muskuluetatik jasotzen duten neuronak daude.
- **Oinarrian:** sentikortasun biszerozeptiboa; informazioa erraietatik jasotzen duten neuronak daude.

Aurreko adarrean:

- **Buruan:** borondatezko mugimendua; muskulu eskeletikoetara eramaten duten neuronak daude.
- **Oinarrian:** nerbio-sistema autonomoa (NSA) osatzen duten neuronak, nahi gabeko mugimendua; muskulatura liso eta kardiakora eta hainbat guruinetara informazioa eramaten duten neuronak daude.

Erreflexua

Gure jokabidea, mugimenduen bidez, garunak kontrolatzen du; baina bizkar-muinak zenbait mugimendu edo erantzun azkarretan modu autonomoan esku hartzen du (erreflexuak). Arku erreflexua nerbio-jarduera integratuaren oinarritzko unitatea da, eta honako hauek ditu: (a)

organo hartzaile bat, neurona aferente bat dena, (b) NSZren sinapsi integratzaile bat edo gehiago dituen (interneuronak), (c) neurona eferente bat (motorra), eta (e) organo eragile bat (muskulua).

Klasikoki bi erreflexu mota bereizten dira: sinapsi bakar batek parte hartzen duen erreflexuak, **erreflexu monosinapikoak**; eta sinapsi batek baino gehiagok parte hartzen dutenak, **erreflexu polisinaptikoak**. Sinapsi bakar batean parte hartzen duen erreflexu bakarra ezagutzen da; hori **luzatze-erreflexu monosinaptiko**, distentsio-erreflexu edo **miotatiko** bezala ere ezagutzen da. Kasu horretan, bulkada aferenteak hartzaileetatik (muskulu-ardatzetik) bizkar-muineko aurreko adarretara bideratzen dira, eta bukaera axoniko horiek sinapsia egiten dute muskulu bereko muskulu-zuntz estrafusala inerbatzen duen alfa motoneuronarekin. Baina estimulu aferenteak muskulu antagonistako motoneuronen inhibizioa ere eragiten du. Horrela, erreflexu sinpleenak ere muskulu agonistak eta antagonistak kontrolatzen dituzten neurona motorren koordinazioa eragiten du.

Muineko erreflexu gehienak zirkuitu **polisinaptikoek** erabiltzen dituzte, **minaren erantzunean** gertatzen den erreflexuaren antzera. Erreflexu horietan gorputz-adar bereko zenbait giharrek hartzen dute parte, baina, aldi berean, baita kontrako gorputz luzakineko beste muskulu batzuek ere, jarrera eta oreka eraginkortasunez mantentzeko ahaleginean. Horretarako, elkarri lotutako muin-segmentu batzuen lan bateratua behar da, eta horrek inplikaturako neuronen eta konexioen kopurua handitzea dakar.

Dermatomak

Gongoil dorsale eta muin-segmentu bakoitzari (atzeko adarreko eremu sentzoriala) dagozkion larruazaleko guneei *dermatoma* esaten zaie. Dermatomek banda zirkularrak marrazten dituzte gorputz-enborraren larruazalaren inguruan, eta banda longitudinalak gorputz-adarren larruazalean. Antolaketa somatotopikoa dute.

Bizkar-muina iraganbide bezala

Bizkar-muinak, erreflexuak eragiteko ahalmenaz gain, periferiaren eta entzefaloaren arteko informazioa konektatzen laguntzen du. Aferentzia somatosentzorialak garun-azalera iristen dira bizkar-muinetik pasatuz, axoi edo zuntz (traktu, faszikulu) sentzorialen bidez. Era berean, borondatezko mugimenduak garun-azalean izango du jatorria, eta haren aginduak bizkar-muinetik igaroko dira beheranzko motor-zuntz sorten bidez, ondoren inerbatutako muskuluek kontrolatzeko.

Goranzko bideak edo bide sentzitiboak

Larruazaleko hartzaileetatik datorren informazioa bizkarrezurreko nerbioetatik bizkar-muinetaraino doa. Muinean, informazio somestesiko ezberdina eramateaz arduratzen diren bi sistema daude. **Sistema espinotalamikoa** eta **dorsal-lemniskala**. Sistema espinotalamikoa (edo **sistema protopatiko** ere deitua), lehenengo neurona hartzaile periferikoa bera da (bere nukleoa gongoil dorsalean dago), erro dorsaletatik sartzen da, eta bigarren neurona batekin konektatzen du gune horretan. Bigarren neurona horren axoia kontrako aldera pasatzen da, eta bizkar-muinaren aurreko aldetik (aurreko espinotalamiko sorta) edo alboko aldetik (alboko espinotalamiko sorta) igotzen da, eta **talamoaren nukleoentral postero-lateralera** iristen da

(**NBPL talamoa**). Bertan, hirugarren neurona batekin sinapsia egiten du, eta horrek bere axoia lehen mailako garun-azal somestesikora bidaltzen du. Aurreko sorta espinotalamikoak informazio sentikor ez oso fina transmititzen du; hau da, aktibazio-atalase handiagoa eta espazio-bereizmen txikiagoa duten estimuluen berri ematen du. Bestalde, alboko sorta espinotalamikoak informazio termikoa eta minaren berri ematen du.

Sistema lemniskal dorsalak edo **epikritikoak** informazio sentikor fina darama, hau da: aktibazio-atalase txikiko estimuluen eta espazio-bereizmen handiko estimuluen berri ematen du. Halaber, informazio propiozeptiboa transmititzen du (gorputz posizioa, muskulu-tonua). Lehenengo neurona hartzaile periferikoa bera da; erro dorsaletatik sartzen da eta muinaren bizkarraldetik igotzen da, **zuntz mehea** (muin-segmentu sakroak, lunbarrak eta torazikoak) eta **zuntz kuneiformea** (muin-segmentu zerbikalak) eratuz, nukleo mehean edo kuneiformean, erraboilaren atzealdean, bigarren neurona batekin konektatu arte, hurrenez hurren. Bigarren neurona horren axoia kontrako aldera pasatzen da, eta garun-enborraren erdiko aldetik igotzen da, **lemnisko mediala** osatuz eta **talamoaren nukleo bentral postero-lateralaren** nukleora iritsiz. Bertan, hirugarren neurona batekin sinapsia egiten du, eta horrek bere axoia lehen mailako garun-azal somestesikora bidaltzen du.

Bestalde, sentikortasun interozeptibo edo erraietakoaren bideak oraindik ez dira oso ezagunak, baina badirudi muinaren gai grisaren bidez transmititzen direla.

Beheranzko bideak edo bide motorrak

Garun-azal motor primarioan borondatezko mugimendua kontrolatzen duten neuronak daude. Garunak gure helburuen arabera planifika ditzake mugimenduak, eta, ingurumen-ezaugarrien arabera, mugimenduak aldatu edo egokitu egin ditzake; horrela, muineko kontroletik harago duen egokitzapen-balioa lortuko du garunak, bizkar-muinaren laguntzarekin batera.

Zirkunboluzio prezentranean (garun-azal motor primarioa) gure gorputz-eskema osoaren irudikapen somatotopikoa aurki dezakegu; neurona horiek aktibatzeak gorputz gune jakin batzuk mugitzea eragiten du. Garun-azal motor primarioak mugimendua exekutatzeko duen bitartean, garun-azal premotorrak (bere aurrean dagoen guneak) planifikatzen du jokabidea, eta hura gauzatzea agintzen dio garun-azal motorrari.

Garun-azal motor primarioaren neuronek mugimendua kontrolatzeko erabiltzen dituzten bideak bi zati handitan bana daitezke: garun-azaletik zuzenean jaisten diren bideak (**bide piramidala**) eta garun-enborretik jaisten diren bideak (**bide extrapiramidala**). Lehen mailako neurona garun-azalean dago, eta bigarren mailako neuronari edo interneuronari bidaltzen dio informazioa. Neurona muinaren aurreko adarrean dago, eta, azkenik, hirugarren mailako neuronari edo moto-neuronari bidaltzen dio informazioa, zeina lotura neuromuskularrera iritsiko baita.

Beheranzko bide motorrak		
Bide piramidala	Traktu kortikoespinala	Aurrekoa (zuzena) Laterala (gurutzatua)
	Traktu kortikobulbarra	
Bide extrapiramidala	Traktu errubroespinala	
	Traktu erretikuloespinala	Pontinoa (mediala) Bulbarra (laterala)
	Traktu bestibuloespinala	
	Traktu tektoespinala	

Bide piramidala

Sistema honek borondatezko mugimenduen kontrolean esku hartzen du. Garun-azalean sortzen diren bide motor somatikoak traktu kortikoespinalak dira (albokoa eta bentrala); traktu bide zuzenak dira (ez dute erreleborik egiten enborrean).

a- Alboko zuntz kortikoespinala. Zuntz hauek garun-azal frontaletik eta parietaletik jaisten dira, eta dientzefalotik, mesentzefalotik, protuberantziatik (hemen banandu egiten dira), erraboiletik (hemen piramideak osatuz elkartzen dira), eta kontrako bizkar-muinera iritsi aurretik dekusatu egiten dira. Zuntz hauei esker, nahita has daitezke gorputz-adarrak mugitzen (besaurreak, hanken, eskuen eta oinen behealdea), eta, objektuak manipulatzeko, hatzetako muskuluen mugimendu finak, zehatzak eta borondatezkoak kontrola daitezke.

b- Zuntz kortikoespinala bentrala. Alboko traktu kortikoespinalaren jatorri eta ibilbide berarekin, traktu kortikoespinala bentraleko zuntzak ez dira gurutzatzen piramideen dekusazioan. Gainera, bere axoiek sinapsi bilateralak ezartzen dituzte bizkar-muinean; horrela, bide ipsilaterala eta kontralaterala osatzen dute. Zuntz hauek lepoaren, enborrearen eta gorputz-adarretatik hurbil dauden muskuluen giharrak kontrolatzen dituzte, gorputzaren jarrera-kontrolean esku hartuz.

Bide extrapiramidala

Sistema honek batez ere gorputz-jarrera kontrolatzen du. Zuntzak entzefalotik muinera jaisten dira, eta alboko konexioak bidaliko dituzte zerebelora, gongoil basaletara, formazio sarekarara, nukleo gorrira, kolikulueta eta talamora. Zeharkako bidea da, beraz.

a- Traktu tektoespinala. Mesentzefaloaren sabaian dauden goiko kolikuluetatik, zuntzak bizkar-muinera jaitsi egiten dira; horrela, ikusmen-estimuluen aurrean buruaren orientazio-mugimenduen koordinazioa ahalbidetzen da.

b- Traktu errubroespinala. Zuntzak nukleo gorrian jaio eta jaisten dira (mesentzefaloaren tegmentuan), eta azkenean muinera iristen dira traktu errubroespinaletik.

Zuntz hauen bidez, gorputz-adarretako mugimendu independenteak kontrolatzen dira, hala nola besaburukoak, ukondokoak edo eskuetakoak (ez atzamarretakoak). Muskulu-talde flexoreen tonuaren kontrolarekin lotzen den sistema da.

c- Traktu vestibuloespinalak. Barruko belarritik eta zerebelotik, zuntzak nukleo vestibularretaraino jaisten dira (erraboilean eta protuberantzian kokatuak). Gero, muinaren aurreko adarretaraino iristen dira. Zuntz hauek posizio tentea kontrolatzeko eta burua gorputzaren bertikalean mantentzen laguntzen dute. Muskulu-tonu extensorearen erraztasunarekin lotu den sistema da.

d- Traktu erretikuloespinalak. Garun-azal motorretik, zuntzak formazio sarekarara jaisten dira, eta hemendik bizkar-muinera (traktu erretikuloespinala). Zuntz hauen bidez, grabitatearen aurka gorputzaren jarrera tente mantentzen eta gorputza mugitzeko prestatzen laguntzen du.

Azkenik, erraietako zuntz motorrak gutxi definitutako bideak dira. Amigdalari, hipotalamoari eta formazio sarekari sortzen dira, eta zuntz erretikuloespinalekin batera jaisten dira. Hauek garun-enborrean dekusatuko dira, eta, gero, sinapsia egingo dute bizkar-muinaren alboko adarretan erraiak inervatuko dituzten neuronekin.

Garun-enborra

Garunaren eta bizkar-muinaren artean kokatzen da. Hiru gune nagusi bereizten dira: Behealdean, *erraboila* edo mielentzefaloa. Erdialdean, *protuberantzia* edo Varolioko zubia; *zerebelo*arekin batera, metentzefaloa osatzen du. Azkenik, goialdean *mesentzefaloa* dugu.

Bizkar-muineko gaiari aipatutako goranzko eta beheranzko nerbio-zuntz (faszikulu) guztiak garun-enborrean zehar pasatzen dira. Bestalde, garun-enborra nukleo eta nerbio propioen sorburua bada ere bai.

Gai grisari dagokionez, ez du bizkar-muinean bezala erdialdean dagoen gai gris peripendimariarik (mesentzefaloan garun-akueduktu inguruko zona gris txiki bat izan ezik), baizik eta bere nukleoak hainbat gunetan ager daitezke.

Erraboila

Kono itxura du, eta bere oinarria estuagoa da; bizkar-muinarekin muga egiten du. Aurrealdean, erraboilaren piramideak beha daitezke. Piramideen behealdean, zuntz kortikoespinal gehienak gurutzatu egiten dira, eta alboko zuntz kortikoespinala osatzen dute (zuntzen %15-20k zuntz zuzena osatzen dute). Erraboilaren piramideen bi aldeetara olibak beha daitezke.

Erraboilaren atzealdean, talamorantz igotzen diren zuntz sentitiboen gurutzaketa gertatzen da. Zuntz meheak eta zuntz kuneiformeak izen bereko nukleoetan sinapsia egiten dute, eta 2. neurona kontralateralki gorantz doa lemnisko mediala zuntzetik.

Bestalde, garezurreko 12 nerbio pareetatik, erraboilan, seik hemen dute beren jatorria: VII: aurpegiko nerbioa, VIII: vestibulokoklearra edo estetoakustikoa, IX: glosofaringeo, X: nagia edo neumogastikoa, XI: akzesorio espinala eta XII: hipoglosoa.

Protuberantzia

Zubia mesentzefaloaren eta erraboilaren artean eta zerebeloaren aurrean kokatzen da. Aurreko aldean, zubia handia da. Atzeko alboko aldeek zerebeloaren pedunkuluak sortzen ditu (zerebeloa eta zubia lotzen ditu). Atzeko erdiko aldeak, zerebeloarekin batera, garuneko IV. bentrikulua osatzen du. Zubia gorantz eta beherantz igarotzen diren zuntzez osatuta dago. Bertan, sorburua duten nukleoek ere osatzen dute; horien artean aipa daitezke nukleo bestibularrak edo V. nerbio kranealaren nukleoa, Trigeminoa, alegia.

Mesentzefalua

Garunaren eta zubiaren artean kokatzen da. Hiru gune nagusi ditu: pedunkuluen oinarria, tegmentua eta tektuma.

Pedunkuluen oinarria. Egitura multzo hau mesentzefaloaren aurrealdean dago. Garuneko pedunkuluak (kortex motorra bizkar-muinarekin lotzen duenak) eta «gai beltza» bezala ezagutzen den neuronen gune bat barne hartzen ditu, zeinen lesioa Parkinson-en gaixotasunean inplikaturik baitago.

Tegmentua. Mesentzefaloaren erdialdean kokatzen da, eta III. eta IV. bentrikulua lotzen dituen garun-akueduktua dago. Akueduktu inguruko gai grisaren inguruan, begi-mugimenduan inplikaturik pare kranealak daude (III: okulomotorra eta IV: patetikoa edo troklearra). Tegmentuaren zati handi bat kontrol motorrerako garrantzitsuak diren bi nukleoak osatzen dute: nukleo gorriak eta gai beltzak.

Tectuma. Tectumak lau nukleo ditu; horietako bik goiko kolikuluak (edo tuberkulu kuadrigeminoak) osatzen dituzte (begi-mugimenduaren koordinazioan inplikatuta) eta beste biek beheko kolikuluak osatzen dituzte (hautemandako soinuak mugimenduen koordinazioa). Biek parte hartzen dute burua eta begiak ikusmen- eta entzumen-estimuluen iturrietara orientatzeak eragiten duen erreflexu-sisteman.

Formazio sarekara

Garun-enborrean zehar eta dientzefaloraino hedatzen den sare neural bat da. Formazio sarekararen muga anatomikoak zehaztea ez da erraza, hori osatzen duten neuronak nukleo txiki ugaritan bilduta daudelako (errafe-nukleoak, serotoninergikoak eta locus coeruleus-arenak, noradrenergiakoak), eta zuntzek, nukleoekin batera, sare-itxura ematen diotelako. Garun-enborraren formazio sarekararen eginkizun funtzionala integratzailea da. Alegia, gune horretan bat egiten eta elkarreragiten dute modalitate sensorial guztietako bulkadek. Baita garuneko hainbat gunetatik eta zerebelo aldetik datozen iturriek ere. Formazio sarekara gai da estimulu-iturri horien jardura neuronala aldatzeko eta neurona askoren kitzikagarritasuna ezabatu edo handitzeko. Bestalde, informazio neuralaren transmisioa erraztu, inhibititu edo alda dezake. Jokabide-adierazpenen eskala osoan esku hartzen du, lo-esna egoeran eraginez, alerta-egoera baten aurrean egon daitekeen aktibazio-mailan lagunduz, ala lo-egoeran egon daitekeen inaktibazio-mailan lagunduz. Lesio entzefaliko baten ondorengo koma-egoera iraunkorra formazio sarekaran izandako kalte baten ondorio izan daiteke.

Garun-enborraren funtzioak

- 1- Goranzko (aferezia sentsorialak) eta beheranzko (eferentzia motorrak) bide handiak igarotzeko lekua da.
- 2- Zerebeloarekin konektatuta dagoenez, zerebeloaren funtzioetan parte hartzen du mugimenduen koordinazioan.
- 3- Burutik banatuko diren nerbioen sorlekua da, eta horregatik deitzen zaie nerbio kranialak. Nukleoek eta haien nerbioek bizi-funtzioen kontrolean parte hartzen dute, hala nola: arnasketa, funtzio kardiobaskularra, presio arteriala, funtzio gastrointestinala, begi-mugimenduak, aurpegiko mimika, mastekatzea eta irensketa, gorputzaren sostengua kontrolatzen du grabitatearen aurkako borrokan eta gorputzaren mugimendu estereotipatu berezietan.
- 4- Formazio sarekarari esker, lo-esna egoeretan parte hartzen du. Lo fase ezberdinetan eta esnaldian zehar egon daitezkeen aktibazio-maila ezberdinetan parte hartzen du (alerta-egoera, kontzentrazioa, lasaitasun-egoera...).

Zerebeloa

Zerebeloa garun-enborraren atzealdean dago. Zerebeloaren pedunkuluen bidez garun-enborrera eta NSko beste eremu batzuetara konektatzen da. Zerebeloak hiru pedunkulu ditu alde bakoitzean (goikoa, erdikoa eta behekoa). Zerebeloaren pedunkuluen eta garun-enborraren artean geratzen den barrualdeak garuneko IV. bentrikulua osatzen du.

Zerebeloaren kanpoko aldea ildoaz beteta dago. Bere masa osoaren % 15 inguru besterik ez da ikusten, eta, aldiz, bere masaren % 85 ildoan azpian ezkutatzen dela jotzen da. Zerebeloaren kanpoaldea, garun-azala bezala, gai grisez osatuta dago. Horren azpian gai zuria dago, eta bere sakontasunean zerebeloaren nukleoak (fastigiata, globosoa, enboliformea eta horzduna).

Zerebeloa oso konektatuta dago, eta garuneko gune anitzetatik hainbat aferezia jasotzen ditu. Aferezia nagusiak garun-azal motorretik, gongoil basaletatik, sistema vestibularretik, garun-enborraren nukleoetatik eta bizkar-muinetik datozkio.

Zerebeloaren eferentzia nagusiak talamorantz doaz, eta, hortik, informazioa bidaltzen du garun-azal motorrera, gongoil basaletara eta garun-enborraren nukleoetara ere.

Zerebeloaren funtzio nagusia koordinazio motorra da. Alde batetik, «muskuluen zentzua» (propiozepzioa) atzematen du, eta, horri esker, espazioan gorputzeko atalen posizioa ezagutzen dugu ikusmenaren laguntzarik gabe. Mugimendua hasi ondoren, organismoaren zati mugikor guztien etorkizuneko posizioak iragartzen laguntzen du. Muskuluen uzkurdurek eragindako mugimenduetan, ekintza leungarria eragiten du. Mugimenduak hasten edo geldiarazten, eta mugimendu batetik bestera segida ordenatuan igarotzen parte hartzen du.

Laburbilduz, zerebeloak garun-azal motorrak agintzen dituen mugimenduak eta gorputzetik datozkion unean uneko muskuluen posizio, abiadura eta tonuarekin konparatzen ditu. Akatsik izanez gero, zuzentzeko beharrezkoak diren doikuntzak egingo ditu. Garunak agindu motor orokorra ematen duen bitartean, zerebeloak mugimenduaren xehetasun finak eragingo ditu, mugimendua eta gorputz posizioa egokiak izan daitezen.

Zerebeloaren eraginak bere gain hartzen ditu motrizitatearen eremu guztiak: muskulu-tonua, estatika, oreka, jarrera, ikasitako mugimenduak, eta, berriki, ikaskuntza- eta oroimen-prozesuetan esku hartzen duela pentsatzen da.

3. gaia. Dientzefaloa. Epitalamoa, azpitalamoa, talamoa eta hipotalamoa. Lotura funtzionalak eta portaera-kontsiderazioak.

Dientzefaloa garuneko hemisferioen artean, entzefaloaren erdian (hirugarren bentrikuluaren inguruan) eta garun-enborrharen gainean kokatzen da. Lau egiturek osatzen dute: epitalamoa, azpitalamoa, talamoa eta hipotalamoa.

Epitalamoa dientzefaloaren goiko aldean, talamoaren gainean eta erdialdean kokatzen da. Epitalamoaren gune nagusia epifisiak edo guruin pinealak osatzen du; horrek melatonina hormona jariatzen du. Hormona hori neuroendokrinologiari dagokion atalean aztertuko da.

Azpitalamoa talamoaren azpian, mesentzefaloaren gainean eta hipotalamoaren atzealdean kokatzen da. Sistema motor estrapiramidalarekin lotua dago (gongoil basalen sistemaren parte da, eta bere lesioak kontrolik gabeko mugimendu azkarrak eta astindu bortitzak eragiten ditu).

Talamoa azpitalamoaren eta hipotalamoaren gainean kokatzen da. Egitura dientzefalikorik handiena da. Bi lobulu ditu, bakoitza garun hemisferioen alde batera. Hirugarren bentrikuluaren hormak osatzen ditu, eta erditik zeharkatzen ditu axoi-zuntz baten bitartez (erdiko masa edo atxikidura intertalamikoa deritzona); horrek talamoko bi lobuluak konektatzen ditu. Bestalde, nukleo ugari ditu.

Zentzumen guztietatik bideratzen den informazioa zuzenean jaso (usaimen zentzumenaren izan ezik) eta prozesatzen du, gero garun-azal sentsoialera bidaltzeko.

Talamoak (aurreko nukleoak sistema linbikoaren parte dira) ere hipotalamoarekin eta egitura linbikoekin konexioak ditu; horien bitartez hautemandako sentzazioei osagai afektiboa ematen die. Talamoak atsegin edo desatsegin izaera ematen die sentipenei. Bulkada mingarriak talamo-mailan jabetzen dira. Talamoaren lesioak *talamoko sindrome* deitutako fenomeno patologikoa eragin lezake. Sindrome hori estimulu txiki edo batere mingarriekiko gehiegizko erreakzio emozional mingarria da; batzuetan, estimulurik aplikatu gabe ere erreakzio mingarria beha daiteke. Esan daiteke talamoak egoera afektiboetan, emozioetan eta oroimenean parte hartzen duela.

Bestalde, talamoak motrizitatea era egokian eman dadin laguntzen du. Talamoko nukleo horiek zerebeloaren eta gongoil basalen aferentziak jasotzen dituzte. Gero, talamoak informazioa proiektatzen du garun-azaleko gune motor eta premotorretara, motrizitatearen hainbat eremutan lagunduz (gorputz-estatika, muskulu-tonua, mugimenduen hasiera-amaiera, koordinazio motorra...).

Talamoak paper modulatzailerik eta sinkronizatzailek ere badu. Badira goranzko formazio sarekararen parte diren talamoko nukleo batzuk. Horiek sistema sentsoial eta motorrekin komunikatzen diren talamoko nukleoak jardura erregistratuz eta modulatuaz jarduten dute.

Konexio horien bidez, talamoak garun-azala maila ezberdinetan aktiba lezake. Nukleo horien funtzioa lo-esna zikloarekin lotuta dago; garuneko uhinen erritmoen aldaketak (elektroentzefalogramaren bidez erregistratuak) formazio sarekarakeragingo lituzke talamoarekin batera.

Hipotalamoa garunaren oinarrian, talamoaren azpian eta aurrean, eta hirugarren bentrikuluaren beheko zatiaren bi aldeetan kokatzen da. Nukleo ugari ditu.

Hipotalamoak bizkar-muinetik eta garun-enborretik informazio autonomoa (erraietatik) jasotzen du. Baita, odol-zirkulazioaren bidez, sistema endokrinotik ere. Bi sistema horien bitartez (autonomoa eta endokrinoa), organismoaren unean uneko barne-egoeraren berri jaso lezake.

Hipotalamoaren bide eferente nagusiak hipofisira (sistema endokrinoaren kontrolerako), garun-enborrera eta muinera (nerbio-sistema autonomoaren kontrolerako) zuzentzen dira. Eferentzia horien bidez, organismoaren homeostasia mantentzen parte hartzen du (gorputzeko tenperaturaren kontrola, ur kantitatearen / egarriaren kontrola, gastu kalorikoaren / gosearen kontrola, erritmo biologikoen kontrola...).

Zuntz mamilo-talamikoaren bidez, prozesu emozionaletan parte hartzen duten telentzefaloaren guneekin komunikatzen da. Gizabanakoaren biziraupenerako oinarritzko jokabideen erregulazioan ere esku hartzen du, horietan motibazioak eta emozioak esku hartzen baitute (ihesa, eraso, elikadura, sexu-jokabidea...).

Sistema efektoreen koordinazioan funtsezko zentroa da, eta motibazioan eta emozioetan parte hartzen duela esan daiteke. Hipotalamoa, hipofisia edo guruin pituitarioa eta nerbio-sistema autonomoa sakonago ikusiko dira beste atal batzuetan.

4. gaia. Gune azpikortikala. Gongoil basalak. Gorputz kailukara, fornixa eta gai zuria. Sistema linbikoa. Jokabide-kontsiderazioak.

Telentzefaloo

Telentzefaloak, dientzefaloarekin batera, prosentzefaloo osatzen du. Telentzefaloo garuneko hemisferioek osatzen dute. Kanpoko alde, zabala dena, garun-azalak (kortexak) osatzen du. Azal horren azpian azpikortexa dago, gai zuriz eta nukleo azpikortikalez osatua.

Azpikortexa

Azpikortexaren zati bat alboetako bentrikuluek osatzen dute, eta, horien inguruan, nukleo azpikortikalak daude (nukleo kaudatua, putamena, globo zurizta, amigdala eta klaustroa). Alboko bentrikuluen eta nukleo azpikortikalen artean gai zuria dago.

Gai zuria: konexioak

Gai zuriak garun-azala garun-enborrarekin eta bizkar-muinarekin konektatuko ditu, goranzko eta beheranzko nerbio-zuntzak osatuz (proiektzio-zuntzak).

Gai zuriak kortexaren alde bereko hainbat eremu (konexio intrahemisferikoak) eta bi aldeen artekoak (interhemisferikoak) ere konektatzen ditu:

A) **Proiektzio-zuntzak.** Gai zuriak, kortexaren azpian, «koroa erradiala» osatzen du. Goialdean zabala da, eta nukleo azpikortikalen artean estutzen da barne-kapsula osatuz.

Barne-kapsula. Kortexa garun-enborra eta bizkar-muina lotzen dituzten goranzko eta behearanzko proiektzio-zuntzez osatuta dago. Gorputz kaudatuaren, talamoaren (horiek barnealdetik), putamenaren eta globo zuriztaren kanpoaldetik mugatua dago.

B) **Konexio intrahemisferikoak:** hemisferio bereko garun-eremuak lotzen dituzten konexioak dira.

Muturreko kapsula eta **kanpoko kapsula.** Klaustroaren kanpoko aldean (muturreko kapsula) eta barruko aldean (kanpoko kapsula) kokatzen dira. Hemisferio bereko asoziazio-zuntzez soilik daude osatuta.

C) **Komisura interhemisferikoak:** hemisferio bat beste batekin lotzen duten zuntzak dira; honako hauek, hain zuzen:

Gorputz kailukara. Garunaren erdialdean lamina zabal baten itxura du. Aurre eta behealdean aurreko komisura zuriarekin abiatzen da. Aurre eta goialdean, *belaun* deiturikoan, zabala da. Atzealdean, *esplenio* deiturikoan, berriz zabaldu egiten da.

Fornixa (edo trigonoa) gorputz kailukararen azpian kokatzen da. Bien artean *septu peluzido* izeneko lamina sagital bat azaltzen da. Aurretik, nukleo mamilarrekin lotzen diren bi zuntz ditu. Atzetik, bere bi zuntzak hemisferio bakoitzeko hipokanpora (barneko polo tenporalera) konektatzen dira.

Aurreko komisura zuria. Polo tenporalak konektatzen dituzten zuntzak dira.

Nukleo azpikortikalak: gongoil basalak

Gongoil basalak honako egitura hauez osatuta daude: gorputz ildaskatua (nukleo kaudatua, putamena eta globo zurizta) azpitalamoa (dientzefaloan) eta gai beltza (mesentzefaloan).

Nukleo kaudatua kanpoen gelditzen den nukleoa da. Ferra-itxura du (bere azalera ganbilak alboko bentrikuluko hormak osatzen ditu), eta **putamena** inguratzen du. Bestalde, **globo zurizta** putamenaren eta talamoaren artean kokatzen da.

Gongoil basalen aferentzia nagusiak talamotik eta garun-azaletik (kortex sensorialetik eta, batez ere, kortex motorretik) datoz. Eferentzia nagusiak talamora (eta talamotik gehienak garun-azal motorrera), hipotalamora, azpitalamora eta gai beltzera doaz.

Gongoil basalek garun-azal motorrak funtzionamendu motor egokia izan dezan laguntzen dute. Dirudenez, borondatezko mugimendu motorrarekin batera doazen mugimendu automatikoak planifikatu eta kontrolatzen dituzte.

Ebidentzia klinikoak erakusten digu gune honen kalte neurologikoak zenbait patologiarekin zerikusia duela (Parkinson-en gaixotasuna, Huntington-en gaixotasuna edo

balismoa, adibidez). Patologia horietan hainbat arazo psikomotor azal daitezke: azinesiak, diszinesiak, muskulu-dardarak, hipertonia, muskulu-astinduak, borondatezko eta nahi gabeko kontrol motorraren galera.

Bestalde, badirudi gongoil basalek ere garrantzia dutela arreta, ikaskuntza, oroimena eta jokabide emozionaleko prozesuetan.

Sistema linbikoa

Anatomikoki, garuneko hemisferio bakoitzaren barne-aurpegian, eraztun baten itxura du. Hainbat egitura edo nukleo telentzefaliko, dientzefaliko eta horien konexioz osatuta dago. Hauek dira: zingulua, eremu hipokanpala (hipokanpoa eta hipokanpoaren zirkunboluzioa), azal-entorrinala, amigdala, septua, accumbens nukleoa, hipotalamoa eta aurreko talamoa.

Zingulua garuneko hemisferioen erdialdeko zatian dago, gorputz kailukararen inguruan.

Hipokanpoa polo tenporalen barnealdean kokatzen da. Hipokanpoaren mutur batek bat egiten du amigdalarekin. Bestalde, bere ertzean hipokanpoaren zirkunboluzioarekin fusionatzen da (lobulu tenporalaren barnealdean).

Unkusak eta bosgarren zirkunboluzio tenporalaren alboko zati osoak osatzen dute **kortex entorrinala**.

Amigdala nukleo multzo bat da; hipokanpoaren aurrean, lobulu tenporaletako polo bakoitzaren barruan kokatzen da. Bere lesioak animalia edo pazientea larriki ukitu dezake. Paziante edo animalia horien emozio-erreakzioak eta jokabideak erabat eraldatzen dira. Arriskua izan dezaketen elementuen aurrean ez dute beldurrik edo emoziorik azaltzen, ez ihes egiten edo ekiditen.

Septua (edo gune septala) lobulu frontalean, gorputz kailukararen azpian eta lamina terminalaren aurrean dagoen nukleo multzo bat da.

Accumbens nukleoa gorputz ildaskatuaren (nukleo kaudatua eta putamena) aurrealdean dagoen nukleo bat da. Hipotalamoa (**nukleo mamilarrak**) eta **aurreko talamoa** ere sistema linbikoko osagai dira; nukleo horiek aurreko atal batean azaldu ziren.

Sistema linbikoak konplexutasun handiko konexio ugari ditu. Konexio garrantzitsuenetako bat gune entorrinala eta gune hipokanpala sistema linbikoaren beste eremu batzuekin lotzen dituena da. Hipokanpoaldetik, **fornixaren** bidez, konexioak nukleo mamilarretara (hipotalamoa) eta septura iristen dira. Gorputz mamilarrek, **zuntz mailotalamikoaren** bidez, aurreko talamoarekin konektatzen dute. Aurreko talamotik zingulura iristen diren zuntzak proiektatzen dira.

Sistema linbikoan egitura guztiek dute garrantzia, baina premiazko egituren artean **hipokanpoa** aipa daiteke. Hipokanpoaren lesioak pazientea oroimen gabezia larriekin uzten du. Paziante horiek ezin dute gertatu berri diren pasarterik eta informaziorik oroitu; minutu gutxian informazio berri hori desagertu egiten da, eta **aurreranzko amnesia** garatzen dute.

Bestalde, ikerketa ugari sistema linbikoari funtzio ezberdinak egozten dizkiote. Hauek nabarmendu daitezke: ikaskuntza eta oroimena, motibazioa (elikadura-jokabidea, jokabide

sexuala, oldarkortasuna, adikzioa...), erreakzio emozionalak (haserrea, beldurra, poza, tristura). Funtzio horiek gizabanakoaren eta bere espeziearen biziraupenerako hain garrantzitsuak diren jokabideetan parte hartzen dute.

5. gaia. Garun-azala. Azterketa histologikoa. Lobulu zerebralak. Arlo funtzionalak. Albokotasuna eta nagusitasun hemisferikoa. Konexio inter eta intrahemisferikoak. Goi-mailako integrazioak.

Garun-azala

Garuneko hemisferioen kanpoaldea estaltzen duen eta 1,5 eta 5 mm arteko lodiera duen geruza zelularra da (gai grisez osatua). Garun-azalaren heren bat ikusgai dagoela eta gainerako bi herenak garun-ildo ugarien azpian ezkutatuta geratzen direla balioesten da. Alde ganbilei zirkunboluzioak (edo giroak) deitzen zaie, eta eremu ahurrei ildoak. Ikuspuntu filogenetiko batetik, garapen handiena eta espezieen eboluzioan geroago gertatu den garun-eremua da. Ikuspegi ontogeniko batetik, garapen handiena jasaten duen eta geroago garatzen dugun garun-eremua da.

Bi hemisferioak garun ildo longitudinalak banatzen ditu. Hemisferio bakoitza lobulu ezberdinez osatuta dago. Kanpoaldean **lobulu frontala**, **parietala**, **tenporala** eta **okzipitala** ditugu. Lobulu horiek ildo edo zisura ezberdinez mugatuta daude. Erdiko ildoan edo Rolandoren ildoan, lobulu frontala lobulu parietaletik bereizten da. Sylvius-en alboko zisurak lobulu tenporala lobulu frontal eta parietaletik banatzen du. Ildo parieto-okzipitalak lobulu parietala eta okzipitala bereizten ditu.

Ezkutuan beste bi lobulu daude. **Lobulu linbikoa** kortexaren erdialdean dago. Eraztun forma du; goialdea gorputz kailukararen gainean dago, eta behealdea lobulu tenporalaren barnealdean.

Sylvius-en zisuraren barnealdean, **insula** izeneko beste lobulu bat dago.

Garun-azala zelula-geruza ezberdinez osatuta dago. Geruza kopuruaren arabera, izen bat hartzen du: neokortexa, paleokortexa edo arkikortexa. Neokortexak gai gris kortikalaren % 90-95 osatzen du, eta sei zelula-geruzaz osatuta dago. Paleokortexak lau-bost zelula-geruza eta arkikortexak hiru-lau zelula-geruza ditu. Izenak kortexaren garapen filogenetikoari erreferentzia egiten dio. Paleokortexa usaimen-sistemarekin lotuta dago, eta arkikortexa oroimen- eta emozio-sistemekin. Bi kortexei alokortexa esaten zaie, eta aurreko atal batean aztertutako sistema linbikoaren zati dira.

Hauek dira kanpoaldetik barrualdera doazen neokortexaren geruzak: I- molekularra, II- kanpoko granularra, III- kanpoko piramidala, IV- barneko granularra, V- barneko piramidala eta VI- polimorfikoa.

Bestalde, neokortexaren lodiera ez da uniformea bere hedadura osoan. Adibidez, lobulu frontalak lobulu okzipitalak baino lodiera handiagoa du, baina bi lobulu horietan sei zelula-

geruzak mantentzen dira. Hala ere, geruza bakoitzaren lodiera aldatu egiten da garun-azaleko zonaren arabera. Geruza bakoitzean neurona mota batzuk beste batzuen gainetik gailentzen dira. Kortexean hainbat neurona mota identifikatu dira. Ugarienak zelula piramidalak eta granularrak edo izartuak dira. Piramidalak eferenteak dira, eta granularrak aferenteak.

XIX. mendean eta XX. mendearen hasieran, histologo batzuek garun-azaleko eremu eta geruza ezberdinak aztertu, sailkatu eta zatitu zituzten. Gaur egun, gehien erabiltzen den sailkapena Korbinian Brodmann-ena da. Brodmannek 50 gune baino gehiago sailkatu zituen zenbakiak erabiliz. Adibide bat jartzearren, Brodmannen 4. gunea lodiera handiko III. eta V. geruza eta ia existitzen ez den IV. geruza bat ditu. Bestalde, Brodmannen 17. gunea IV. geruza lodi bat eta bost geruza fin bat ditu. 4. gunea kortex motor primarioari dagokio, borondatezko mugimenduen sorburuaren guneari. Aldiz, 17. gunea, ikusmen-kortex primarioari dagokio; hemen hasiko litzateke ikus-esperientziaren sorburua. Garun-azaleko aldakortasun morfologiko aberatsa eta ezberdina hainbat garun funtzio ezberdinekin lotuta dagoela dirudi.

Bestalde, geruzen araberrako antolamendu horizontalaz gain, bada beste antolamendu bat, bertikala, zutabe zelularrez osatua. Ezarritako elektrodoen bidez aurkitu da zutabe zelular zehatz bat aktibatu egiten dela erretinaren edo larru-azalaren eremu jakin bat estimulatzen denean. Elektrodoen estimulazioaren bidez antzekoa gertatzen da: kortex motorraren zutabeak estimulatzen direnean, orduan, muskulu zehatz bat uzurtzen da. Horrek islatzen du periferiaren eta garun-azalaren artean lotura sensorial eta motorrak daudela. Zutabe horiek elkarren artean lotuta daude, alboko zutabeekin edo urrutiko eremuekin, lotura luzeen bidez. Horrela, hainbat zelula taldek garuneko funtzioak partekatzen dituzte.

Garuneko funtzioak sensorialak, motorrak eta asoziatiboak izan daitezke. Funtzioak sailkatzeko beste modu bat litzateke garun-azal primarioa, sekundarioa (unimodala) eta tertziarioa edo asoziatiboa (polimodala).

Eremu primarioak eremu sensorialak eta motorrak dira. Eremu sensorialen kasuan, modalitate sensorialen adina daude: ikusmena, entzumen, usaimena, dastamena eta somestesia (ukimena, propiozepzioa, tenperatura, mina). Informazio sensoriala errelebo sinaptikoen bidez iristen da eremu horietara zentzumen-organoetatik. Ikusten, entzuten... hasia posible egiten duten garun-eremuak dira.

Kortex motor primarioa gure gorputzaren mugimenduak gauzatzeaz arduratzen den gunea da. Gune sekundarioak (edo unimodalak) lehen mailakoen inguruan edo ondoan daude. Gune primarioetan jasotako informazio sensoriala aberastu eta gehiago lantzen da. Kortex motorraren kasuan, bigarren mailako eremua lehen mailakoaren ondoan dago, eta kortex premotorra eta ordezkoko kortex motorra deitzen zaie. Gune horien funtzioa patroï motor zehatzak ikastea litzateke. Era berean, ikasitako patroï motorrak gune motor primarioari komunikatzen dizkiote, horrek mugimenduak era egokian exekuta ditzan.

Gune tertziarioetan (asoziatibo edo polimodaletan), eremu sensorial eta motorretatik datorren informazioa elkartzen da.

Asoziazio polimodaleko hiru gune daude: kortex linbikoa, kortex parieto-temporo-okzipitala eta kortex prefrontala. Kortex linbikoa aurreko atal batean aipatu dugun sistemaren zati

bat da. Kortex parieto-tenporo-okzipitalaren kasuan, bere funtzioa hobeto ulertzearen, jar dezagun adibide bat: *sagar* izena entzuten dugunean, gure garuna gai da pentsamendura ekartzeko sagarraren kolorea, tamaina, forma, usaina, ehundura, zaporea, bere izena beste hizkuntzetan.... Izen baten soinua, ikasitako eta elkarri lotutako zentzumen-esperientzia askori lotuta dagoelako, irudimenean edo gogamenean erabil dezakegu. Beraz, pentsamendurako eta hizkuntzarako garungune garrantzitsua da. Gune prefrontalaren kasuan, kortex premotorraren eta ordezeko motorraren aurrean kokatzen da. Garungune hori funtsezkoa da gure etorkizuna (edo beste pertsona, animalia eta ondasun material batzuen) planifikatzeko, gure jokabidea planifikatzeko, helburuak zehazteko, egokitzeko eta arau sozialak era egokian kudeatzeko.

Lobuluak kontuan hartuta, ikus ditzagun kortexaren gune funtzionalak.

a) Lobulu frontalean, zirkunboluzio prezentralean, **kortex motor primarioa** aurkituko dugu. Gune hori borondatezko mugimenduak egiteaz arduratzen da. Hemisferio bakoitzak gure gorputzaren kontrako erdialdea kontrolatzen du. **Kortex premotorra** eta **ordezko motorra** elkarren ondoan eta lehen mailako garun-azal motorraren aurrean geratzen dira. Patroi motor zehatzak ikasten eta horiek gauzaten laguntzen digute.

Kortex motor primarioaren aurrean, **Broca-ren gunea** dago. Hizkuntzarako funtsezko gunea da. Hizkuntza behar bezala ekoizteaz arduratzen da. Patroi motorrak behar bezala sortzeaz (fonetikoki, azentuazio egokia, isiluneen kudeaketa egokia) eta gramatika-arauak behar bezala aplikatzeaz (komunikazioa zuzena eta ulergarria izan dadin) arduratzen da. Eremu horretan lesio bat izan duten pazienteek Brocaren afasia (edo afasia motorra) izeneko sindromea garatzen dute. Pertsona horiek arazoak dituzte beren hizkuntzaren ekoizpenean; ezin dituzte beren ideiak edo beharrak modu arinean komunikatu. Haien mintzaira telegrafiko bihurtzen da, eta izugarri kostatzen zaie esaldi bat bukatzea.

Gune premotorraren, ordezeko motorraren eta Brocaren gunearen aurrean, aipatu dugun **kortex prefrontala** dago.

b) Lobulu parietalean, zirkunboluzio postzentralean, **gune somatosensorial** edo **somestesiko primarioa** dugu (eremu motor primarioaren atzean). Gure larru-azalaren hartzaileetatik, sistema muskulueskeletikotik eta bame-organoetatik informazioa iristen den gunea da. Ukimenaren esperientzia, esperientzia termikoa, mina, gorputzaren posizioa, egindako esfortzua... kontziente egiten hasten da.

Gune horren ondoan dago **gune somestesiko sekundarioa**. Gune unimodala da, non azpimodalitate somestesikoak (ukitutako objektuaren tamaina, forma, testura, tenperatura...) elkarrekin konektatzen baitira, horrela esperientzia sensoriala aberastuz.

Gune somestesikoaren azpian **dastamengunea** dago (baita insularen zati batean ere). Dastamen-esperientziak forma hartzen du garun-eremu horretan.

Gune horien atzean, **asoziazio-gune parietala** (polimodala) dugu. Gune horri esker, posible da espazio-pertzepzioa, mugimendua eta objektuek betetzen duten kokapen espaziala irudikatzea. Eremu horretan, gune unimodalak elkarrekin konektatzen dira, esperientzia sensoriala aberastearren.

c) **Lobulu tenporalean**, lehen zinkunboluzioan (zati bat Sylvius-en ildo barnean ezkutatuta geratzen da), **entzumengune primarioa** dago. Horren ondoan **entzumengune sekundarioa** dago. Gune horiek entzumen-prozesamenduaz arduratzen dira. Horien ondoan, **Wernicke-ren gunea** dago. Benetan, lobulu tenporalaren eta parietalaren arteko mugan geratzen da, eta lobulu okzipitalek oso gertu. Brocaren eremua bezala, hizkuntzarentzat eremu kritikoa da. Soinuen deskodetzearekin eta hizkuntzaren ulermenarekin lotuta dago. Eremu horretan lesio bat duten pazienteek Wernickeren afasia garatzen dute (edo afasia sentsoriala). Paziante horiek ez dira gai komunikatzen zaien mezua ulertzeko eta era ulergarrian hitz egiteko. Maiz, beren hizkuntza zentzugabeko hitz-jario bihurtzen da.

Entzumengunearen eta Wernickeren gunearen azpian (lobulu tenporalaren barrualderaino heltzen da), **ikus-asoziatio eremu** bat dago, non forma konplexuak, aurpegiak, kolorea eta antzeko alderdi garrantzitsuak aztertzen baitira.

Lobulu tenporalaren barnealdean **usaimengune primarioa** dago. Gune horretan, esperientzia osmotikoak forma hartzen du.

d) **Lobulu okzipitalean**, poloan, **ikusmengune primarioa** daukagu. Horren inguruan, **ikusmengune sekundarioa** dago. Ikusmengune primarioa ikusmen-esperientziaren lehenengo analisi batekin hasten da. Ikusmengune sekundarioan, berriz, ikusmen-esperientziaren azpimodalitate ezberdinak konektatzen dira. Gero, informazioa lobulu tenporalera (korronte bentralera edo «Zer bidera») eta parietalera (korronte dorsalera edo «Non bidera»), **ikusmenaren asoziatioguneetara** bidaltzen da.

6. gaia. Nerbio-sistema periferikoa: egitura eta atalak

Nerbio-sistema periferikoa (NSP) nerbio-sistema somatikoan eta nerbio-sistema autonomoan banatzen da. Nerbio-sistema somatikoak sakonago aztertuko da azken unitatean, eta, bertan, zentzumen-sistema ezberdinak eta sistema motorra aztertuko dira.

Nerbio-sistema autonomoa

Nerbio-sistema autonomoak (NSA), erraietako nerbio-sistema edo sistema begetatibo gisa ere ezagutzen denak, kontrol kontzientean ez dauden egiturak estimulatzen eta kontrolatzen ditu. NSAk bizitzarako garrantzia duten hainbat fenomenotan hartuko du parte. Adibidez, jaterakoan, elikagaiak sartzea, mastekatzeta eta irenstearen zati bat borondatezko mugimenduak dira, eta nahigabeko mugimenduekin batera doaz; hala nola, listu-jariaketa, irenketaren zati bat, digestio-guruinen jariaketa, etab. Azkeneko horiek NSAk kontrolatuko ditu.

NSAk hiru ehun mota estimulatzen ditu: bihotzeko muskulua, guruin gehienak eta muskulu lau osoa (organoetan dagoena). Bi zatitan banatzen da: NS sinpatikoa eta NS parasinpatikoa; horiek (bi edo hiru salbuespenekin) organo eta egitura berberak inberbatzen dituzte; hala ere, biak antagonikoak dira. Adibidez, bihotzaren estimulazio sinpatikoak bihotz-maiztasuna areagotzen du, eta parasinpatikoak, berriz, taupadak motelago egiten ditu. Deskarga sinpatikoak begi-niniak dilatatzeko; parasinpatikoak, berriz, hertsatu egiten ditu. Bi sistemek

etengabe estimulatzen dituzte konektatzen dituzten egiturak, baina haien artean oreka sortzen da. Oreka hori modu hauetako batean alda daiteke: sistemaren zati baten estimulua handituz edo bestearen deskarga gutxituz.

Nerbio-sistema sinpatikoa

Nerbio-sistema (NS) sinpatikoak, nagusiki, gorputzean gordetako energia-erreserben gastuarekin lotutako jardueretan parte hartzen du. Pertsona bat estres-egoeran (fisikoan zein psikologikoan) dagoenean aktibatzen da batez ere. Gizabanakoa mehatxatua dago, eta gorputzak automatikoki «borrokatzeko ala ihes egiteko» erreakzionatzen du. Baldintza horietan, muskuluek lan handiagoa egin beharko dute, oxigeno gehiago beharko dute, eta energia gehiago kontsumituko dute. Beraz, bronkioak airea azkarrago eta kantitate handiagoan sar dadin irekitzen dira; bihotzak indar eta azkartasun handiagoz ematen ditu taupadak; bihotzeko eta muskuluetako arteriak dilatatu egiten dira, eta, ondorioz, odol gehiago eramaten dute gihar aktiboetara (horregatik, azala hotz sentitzen da); gibelak glukosa odolera jariatuko du energia azkar erabili ahal izateko; peristaltismoa moteldu egiten da, organismoak mehatxu-egoeraren aurrean digestioa egiteko astirik ez duelako.

NS sinpatikoak bi neuronako bide bat osatzen du. Lehendabiziko neuronaren gorputz zelularra bizkar-muinaren alboko adarrean dago. Bizkar-muinetik axoiak erro bentraletatik ateratzen dira, eta gongoil-kate sinpatikoan sartzen dira. Lepotik sakroraino zabaltzen den bizkarrezurraren alde banatan gongoil-kate bat dago. Gongoil parabertebralen katea edo kate sinpatikoa ere esaten zaio. Bizkarrezurreko gongoil sinpatikoak aldameneko gongoilekin konektatuta daude, goikoekin eta azpikoekin, kate sinpatikoa osatuz. Lehendabiziko neuronek sinapsiak ezartzen dituzte gongoil sinpatikoetan, bigarren neuronekin, eta horiek guruinak, odol-hodiak edo erraiak konektatzen dituzte. Lehenengo neuronari gongoil aurreko neurona (preganglionarra) esaten zaio, eta axoia mielinizatuta dauka; bigarren neuronari gongoil osteko neurona (postganglionarra) esaten zaio, eta axoiak ez du mielinarik.

Leporako, bururako eta toraxerako sustrai sinpatikoak T1etik T5era bitarteko alboko adarretik sortzen dira. Sabeleko erraietarako sustrai sinpatikoak T5etik T12ra bitarteko alboko adarretik sortzen dira. Azken horientzat, gongoil aurreko neuronaren axoiek ez dute sinapsirik egiten gongoil zerbikal sinpatikoan, baina bertan sartzen dira, zeharkatu egiten dute eta nerbio bereiziak eratzen dituzte sabeleko barrunbearn goiko eta beheko gongoil mesenterikoetan amaitzen duten izpiek. Gongoil horietan sinapsia egiten dute, gongoil osteko axoiak haietatik irteten dira, eta sare-itxurako plexua osatzen dute, zeinak arterietan zehar bidaiatzen baitu, organoetara iritsi arte. L1 eta L3 segmentuetatik ateratzen diren sustraiak hanketara iristen dira.

Gongoil aurreko eta osteko axoi sinpatikoen arteko sinapsian, azetilcolina (Ach) da neurotransmisore kimikoa, eta horren hartzaileak nikotinikoak dira. Gongoil osteko neuronaren eta konektatzen dituen egituren artean erabiltzen den neurotransmisorea noradrenalina (NA) da.

Hartzaile kolinergiko nikotinikoak bi sistema sinpatiko eta parasinpatikoetako gongoil aurreko eta osteko neuronen arteko sinapsietan daude, baita lotura neuromuskularreko muskulu eskeletikoetan ere.

Muin suprarrenalaren funtzioa

Giltzurrun gaineko guruineko (guruin suprarrenalala) muina NS sinpatikoaren zatia da. NS sinpatikoa aktibatzen denean, bere nerbioek muin suprarrenalala aktibatzen dute, eta muin suprarrenalak adrenalina (% altuagoan) eta noradrenalina (% baxuagoan) askatzea eragiten du. Bi hormona horiek estimulazio sinpatiko zuzenaren efektu berberak eragiten dituzte gorputz osoan, baina ondorioak gehiago luzatzen dira, estimulazioa amaitu eta minutu batera edo bira arte.

Adrenalina eta noradrenalina muin adrenalak askatzen ditu, eta, aldi berean, sinpatikoak beste organoak estimulatu ditu. Estimulatzeko bi moduek elkarri eusten diote, eta, oro har, horietako edozeinek ordezkari dezake bestea. Hala, estimulazio sinpatikoko mekanismo dualak segurtasun-faktore bat ematen du, behar izanez gero bata bestearen ordezkari jartzeko. Muin adrenalaren beste balio garrantzitsu bat da adrenalina eta noradrenalina zuntz sinpatiko zuzenean konektaturik ez dauden gorputzaren egiturak estimulatzeko duten gaitasuna. Adibidez, hormona horiek, bereziki epinefrinak, metabolismoaren abiadura handitzen dute organismoko zelula guztietan.

Nerbio-sistema parasinpatikoa

Bide bineuronal batean oinarritzen da, zeina gongoil aurreko neuronaz eta gongoil osteko neuronaz osatua baitago. Hala ere, ezberdintasun fisiologiko, anatomiko eta farmakologiko handiak daude bi sistemen artean. NS sinpatikoa estres-egoeretan nagusitzen da; NS parasinpatikoa, berriz, jarduera handiagoa du pertsona erlaxatuta eta atsedenean dagoenean; bihotz-taupada motelagoa da, peristaltismoa eta beste digestio-funtzio batzuk aktibatzen egiten dira, eta, horrela, hurrenez hurren. Sistema sinpatikoan bezala, Ach da gongoil aurreko neurona parasinpatikoaren eta gongoil osteko neuronaren arteko sinapsian erabiltzen den neurotransmisorea, eta bere hartzaileak nikotinikoak dira. Gongoil osteko axoi parasinpatikoen eta konektatzen dituzten egituren arteko transmisore kimikoa Ach da, eta haren hartzaileak mukarinkoak dira.

Anatomiari dagokionez, gongoil aurreko neuronaren gorputzak garun-enborrean eta bizkar-muinaren alde sakroko (S2-S4) gai grisean daude (kraneo-sakroak). Garun-enborrean, gorputz neuronalak nukleo espezifiko batzuetan biltzen dira, eta horien axoiek nerbio kranialekin lotzen dira (III motor okular arrunta, VII aurpegikoa, IX glosofaringea eta X neumogastrikoa). Nerbio horietatik irteten dira, nerbio luzeak izaten dira, eta organo itutik oso gertu dagoen gongoilan sinapsia egiten dute. Normalean, gongoil parasinpatikoa erraitik oso gertu dago; kasu askotan, gongoilak egitura inerbatuen inguruan, gainean edo barruan daude, eta gongoil osteko zuntzak mikroskopikoak dira. Hemen, gongoil osteko neuronaren zuntzek guruinak, bihotza eta muskulu leuna duten egiturak konektatzen dituzte.

Nerbio-sistema autonomoaren kontrola

NSA bizkar-muinean, garun-enborrean eta hipotalamoan dauden zentroek aktibatzen dute. Era berean, garun-azalaren eta, bereziki, sistema linbikoaren guneek bulkadak transmiti ditzakete beheko zentroetara, eta, horrela, eragina izan dezakete kontrol autonomoan. Sarritan, NSAk erraietako erreflexuen bidez kontrolatzen du. Hau da, seinale sentitiboak sartzen dira

gongoil autonomoen, bizkar-muinaren, garun-enborraren edo hipotalamoaren zentroetan. Horiek, berriz, erantzun-erreflexu egokiak transmititzen dituzte erraietako organoetara.

Erreflexu autonomoak:

- *Erreflexu kardiobaskular autonomoak.* Arteria handietako hormetan barohartzaileak (presio-hartzaileak) daude. Odol-presio altuak barohartzaile horiek luzatzen dituenean, seinaleak igortzen dira enbor entzefalikora. Hortik kontrol sinpatikoa bihotzera eta odol-hodietara inhibitzen da; ondorioz, presio arteriala jaitsi egiten da.
- *Erreflexu gastrointestinal autonomoak.* Janari gustagarriaren usainak erantzunak sortzen ditu parasinpatikotik urdaileko eta ahoko guruinetara. Guruin horiek, hurrenez hurren, digestio-zukuak eta listua jariatzen dituzte, janaria jatean hobe irentsi eta liseriketa egin dadin.
- *Beste erreflexu batzuk.* Esfinterrak erlaxatzea maskuria luzatzearen ondorioz gernua egiteko. Estimulu psikikoen erreflexu sexualak, erekzioa eragiten dutenak (funtzio parasinpatikoa) eta eiakulazioa (funtzio sinpatikoa). Beste erreflexu batzuek arearen funtzioa erregulatzen dute, izerditzea...

Galdetegia

1. Erronbentzefaloa:
 - a. Telentzefaloaz eta dientzefaloaz osatua dago.
 - b. Mesentzefaloaz eta mielentzefaloaz osatua dago.
 - c. Metentzefaloaz eta mielentzefaloaz osatua dago.

2. Garun-meningeak:
 - a. Piamaterra da kanpokoena.
 - b. Duramaterrena da kanpokoena.
 - c. Araknoidesa da kanpokoena.

3. Bizkar-muinaren gai grisa:
 - a. Orno-nerbioei pegatua dago.
 - b. Erdialdean kokatzen da.
 - c. Periferian kokatzen da.

4. Ukimen (somestesia) finari dagokionez:
 - a. Bizkar-muineko sistema dorsa-lemniskalak darama.
 - b. Bizkar-muineko sistema espinotalamikoak darama.
 - c. Bizkar-muineko sistema protopatikoak darama.

5. Borondatezko mugimenduei dagokienez:
 - a. Bizkar-muineko sistema extrapiramidalak darama.
 - b. Bizkar-muineko sistema espinokortikalak darama.
 - c. Bizkar-muineko sistema piramidalak darama.

6. Formazio sarekarari dagokionez:
 - a. Nukleo vestibularrek eta kolikuluek osatzen dute.
 - b. Gai beltzak eta nukleo gorriek osatzen dute.
 - c. Errafearen eta locus coeruleus-en nukleoek osatzen dute.

7. Talamoak:
 - a. Garun-azalera axoi anitz konektatzen ditu.
 - b. Modalitate sensorial guztien aferentziak, entzumenezkoak izan ezik, jasotzen ditu.
 - c. Modalitate sensorial guztien aferentziak jasotzen ditu.

8. Gongoil basalen narriadurak:
 - a. Parkinson-en gaixotasunean eragin dezake.
 - b. Huntington-en gaixotasunean eragin dezake.
 - c. Beste bi erantzunak zuzenak dira.

9. Amigdalak:

- a. Beldurraren ikaskuntzan parte hartzen du.
- b. Hipokanpoaren ondoan kokatzen da.
- c. Aurreko bi erantzunak zuzenak dira.

10. Garun-azala dela medio:

- a. Gune premotorra ikusmengune primarioaren ondoan kokatzen da.
- b. Entzumengune primarioa lobulu tenporalaren goiko zirkunboluzioan kokatzen da.
- c. Usaimen-kortexa lobulu parietalaren beheko zirkunboluzioan kokatzen da.

Erantzunak

1. c
2. b
3. b
4. a
5. c
6. c
7. a
8. c
9. c
10. b

Bibliografia

1. gaia. Nerbio-sistemaren antolaketa orokorra. Banaketa nagusiak. Garuneko baskularizazioa. Meningeak. Sistema bentrikularra.

- Afifi, A.K., Bergman, R.A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006). «Líquido cefalorraquídeo y barrera hematoencefálica». *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2. argit., 559-575). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.
- Corbertt, J., Haines, D., & Ard, M. (2003). «Ventriculos plexos coroides y líquido cefalorraquídeo». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 93-106). Madril: Elsevier Science.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007a). «Envolturas del sistema nervioso». *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. argit., 48-51). Bartzelona: Elsevier-Masson.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007b). «Introducción y visión general». *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. argit., 1-28). Bartzelona: Elsevier-Masson.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007c). «Sistemas ventriculares y Líquido Cefalorraquídeo». *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. argit., 52-58). Bartzelona: Elsevier-Masson.
- De Blas, M.R. (2001). «Organización general del sistema nervioso». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.). *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 381-420). Madril: Sanz y Torres.
- Haines, D.E. (2003). «El sistema cerebrovascular». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 122-136). Madril: Elsevier Science.
- Schünke, M., Schulte, E., Schumacher, U., Rude, J., Voll, M., & Wesker, K. (2008a). «Meninges encefálicas y medulares». *Prometheus: texto y atlas de anatomía* (3. lib., 186-190). Madril: Panamericana.
- Schünke, M., Schulte, E., Schumacher, U., Rude, J., Voll, M., & Wesker, K. (2008b). «Vasos sanguíneos encefálicos». *Prometheus: texto y atlas de anatomía* (3. lib., 246-264). Madril: Panamericana.
- Snell, R.S. (2007a). «Irrigación del Encéfalo y la Médula Espinal». *Neuroanatomía clínica* (6. argit., 473-498). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Snell, R.S. (2007b). «Meninges del Encéfalo y la Médula Espinal». *Neuroanatomía clínica* (6. argit., 427-442). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Snell, R.S. (2007c). «Sistemas Ventriculares. El Líquido Cefalorraquídeo y Barreras Hematoencefálica y Hemorraquídea». *Neuroanatomía clínica* (6. argit., 443-472). Buenos Aires: Médica Panamericana.

2. gaia. Bizkarrezur-muina. Bide sentsitiboak eta motorrak. Garun enborra. Zerebeloa. Jokabidearen inplikazioa. Kanpoko itxura orokorra

- Afifi, A.K., & Bergman, R.A. (2006). «Puente: correlaciones clínicas» (J. Orizaga Samperio, Trans.). *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2. argit., 181-188). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.
- Afifi, A.K., Bergman, R.A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006a). «Cerebelo». *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2. argit., 305-332). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.
- Afifi, A.K., Bergman, R.A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006b). «Puente». *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2. argit., 149-180). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.
- Carpenter, M.B. (1994a). «Haces de la médula espinal». *Neuroanatomía: fundamentos* (4. argit., 91-119). Madril: Médica Panamericana.
- Carpenter, M.B. (1994b). «Médula espinal: anatomía macroscópica y estructura interna». *Neuroanatomía: fundamentos* (4. argit., 68-90). Madril: Médica Panamericana.

- Crossman, A., & Neary, D. (2007). «Tronco del encéfalo». *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. argit., 87-100). Bartzelona: Elsevier-Masson.
- Chez, C., & Thach, M. (2001). «El cerebelo». In E.R. Kandel, J.H. Schwartz & T.M. Jessell (arg.), *Principios de neurociencia* (4. argit., 832-852). Madril: McGraw-Hill Interamericana.
- Haines, D.E. (2003a). «Médula Espinal». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 137-150). Madril: Elsevier Science.
- Haines, D.E. (2003b). «Tronco del encéfalo». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 151-158). Madril: Elsevier Science.
- Kiernan, J.A. (1998a). «Cerebelo». In M.L. Barr (arg.), *El Sistema nervioso humano: un punto de vista anatómico* (181-198). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.
- Kiernan, J.A. (1998b). «La médula espinal». In M.L. Barr (arg.), *El Sistema nervioso humano: un punto de vista anatómico* (83-106). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.
- Pearson, K., & Gordon, J. (2001). «Refejos medulares». In E.R. Kandel, J.H. Schwartz & T.M. Jessell (arg.), *Principios de neurociencia* (4. argit., 713-736). Madril: McGraw-Hill Interamericana.
- Snell, R.S. (2007a). «Núcleos de los nervios craneanos y sus conexiones centrales y Distribución». *Neuroanatomía clínica* (6. argit., 329-368). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Snell, R.S. (2007b). «Tronco encefálico». *Neuroanatomía clínica* (6. argit., 189-224). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Young, P.A., & Young, P.H. (2004a). «Anatomía, Topografía y Niveles funcionales del Tronco Cerebral». In P.A. Young & P. H. Young (arg.), *Neuroanatomía clínica funcional* (25-37). Bartzelona: Masson.
- Young, P.A., & Young, P.H. (2004b). «Topografía y Niveles Funcionales de la Médula Espinal». In P.A. Young & P.H. Young (arg.), *Neuroanatomía clínica funcional* (13-23). Bartzelona: Masson.

3. gaia. Dientzefaloo. Epitalamoa, talamoa eta hipotalamoa. Lotura funtzionalak eta portaera-kontsiderazioak.

- Abril Alonso, A. (2001). «Organización anatomofuncional del SNC II: diencéfalo y hemisferios crebrales». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, M.R. De Blas, A.A. Caminero, C. Lecumberri, J.M. De Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 481-532). Madril: Sanz y Torres.
- Afifi, A.K., & Bergman, R.A. (2006a). «Diencéfalo: Correlaciones clínicas» (J. Orizaga Samperio, Trans.). *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2. argit., 265-275). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.
- Afifi, A.K., & Bergman, R.A. (2006b). «Mesencéfalo: correlaciones clínicas» (J. Orizaga Samperio, Trans.). *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2. argit., 229-235). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.
- Afifi, A.K., Bergman, R.A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006). «Hipotálamo». *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2. argit., 405-416). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.
- Carpenter, M.B. (1994a). «El diencéfalo». *Neuroanatomía: fundamentos* (4. argit., 224-285). Madril: Médica Panamericana.
- Carpenter, M.B. (1994b). «El hipotálamo». *Neuroanatomía: fundamentos* (4. argit., 286-310). Madril: Médica Panamericana.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007a). «Introducción y visión general». *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. arg., 1-28). Bartzelona: Elsevier-Masson.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007b). «Tálamo». *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. argit., 123-129). Bartzelona: Elsevier-Masson.

- Martin, J.H. (2001). «El hipotálamo y la regulación de las funciones endocrinas y viscerales». In J.H. Martin (arg.), *Neuroanatomía* (2. argit., 419-446). Madril: Prentice Hall.
- Mihailoff, G., & Haines, D.E. (2003). «Diencefalo». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 219-234). Madril: Elsevier Science.
- Snell, R.S. (2007a). «Hipotálamo y sus conexiones». *Neuroanatomía clínica* (6. argit., 379-394). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Snell, R.S. (2007b). «Tálamo y sus conexiones». *Neuroanatomía clínica* (6. argit., 369-378). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Young, P.A., & Young, P.H. (2004). «Hipotálamo: desequilibrio vegetativo y endocrino». In P.A. Young & P.H. Young (arg.), *Neuroanatomía clínica funcional* (219-225). Bartzelona: Masson.

4. gaia. Eskualde azpikortikala. Gongoil basalak. Gorputz kailukara, fornixa eta mintz zuriak. Sistema linbikoa. Jokabide-kontsiderazioak.

- Afifi, A.K., & Bergman, R.A. (2006). «Ganglios basales: correlaciones clínicas» (J. Orizaga Samperio, Trans.). *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2. argit., 277-296). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.
- Afifi, A.K., Bergman, R.A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006). «Los ganglios basales». *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2. argit., 277-296). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.
- Bear, M.F., Connors, B.W., Paradiso, M.A., & Lienas Massot, B. (2008). «Mecanismos cerebrales de las emociones». *Neurociencia: explorando el cerebro* (3. argit., 434-455). Bartzelona: Wolters Kluwer.
- Carpenter, M.B. (1994). «Cuerpo estriado y núcleos relacionados». *Neuroanatomía: fundamentos* (4. argit., 311-343). Madril: Médica Panamericana.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007). «Hipotálamo, sistema limbico y sistema olfatorio». *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. argit., 161-169). Bartzelona: Elsevier-Masson.
- DeLong, M. (2001). «Los ganglios basales». In E.R. Kandel, J.H. Schwartz & T.M. Jessell (arg.), *Principios de neurociencia* (4. argit., 853-867). Madril: McGraw-Hill Interamericana.
- Kiernan, J.A. (1998). «Sistema límbico: hipocampo y amígdala». In M.L. Barr (arg.), *El Sistema nervioso humano: un punto de vista anatómico* (300-314). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.
- Ma, T. (2003). «Núcleos basales». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 405-422). Madril: Elsevier Science.
- Martin, J.H. (2001a). «Los ganglios basales». In J.H. Martin (arg.), *Neuroanatomía* (2. argit., 322-348). Madril: Prentice Hall.
- Martin, J.H. (2001b). «Sistema límbico». In J.H. Martin (arg.), *Neuroanatomía* (2. argit., 447-478). Madril: Prentice Hall.
- Schünke, M., Schulte, E., Schumacher, U., Rude, J., Voll, M., & Wesker, K. (2008). «Telencéfalo». *Prometheus: texto y atlas de anatomía* (3. lib., 198-208). Madril: Panamericana.
- Snell, R.S. (2007). «Núcleos de la base-Ganglios Basales y sus conexiones». *Neuroanatomía clínica* (6. argit., 315-328). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Walsh, K., & Vergara Flores, E. (1986a). «Los lóbulos frontales». *Neuropsicología clínica* (113-158). Madril: Alhambra.
- Walsh, K., & Vergara Flores, E. (1986b). «Los lóbulos occipitales». *Neuropsicología clínica* (233-255). Madril: Alhambra.
- Walsh, K., & Vergara Flores, E. (1986c). «Los lóbulos parietales». *Neuropsicología clínica* (195-232). Madril: Alhambra.

Walsh, K., & Vergara Flores, E. (1986d). «Los lóbulos temporales». *Neuropsicología clínica* (159-194). Madrid: Alhambra.

Young, P.A., & Young, P.H. (2004a). «Glanglios Basales: alteraciones de los movimientos». In P.A. Young & P.H. Young (arg.), *Neuroanatomía clínica funcional* (89-104). Barcelona: Masson.

Young, P.A., & Young, P.H. (2004b). «Sistema Límbico: Afasias, Agnosias y Apraxias». In P.A. Young & P.H. Young (arg.), *Neuroanatomía clínica funcional* (211-225). Barcelona: Masson.

5. gaia. Garun-azala. Azterketa histologikoa. Lobulu zerebralak. Arlo funtzionalak. Albokotasuna eta nagusitasun hemisferikoa. Konexio inter eta intrahemisferikoak. Goi-mailako integrazioak.

Afifi, A.K., Bergman, R.A., Orizaga Samperio, J., & Sandoval Romero, A. (2006). «La corteza cerebral». *Neuroanatomía funcional: texto y atlas* (2. argit., 339-387). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.

Barr, M.L., & Kiernan, J.A. (2000). «Histología de la corteza cerebral». *El Sistema nervioso humano: un punto de vista anatómico* (169-180). Mexiko: McGraw-Hill Interamericana.

Crossman, A., & Neary, D. (2007). «Hemisferio cerebral y Corteza cerebral». *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. argit., 129-144). Barcelona: Elsevier-Masson.

Haines, D.E. (2003). «Telencéfalo». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 235-251). Madrid: Elsevier Science.

Lynch, J. (2003). «Corteza cerebral». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 505-520). Madrid: Elsevier Science.

Rubia, J. (1998). «Áreas asociativas de la corteza cerebral». In J.M. Delgado, A. Ferrús, F. Mora & F. Rubia (arg.), *Manual de neurociencia* (875-890). Madrid: Síntesis.

Schünke, M., Schulte, E., Schumacher, U., Rude, J., Voll, M., & Wesker, K. (2008). «Telencéfalo». *Prometheus: texto y atlas de anatomía* (3. lib., 198-208). Madrid: Panamericana.

Snell, R.S. (2007). «Estructura y Localización Funcional de la Corteza Cerebral». *Neuroanatomía clínica* (6. argit., 281-301). Buenos Aires: Médica Panamericana.

Young, P.A., & Young, P.H. (2004). «Corteza Cerebral: Afasias, Agnosias y Apraxias». In P.A. Young & P.H. Young (arg.), *Neuroanatomía clínica funcional* (193-210). Barcelona: Masson.

6. gaia. Nerbio-sistema periferikoa: egitura eta atalak

Aguilar, E. (1998). «El sistema nervioso autónomo». In J. Delgado-García, A. Ferrús, F. Mora & F. Rubia (arg.), *Manual de Neurociencia* (733-754). Madrid: Síntesis.

Bear, M.F., Connors, B.W., Paradiso, M.A., & Lienas Massot, B. (2008). «Control químico del cerebro y conducta». *Neurociencia: explorando el cerebro* (3. argit., 402-430). Barcelona: Wolters Kluwer.

Crossman, A., & Neary, D. (2007). «Sistema nervioso autónomo». *Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. argit., 43-47). Barcelona: Elsevier-Masson.

Guyton, A.C. (1989). «Sistema nervioso autónomo; médula adrenal». In A.C. Guyton (arg.), *Anatomía y fisiología del sistema nervioso* (336-351). Madrid: Médica Panamericana.

Iversen, S., Iversen, L., & Saper, B.C. (2001). «Sistema nervioso autónomo e hipotálamo». In E.R. Kandel, J.H. Schwartz & T.M. Jessell (arg.), *Principios de neurociencia* (4. argit., 960-981). Madrid: McGraw-Hill Interamericana.

Schünke, M., Schulte, E., Schumacher, U., Rude, J., Voll, M., & Wesker, K. (2008). «Sistema nervioso vegetativo». *Prometheus: texto y atlas de anatomía* (3. lib., 316-324). Madrid: Panamericana.

- Snell, R.S. (2007). «Sistema Nervioso Autónomo». *Neuroanatomía clínica* (6. argit., 395-426). Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Young, P.A., & Young, P.H. (2004). «Sistema autónomo: anomalías viscerales». In P.A. Young & P.H. Young (arg.), *Neuroanatomía clínica funcional* (227-244). Barcelona: Masson.

4. UNITATEA. Sistema neuroendokrinoa

• Gaitasunak / Irakasgaia ikastearen emaitzak

Hormonen funtzioaren eta nerbio-sistemaren jardueraren arteko lotura egiteko eta bi sistema horien jarduera jokabidearekin bateratzeko gai izatea.

• Helburuak

Unitate honen helburua da ikasleak sistema endokrinoa eta neuroendokrinoa ezagutzea, eta baita horiek jokabidean duten garrantzia ezagutzea ere. Hasteko, endokrinologiako oinarriko kontzeptuak, barne-jariaketako guruinak, horien kokapena, izaera eta ekintza-mekanismoak aztertuko dira. Ondoren, hipotalamoaren edo hipofisiaren arteko erlazioak aztertuko dira, askapen-hormonaren eta hormona tropikoaren kontzeptua sartuz. Hiru ardatz hipotalamo edo hipofisarioak garatuko dira, eta diana-guruinek (tiroideak, suprarrenalak eta gonadak) bereizitako hormonen erregulazio-mekanismoak eta ekintza biologikoak deskribatuko dira. Unitate honek sei gai teoriko eta bi jarduera praktikoko ditu.

• Gaiak

1. Guruin endokrinoak erantzun-sistema gisa. Sailkapena eta ekintza-mekanismoak. 81
Hormonen jariaketa erregulatzea.
 2. Nerbio-sistemaren eta sistema endokrinoaren arteko harremanak. Hormona 83
tropikoak. Neurohipofisia. Adenohipofisia.
 3. Hipotalamoa / hipofisi-tiroidea ardatza. Tiroide guruineko hormonak. Jokabidearen 85
gaineko ondorioak.
 4. Hipotalamoa / hipofisi-adrenala ardatza. Muina eta azal adrenalak. Hormona adrenal 86
nagusien funtzioa. Estresaren erantzun fisiologikoa. Jokabide-inplikazioak.
 5. Hipotalamoa / hipofisi-gonada ardatza. Barrabilak eta obulutegiak. Hormona 88
gonadal nagusiak eta funtzio fisiologikoak. Inplikazioak garapenean eta ezaugarri
sexualak. Hilekoaren zikloa. Hormona gonadalek sexu-jokabidean duten eragina.
 6. Beste guruin batzuk. Epifisia. Pankrea eta paratiroideak. Hormona nagusiak. 89
- Galdetegia 91
- Bibliografia 94

1. gaia. Guruin endokrinoak - Sarrera

Sistema neuroendokrinoaren funtzioa da gorputzeko zelula, ehun eta organo ezberdinen jarduera erregulatuko duten hormonak sintetizatzea eta jariatzea. Sistema hori neuronek eta guruinek osatzen dute, eta, elkarlanean, hormona ezberdinak sintetizatu eta odolera jariatzen dituzte. Odol-zirkulazioaren bidez, hormona horiek organismo osora hel daitezke, eta euren efektua burutu ehun edo organo ituetan. Garuna hormona sortzaile garrantzitsu bat izanik, oinarrizko prozesuetan parte hartzen du; hala nola, ugalketan, hazkuntzan edo metabolismoan. Era berean, garuna odoleko hormona horien hartzaile da, eta, ondorioz, seinalizazio hormonalak jarduera neuronalean zein jokabidean izan dezake eragina.

1. Guruin endokrinoak erantzun-sistema gisa

Hormonak sintetizatu eta odol-zirkulaziora jariatzen dituzten egiturei **guruin endokrino** deritze. *Endokrino* deritze hormonak odol-zirkulaziora jariatzen dituztelako; guruin exokrinoek aldiz, hodieta (heste-hodira, adibidez) edo gorputzetik kanpora jariatzen dituzte euren produktuak (izerdi-guruinak, kasu).

Guruin endokrino nagusiak honako hauek dira: *hipotalamoa, hipofisia, guruin pineala, tiroidea, guruin suprarrenalak, gonadak (barrabilak eta obulutegiak), guruin paratiroideoak eta Langerhans-en irlak*. Horiez gain, beste organo batzuek ere funtzio endokrinoa izan dezakete; giltzurrun, gibel edo heste-hodiak, besteak beste. Guruin endokrinoak gorputz osoan zehar daude banatuta, eta hipotalamoa da horien guztien koordinazio-lana egiten duena, aurrerago ikusiko dugun bezala.

2. Hormonen sailkapena eta ekintza-mekanismoak

Hormonen izaera kimikoaren arabera, hiru taldetan sailka daitezke:

1. **Hormona esteroideak.** Kolesterol molekulatik eratortzen dira, eta lipodisolagarriak dira. Ondorioz, zelularen mintza erraz zeharkatzeko gai dira; aldiz, euren ezaugarri hidrofobikoagatik, proteina garraiatzaileei loturik bidaiatzen dute odolean zehar. Talde honetakoak dira kortex adrenaleko hormonak (glukokortikoideak eta mineralokortikoideak) eta gonadetako hormonak (sexu-hormona maskulino eta femenoak).
2. **Hormona peptidikoak.** Aminoazido-kate motzez osatuak daude, eta hidrofiliakoak dira; beraz, uretan (eta odolean) disolagarriak. Talde honetan sar daitezke hipotalamoak jariatutako hormonak, adenohipofisiko hormona tropikoak, neurohipofisiko hormonak, urdail-hesteetakoak eta pankreakoak.
3. **Hormona monoaminikoak.** Tirosina aminoazidotik eratortzen dira, muin adrenaleko zein tiroide guruineko hormonak izanik talde honetakoak. Muin adrenaleko hormonak hidrodisolagarriak dira, eta hormona tiroideoak, aldiz, lipodisolagarriak.

Hormonen ezaugarri kimiko horiek garrantzitsuak dira euren hartzailearekin izango duten elkarrekintza definituko duelako, eta baita elkarrekintza horren ondoren ematen den erantzuna ere. Hala nola, **uretan disolbagarriak** diren hormonek (hormona peptidikoak eta muin adrenalekoak) ezin dute mintz plasmatikoa zeharkatu, eta, beraz, mintzean txertatuta dagoen hartzaileen bidez gauzatuko dute euren ekintza. Hormona horiek hartzaileen zelulaz kanpoko aldeari lotuko zaizkio, eta, ondorioz, aldaketa konformazional bat gertatuko da hartzailearengan. Aldaketa horrek zelula barnean beste molekula bat sortu edo aktibatuko du, **bigarren mezulari** gisa jokatuko duena (lehenengo mezularia hormona izango da). Bigarren mezulari horrek seinalizazio ur-jauzi bat sorraraziko du, eta, ondorioz, seinalearen amplifikazioa gertatuko da. Azken ondoriogisa, aldatu egingo da hainbat entzimen jarduera katalitikoak edo proteinen sintesia; beraz, zelularen fisiologia. Bigarren mezulari garrantzitsuenetakoak AMP ziklikoa (AMPz), GMP ziklikoa (GMPz), inositol trifosfatoa edo kaltzioa dira.

Hormona esteroideak eta tiroideak, esan bezala, lipodisolbagarriak (hidrofobikoak) dira, eta, beraz, gai dira zelularen mintza zeharkatzeko. Ondorioz, hormona horien ekintza-mekanismoa aurrekoen ezberdina izango da. Hasteko, hormona horien odoleko garraioa proteina garraiatzaile batzuen bitartez gertatuko da, eta, ehun-itura iristen direnean, hormona garraiatzaile konplexua askatu egiten da. Hormona aske geratzean, mintz plasmatikoa zeharkatuko du difusioz, eta zelula barneko bere hartzaileari lotuko zaio. Sortu berri den hormona hartzaile konplexua zelularen nukleora joaten da, eta, bertan, gai izango da DNA molekulatan dauden sekuentzia zehatz batzuk ezagutzeko. Sekuentzia zehatz horiek gene ezberdinetatik gertu daude, eta hormona hartzaile konplexuaren loturaren ondorioz gene horien transkripzioa aktibatuko da; azkenik, proteina horren sintesia gauzatuko da. Transkripzioaren eta proteinen sintesiaren aktibazioaren ondorioz, zelularen fisiologia aldatuko da, eta hormonak sortutako seinaleari erantzungo dio. Irakurleak ondoriozta dezakeenez, azken mekanismo hori hormona hidrodisolbagarriena baino dezente motelagoa da; izan ere, transkripzioaren aktibazioa eta proteinen sintesia ematea eskatzen du. Hormona esteroideen ekintza-mekanismo nagusia deskribatutako hau izan arren, hormona esteroideak ezagutzen dituzten mintzeko hartzaile batzuk ere ikusi dira; horien eragina azkarragoa litzateke, zelularen erantzunak ez lukeelako aldaketarik eragingo transkripzioan.

3. Hormonen jariatzearen erregulazioa

Hormonak oso kontzentrazio baxutan dira eraginkorrak, eta, beraz, haien sintesia eta jariatzea oso kontrolatua dago organismoaren homeostasia mantendu ahal izateko eta une oroko beharrei erantzuteko. Hormonen jariatzearen kontrolak eskema hierarkiko bat jarraitzen du, hipotalamoan izanik goialdean kokatzen den egitura eta gainontzeko guruin guztien jariatzea koordinatzen duena. **Hipotalamoak** garuneko hainbat egituratik jasotzen ditu aferentziak, informazio mota ezberdina ematen diotenak, eta, era berean, odoleko hormonek eta beste substantzien maila zein den ere jakin dezake. Informazio hori guztia integratu

ondoren, hipotalamoak hormonak jariatuz erantzungo du, eta horiek hipofisian, hierarkia horren ondorengo mailako egiturari, izango dute eragina.

Hipofisia edo **guruin pituitarioa** funtzionalki oso ezberdinak diren bi zatitan bana daiteke: aurreko lobulua edo **adenohipofisia**, eta atzeko lobulua edo **neurohipofisia**. Azken horrek hipotalamoan sintetizatzen diren bi hormona biltegitatu eta jariatzen ditu. Adenohipofisiak, aldiz, hainbat hormona jariatzen ditu, eta horiek beste guruinetan edo ehun ezberdinetan dute eragina.

Ardatz neuroendokrino ezberdin horiek **atzaerielikadura-mekanismo** molekularren bitartez erregulatzen dira; hau da, ardatzaren produktua den hormonaren odoleko mailak guruinean izango du eragina bere produkzioa eta jariatzea kontrolatzeko. Hormonen erregulazioan parte hartzen duten atzaerielikadura-begizta gehienak negatiboak dira, eta konplexutasun-maila ezberdinak izan ditzakete. Mekanismo sinpleenaren kasuan, hormona berak ala beste substantzia batek hormona sortzen duen guruinean izango du eragina. Hori da, adibidez, glukosaren eta intsulinararen kasua; hau da, glukosa-maila altuak intsulinarren jariatzea sorraziko du, eta maila baxuak, aldiz, jariatzea inhibituko du.

Atzaerielikadura-begizta negatibo horien konplexutasun-maila altuagoa da hipotalamo-hipofisi ardatzaren kontrolpean dauden guruinetan; izan ere, hainbat mailatan eragin daiteke erregulazio hori.

2. gaia. Nerbio-sistemaren eta sistema endokrinoaren arteko erlazioak

Nerbio-sistemak eta sistema endokrinoak hainbat ezaugarri komun dituzte, eta beste ezaugarri batzuk bakoitzaren bereizgarri dira. **Komunikazio neuronalean** mezulariak neurotransmisoreak dira, eta horiek zelula presinaptikoaren bukaera axonikoan pilatzen dira besikuletan. Nerbio-bulkada iristean, besikula horiek mintzarekin fusionatzen dira, eta neurotransmisoreak arraildura sinaptikora askatzen dira. Sinapsia sortzen duten bi zelulen arteko distantzia txikia egin ondoren, neurotransmisoreak neurona postsinaptikoaren mintzean dauden hartzaileei lotzen zaizkie. **Komunikazio hormonalean** ere, hormonak zelula endokrinoen besikuletan pilatuta daude, eta fusioaren bidez askatzen dira; baina, kasu honetan, odol-zirkulaziora jariatzen dira, eta, beraz, organismoan edozein ehun eta organotara iritsi daitezke. Dena den, hormonek beren efektua egiteko, zelula-ituak hormona horrentzako hartzaile espezifikoak izan behar ditu.

Bi komunikazio-sistemen ezberdintasun nagusia abiadura dela esan genezake. Komunikazio neuronala oso azkar gertatzen den prozesu bat da, eta bizkortasuna eskatzen duten egoeretan erabiltzen da. Adibidez, beharrezkoa da gure inguruko objektuen kokapena antzemateko edo gure gorputza mugitzeko. Hormona bidezko komunikazioa, aldiz, motelagoa da, eta erantzunaren intentsitatea mailaz mailakoa izan daiteke. Horregatik, efektu

iraunkorrakoak dituzten prozesuetan hartzen dute parte, hala nola liseriketan edo garapenean.

Lehen, bi sistema horiek guztiz ezberdinak eta bereziak zirelako ustea zabaldua zegoen, baina, hainbat ikerketaren ondorioz, gaur egun badakigu nerbio-sistemaren eta sistema endokrinoaren artean lotura handiak daudela eta elkarri eragiten diotela.

XX. mendearen hasierako ikerketek azaleratu zuten, gorputzeko guruin asko hipofisiak jariatutako hormonen eraginaren ondorioz aktibatzen ziren, eta, ondorioz, hipofisia guruin nagusizat hartu zen. Ondorengo ikerketek, ordea, hipofisia ere beste egitura baten kontrolpean zegoela argitu zuten; hipotalamoaren kontrolpean, alegia. Beraz, gaur egun badakigu hipotalamoa dela sistema endokrinoa kontrolatzen duen garuneko egitura nagusia. Horretaz gain, ikusi da hipotalamoko nukleo neuronal batzuk gai direla hormonak jariatzeko, zelula neurojariatzaileak edo neuroendokrinoak deritzenak, eta horiek dira bi sistemen arteko lotura ezartzen dutenak. Gainera, badakigu hipotalamoaren eta hipofisiaren arteko odol-hodi bidezko konexio bat ere badagoela (hipotalamo-hipofisi porta sistema), eta bertara jariatzen ditu hipotalamoak hipofisian eragingo duten hormonak (neurohormona ere deiturikoak, neuronek sintetizatzen baitituzte).

Hormona tropikoak

Hormona tropikoek beste guruin baten hormonen produkzioan eta jariatzean eragiten dute; hormona ez-tropikoek, aldiz, zuzenean ehun edo organo ituetan dute eragina. Hurrengo atalean ikusiko dugun bezala, adenohipofisiak bi talde horietako hormonak jariatzen ditu.

Neurohipofisia eta adenohipofisia

Neurohipofisia hipotalamoaren luzapen gisa hartzen da batzuetan, eta azken horren kontrol zuzenaren menpe dago. Bi hormona jariatzen ditu, batez ere: oxitozina eta basopresina. Bi hormona horiek hipotalamoko nukleo supraoptikoan eta parabentrikularrean sintetizatzen dira; gune horietako neuronen axoiak neurohipofisiraino iristen dira. Bertan, axoiak adarkatu egiten dira, eta odol-kapilarrekin kontaktuan jartzen dira, bertara neurohormonak jariatzeko. Ezaugarri horiek ikusita, esan genezake neurohipofisia ez dela benetako guruin endokrino bat baizik, hormona hipotalamikoak jasotzen dituen odol-kapilarren sare espezializatu bat.

Oxitzina hormona peptidiko bat da, eta paper garrantzitsua du ugaztunen ugalketa-funtzioan. Izan ere, umetokiaren uzkurdua eragiten du, zeina ezinbestekoa baita ernalkuntza-eta erditze-prozesuan. Edoskitzean ere garrantzi handia du, ama-esnearen jariatzean laguntzen duelako, bular-ehunaren uzkurdurak eraginez. Era berean, harreman sozio-sexualekin (atxikimenduarekin) lotuta dago.

Basopresina ere hormona peptidiko bat da, oxitozinaren oso antzekoa. Giltzurrunetan du eragina, uraren birxurgatzea sortzen baitu, eta, beraz, gernu-produkzioa murriztu. Horretaz gain, odol-bolumena, balantze elektrolitiko eta tentsio arterialaren igoera ere erregulatzen ditu, eta gorputzaren homeostasia mantentzen laguntzen du. Oxitozina bezala, harreman sozio-

sexualekin lotuta dago.

Orain arte ikusi denez, hipotalamoak neurohipofisia zuzenean kontrolatzen du; adenohipofisiaren erregulazioa, aldiz, modu ez-zuzen batean erregulatzen du, hormona kitzikatzaile batzuk jariatuz:

- **GHRH** (hazkuntza-hormonaren hormona jariatzailea), hazkuntza-hormonaren (GH) jariapena erregulatzen du.
- **TRH** (tirotropinaren hormona jariatzailea), tirotropinaren edo tiroidearen hormona estimulatzailearen (TSHren) jariapena erregulatzen du.
- **CRH** (kortikotropinaren hormona jariatzailea), adrenokortikotropinaren (ACTH) askatzea erregulatzen du.
- **GnRH** (gonadotropinen hormona jariatzailea), gonadotropinen (hormona luteinizatzailea (LH) edo folikulu-kitzikatzailea den hormonaren (FSH) jariapenaren kontrola eragiten du.

Adenohipofisiak jariatzen dituen hormona **ez-tropikoak** dira **prolaktina** eta **hazkuntzaren hormona** edo **somatotropina**. Prolaktinak ama-esnearen produkzioa estimulatzen du, eta hazkuntza-hormonak gorputzaren hazkuntza bultzatzen du.

Adenohipofisiak jariatzen dituen hormona **tropikoak** honako hauek dira:

- Adrenokortikotropina (ACTH).
- Tirotropina edo tiroidearen hormona estimulatzailea (TSH).
- Gonadotropinak (hormona luteinizatzailea (LH) edo hormona folikulu-kitzikatzailea (FSH)).

Hipofisiak jariatzen dituen hormonen organo-itua kontuan izanik, ardatz hormonal ezberdinak bereiz ditzakegu: prolaktinaren ardatza, hazkuntza-hormonaren ardatza, hipotalamo / hipofisi-tiroidea ardatza, hipotalamo / hipofisi-adrenala ardatza eta hipotalamo / hipofisi-gonada ardatza. Azken hirurak ondorengo gaietan azalduko dira sakonago.

3. gaia. Hipotalamo / hipofisi-tiroidea (HHT) ardatza

HHT ardatza hormona tiroideoen jariapena erregulatzen duen ardatza da. **Guruin tiroidea** organo endokrino handienetakoa da, elkarri lotuta dauden bi lobuluz osatua dagoena. Lepoan kokatzen da, trakearen aurrean eta laringearen azpian. Guruin horrek **tiroxina** edo **tetraiodotironina (T₄)** eta **triiodotironina (T₃)** produzitzen ditu. Bi hormona horien jariapena adenohipofisiak jariatzen duen **TSH (tiroidearen hormona estimulatzailea)** hormonaren menpe dago, eta, era berean, TSHren jariapena T₃ eta T₄ hormonaren odoleko mailaren araberakoa eta hipotalamoak jariatzen duen **TRH (tirotropinaren hormona jariatzailea)** hormonaren araberakoa da.

Tiroide-guruineko hormonak

Tiroideak jariatzen dituen hormonak dira triyodotironina (T_3) eta tetrayodotironina (T_4) edo tiroxina. Horiek denak *tiroglobulina* deritzon glukoproteina batetik abiatuta sintetizatzen dira. Sintesia tiroglobulinaren osagai diren tirosina aminoazidoei iodoa gehitzean hasten da, eta, ondoren, aminoazido horren hainbat aldaketa gertatzen dira, T_3 eta T_4 lortu arte. Hormona horien sintesirako ezinbestekoa den iodo hori dietatik lortzen dugu, eta, hesteetan gertatzen den xurgapenaren ondoren, odol-zirkulazioaren bidez tiroideraino garraiatzen da.

Eraginak jokabidean

Hormona tiroideoen funtzio nagusia organismoaren metabolismo basala erregulatzea da. Aurreko ataletan ikusi den bezala, tiroide hormonak euren hartzaile intrazelularrei lotzen zaizkie, eta, ondoren, metabolismoan parte hartzen duten hainbat entzima kodetzen dituzten geneen transkripzioa aktibatzen dute. Metabolismo-tasaren igoeraren ondorioz gertatzen den glukosaren oxidazio azkarrak gorputzaren tenperatura mantentzen laguntzen du. Horretaz gain, hazkuntza zelularrean eta ehunen diferentziazioan ere parte hartzen dute, eta garrantzi berezia dute nerbio-sistemaren garapenean.

Hormona horien gabeziak, **hipotiroidismoak** alegia, haurren gertatzen denean, hazkuntzaren atzerapena ekar dezake, eta baita atzerapen mentala ere. Helduengan, nekea, gehiegizko pisua, hotzarekiko sentikortasuna eta arnasteko zailtasuna sor ditzake. **Hipertiroidismoak** (hormona tiroideoen gehiegiak), aldiz, pisu galera, beroarekiko sentikortasuna, suminkortasuna edo urduritasuna ekar ditzake.

4. gaia. Hipotalamoa / hipofisi-adrenalaren ardatza (HHA)

HHA ardatza hipotalamoaren, hipofisiaren (guruin pituitarioa) eta guruin adrenalaren edo suprarrenalaren arteko elkarreragin-sistema bat da. Guruin suprarrenalak giltzurrun bakoitzaren goialdean kokatutako guruin txikiak dira. Horiek bizitzarako ezinbestekoak diren hormonak sortzen dituzte.

Guruin suprarrenalak ondo berezitateko bi zatitan banatuta daude: azala eta muina. Azal adrenalak, era berean, hiru eremutan banatzen da: kanpoko zona glomerularra, eremu faxizatua eta formazio sarekara. Garrantzitsua da bereizketa hori egiaztatzea, eremu bakoitza hormona batzuek eta funtzio batzuek arduratzen baita.

Azal adrenalak jariatutako hormona nagusiak glukokortikoideak eta mineralokortikoideak dira. Guruin horiek beste hormona batzuk ere gordetzen dituzte, hala nola progestagenoak, androgenoak edo estrogenoak, nahiz eta kantitate txikian izan.

Muinak, berriz, adrenalina eta noradrenalina jariatzen ditu, zeinak SNPren (adrenalina eta noradrenalina) eta NSZren neurotransmisoreak baitira (noradrenalina soilik).

Hormona adrenal nagusien funtzioa

Guruin adrenalek jariatutako hormonek funtzio espezifikokoak dituzte:

- **Glukokortikoideak.** Odoleko glukosa-mailak handitzen dituzte, glukogeno lisia areagotuz glukosa lortzeko. Hormona horiek ACTHren (adrenokortikotropina edo kortikotropina hormona) jariatzen diren mende daude, eta hori, aldi berean, CRH (kortikotropina askatzen duen hormona) delakoak kontrolatzen du. Bi hormona aitzindari horien jariatzea bertan behera gera daiteke, glukokortikoideen kontzentrazio plasmatikoa handia bada, edo jariatzea indartu daiteke glukokortikoideen kontzentrazioa txikia bada. Hortik dator atzeraelikaduraren fenomenoak. Kortisola da estres-egoeretan (immunosupresioa) nabarmen areagotzen den glukokortikoide nagusia. Kortisol hiposekrezioa Addison-en gaixotasun gisa ezagutzen da, eta hipersekrezioa Cushing-en sindrome gisa.
- **Mineralkortikoideak.** Mineralkortikoide nagusia aldosterona da. Hormona horien funtzio nagusia da gorputzak gertu zehar sodioaren galera ekiditea. Sodioaren galerak odol-presioa nabarmen jaitsiko luke, gizabanakoaren bizitza bera arriskuan jarritz. Hormona mota horiek, beraz, sodioaren eta potasioaren metabolismoa erregulatzen dute, odol-bolumena kontrolatzen dute, eta arteria-presioa erregulatzen dute.
- **Adrenalina eta noradrenalina.** Bere funtzio nagusia da organismoa ahalegin handi baterako prestatzea; eta glukokortikoideekin batera, estres-egoeretan askatutako hormonak dira.

Estresaren eta jokabide-inplikazioen erantzun fisiologikoa

Aipatu bezala, hormona horiek askatzea estresarekin lotuta dago. Organismoak mehatxutzat ulertzen dituen egoera estresagarrietan, hormona horiek askatzeak aukera ematen du neuronetara glukosa gehiago ekartzeko, bai eta bihotzeko eta hezurretako muskulaturara ere, egoera horietan erantzun eta jardun beharko duten organoak ahalik eta modu eraginkorrenean egiteko gai izan daitezen (adibidez, mugimendua eta arreta erraztuz).

Gainera, badakigu glukokortikoideek immunitate-sistemaren erantzuna ezabatzen dutela eta ondorio antiinflamatorioak dituztela. Hori oso onuragarria izan daiteke, tratamenduari dagokionez, transplanteak edo alergiak bezalako kasuetan. Hala ere, egoera estresagarrietan (edo tentsio handiko aldietan) glukokortikoideak ugaritzeak lotura zuzena du gaixotasunak izateko arrisku handiagoarekin.

Hormonen jokabide-inplikazioak funtsezkoak dira, mehatxu- edo arrisku-egoeren aurrean eraginkortasunez erantzuteko aukera ematen baitigute. Ez da ahaztu behar glukokortikoideen jariatze-denboraldi luzeek osasun-arazoak eragingo dizkiotela gizabanakoari, eta heriotza neuronal ere gerta daitekeela.

5. gaia. Hipotalamoia / hipofisi-gonada ardatza (HHG)

HHG ardatza hipotalamoaren, hipofisiaren eta gonaden arteko atzeraelikadura-sistema bat da. Kasu honetan, GnRH hipotalamoak jariatzen du gonadotropinak askatzen dituen hormona, eta hipofisira iristen da, non FSH eta LH gonadotropinak jariatzea estimulatzen baita. Gonadetan eragina izango dute, bai barrabiletan, bai obarioetan.

Barrabilak arrek dituzten alde biko guruinak dira. Espezie gehienetan, guruinak *eskroto* izeneko kanpoko bi poltsatan daude. Barrabilek hodi seminifero taldekatuak dituzte, eta horiek arduratzen dira espermatozoideak ekoizteaz. Eta hodi horiek ehun batez inguratuta daude, non hormonak sortzen dituzten zelula nagusiak kokatzen baitira: Leydig zelulak.

Obulutegiak emeen abdomen-barrunbean dauden bi guruin dira, eta gametoak sortzea eta hormona esteroideak sintetizatzea dute eginkizun. Kanpoko geruzan obozitoak daude, obuluen garapena ahalbidetuko dutenak.

Hormona gonadal nagusiak, funtzio fisiologikoak, garapenean dituzten ondorioak eta ezaugarri sexualak

Androgenoak barrabiletako *Leydig zelulek* askatutako hormonak dira, eta testosterona da garrantzitsuenetako bat, baina ez bakarra. Androgenoek, hipotalamoak eta adenohipofisiak (LH) erregulatuta, funtzio desberdinak dituzte. Alde batetik, ugalketa-funtzioarekin zerikusia duten zenbait prozesu erregulatzea du eginkizun, hala nola espermatogenesisia. Gainera, ezaugarri maskulinoak garatzeaz arduratzen dira, bai enbrioi-mailan, bai pubertaroan.

Obulutegiek ere androgeno ugari sortzen dituzte, eta estrogenoen aitzindariak dira kasu honetan, testosterona estradiol bihurtzeko aukera ematen duten entzimekin batera. Progesterona jariatzeaz ere arduratzen dira.

Estrogenoen funtzio nagusia emakumeen ugaltze-aparatua obulaziorako eta ernalketarako prestatzea da. Gainera, koipeen eta kolesterolaren metabolismoan esku hartzen dute, tentsio arteriala gutxitzen dute, gorputzeko koipea banatzen dute, hezurak babesten dituzte, eta, androgenoekin batera, libidoa estimulatzen dute. Progesteronaren kasuan, hilekoaren zikloan duen funtzioa endometria egokitzea da, enbrioi ziklo horretan errazago ezartzeko, eta haurdunaldia modu seguruan igarotzen laguntzen du.

Hormona gonadal horiek sexu-ezaugarriak garatzen laguntzen dute enbrioi-mailan, eta, horri esker, ehuna eta organoak bereiz daitezke ar edo eme bat garatzeko; pubertaroan, berriz, hormonon jariatzearen ondorioz, ar edo eme hori emankorra izango da, eta espermatozoideak eta obuluak ekoizten hasiko da.

Hilekoaren zikloa

Hilekoaren zikloak 28 egun inguruko iraupena du, eta organismoak hainbat hormona

askatzen ditu, aldaketa fisiologiko ezberdinak eraginez. Obozitoa obulazio-prozesuaren bidez obulutegetik kanporatzen den prozesu ziklikoa da. Prozesu horrek bi fase ditu.

Lehen faseak hilaren 1etik (hilekoaren lehen egunetik) 14ra irauten du. Emakumeak energia eta hiperaktibitatea sentitzen ditu, baita libido areagotua ere.

Lehenengo astean hilekoa jaisten da. Lehenengo bost egunetan, hilekoaren fluxua aldatu egiten da emakume batzuetatik besteetara, intentsitatean eta iraupenean. Bigarren astean obulazioa gertatzen da. Bosgarren egunetik zazpigarren egunera bitartean estrogenoak askatzen dira, Falopioren tronpek obulutegetiei lagun diezaien umetokirako bidean obuluak kanporatzen. 14tik aurrera ernalketa gerta daiteke, non espermatozoide bat obuluaren barruan sartu eta ernalketa hasten baita.

Bigarren fasea hilaren 15etik 28ra bitartekoa da. Progesterona askatzen da, eta horrek aldaratean aldaketak eragiten ditu, neke- eta ahultasun-sentsazioarekin.

Hirugarren astean, progesterona-dosiek urduritasuna eta gosea areagotzen dute. Laugarren astean agertzen dira hilekoaren aurreko lehen sintomak, eta, azkenik, zikloa berriro hasten da hilekoarekin.

Hormona gonadalek sexu-jokabidean duten eragina

Epigrafe honetan aipatu den bezala, pubertarotik aurrera, hormona gonadalek errazte-ekintza bat egiten dute (efektu aktibatzaileak) substratu neuralean, sexu-kitzikapena eta bikotearekiko erantzuna sustatuz.

Emakumeen sexu-jokabidea estradiolak eta progesteronak estimulatu dute; beraz, obulazio-etapan, bi hormonon mailak altuak direnean, emakumeak maitasun-harremana izateko joera handiagoa du, eta baita sexu-harremanetarako ere. Emakumearen kasuan ez bezala, gizon helduaren kasuan ez dago gorabehera zikliko handirik testosterona-mailetan, eta, beraz, testosteronaz gain, beste faktore biologiko eta psikosozial batzuek ere gidatzen dute haren libido eta potentzia sexuala.

6. gaia. Beste guruin batzuk. Epifisia. Pankrea eta paratiroideak. Hormona nagusiak. Jokabidearen gaineko ondorioak.

Guruin pineala edo epifisia entzefaloaren erdian kokatzen diren eta melatonina sortzen duten zelula multzo batek osatzen du. Melatonina da loan paper garrantzitsua jokatzen duen hormona bat. Garunean melatonina ekoiztea eta askatzea eguneko orduarekin lotuta dago; hau da, handitu egiten da ilun dagoenean eta gutxitu argi dagoenean. Melatoninaren ekoizpena jaitsi egiten da adinean aurrera egin ahala.

Pankrea sabelean dagoen guruin bat da. Zuku pankreatikoak sortzen ditu, digestioan laguntzen duten entzimak dituztenak, eta intsulina, glukagoia eta somatostatina jariatzen ditu. Langerhans uharteak izeneko zelula-metaketa txiki batzuetan daude.

- **Intsulina.** Glukosa-zirkulazioari laguntzen dio odoletik zeluletara ailegatzeko (glukosa-maila murrizten du). Bere funtzio nagusia da glukosa-soberakin hori glukogeno, gibel eta muskulu nahiz gantz bihurtzea. Hiposekrezioak diabetesa eragiten du.
- **Glukagoia.** Odoleko glukosa-mailak baxuak direnean askatzen da. Glukagoiak glukosa odol-fluxura bidali behar duela adierazten dio gibelari (glukosa-maila handitzen du). Gantz-ehunean ere eragiten du, eta gantz-azidoen mobilizazioa areagotzen du, erregai gisa erabiltzeko.
- **Somatostatina.** Glukagoia eta intsulina jariatzea eragozten du.

Paratiroideak lepoan dauden lau guruin dira, eta hormona paratiroidea sortzen dute, gorputzari kaltzioaren eta fosforoaren arteko oreka mantentzen laguntzen diona. Kaltzioa da hezurak eta hortzak osasuntsu eta indartsu mantentzen dituen minerala. Nerbioek, muskuluek eta bihotzak ondo funtzionatzeko ere funtsezkoa da. Hormona gehiegi edo oso gutxi sortzen badituzte, oreka aldatu eta osasun-arazo larriak sor ditzakete.

Galdetegia

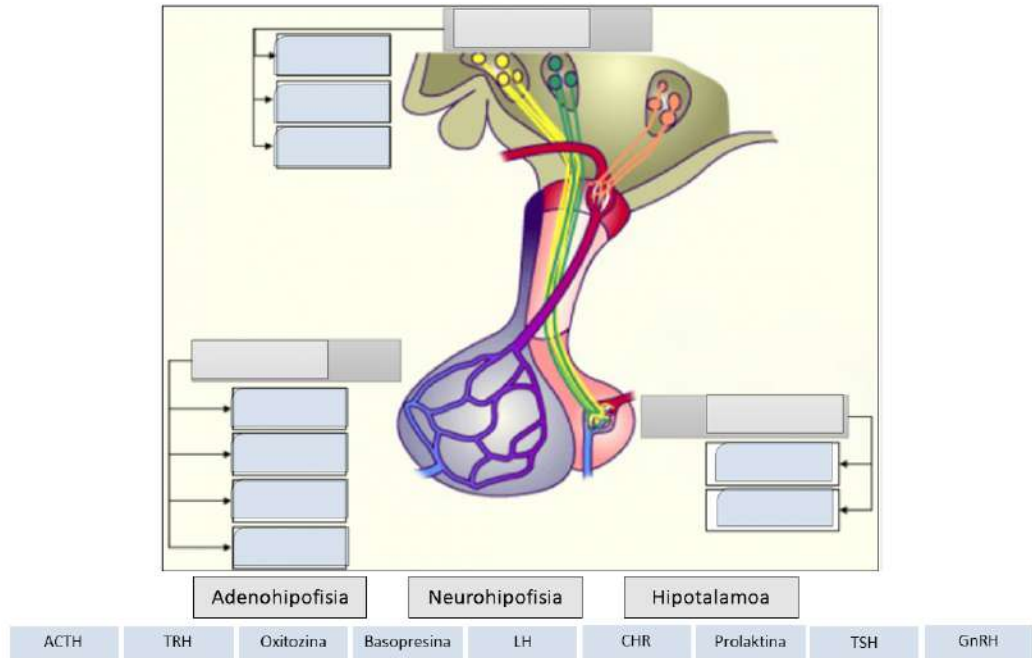
1. Zein da TSH, ACTH, FSH eta LH hormonon ezaugarri komuna?
 - a. Hormona tropikoak dira.
 - b. Adenohipofisiak jariatzen dituen hormonak dira.
 - c. Neurohipofisiak jariatzen dituen hormonak dira.
 - d. a eta b dira zuzenak.

2. Garuneko zein egitura da gorputzeko guruinen jariatetaren kontrol nagusia gauzatzen duena?
 - a. Talamoa.
 - b. Hipotalamoa.
 - c. Amigdala.
 - d. Hipofisia.

3. Zein da metabolismo-tasa basala kontrolatzen duen hormona ardatza?
 - a. Hipotalamoa / hipofisi-gonada ardatza.
 - b. Hipotalamoa / hipofisi-adrenala ardatza.
 - c. Prolaktinaren ardatza.
 - d. Hipotalamoa / hipofisi-tiroidea ardatza.

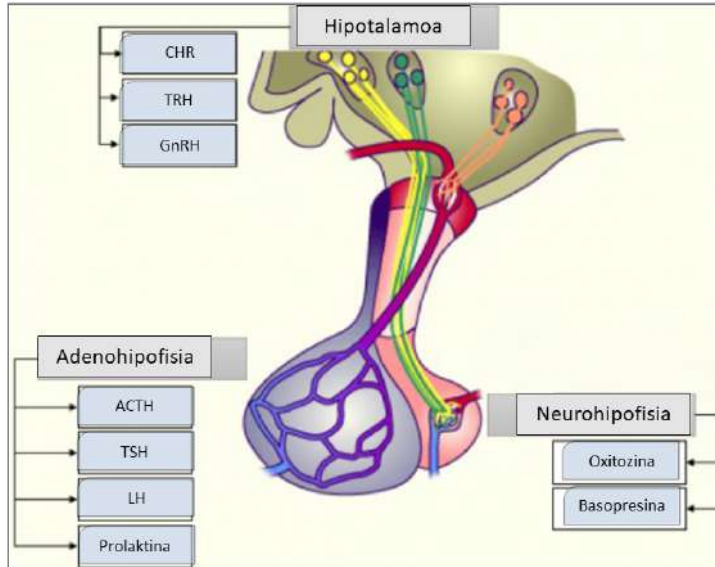
4. Zein dira hipotalamoa / hipofisi-adrenala ardatzak jariatzen dituen hormonak?
 - a. Prolaktina, tiroxina eta adrenalina.
 - b. Adrenalina, noradrenalina eta LH.
 - c. Glukokortikoideak, mineralkortikoideak, adrenalina eta noradrenalina.
 - d. b eta c dira zuzenak.

5. Kokatu egitura eta hormona bakoitza dagokion tokian.



Erantzunak

1. d
2. b
3. d
4. c
- 5.



Bibliografia

1. gaia. Guruin endokrinoak erantzun-sistema gisa. Sailkapena eta ekintza-mekanismoak. Hormonen jariaketa erregulatzea.

Abril Alonso, A. (2001). «Sistema Neuroendocrino». In A. Del Abril Alonso, E. Ambrosio, M.R. De Blas, A.A. Caminero, C. Lecumberri, J.M. De Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 1043-1091). Madril: Sanz y Torres.

De Blas, M.R. (2001). «Sistema Neuroendocrino». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 837-881). Madril: Sanz y Torres.

Jara Albarrán, A. (2001). «Endocrinología. Hormonas. Conceptos generales». In A. Jara Albarrán (arg.), *Endocrinología* (1-9). Madril: Médica Panamericana.

Nelson, R.J. (1996). «El estudio de la Psicoendocrinología». In R.J. Nelson, F. Molina Valero & J. Soler (arg.), *Psicoendocrinología: las bases hormonales de la conducta* (11-41). Bartzelona: Ariel.

Rosenzweig, M.R., Breedlove, S.M., & Watson, N.V. (2005). «Hormonas y cerebro». In M.R. Rosenzweig, S.M. Breedlove & N.V. Watson (arg.), *Psicología biológica: una introducción a la neurociencia conductual, cognitiva y clínica* (167-193). Bartzelona: Ariel.

Sanchis, S.M. (2007). «Sistema neuroendocrino y conducta». In S.M. Sanchis & M.A. Zamorano (arg.), *Hormonas, estado de ánimo y función cognitiva* (1-32). Madril: Delta Publicaciones.

2. gaia. Nerbio-sistemaren eta sistema endokrinoaren arteko harremanak. Hormona tropikoak. Neurohipofisia. Adenohipofisia.

Abril Alonso, A. (2001). «Sistema Neuroendocrino». In A. Del Abril Alonso, E. Ambrosio, M.R. De Blas, A.A. Caminero, C. Lecumberri, J.M. De Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 1043-1091). Madril: Sanz y Torres.

Aguilar, E. (1989). «Integración neuroendocrina». In J.A.F. Tresguerres (arg.), *Fisiología endocrina* (64-95). Madril: EUDEMA.

De Blas, M.R. (2001). «Sistema Neuroendocrino». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. arg., 837-881). Madril: Sanz y Torres.

Jara Albarrán, A. (2001). «Adenohipófisis. Hormonas. Exploración general. Patología». In A. Jara Albarrán (arg.), *Endocrinología* (39-44). Madril: Médica Panamericana.

Sanchis, S. M. (2007). «Sistema neuroendocrino y conducta». In S.M. Sanchis & M.A. Zamorano (arg.), *Hormonas, estado de ánimo y función cognitiva* (1-32). Madril: Delta Publicaciones.

Tébar, F.J., & Segura, P. (2001). «Neurohipófisis. Diabetes insípida. Síndrome de secreción inadecuada». In A. Jara Albarrán (arg.), *Endocrinología* (89-94). Madril: Médica Panamericana.

3. gaia. Hipotalamo / hipofisi-tiroidea ardatza. Tiroide guruineko hormonak. Jokabidearen gaineko ondorioak.

Abril Alonso, A. (2001). «Sistema Neuroendocrino». In A. Del Abril Alonso, E. Ambrosio, M.R. De Blas,

A.A. Caminero, C. Lecumberri, J.M. De Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 1043-1091). Madril: Sanz y Torres.

- De Blas, M.R. (2001). «Sistema Neuroendocrino». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 837-881). Madrid: Sanz y Torres.
- del Cerro, M.C. (1998). «Hormonas tiroideas. Desarrollo del sistema nervioso y conducta». In S. Segovia, C. Cavada & A. Guillamón (arg.), *Psicobiología del desarrollo* (1. argit., 53-79). Bartzelona: Ariel.
- Sánchez, F., & Cacicedo, L. (1989). «Fisiología del sistema hipotálamo-hipófiso-tiroideo». In J.A.F. Tresguerres (arg.), *Fisiología endocrina* (231-257). Madrid: EUEDEMA.
- Sanchis, S.M. (2007). «Sistema hipotálamo-hipofisario y estado de ánimo». In S.M. Sanchis & M.A. Zamorano (arg.), *Hormonas, estado de ánimo y función cognitiva* (33-68). Madrid: Delta Publicaciones.

4. gaia. Hipotalamoa / hipofisi-adrenal ardatza. Muina eta azal adrenal. Hormona adrenal nagusien funtzioa. Estresaren erantzun fisiologikoa. Jokabide-inplikazioak.

- Abril Alonso, A. (2001). «Sistema Neuroendocrino». In A. Del Abril Alonso, E. Ambrosio, M.R. De Blas, A.A. Caminero, C. Lecumberri, J.M. De Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 1043-1091). Madrid: Sanz y Torres.
- Calderón, M.D. (1989). «La médula adrenal». In J.A.F. Tresguerres (arg.), *Fisiología endocrina* (504- 527). Madrid: EUEDEMA.
- De Blas, M.R. (2001). «Sistema Neuroendocrino». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 837-881). Madrid: Sanz y Torres.
- Jara Albarrán, A. (2001). «Fisiopatología de la corteza suprarrenal». In A. Jara Albarrán (arg.), *Endocrinología* (235-242). Madrid: Médica Panamericana.
- Moreno, A., Gassent, M.C., & Vargas, E. (2001). «Médula suprarrenal. Catecolaminas». In A. Jara Albarrán (arg.), *Endocrinología* (287-294). Madrid: Médica Panamericana.
- Moya Albiol, L. (2007). «Eje hipotálamo-hipófiso-adrenal y trastorno de estrés postraumático». In S.M. Sanchis & M.A. Zamorano (arg.), *Hormonas, estado de ánimo y función cognitiva* (91-114). Madrid: Delta Publicaciones.

5. gaia. Hipotalamoa / hipofisi-gonada ardatza. Barrabilak eta obulutegiak. Hormona gonadal nagusiak eta funtzio fisiologikoa. Inplikazioak garapenean eta ezaugarri sexualak. Hilekoaren zikloa. Hormona gonadalek sexu-jokabidean duten eragina.

- Abril Alonso, A. (2001). «Sistema Neuroendocrino». In A. Del Abril Alonso, E. Ambrosio, M. R. De Blas, A.A. Caminero, C. Lecumberri, J.M. De Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 1043-1091). Madrid: Sanz y Torres.
- Curtis, H., & Barnes, N.S. (2001a). «El desarrollo embrionario». In H. Curtis & N.S. Barnes (arg.), *Invitación a la biología* (5. argit., 681-705). Madrid: Médica Panamericana.
- Curtis, H., & Barnes, N.S. (2001b). «La reproducción». In H. Curtis & N.S. Barnes (arg.), *Invitación a la biología* (5. argit., 665-679). Madrid: Médica Panamericana.
- De Blas, M.R. (2001). «Sistema Neuroendocrino». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 837-881). Madrid: Sanz y Torres.
- Lorenzo, L. (2001). «Pubertad normal. Catecolaminas. Hipotensión ortostática». In A. Jara Albarrán (arg.), *Endocrinología* (369-373). Madrid: Médica Panamericana.
- Nelson, R.J. (1996). «Diferencias sexuales en conducta». In R.J. Nelson, F. Molina Valero & J. Soler (arg.), *Psicoendocrinología. Las bases hormonales de la conducta* (101-150). Bartzelona: Ariel.

Pinel, J.P.J. (2007). «Hormonas y sexo» (M.J. Ramos Platón, Trans.). *Biopsicología* (6. argit., 327-358). Madril: Pearson Educación.

Redolat, R., & Carrasco, C. (2007). «Hormonas esteroideas y procesos cognitivos». In S.M. Sanchis & M.A. Zamorano (arg.), *Hormonas, estado de ánimo y función cognitiva* (183-232). Madril: Delta Publicaciones.

Segovia, S., & Guillamón, A. (1996). «Cerebro, hormonas y orientación sexual». In F. Mora (arg.), *El Cerebro íntimo* (132-151). Bartzelona: Ariel.

Simón, V., & Kreuz, A. (1983). «Hormonas y desarrollo psicosexual». In C. Ballús (arg.), *Psicobiología: interrelación de aspectos experimentales y clínicos* (195-245). Bartzelona: Herder.

6. gaia. Beste guruin batzuk. Epifisia. Pankrea eta paratiroideak. Hormona nagusiak.

Abril Alonso, A. (2001). «Sistema Neuroendocrino». In A. Del Abril Alonso, E. Ambrosio, M.R. De Blas,

A.A. Caminero, C. Lecumberri, J.M. De Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 1043-1091). Madril: Sanz y Torres.

Campillo, J.E. (2001). «Insulina: biosíntesis, acciones y mecanismo. Resistencia insulínica». In A. Jara Albarrán (arg.), *Endocrinología* (451-455). Madril: Médica Panamericana.

De Blas, M.R. (2001). «Sistema Neuroendocrino». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 837-881). Madril: Sanz y Torres.

Díaz, M., & Rodríguez, J. (2001). «Metabolismo mineral óseo. Parathormona, calcitonina, vitamina D, calcio, fósforo y magnesio». In A. Jara Albarrán (arg.), *Endocrinología* (193-198). Madril: Médica Panamericana.

Goberna, R. (1989). «El páncreas endocrino». In J.A.F. Tresguerres (arg.), *Fisiología endocrina* (488-503). Madril: EUDEMA.

Matía, P., Saavedra, M.A., & García, M.L. (1989). «Páncreas endocrino. Islotes. Hormonas insulares». In J.A.F. Tresguerres (arg.), *Fisiología endocrina* (441-450). Madril: EUDEMA.

Villanúa, M.A., Agrasal, C., & Esquifino, A. (1989). «Fisiología de la glándula pineal». In J.A.F. Tresguerres (arg.), *Fisiología endocrina* (126-140). Madril: EUDEMA.

5. UNITATEA. Sistema sentsoriala eta motorra

• Gaitasunak / Irakasgaia ikastearen emaitzak

Nerbio-sistemaren integrazio- eta erantzun-prozesuak bereiztea, informazio sentsorialaren oinarri fisiologikoak eta neuroanatomikoak erantzun motorrarekin, pertzepzio sentsorialarekin eta psikomotrizitatearekin erlazionatuz.

• Helburuak

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 motorraren eta unitate motorraren kontzeptuak aztertuko dira, baita erreflexuen funtzionamendua eta mugimenduaren kontrol kontzientea ere. Unitate honek bost gai teoriko eta hiru jarduera praktiko ditu.

• Gaiak

- | | |
|--|-----|
| 1. Sistema sentsorialen hastapenak. Somestesia: estimuluak eta hartzaileak. Somestesia-bideak eta proiektzio kortikala. | 98 |
| 2. Entzumen-sistema eta oreka. Deskribapen anatomo-fisiologikoa. Entzumenaren psikofisika. Entzumen-bideak eta -zentroak. Sistema bestibularra. Gorputz-jarreraren jarduera. | 104 |
| 3. Zentzu kimikoak. Usaimena: usaimen-bideak eta informazioaren kodifikazioa. Dastamena: organo hartzaileak, bideak eta informazioaren kodifikazioa. | 106 |
| 4. Ikusmena: begia eta bide optikoak. Informazioa kodetzea. | 107 |
| 5. Sistema sentsitibo-motorra: zentro sentsoriomotorren garun-kokapena. | 108 |

• Galdetegia 115

• Bibliografia 117

1. gaia. Sistema sentzorialen hastapenak. Somestesia: estimuluak eta hartzailak. Somestesia-bideak eta proiektzio kortikala.

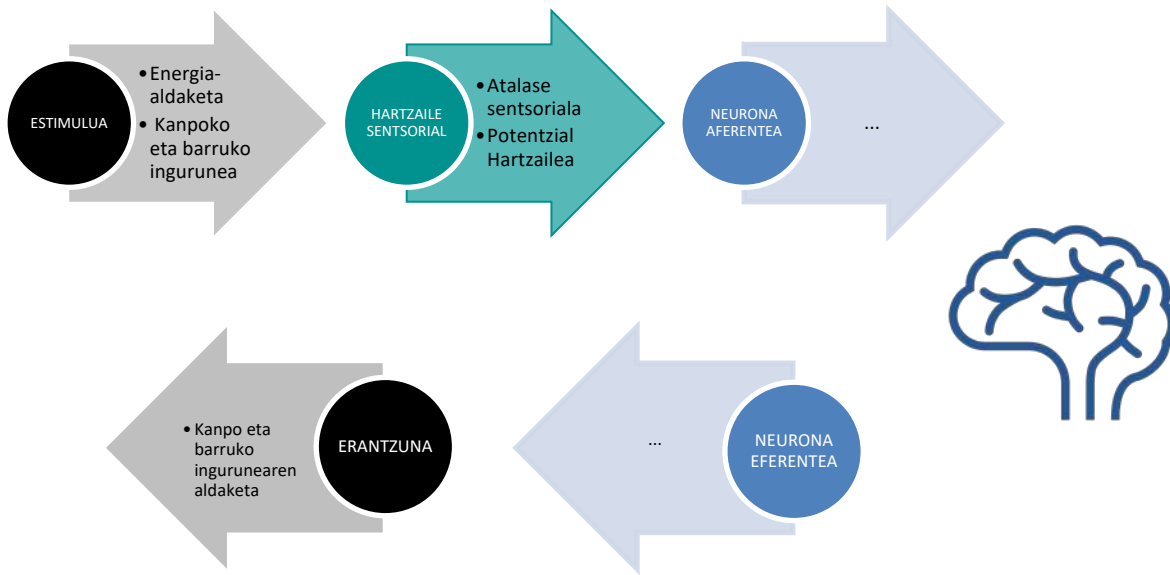
Pertzepzioa da gure inguruetik datorren informazioa zentzumenen bidez jaso, landu eta interpretatzeko aukera ematen digun funtzio psikikoa. Hautepen naturalak energia mota desberdinekiko sentikorrek diren mekanismo batzuk modelatu ditu, gure biziraupenerako funtsezkoa den ingurune honekin harremana izatea 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 ordeztu gorputzaren sentzazio somatikoen multzoak hartzen duen zentzu somestesikoa erabiliko dugu (ukimena, tenperatura, mina, gure artikulazioen posizioa, etab.).

1. Sistema sentzorialen hastapenak

Nerbio-sistema zentralak (NSZ) «zelula hartzaileak» dituzten zentzumenen organoen bidez jasotzen du informazioa, bai kanpoko inguruetik, bai barneko inguruetik. Zelula espezializatu horiek gai dira inguruneke energia-forma desberdinak nerbio sentzitiboetatik 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:



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 sentsorialen propietate anatomo-fisiologikoen arabera da, horiek energia-iturri edo inguruneke 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 sentikorra den energia-formari *estimulu egokia* deitzen zaio. Horrela, Paciniren korpuskulurako (hartzaile somatikoa) estimulu egokia horren deformazio mekanikoa da; begiaren kono eta bastoiatzat (ikusizko hartzaileak), berriz, argia da estimulu 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 sentsorial primarioa). Barneko belarriko zelulak ez dira nerbio-zelulak, baina nerbio terminalekin lotuta daude. Oro har, transdukzioa zelula sentsorialaren 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 estimuluaren testuinguruak eragina izan baitezake. Adibidez, minarentzako atalasea igo egin daiteke kirol-lehiaketan edo erditzean.

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

8. Eremu hartzaillea, hartzaillea edo eremu sentsorial periferikoa. Eremu sentsorial periferiko bat irudikatze erabiltzen den nerbio-ehunaren kantitateak lotura zuzena du inertzia periferikoaren dentsitatearekin. Adibidez, hatzetan zuntz aferente ugari daude mekano-hartzaillei lotuta, eta hatzen irudikapena oso zabala da garun-azalaren erdialdeko zirkunboluzioan. Horrek hatzen ukimen-zorroztasuna oso garatua dagoela esan nahi du.

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

10. Nerbioen energia espezifikoa buruzko legea. Müllerrek, XIX. mendeko psikologo alemaniarrek, nerbioen energia espezifikoaren legea ezarri zuen, sentsazioaren nolakotasuna kitzikatzen den zuntz motaren arabera dela ezartzen duena, eta ez hartzaillearen kitzikapena hasten duen energia fisikoaren arabera. Nerbio-zuntz batek beti eragiten du sentsazio 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 espezifikoa bat dago. Horrela, adibidez, eskuin eskuko hatzek ezker hemisferioaren erdiondoko zirkunboluzioan aurkitzen dute euren helmuga kortikala.

a) Zentzumen-hartzailen sailkapena

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

b) Zentzumen-hartzailen fisiologia

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



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

Paciniaren korpuskuluak kapsula elipsoidalak dira, ehun konjuntiboko xafla zentrokideak dituztenak. Kapsulak nerbio-zuntz sentzitiboaren nerbio-bukaera zuzena du, mielinizatu gabea. Zuntz sentzitiboaren 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. Potentzial-sortzaileak 10 mV-ko zabalera (atalase sentzoriala) lortzen badu, nerbio sentzitiboan 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 noduluan. 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 *egokitzen* deitzen zaio. Hala ere, hori ez da gertatzen hartzaile mota guztietan; izan ere, badakigu termohartzaileak eta nozizeptzio-hartzaileak ez direla egokitzen, edo, egokitzen badira, egokitzen oso motela dela.

c) Estimuluen kodifikazioa

Neurofisiologiaren oinarria Müllerrek XIX. mendean proposatu zuen «nerbio-energia espezifikoen doktrina» da. Doktrina horren arabera, sentzazio baten nolakotasuna ez dago estimuluen energia espezifikoa, estimulutako nerbio-bide edo zuntzean baizik. Gainera, garun-azalerako bidean bide sentzorial bat estimulatu den lekua alde batera utzita, hartzailea dagoen organismoaren tokiari buruzkoa izango da sentzazioa. Fenomeno horri *proiektzioaren legea* deitzen zaio, ebakuntza neurokirurgikoetan zehar pazienteengan azalaren estimulazio elektrikoko 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 sentzorialak anatomikoki antolatuta daude azalera-mapa hartzaileen antolaketa espaziala zaintzeko moduan. Mapa neuronal horiek dira estimuluak zehaztasunez aurkitzeko dugun gaitasunaren gakoa. 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).** Estimuluaren intentsitateari buruzko informazioa biztanleriaren maiztasun-kodeen arabera transmititzen da. Neurona sentsorial primario baten deskarga-maiztasuna (hau da, denbora-unitate bakoitzeko ekintza-potentzialen kopurua) estimuluaren intentsitatearekin batera handitzen da. Zuntz sentsorialen propietate hori kode neuralaren azpian dago, *maiztasun-kode* izeneko estimuluaren intentsitaterako. Estimuluaren 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 estimuluaren 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 gainetik deskarga-tasa ezin baita gehiago handitu, neurona batek kodetu dezakeen estimuluaren 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 neuronon populazioaren tamainak bizigarritasunaren intentsitaterako kode neural bat ere ematen du, *populazio-kode* izeneko (populazio neurala). Maiztasun-kodeak eta populazio-kodeak sistema motorrek ere erabiltzen dituzte, non motoneurona aktiboen populazioaren tamainak eta horien deskarga-maiztasunak muskuluzkurduraren 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 sentsoriala (kode lineal edo markatutako lerroarena).** Hartzailearen espezifikotasunak bide sentsorial 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 sentsazio bera gogorarazten du (Müllerren nerbioen energia espezifikaren legea).

Somestesia

Somestesiak lau modalitate sentsorial 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 zinesesia) informazioa eskaintzen diote.

a) Hartzailak

Larruazalak, dugun organo sentorial handienak, mekanoretzeptoreak (deformazio fisikoarekiko sentikorrek) eta nerbio-amaiera askeak ditu, eta horien bidez, funtsean, mina eta tenperatura hautematen ditugu. Hauek dira mekanohartzailak:

- *Ile-folikuluaren hartzailak.* Haien bidez, ilearen desplazamendua hautematen dugu.
- *Meissner-en korpuskuluak.* Larruazalaren deformazio arinekiko sentikorrek dira. Azkar egokitze hartzailak dira (hartzaille 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 (hartzaille 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 hartzailak fasikoak dira, dermisaren geruza sakonetan kokatuta daude, eta presio-aldaketa bizkorren aurrean bereziki sentikorrek dira.
- *Ruffini-ren korpuskuluak.* Dermisaren geruza sakonetan kokatuta daude hauek ere; oso poliki egokitzen diren hartzaille tonikoak dira, eta, beraz, bereziki sentikorrek dira larruazalaren deformazio-egoera jarraituak (presio konstantea) adierazteko.

b) Energia mekanikoaren transdukzioa edo eraldaketa ekintza-potentzian

Hartzaille 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 atalaseran iristen denean, ekintza-potentzial bat sortzen da, eta NSZra transmititzen da.

c) Bide somatosentorialak

Alde batetik, enborren eta gorputz-adarren informazio somatosentoriala hartzailleetatik bizkarrezur-muinera transmititzen da bizkarraldeko erro dortsalaren gongoilen neuronon bidez (gongoil horietan neurona sentorialen somak daude). Bestalde, aurpegiaren eta buruaren informazio somatosentoriala dagokion hartzailleetatik trigeminoaren nukleoetara transmititzen da, trigemino nerbioaren bidez (V. parea). Azkenik, bizkarrezur-muinetik eta trigeminoaren nukleoetatik, axoi horiek modu ordenatuan iristen dira entzefaloaren azal somatosentorialera, 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 entzefalora lortzen du lemnisko trigeminalaren eta trigeminotalamo-traktuen bidez. Talamoa da informazio horren errelebo-zentroa (erdialdeko nukleoentral posteromediala), lehen mailako kortex somatosentsorialera iritsi aurretik.

d) Kortex somatosentsoriala

Kortex somatosentsorialak homunkulu sentzorialean 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 anatomo-fisiologikoa. Entzumenaren psikofisika. Entzumen-bideak eta -zentroak. Sistema vestibularra. Gorputz-jarreraren jarduera.

Soinua belarran sentzazio (entzumen-sentsazio) bihurtzen da. Belarran 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: bestibularra, tinpanikoa, eta, bien artean, kanal koklearra. Kanal horiek bi mintzez banatuta daude: bestibularra eta basilarra. Kanal bestibularra 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 tolesten dituzte. Horrek kanalen irekiera eta energia mekanikoaren transdukzioa eragiten ditu, entzumen-nerbioaren kitzikapen elektrikoari esker.

b) Entzumenaren bide neuralak eta informazioaren kodifikazioa

Cortiaren organoak entzefaloari informazioa bidaltzen dio pare bestibulokoklearraren adar koklearraren bidez (VIII). Informazio hori nukleo koklearretara (erraboila) iristen da, eta hortik olibako goiko nukleora (erraboila) transmititzen da. Konplexu horretako neuronek mesentzefaloaren 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 bestibularrak zelulak dira, neurona sentzorial bestibular baten adarrekin eta entzefaloaren enborreko neuronekin kontaktu sinaptikoa egiten dutenak.

b) Oreka bide neuralak eta informazioaren kodifikazioa

Zelula ziliatuek sinapsia osatzen dute nerbio bestibulokoklearraren adar bestibularreko

neurona bipolarren dendritekin (VIII. parean). Hortik, informazio gehiena erraboiaren nukleo bestibularretara iristen da (axoi batzuek, zuzenean, zerebeloan proiektatzen dute). Nukleo bestibularrek proiektzioak bidaltzen dituzte zerebelora, bizkarrezur-muina, erraboiara 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 bipolarrak 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 estimulatu baitira. Bestalde, axoiak, hezurra 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 axoiak entzefalora bidaiatzen dute usaimen-traktuetatik zehar, amigdalara (emozioak), kortex entorrinalera (hipokanpoa, oroimena) eta kortex piriformera arte (usaimen-kortex primarioa). Kortex piriformeko neuronen axoiak hipotalamora, eta hortik kortex orbitofrontalera, proiektatzen dute.

Dastamena

a) Hartzaileak

Ahosabaian, eztarrian, 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 sentzorialekin. Lehenengo errelebo-estazioa erraboi 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 sentzorial garrantzitsua da gizakiengan, eta haren galerak muga larria dakar. Agian horregatik izan da psikologo, anatomista eta fisiologoek aldetik arreta handiena jaso duen sistema sentzoriala. 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 genikulatuen 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 erlatiboa, 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.

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 metabolisotik 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 mantenugaiak ematen ditu, eta hondakinak ezabatzen ditu).

Zelula muskularrak espezializatze modua, neurri handi batean, eskatutako uzkurduraren

araberakoa da, baita nerbio-sistemarekiko mendekotasun-mailaren araberakoa ere. Horrela, hiru muskulu-ehun mota bereiz daitezke:

- **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 araberakoa (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 tartekatu izenekoak.

- **Muskulu lisoa** (nahigabekoa). Errai hutsetako hormetan eta odol-hodi gehienetan dago. Beren zelulak fusiformeak dira, eta ez dute ildaskarik, ezta T tubulu-sistemarik ere.

Muskulu ildaskatua

Muskulu ildaskatua, eskeletikoa edo somatikoa da azkarren uzurtzen den gihar mota. Hala ere, ezin ditu uzkurdurak 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. Uzkururik, aktinazko harizpiak asko gainjartzen zaizkio elkarri. Aktinazko harizpiek miosinazko harizpien artean barrurantz lerratzeke eta bata bestearen gainetik 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 eroatea 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 elkarreraginaren ondorioz sortzen da, (b) kaltzio-ioien esku-hartzea behar da eragite horretarako, eta (c) ATPa beharrezkoa da prozesuan, uzkurdura eragiteko behar den energia emanez.

UZKURDURA	ERLAXAZIOA
1. Motoneuronaren deskarga.	1. Ca^{2+} erretikulan 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. Depolarizazioa 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.	

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. Unitate bateko gihar-zuntz guztiak ez daude elkarrekin, baizik eta faszikulu askotan barreiatzen dira, unitate motor desberdinetako zuntz batzuek osatuak. Horren ondorioz, unitate eragile baten estimulazioak uzkuerdura orokor ahula eragiten du, eta ez tokiko uzkuerdura bizia. Mugimendu oso finak erregulatu behar dituzten muskuluek muskulu-zuntz gutxi izaten dituzte unitate eragile bakoitzean, eta horrek nerbio-zuntzen / muskulu-zuntzen ratioa oso handia izatea dakar. Hala, begietako muskuluek ez dute 10 gihar baino gehiago unitate motor bakoitzeko. Jarrera mantentzeko nerbioek, oro har mugimendu oso zakarrak eragiten dituztenak, unitate eragile bakoitzeko 200 gihar edo gehiago har ditzakete.

Bi motatakoak dira unitate motorrak:

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

B) **Unitate motor azkarrak.** Diametro handiagoko zuntz zuriak dituzte (II. motako zuntzak), gutxi baskularizatuak, mitokondria gutxirekin 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, uzkuerdurak aldi errefraktarioz ez duenez, erlaxazioa gertatu aurretik behin eta berriz estimulatzeak aktibazio gehigarri bat eragiten du, kontrakzioen batura bezala ezagutzen dena. Erlaxazioz agertu baino lehen azkar errepikatzen den estimulazioak uzkuerdura jarraitua eragiten du, *uzkuerdura tetanikoa* deitua.

Muskulu eskeletikoak borondatez uzkuertu 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 uzkuertu, 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 hurrerora transmiti daiteke. Hori dela eta, bihotzeko muskulua egitura bakarra balitz bezala jokatzen du. Laburbilduz, bihotzeko muskulua estimulatzen denean, zuntz guztiek erantzuten dute, muskulu eskeletikoan gertatzen ez den bezala.

b) Muskulu kardiakoaren eragin-mekanismoa

Muskulu kardiakoaren uzkurduraren mekanismoa eskeletikoarena bezalakoa da. Aktina- eta miosina-harizpien antolamenduak irristatzearen teoria kasu honetan ere baliagarria dela iradokitzen du. 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-muskulan, birpolarizazio-denborak behera egiten du bihotz-maiztasuna handitzen denean. Bihotz-muskulua erabat errefraktarioa denez ekintza-potentzialaren zatirik handiengan, 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 jardura erregulatzen duten nerbio-zuntzak jasotzen dituen arren, erritmikoki uzkuritzen jarraitzen du, hondatzen bada. Bihotzeko muskulua berezko uzkurtearen erritmikotasuna bere atsedean potentzialaren ezegonkortasunaren ondorio da. - 80 mV-ko potentzian egon beharrean, 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 atsedean hartzeko potentzialaren negatibotasuna astiro murrizteari *prepotenzial* deitzen zaio. Ugaztunen bihotzean, aurikulan, *nodo senoaurikularrean*, espezializatutako eremu batean bakarrik daude prepotenzialak (bihotzaren gainerako zatiek atsedean hartzeko potentzialak oso egonkorak dira). Baina behin deskarga gertatzen denean, sortutako ekintza-potentzialak berehala hedatzen dira bihotzaren gainerako zatira, eta bihotz-zuntz guztiak despolarizatzen dira. Horrela, nodo senoaurikularrek bihotzaren uzkurduraren 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 uzkurduraren 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 uzkuertzen, baizik eta orduan lasaitzen da. Horrela, adibidez, zenbat eta gernu gehiago pilatu maskurian, hainbat eta gehiago lasaitzen da muskulu-horma 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 uzkuerturak berekin dakarren ekintza-potentziala eta atsedeen-potentziala oso aldakorrek dira. Bihotzeko muskuluen kasuan bezala, birpolarizazioaren ondoren, despolarizazio motel bat dago (prepotentziala), eta hori ekintza-potentzialaren bulkadarekin amaitzen da. Horrela, muskulu lisoa ere berez uzkuertzen da, eta uzkuertzen 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 aldakorrean; horrela, hesteetako muskulu leunean azetilkolinak areagotzen du uzkuertura (eta noradrenalinak murriztu egiten du); arteriolen muskulu leunean, berriz, noradrenalinak ahalbidetzen du uzkuertzea.

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

Galdetegia

1. Funtzio hauetako zein ez dago lotuta zentzu somatikoekin?
 - a.- Propiozeptiboa.
 - b.- Nozizepzia.
 - c.- Ikusmena.
 - d.- Tenperaturaren pertzepzioa.
2. Honako zentzumen-modalitate hauetatik, zeinek ez dakar kimiohartzaileen parte-hartzerik?
 - a.- Nozizepzioak.
 - b.- Usaimenak.
 - c.- Propiozepzioak.
 - d.- Dastamenak.
3. Erradiazio optikoak:
 - a.- Alboko nukleo genikulatua ikus-azal primarioarekin konektatzen du.
 - b.- Nerbio optikoa osatzen du.
 - c.- Erretinan dago.
 - d.- Kiasma optiko bezala ezagutzen da.
4. Indar mekanikoak orekaren zentzuan bitarteko diren nerbio-bulkada bihurtzen dira:
 - a.- Kanal erdizirkularren anpoilako gandorra.
 - b.- Utrikuluaren makula.
 - c.- Sakuluaren makula.
 - d.- Aukera guztiak zuzenak dira.
5. Kortex somatosentsorial primarioa:
 - a.- Talamotik ez du informaziorik jasotzen.
 - b.- Zutabeetan antolatuta dago.
 - c.- Zisura zentralaren aurreko posizio batean dago.
 - d.- Gorputzeko atalen irudikapen bat du, zeina gorputzaren atal horietako bakoitzaren tamainarekiko zuzenki proportzionala baita.

Erantzunak

1.- c

2.- c

3.- a

4.- d

5.- b

Bibliografia

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

- Bear, M.F., Connors, B.W., Paradiso, M.A., & Lienas Massot, B. (2008). «Sistema sensorial somático Neurociencia: explorando el cerebro» (3. argit., 308-345). Bartzelona: Wolters Kluwer.
- Cardinali, D.P. (2007). «Fisiología del sistema somatosensorial». In D.P. Cardinali (arg.), *Neurociencia aplicada: sus fundamentos* (97-140). Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- De Blas, M.R. (2001). «Tacto y Dolor». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. arg., 661-696). Madril: Sanz y Torres.
- Martin, J.H. (2001). «El sistema sensorial somático». In J.H. Martin (arg.), *Neuroanatomía* (2. argit., 125-159). Madril: Prentice Hall.
- Pinel, J.P.J. (2007). «Somestesia: tacto y dolor» (M.J. Ramos Platón, Trans.). In J.P.J. Pinel (arg.), *Biopsicología* (6. argit., 188-194). Madril: Pearson Educación.
- Purves, D. (2006a). «Dolor». In D. Purves (arg.), *Neurociencia* (3. argit., 227-248). Madril: Médica Panamerica.
- Purves, D. (2006b). «El sistema somatosensitivo». In D. Purves (arg.), *Neurociencia* (3. argit., 205-226). Madril: Médica Panamerica.
- Warren, S., Capra, N., & Yezieski, R. (2003a). «Sistema somatosensorial I: discriminación táctil y sensibilidad postural». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 255-272). Madril: Elsevier Science.
- Warren, S., Capra, N., & Yezieski, R. (2003b). «Sistema somatosensorial II: tactos, sensibilidad térmica y dolor». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 273-292). Madril: Elsevier Science.
- Young, P.A., & Young, P.H. (2004). «Sistema Somatosensorial: anestesia y analgesia». In P.A. Young & P.H. Young (arg.), *Neuroanatomía clínica funcional* (135-162). Bartzelona: Masson.

2. gaia. Entzumen-sistema eta oreka. Deskribapen anatomo-fisiologikoa. Entzumenaren psikofísica. Entzumen-bideak eta -zentroak. Sistema bestibularra. Gorputz-jarreraren jarduera.

- Bear, M.F., Connors, B.W., Paradiso, M.A., & Lienas Massot, B. (2008). «Sistema auditivo Neurociencia: explorando el cerebro» (3. argit., 240-270). Bartzelona: Wolters Kluwer.
- Cardinali, D.P. (2007). «Fisiología de la audición, del gusto y del olfato». In D.P. Cardinali (arg.), *Neurociencia aplicada: sus fundamentos* (173-192). Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- De Pablo, J.M. (2001). «Audición y equilibrio». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 697-724). Madril: Sanz y Torres.
- Dickman, J. (2003). «Sistema vestibular». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 341-358). Madril: Elsevier Science.
- Henkel, C. (2003). «Sistema auditivo». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 323-340). Madril: Elsevier Science.
- Kalat, J.W. (2004). «Audición». In J.W. Kalat (arg.), *Psicología biológica* (8. argit., 166-173). Madril: Thomson.
- Martin, J.H. (2001). «Sistema auditivo y vestibular». In J.H. Martin (arg.), *Neuroanatomía* (2. argit., 197-222). Madril: Prentice Hall.

- Pinel, J.P.J. (2007). «Audición» (M.J. Ramos Platón, Trans.). *Biopsicología* (6. argit., 183-188). Madril: Pearson Educación.
- Purves, D. (2006). «Sistema auditivo». In D. Purves (arg.), *Neurociencia* (3. argit., 309-345). Madril: Médica Panamerica.
- Young, P.A., & Young, P.H. (2004). «Sistema auditivo: sordera». In P.A. Young & P.H. Young (arg.), *Neuroanatomía clínica funcional* (245-260). Bartzelona: Masson.

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

- Bear, M.F., Connors, B.W., Paradiso, M.A., & Lienas Massot, B. (2008). «Sistemas químicos Neurociencia: explorando el cerebro» (3. argit., 188-208). Bartzelona: Wolters Kluwer.
- Cardinali, D.P. (2007). «Fisiología de la audición, del gusto y del olfato». In D.P. Cardinali (arg.), *Neurociencia aplicada: sus fundamentos* (173-192). Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- Carpenter, M.B. (1994). «Vías olfativas, formación del hipocampo y amígdala Neuroanatomía: fundamentos» (4. argit., 344-369). Madril: Médica Panamericana.
- De Pablo, J.M. (2001). «Introducción a los sistemas sensoriales. El gusto y el olfato». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 619-660). Madril: Sanz y Torres.
- Pinel, J.P.J. (2007). «Sentidos químicos: olfato y gusto» (M.J. Ramos Platón, Trans.). In J.P.J. Pinel (arg.), *Biopsicología* (6. argit., 197-204). Madril: Pearson Educación.
- Purves, D. (2006). «Sentidos químicos». In D. Purves (arg.), *Neurociencia* (3. argit., 369-407). Madril: Médica Panamerica.
- Sweazey, R. (2003). «Olfato y gusto». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 359-372). Madril: Elsevier Science.
- Young, P.A., & Young, P.H. (2004). «Sistema Gustativo y Olfatorio: ageusia y anosmia». In P.A. Young & P.H. Young (arg.), *Neuroanatomía clínica funcional* (185-191). Bartzelona: Masson.

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

- Ambrosio, E. (2001). «La visión». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 725-761). Madril: Sanz y Torres.
- Bear, M.F., Connors, B.W., Paradiso, M.A., & Lienas Massot, B. (2008). «Sistema visual central Neurociencia: explorando el cerebro» (3. argit., 240-270). Bartzelona: Wolters Kluwer.
- Cardinali, D.P. (2007). «Fisiología de la visión». In D.P. Cardinali (arg.), *Neurociencia aplicada: sus fundamentos* (141-172). Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- Crossman, A., & Neary, D. (2007). *Sistema visual Neuroanatomía. Texto y Atlas en color* (3. argit., 155-160). Bartzelona: Elsevier-Masson.
- Curtis, H., & Barnes, N.S. (2001). «Representación de la retina en la corteza visual». In H. Curtis & N.S. Barnes (arg.), *Invitación a la biología* (5. argit., 41-52). Madril: Médica Panamericana.
- Hutchins, J., Naftel, J., & Ard, M. (2003). «Sistema visual». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 303-322). Madril: Elsevier Science.
- Kalat, J.W. (2004). «Visión». En J.W. Kalat (arg.), *Psicología biológica* (8. argit., 123-163). Madril: Thomson.
- Martin, J.H. (2001). «El sistema visual». In J.H. Martin (arg.), *Neuroanatomía* (2. argit., 125-159). Madril: Prentice Hall.

- Pinel, J.P.J. (2007). «El sistema visual» (M.J. Ramos Platón, Trans.) *Biopsicología* (6. argit., 141-169). Madrid: Pearson Educación.
- Purves, D. (2006). «Visión: el ojo». In D. Purves (arg.), *Neurociencia* (3. argit., 249-283). Madrid: Médica Panamericana.
- Young, P.A., & Young, P.H. (2004). «Sistema visual: anopsia». In P.A. Young & P.H. Young (arg.), *Neuroanatomía clínica funcional* (163-175). Barcelona: Masson.

5. gaia. Sistema sensitivo-motor: zentro sensoriomotorren garun-kokapena.

- Abril Alonso, A. (2001). «Bases neurales del control motor». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 795-836). Madrid: Sanz y Torres.
- Bear, M.F., Connors, B.W., Paradiso, M.A., & Lienas Massot, B. (2008a). *Control central del movimiento Neurociencia: explorando el cerebro* (3. argit., 374-400). Barcelona: Wolters Kluwer.
- Bear, M.F., Connors, B.W., Paradiso, M.A., & Lienas Massot, B. (2008b). *Control espinal del movimiento Neurociencia: explorando el cerebro* (3. argit., 346-373). Barcelona: Wolters Kluwer.
- Cardinali, D.P. (2007). «Organización funcional del sistema motor». In D.P. Cardinali (arg.), *Neurociencia aplicada: sus fundamentos* (205-216). Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- De Blas, M.R. (2001). «Introducción a los sistemas efectores». In A. Abril Alonso, E. Ambrosio, A. Caminero, M. Blas, J. de Pablo & E. Sandoval (arg.), *Fundamentos biológicos de la conducta* (2. argit., 763-793). Madrid: Sanz y Torres.
- Martin, J.H. (2001). «Los sistemas de proyección descendentes y funcionamiento motor de la médula espinal». In J.H. Martin (arg.), *Neuroanatomía* (2. argit., 249-289). Madrid: Prentice Hall.
- Mihailoff, G., & Haines, D.E. (2003). «Sistema motor I: influencias periféricas, troncoencefálicas y medulares que influyen en las neuronas del asta anterior». In D.E. Haines (arg.), *Principios de neurociencia* (2. argit., 386-403). Madrid: Elsevier Science.
- Purves, D. (2006). «El movimiento y su control central». In D. Purves (arg.), *Neurociencia* (3. argit., 407-517). Madrid: Médica Panamericana.