

FJM-Uni 11-Dra
Simulación electrónica del aparato
Drake Moyano, José María.

1031747



Biblioteca FJM

La Serie Universitaria de la Fundación Juan March presenta resúmenes, realizados por el propio autor, de algunos estudios e investigaciones llevados a cabo por los becarios de la Fundación y aprobados por los Asesores Secretarios de los distintos Departamentos.

El texto íntegro de las Memorias correspondientes se encuentra en la Biblioteca de la Fundación (Castello, 77. Madrid-6).

La lista completa de los trabajos aprobados se presenta, en forma de fichas, en los Cuadernos Bibliográficos que publica la Fundación Juan March.

Estos trabajos abarcan las siguientes especialidades: Arquitectura y Urbanismo; Artes Plásticas; Biología; Ciencias Agrarias; Ciencias Sociales; Comunicación Social; Derecho; Economía; Filosofía; Física; Geología; Historia; Ingeniería; Literatura y Filología; Matemáticas; Medicina, Farmacia y Veterinaria; Música; Química; Teología. A ellas corresponden los colores de la cubierta.

Edición no venal de 300 ejemplares, que se reparte gratuitamente a investigadores, Bibliotecas y Centros especializados de toda España.

Este trabajo fue realizado con una Beca de España, 1974 Convocatoria especial de Métodos Físicos aplicados a la Biología.

Fundación Juan March



SERIE UNIVERSITARIA



Fundación Juan March

Simulación electrónica del aparato vestibular

José María Drake Moyano

Simulación electrónica del aparato vestibular José María Drake Moyano

FJM
Uni-
11
Dra

11

Fundación Juan March
Serie Universitaria

11

Simulación electrónica del aparato vestibular

José María Drake Moyano



Fundación Juan March
Castelló, 77. Teléf. 225 44 55
Madrid - 6

Fundación Juan March (Madrid)

Depósito Legal: M - 38103 1976

I.S.B.N. 84 - 7075 - 031 - 3

Iberica, Tarragona, 34. Madrid- 7

Fundación Juan March (Madrid)

INDICE

	Página
INTRODUCCION	1
El aparato vestibular	4
MODELOS PARCIALES	9
Modelos de los canales semicirculares	9
Modelo de las células mecano-sensibles	13
Modelo de la codificación de la información aferente en modulación de frecuencia de los potenciales de acción de las fibras aferentes	18
Método de la generación de la información eferente	22
Integración de la información vestibular	26
ESTUDIO TEORICO Y EXPERIMENTAL DEL MODELO COM- PLETO RESULTANTE	30
TABLA 1	33
TABLA 2	37
MODELO LINEAL NO ADAPTATIVO	38
FUNCION DE LA INERVACION EFERENTE IPSILATERAL ..	42
EFFECTO DE LA INERVACION EFERENTE CONTRALATERAL	45
EFFECTO DE LA ADAPTACION CENTRAL	49
REFERENCIAS	51

INTRODUCCION

La investigación científica es una búsqueda de conocimientos objetivos del mundo real. Cualquier proceso natural es siempre lo suficientemente complejo para exigir que el primer paso a realizar en su investigación sea la simplificación y reducción de las investigaciones previas a formas que puedan ser objeto de abstracción por la mente humana. Para realizar esta simplificación se establecen definiciones, términos, diagramas y estructuras que proporcionan una descripción metafórica del sistema real que se investiga. Esta formulación estimula al investigador o a su audiencia a un proceso activo de comparación cualitativa y cuantitativa de sistemas físicos con propiedades semejantes y regidos por leyes bien conocidas, que de hecho constituyen los modelos físicos del sistema.

Los modelos son sistemas reales o teóricos con comportamiento externo predecible o fácilmente verificable. En consecuencia son adecuados para estimular el desarrollo de pruebas y experiencias, tanto teóricas como experimentales, que permitan caracterizar perfectamente su comportamiento.

El hecho de que el modelo y el sistema real tengan propiedades similares, hace razona

ble pensar en adaptar al sistema real las pruebas y experiencias que se han deducido adecuadas para caracterizar al modelo. Esto permite establecer las diferencias entre el comportamiento de ambos así como la validez del modelo. Siempre hay que tener en cuenta que el modelo es una representación idealizada del sistema real por lo que el interés de la utilización del modelo es la búsqueda de las diferencias entre ambos, las cuales siempre han de existir, dado que el único modelo exacto de un sistema real es el propio sistema. Junto a esto, la utilización de modelos presenta la posibilidad de definición, experimentación y análisis de variables importantes que de otro modo no serían accesibles a una medición directa.

Dentro de los modelos físicos de sistemas reales, ocupan en el momento presente un lugar destacado los modelos electrónicos. Esto es consecuencia de que mediante elementos y circuitos electrónicos se pueden simular de forma simple a bajo coste y con alta precisión cualquier sistema cuyas ecuaciones matemáticas de comportamiento (modelo matemático) sean conocidas. Por otro lado, la utilización de modelos electrónicos permite verificar con gran rapidez la influencia que sobre la respuesta del modelo tiene cualquier variación que se proponga, ya sea en la señal de entrada ó en los parámetros que lo definen. Asimismo, la utilización de estos tipos de modelos simplifican el acoplo con los sistemas de visualización, representación y análisis automático que en la actualidad son en su mayoría de naturaleza electrónica.

En el presente trabajo se muestra el diseño de un modelo electrónico para la simulación de la parte del aparato vestibular del ser humano sensible a las rotaciones del cuerpo respecto de su eje vertical. El aparato vestibular constituye una de las unidades periféricas del sentido de la orientación espacial y del equilibrio, y es unánimemente aceptado que la información que genera representa un papel fundamental en la elaboración del programa motor de todo el organismo. Este aparato se caracteriza por presentar múltiples ciclos de realimentación constituidos por las inervaciones aferentes y eferentes, así como por poseer sus órganos características fisiológicas no lineales. Todo ello implica una gran dificultad para el estudio de su comportamiento, y en consecuencia es aconsejable para su estudio la utilización de modelos electrónicos que con rapidez muestren las posibles respuestas del mismo, así como las sensibilidades de éstas respecto de los diversos parámetros que definen al sistema.

El estudio del aparato vestibular es un campo de investigación que se ha desarrollado ampliamente en la última década. El sistema vestibular como responsable de la orientación espacial en el hombre y en los animales superiores constituyó un problema potencial en el comienzo de la era espacial. La utilización por el hombre de vehículos que lo exponen a condiciones fisiológicas muy distintas de las normales hace que se presenten dificultades en la interacción hombre-máquina, como consecuencia del vértigo, naú

sea y desorientación que en él se producen. Esta dificultad potencial indujo la necesidad de realizar un proyecto de investigación en Estados Unidos, que llevó a cabo NASA y MIT (Man-vehicle laboratory) encaminados a la obtención de modelos cuantitativos de respuesta del aparato vestibular en el hombre con la finalidad de determinar sus características, así como el margen posible de utilización como elemento dentro de los sistemas de control. Los trabajos de YOUNG (21), (22), (23) Jones y Milsum (14), Meiry, Steer (19), Kellong (9) y Benson (1) pueden considerarse representativos de esta línea. Todos estos trabajos tienen como finalidad común la obtención de modelos que describen el comportamiento entrada-salida del sistema y se han obtenido mediante pruebas externas. Por otro lado, los estudios fisiológicos sobre las distintas partes del aparato vestibular muestran lagunas en el conocimiento de ciertos fenómenos y en la explicación de la función que representan los mismos. Pueden considerarse como trabajos significativos en lo que se refiere al estado actual de conocimiento sobre el tema y de los campos de investigación abiertos actualmente los de Klinke (10) y Brodal (2).

El aparato vestibular.-

El aparato vestibular desde el punto de vista funcional está compuesto básicamente de un detector de tipo inercial que detecta las aceleraciones a que está sometido el cráneo, y de unas células mecano-sensibles que transforman el estímulo mecánico en potencial generador. La transformación de la informaci

ción detectada hacia el sistema nervioso central se realiza a través del nervio ampular. En el sistema nervioso central se realiza el proceso de la integración de las informaciones procedentes de los detectores periféricos de ambos lados. En la figura 1 se muestra el diagrama de bloques básico en que se ha descompuesto para su modelado la parte del aparato vestibular sensible a los movimientos de giro respecto del eje longitudinal del cuerpo.

Los canales semicirculares constituyen el detector mecánico de giro. Básicamente es una masa inercial constituida por líquido endolinfático que puede moverse en el interior de un conducto de forma aproximadamente toroidal. El movimiento del cuerpo respecto a dicha masa inercial detectada como inclinación de la cúpula, es una medida del movimiento de rotación que se ha realizado.

Las células sensoriales se encuentran depositadas en la "crista ampullaris" justamente en la base de la cúpula, y acoplada mecánicamente a ella mediante un conjunto de cilios. Las deformaciones que la inclinación de la cúpula induce en las células sensoriales se traduce en una variación del potencial de membrana de las mismas relativas al potencial de reposo y que de hecho constituyen el potencial generador.

En la membrana basal de dichas células se encuentran las terminaciones de las fibras aferentes y en las que el potencial generador se codifica como frecuencia de los potenciales de acción que en dichas fibras se generan. La información vestibular, de esta forma codificada se transmite por las fibras nerviosas afe-

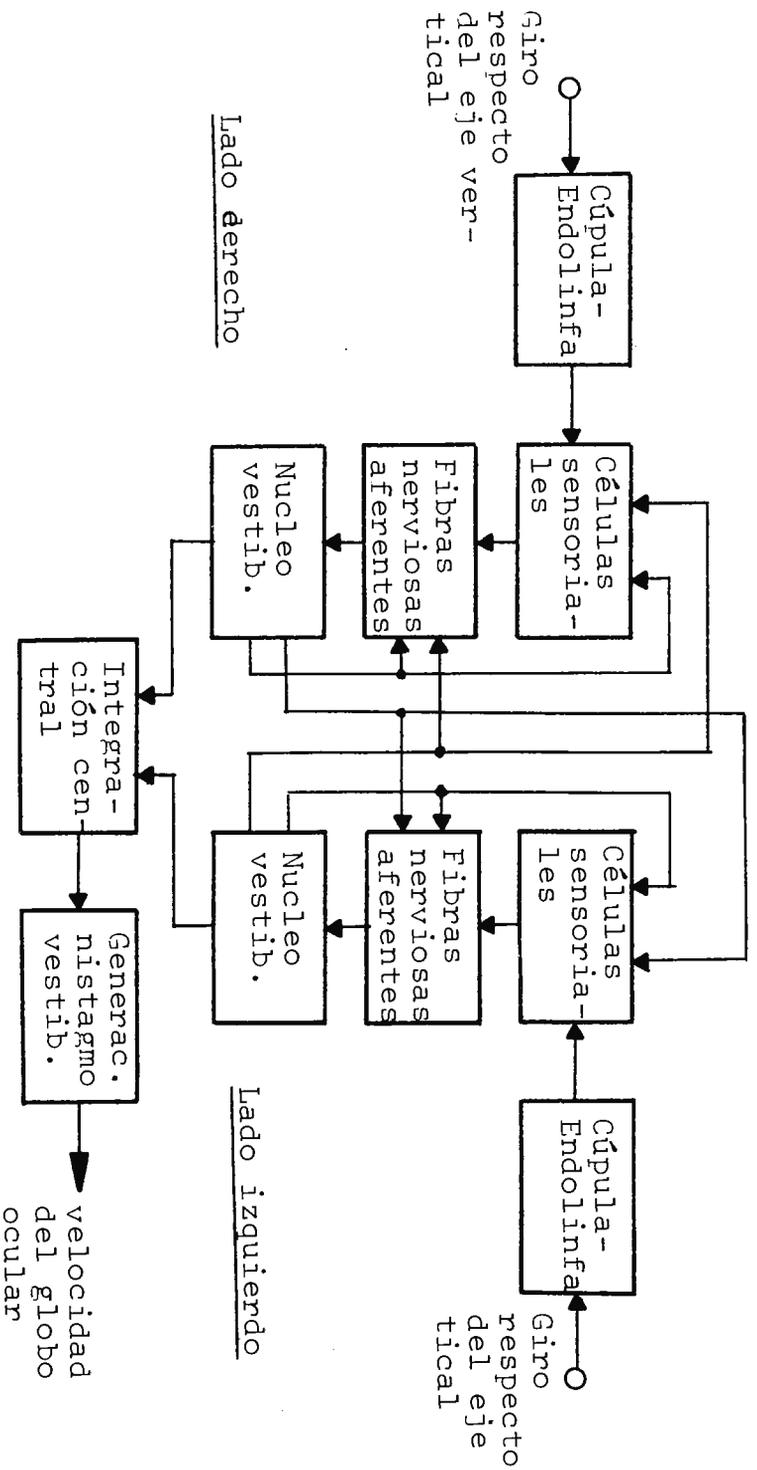


FIGURA I.- Diagrama de bloques en que se ha descompuesto el aparato vestibular para su simulación.

rentes englobadas en el nervio vestibular hacia los respectivos núcleos vestibulares y posteriormente hacia el sistema nervioso central donde se produce la integración global.

Junto con todas estas unidades aferentes ó centrípeta, a través de las cuales se envía información desde las unidades periféricas hacia el sistema central, existen en el aparato vestibular un conjunto de unidades centrífugas ó eferentes con las que el sistema central controla y modula las características de los receptores periféricos. En primer lugar existen inervaciones eferentes ipsilaterales y contralaterales que enlazan cada receptor periférico consigo mismo y con el contrario. Estas inervaciones parten de los núcleos de Deiters. La finalidad de estos lazos de autoalimentación cruzada es introducir una desensibilización de las características de las unidades aferentes respecto a variaciones en sus parámetros. Por otro lado, se produce una modulación de las sensibilidades de los receptores en función de la intensidad de los estímulos. Por último, el sistema eferente introduce un control sobre los receptores periféricos, procedente del sistema nervioso e independiente del estímulo recibido por ellos, que constituye el medio por el que se adapta el aparato vestibular a una programación superior de todo el sistema motor.

La integración que se produce en el sistema nervioso central no es único sino que se realiza de forma diferente de acuerdo

con la función a que se destina. Por ello, en el presente modelo se han estudiado las características del proceso de integración que se refiere a la compensación del movimiento del globo ocular y que bajo ciertas condiciones de estímulo dan origen al nistagmo vestibular. Este fenómeno de origen vestibular ha sido escogido, por ser el que clásicamente se ha utilizado en las pruebas clínicas de exploración del aparato vestibular.

MODELOS PARCIALES

El objetivo básico del trabajo ha sido la realización de un modelo electrónico del aparato vestibular cuyo comportamiento sea acorde con las observaciones experimentales. Este modelo debería conseguirse por interconexión de los submodelos obtenidos a partir del comportamiento de las diversas partes en que se ha descompuesto el aparato vestibular, de forma que las propiedades del modelo completo resultaran como consecuencia de la composición de las propiedades de los submodelos. Con ello, se consigue un modelo general en el que se pueden estudiar el efecto de cada proceso fisiológico parcial sobre el sistema completo.

Dada la extensión del presente resumen, los modelos propuestos se describen a continuación de forma resumida sin presentar el estudio comparativo de la bibliografía del que se ha derivado. Asimismo, se describen los modelos electrónicos sólo hasta nivel de diagramas de bloques. Los niveles omitidos en este resumen pueden encontrarse en la referencia (6).

Modelo de los canales semicirculares.-

El sistema mecanorreceptor de los canales semicirculares tiene como función, la detección del movimiento de la endolinfa relativo a las paredes de los canales. Esta información posteriormente integrada por el resto del aparato vestibular, proporciona una descripción del movimiento del cráneo respecto de un sistema inercial externo.

El estudio del comportamiento dinámico de este sistema se basa en la consideración de la endolinfa como una masa inercial sobre la que actúan varias fuerzas de interacción causadas por el movimiento de la endolinfa relativa a las paredes, así como el desplazamiento que produce sobre la cúpula. Las fuerzas que se producen son fundamentalmente de dos tipos, la primera es una fuerza elástico-recuperadora que ejerce la cúpula sobre la endolinfa al inclinarse ésta y separarse con ello de su posición de equilibrio. Esta fuerza en primera aproximación se puede considerar proporcional al ángulo θ (ángulo girado por la endolinfa relativo a la pared del canal). La segunda es una fuerza de rozamiento viscoso que se produce entre la endolinfa y la pared del canal y entre la cúpula y la pared de la ampolla. Esta fuerza en primera aproximación se puede considerar proporcional a la velocidad de desplazamiento de la endolinfa respecto de la pared. De la consideración de estas fuerzas, la ecuación del movimiento de la endolinfa se puede expresar como:

$$\theta' \ddot{\theta} + \Pi' \dot{\theta} + \Delta' \theta = \theta' \ddot{\alpha}$$

siendo θ_1 el momento de inercia de la endolinfa, Π' el coeficiente de rozamiento viscoso y Δ' el coeficiente de recuperación elástica.

Para introducir en la ecuación dinámica del sistema la variable fisiológica de salida, que es la inclinación de la cúpula ξ , bas

ta considerar la proporcionalidad entre ξ y θ ($\xi = c \theta$) resultando:

$$\theta \ddot{\xi} + \pi \dot{\xi} + \Delta \xi = c \theta \ddot{\alpha}$$

siendo, $\theta = \frac{\theta}{c}$, $\pi = \frac{\pi}{c}$, $\Delta = \frac{\Delta}{c}$

la función de transferencia entre el ángulo de inclinación de la cúpula ξ y el ángulo de giro del cuerpo resulta ser:

$$\frac{\xi(s)}{\alpha(s)} = \frac{c s^2}{s^2 + \frac{\pi}{\theta} s + \frac{\Delta}{\theta}}$$

La ecuación característica de este sistema es una ecuación de segundo orden. Las dos raíces de la ecuación característica son reales y difieren en varios órdenes de magnitud ($s_1 = 200 \text{ s}^{-1}$, $s_2 = 0.05 \text{ s}^{-1}$)

El modelo del sistema mecano-receptor es una unidad analógica que resuelve la ecuación diferencial de segundo orden.

$$\theta \ddot{\xi} + \pi \dot{\xi} + \Delta \xi = c \theta \ddot{\alpha}$$

en la variable ξ , y considerando α como variable independiente.

En la figura 2 se muestra el diagrama de bloques analógicos que corresponde al circuito electrónico diseñado.

Modelo de las células mecano-sensibles.-

En la base de la crista ampullaris se encuentran células mecano-sensibles que actúan como transductoras entre el estímulo mecánico que supone la inclinación de la cúpula y una nueva variable fisiológica de carácter eléctrico que es el potencial de membrana de dichas células.

El movimiento de la cúpula y consiguiente deformación de las células sensoriales, ocasiona variaciones del potencial de membrana respecto del potencial de reposo. Estas variaciones dependen del sentido de inclinación de la cúpula, una inclinación hacia el lado en que se encuentra implantado el cinocilio produce en la célula una despolarización, y una inclinación de la cúpula en sentido contrario produce una hiperpolarización.

Este fenómeno se puede justificar teniendo en cuenta que los esterocilios se encuentran sobre la placa cuticular difícilmente deformable, mientras que el cinocilio se encuentra insertado sobre la membrana no cuticular. Una inclinación de la cúpula hacia el lado del cinocilio hace que su base se hunda hacia el interior de la masa citoplasmática. Por el contrario, una inclinación de la cúpula en sentido opuesto hace que la base del cinocilio salga hacia afuera de la masa citoplasmática. En definitiva se trata de un mecanismo direccional que de acuerdo con el sentido del estímulo produce deformaciones opuestas en la base del cinocilio, lo cual a su vez se traduce en una modulación bidireccional de la conductividad iónica de la membrana celular

Las variaciones de esta conductividad se reflejan en una variación del potencial de membrana. En los canales semicirculares horizontales, los cinocilios se encuentran implantados en el lado más próximo al utrículo. Esto hace que una corriente utriculípeta de endolinfa produzca una despolarización de las células sensoriales, mientras que una inclinación utriculífuga de endolinfa produce una hiperpolarización. La despolarización y despolarización celular no es simétrica. Es mayor en el caso de despolarización (hasta 25mV) que en el caso de hiperpolarización (hasta 12mV).

Con el registro de los potenciales de acción de las fibras aisladas de los nervios ampulares, se ha comprobado que de un 10% a un 20% de dichas fibras, son excitables mediante estimulación mecánica de las células sensoriales. Por el contrario, la excitación de estas neuronas se consigue por la estimulación de los centros ipsi y contralateral del tronco cerebral, así como por estimulación de los receptores del laberinto contralateral. Esto demuestra que estas fibras son parte de un sistema de inervación eferente cuya misión es el control de las características de los receptores vestibulares.

Un momento de la actividad de las fibras eferentes, produce sobre el potencial de membrana un doble efecto. Por un lado, modifica el potencial de reposo originando hiperpolarización hasta un valor incremental máximo de 18mV, y por otro lado modifica las curvas de transferencia dinámicas, haciéndolas más simétricas.

Una disminución de la actividad de las fibras eferentes, por el contrario, hace que el potencial de membrana de las células receptoras se despolarice hasta un valor máximo de

8 mV. Por otro lado, modifica las curvas de transferencia de las células receptoras en el sentido de hacerlas más asimétricas.

El fundamento fisiológico de esta influencia de la actividad de la inervación eferente sobre el potencial de membrana resulta del equilibrio entre el flujo hacia fuera de iones potasio consecuencia de la conductividad de la membrana, y el flujo hacia dentro de los mismos iones, consecuencia del metabolismo celular. La membrana celular está rodeada de terminaciones nerviosas, tanto aferentes como eferentes y por tanto la mayor o menor actividad en dichas terminaciones hace que la conductividad y permeabilidad de la membrana aumente o disminuya, lo que a su vez hace que se desplace el equilibrio entre los flujos de iones y se produzca un menor o mayor potencial de membrana.

El modelo electrónico es un generador de función de funciones, con dos variables independientes que simulan la ecuación:

$$E_m(\xi, f_e) = E_{m0} + h(f_e) + f(\xi) [1 - g(f_e, \xi)]$$

siendo E_{m0} el término que representa el potencial de membrana correspondiente a la situación de reposo $h(f_e)$ la función no lineal que representa la variación del potencial de reposo debida a la actividad eferente, $f(\xi)$ la función que simula la curva de transferencia entre el potencial de membrana e inclinación de la cúpula y $|1 - g(f_e, \xi)|$ el factor correspondiente a la modificación por la actividad eferente de la curva de transferencia anterior. Estas funciones no

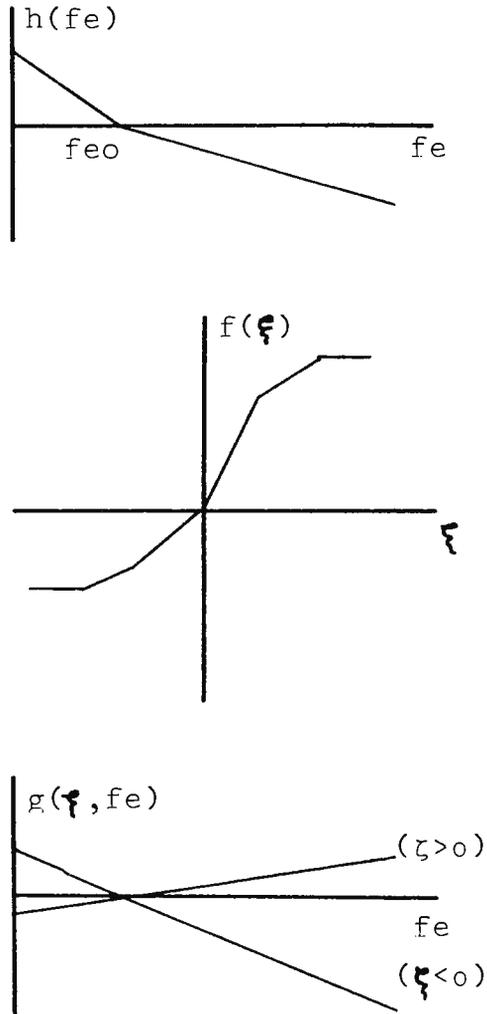


FIGURA 3.- Funciones no lineales utilizadas en la caracterización de las células mecano sensibles.

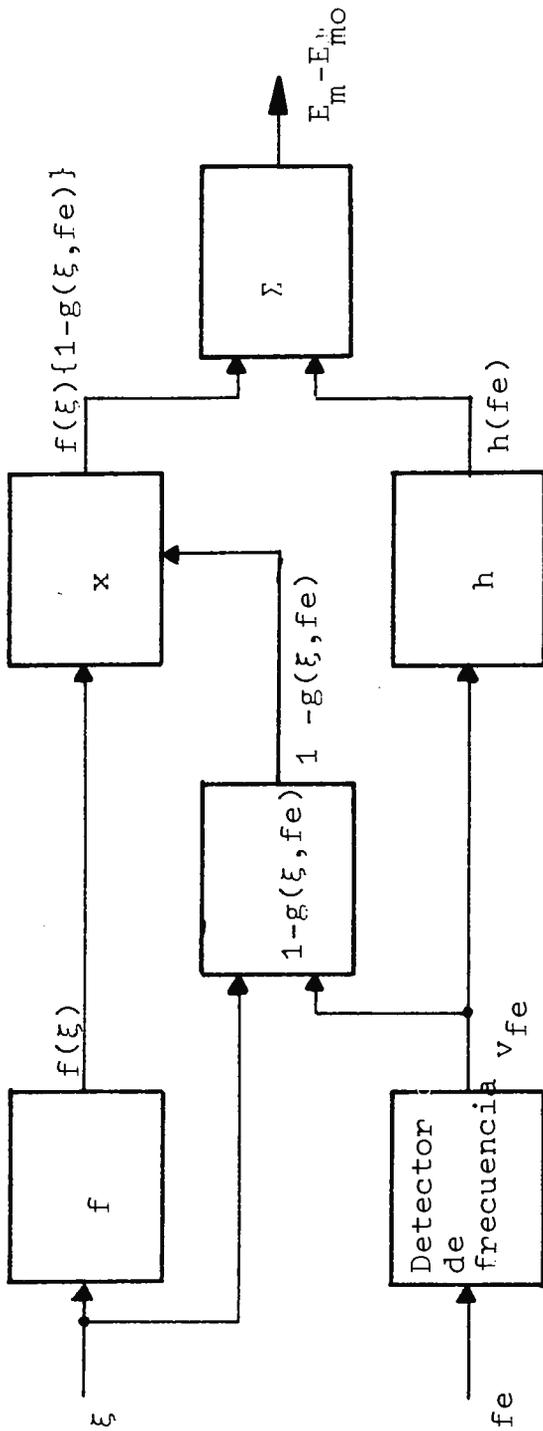


FIGURA 4.- Diagrama de bloques del simulador electrónico de las células sensoriales.

lineales se han aproximado mediante las poligonales indicadas en la figura 3.

En la figura 4, se muestra el diagrama de bloques correspondiente al modelo electrónica de esta unidad.

Modelo de la codificación de la información aferente en modulación de frecuencia de los potenciales de acción de las fibras aferentes.-

El proceso de transmisión de la información desde el receptor hasta el sistema nervioso central, en el que se realiza su análisis e integración se lleva a cabo a través del sistema nervioso aferente mediante una previa codificación de la misma. Las excitaciones que se propagan por las fibras nerviosas vienen representadas por la frecuencia con que se suceden los potenciales de acción. Cada potencial de acción tiene una amplitud prácticamente constante que no transmite información en sí. Este tipo de transmisión de la información de carácter análoga-discreta, es adecuada para la propagación en medios altamente dispersivos como son los tisulares, ya que el amortiguamiento ó distorsión de las formas de ondas no representan pérdida de información, siempre que se pueda reconocer la situación temporal de los impulsos.

El hecho más característico que se da en la codificación nerviosa, es la gran variedad de respuestas que a un mismo estímulo presentan las diversas fibras aisladas. No obstante, la transmisión de información no se rea-

liza por cada una de las fibras aisladas de forma independiente, sino de forma estadística por parte de todas las que forman el nervio ampular.

Ya se ha indicado anteriormente el efecto de la actividad eferente sobre el potencial de membrana de las células sensoriales, así como la modificación que ejercía sobre las curvas de transferencia de las mismas. Esta influencia de forma indirecta sobre la codificación con que se transmite la información eferente en las fibras nerviosas. No obstante, esta influencia indirecta del sistema eferente a través del potencial de membrana, no justifica todo el efecto que se observa experimentalmente, de lo que se implica la existencia de una acción directa del sistema eferente sobre las fibras nerviosas aferentes. Esta influencia directa se observa netamente sobre los valores de reposo y apenas se detecta en el efecto sobre la curva de transferencia.

Experimentalmente se ha observado que la influencia inhibitoria que sobre las células sensoriales introduce un incremento de la actividad eferente casi se compensa por el efecto activador que el mismo incremento produce sobre las propias fibras. Por otro lado, una disminución de la actividad eferente se traduce en un aumento significativo de la frecuencia de la frecuencia de los potenciales de acción de las fibras aferentes. Esto se justifica suponiendo que la despolarización del potencial de membrana de las células sensoriales es menor que el que se produce en las fibras aferentes.

La idea básica sobre la que gira el modelo que se presenta es suponer que todas

las fibras aferentes son cualitativamente iguales, y sólo se diferencian en los valores cuantitativos de sus parámetros. De esta forma se intenta demostrar cómo los diversos comportamientos cualitativos que se encuentran en la realidad corresponden tan sólo a diferencias cuantitativa en la estructura de las fibras.

Se considera que una fibra eferente responde a un potencial generador con una variación de la frecuencia de los potenciales de acción de forma lineal. Esta variación se realiza a partir de la frecuencia de reposo y en ambas direcciones. Se considera también que las fibras son no adaptativas. Esto es,

$$f_{ai} = f_{aoi} + di \quad Em[(\xi, fe) - Emo] + ei(fe - feo)$$

siendo f_{ai} la frecuencia de la fibra aferente, f_{aoi} la frecuencia espontánea y f_e la frecuencia media de las fibras eferentes. En una fibra sin actividad espontánea, f_{aoi} es negativa y en tal caso es una medida del umbral de excitación para tal fibra.

Este proceso de codificación se ha simulado mediante un conjunto de dos unidades. La primera corresponde a las características promedio de las fibras aferentes que no tienen influencia del sistema eferente, y la segunda corresponde a las características de las fibras con influencia eferente.

La primera unidad es un circuito electrónico que genera en su salida un tren de impulsos breves (que simulan las potenciales de acción de las fibras nerviosas) y cuya frecuencia

liza por cada una de las fibras aisladas de forma independiente, sino de forma estadística por parte de todas las que forman el nervio ampular.

Ya se ha indicado anteriormente el efecto de la actividad eferente sobre el potencial de membrana de las células sensoriales, así como la modificación que ejercía sobre las curvas de transferencia de las mismas. Esta influencia de forma indirecta sobre la codificación con que se transmite la información eferente en las fibras nerviosas. No obstante, esta influencia indirecta del sistema eferente a través del potencial de membrana, no justifica todo el efecto que se observa experimentalmente, de lo que se implica la existencia de una acción directa del sistema eferente sobre las fibras nerviosas aferentes. Esta influencia directa se observa netamente sobre los valores de reposo y apenas se detecta en el efecto sobre la curva de transferencia.

Experimentalmente se ha observado que la influencia inhibitoria que sobre las células sensoriales introduce un incremento de la actividad eferente casi se compensa por el efecto activador que el mismo incremento produce sobre las propias fibras. Por otro lado, una disminución de la actividad eferente se traduce en un aumento significativo de la frecuencia de la frecuencia de los potenciales de acción de las fibras aferentes. Esto se justifica suponiendo que la despolarización del potencial de membrana de las células sensoriales es menor que el que se produce en las fibras aferentes.

La idea básica sobre la que gira el modelo que se presenta es suponer que todas

las fibras aferentes son cualitativamente iguales, y sólo se diferencian en los valores cuantitativos de sus parámetros. De esta forma se intenta demostrar cómo los diversos comportamientos cualitativos que se encuentran en la realidad corresponden tan sólo a diferencias cuantitativa en la estructura de las fibras.

Se considera que una fibra eferente responde a un potencial generador con una variación de la frecuencia de los potenciales de acción de forma lineal. Esta variación se realiza a partir de la frecuencia de reposo y en ambas direcciones. Se considera también que las fibras son no adaptativas. Esto es,

$$f_{ai} = f_{aoi} + di \quad Em[(\xi, fe) - Emo] + ei(fe - feo)$$

siendo f_{ai} la frecuencia de la fibra aferente, f_{aoi} la frecuencia espontánea y f_e la frecuencia media de las fibras eferentes. En una fibra sin actividad espontánea, f_{aoi} es negativa y en tal caso es una medida del umbral de excitación para tal fibra.

Este proceso de codificación se ha simulado mediante un conjunto de dos unidades. La primera corresponde a las características promedio de las fibras aferentes que no tienen influencia del sistema eferente, y la segunda corresponde a las características de las fibras con influencia eferente.

La primera unidad es un circuito electrónico que genera en su salida un tren de impulsos breves (que simulan las potenciales de acción de las fibras nerviosas) y cuya frecuencia

está relacionada con la tensión de entrada, mediante la ecuación:

$$f_a = f_{a0} + d(E_m - E_{m0})$$

La segunda unidad es similar pero con una segunda entrada que corresponde a la actividad del sistema eferente. La frecuencia del tren de impulsos de salida en esta segunda unidad es:

$$f'_a = f_{a0} + d(E_m - E_{m0}) + e v_{fe}$$

La información transmitida por el modelo se considera que es un promedio de las salidas de cada submodelo, ponderado por un parámetro α que representa el tanto por ciento de cada tipo de fibras que se considere.

Este parámetro α va incluido en las salidas de los submodelos como factor de modulación de la anchura de los impulsos de las secuencias que se generan. Esto es, la anchura de los impulsos de la secuencia con influencia eferente t'_a , y sin influencia eferente t_a , será función de α de acuerdo con las ecuaciones:

$$\begin{aligned} t'_a &= t'_{a0} + k_o \alpha \\ t_a &= t_{a0} + k_o (1-\alpha) \end{aligned}$$

Con esto se consigue que al variar α , varíe t_a y t'_a en sentido inverso una de otra, de forma que la suma de la anchura de los impulsos sea constante e independiente de α .

Método de la generación de la información eferente.-

Experimentalmente se ha comprobado la presencia de fibras nerviosas cuyo comportamiento no puede explicarse a partir del mecanismo cúpula-endolinfa. Esto exigió la existencia de una inervación eferente. Posteriormente la existencia de estas fibras se ha demonstrado tanto fisiológicamente como anatómicamente.

La variable que transmite la información en una fibra eferente aislada es la frecuencia de sus potenciales de acción. Al menos un 50% de estas fibras presentan una actividad espontánea, por lo que es más apropiado establecer que la información se transmite como el incremento de la frecuencia sobre el valor espontáneo. La información eferente, al igual que ocurría con la información aferente, se supone transmitida como el promedio de la transmitida por cada fibra aislada.

La actividad eferente correspondiente a un lado es una función de la actividad aferente del mismo lado (influencia ipsilateral) y del lado contrario (influencia contralateral). En principio, se puede suponer que la relación entre la actividad eferente y las actividades aferentes ipsi- y contralateral es de tipo lineal, esto es,

$$fe = feo + Ac(fac - fao) + Ai(fai - fao)$$

siendo fe el valor medio de las frecuencias de las fibras eferentes de un lado, feo el correspondiente a las frecuencias espontáneas de dichas fibras, fac y fai el valor medio de las frecuencias afe-

rentes contra e ipsilateral y fao el valor de la frecuencia espontánea de dichas fibras. Ac y Ai son las respectivas constantes de proporcionalidad.

Este modelo inicial describe el comportamiento cualitativo de la actividad eferente, pero no justifica las respuestas temporales observadas. Las constantes de tiempo de las respuestas del sistema eferente son más altas que las que corresponde al sistema cúpula-endolinfa. Todo esto demuestra que no se puede relacionar directamente la frecuencia eferente con las frecuencias aferente mediante una ecuación lineal de orden cero tal como la propuesta, sino que hay que introducir una relación entre ellas regida por una función de transferencia de orden inferior. Esta función de transferencia se supone de primer orden y regida por un polo simple. Se supone un polo distinto para la influencia ipsilateral y para la influencia contralateral.

Con la introducción de estos polos, el modelo para la generación de la actividad eferente de un lado, está definida por la ecuación:

$$f_e = f_{e0} + \frac{A_c}{T_{cs} + 1} (f_{ac} - f_{a0}) + \frac{A_i}{T_{is} + 1} (f_{ai} - f_{a0})$$

siendo $f_e = 1/T_c$ la frecuencia de corte del polo de la influencia contralateral, y $f_i = 1/T_i$ la frecuencia de corte correspondiente a la influencia ipsilateral.

Si se comparan las salidas que corresponden a este modelo y las observadas experimentalmente, se comprueba la existencia de notables diferencias. Mientras que en el modelo las subidas y bajadas son exponenciales, en el sistema real estas formas de onda están muy distorsionadas. Por otro lado, los tiempos de bajada que se observan en el sistema real son notablemente más largos que los tiempos de subida. Esto no corresponde con el modelo en el que ambos coinciden. Asimismo, se encuentra la existencia de un retraso entre el instante en que comienza el estímulo y el instante en que se produce la respuesta, lo que tampoco corresponde al modelo. Todas estas diferencias son de carácter lineal, e inducen a pensar en la necesidad de incorporar al modelo alguna no linealidad para que refleje de forma más precisa el comportamiento del sistema real.

Esta no linealidad, debe mostrar para valores de la actividad aferente superior a la espontánea una zona muerta inicial y unas características de saturación para valores altos. Con la introducción de la no linealidad, el modelo de la generación de la actividad eferente, se puede representar mediante el sistema de ecuaciones:

$$f_e = f_{e0} + N_c[f_{ec}] + N_i[f_{ei}]$$
$$f_{ec} = \frac{A_c}{T_{cs} + 1} (f_{ac} - f_{a0}) + \frac{A_i}{T_{is} + 1} (f_{ai} - f_{a0})$$

Este modelo muestra el retraso en

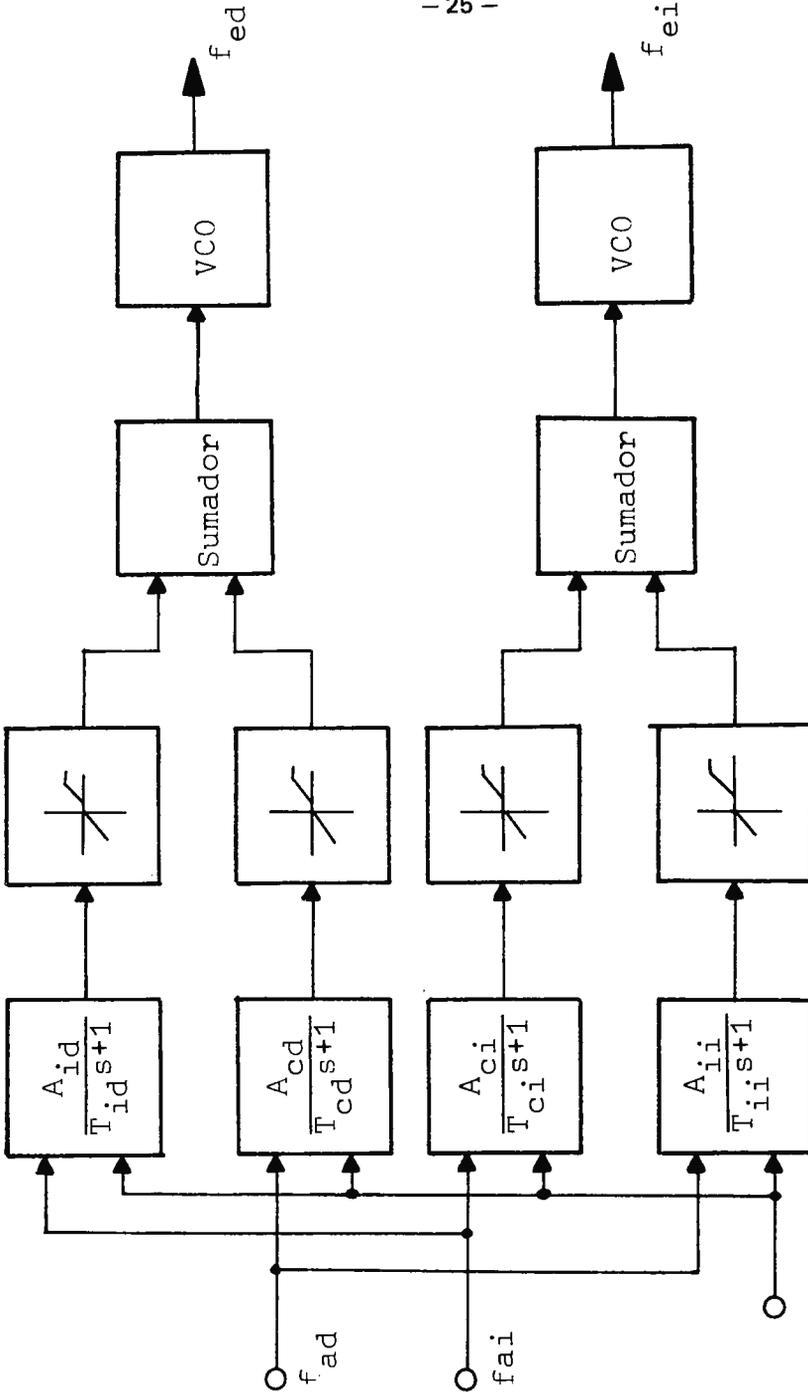


FIGURA 5.- Diagrama de bloques del proceso de generación de las actividades eferentes.

la respuesta como consecuencia de la zona muerta, y disimetría entre el tiempo de bajada y de subida como consecuencia de la existencia de la no linealidad de saturación.

El estimulador electrónico diseñado de acuerdo con este modelo se muestra en la figura 5.

Integración de la información vestibular.-

La información aferente procedente de cada receptor periférico converge en los respectivos núcleos vestibulares en los que se realiza su decodificación y posterior integración. Para este proceso de integración no se puede establecer una localización concreta, ni se puede definir una única variable fisiológica que represente el resultado de la misma, ya que se lleva a cabo en amplias zonas del cerebro y de forma distinta en función de la misión a que se destina. Dentro de los diversos procesos de integración, se ha escogido para su simulación el destinado al control del movimiento del globo ocular.

La reacción motora de los ojos que se origina por una estimulación vestibular suficientemente intensa, está compuesta por una componente lenta llamada desviación y de otra componente más rápida en sentido opuesto. La reacción de origen vestibular es la desviación, y sólo cuando el estímulo es intenso se presenta el movimiento rápido de regresión que desplaza nuevamente el ojo desviado hacia la posición inicial. Dado que durante la observación y registro del fenómeno lo más llamativo es el movimiento rítmico consecuencia de la composición de ambas, al cur-

so completo del movimiento se denomina nistagmo.

La información aferente del sistema vestibular periférico se transmite por las fibras nerviosas aferentes procedentes de ambos lados de la cabeza. El modelo matemático debe representar el proceso que se sigue para la integración de la información procedente de ambos lados, el efecto de adaptación central descubierto en experiencias fisiológicas, los efectos de umbral existentes y por último la generación de la variable fisiológica observable experimentalmente.

En el modelo estudiado, la integración de las informaciones de ambos lados y el efecto de adaptación se ha considerado representable por una ecuación lineal del tipo:

$$\dot{\theta}_0 = k_0 \frac{T_a s + (1-m)}{T_a s + 1} [q_d(f_{ad}-f_{ao}) - q_i(f_{ai}-f_{ao})]$$

siendo $\dot{\theta}_0$ la velocidad angular del globo ocular, T_a la constante de tiempo de adaptación, m un parámetro que indica el grado de adaptación, y q_d y q_i las constantes que determinan el peso con que la información de cada lado intervienen en la integración.

Junto con el efecto lineal de adaptación, se presenta el efecto de umbral mínimo de estímulo. Este efecto se puede incorporar al modelo introduciendo en la ecuación un factor no lineal Z , definido por la ecuación,

$$Z(x) \begin{cases} = x_i + x & x < -x_i \\ = 0 & -x_i < x < x_s \\ = -x_s + x & x > x_s \end{cases}$$

Para la simulación del proceso de generación de la fase rápida del nistagmo, se supone que es de origen central y no función de la entrada vestibular. La simulación se realiza suponiendo que en la velocidad angular del globo ocular, junto con la componente de origen vestibular existe una nueva componente no lineal que es función de la posición del ojo. Este término que se representa por $h(\theta)$ ha de ser una función multivaluada en θ , en forma de un doble ciclo de histeresis positivo y negativo.

De acuerdo con esto, la velocidad del globo ocular sería:

$$\dot{\theta}_0 = f(\xi) - h(\theta_0)$$

siendo $f(\xi)$ el término correspondiente al modelo que simula la desviación de origen vestibular y que rige las fases lentas del nistagmo y $h(\theta_0)$ el término de origen central que rige la fase rápida.

El modelo electrónico que no se ha diseñado para la simulación de este proceso corresponde al diagrama de bloques analógicos de la figura 6.

ESTUDIO TEORICO Y EXPERIMENTAL DEL MODELO
COMPLETO RESULTANTE.-

En el resumen previo, se han definido los modelos matemáticos y electrónicos correspondientes a los procesos fisiológicos en que se ha descompuesto el aparato vestibular. En la definición de estos modelos sólo se ha atendido a las principales características fisiológicas que se conocen de cada uno de ellos, sin tener en cuenta la función que realizan dentro del sistema completo que todos juntos componen. En el presente apartado, se estudian las características del modelo correspondiente al sistema completo que resulta. Asimismo, estudiaremos la función que cada modelo parcial realiza dentro del sistema, y la dependencia de las características de éste, respecto de las características de los submodelos.

El sistema completo está definido por un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales, de orden diez cuya solución analítica de forma general no es posible obtener, lo que de hecho, justifica la realización experimental del modelo electrónico diseñado. Dada la complejidad que representa el estudio analítico del sistema, el método de análisis que se propone se basa en un doble proceso: a) estudio teórico de las características del sistema introduciendo las simplificaciones necesarias, y b) estudio experimental de cómo las características teóricas anteriores se modifican al considerar el modelo no simplificado. De acuerdo con esto, se descompon-

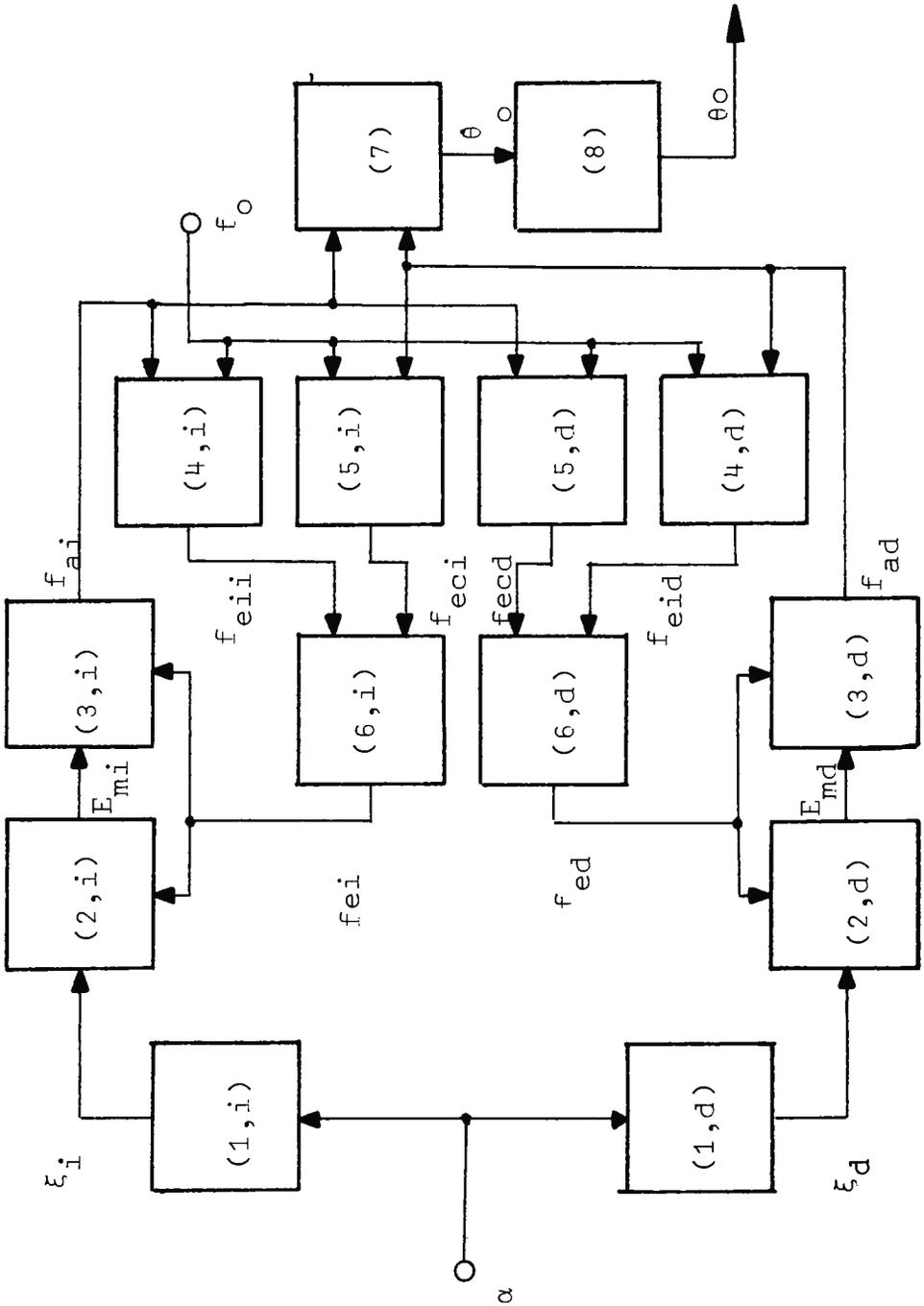


FIGURA 8.- Diagrama de Bloques completo.

drá el estudio del sistema en un análisis del modelo bajo la simplificación de linealidad y de no existencia de efectos adaptativos, y posteriormente se analizará el efecto que sobre este primer modelo representan las interacciones eferentes homolateral y contralateral y la función que ejerce en el sistema completo la adaptación central.

En la figura 7 se muestra el diagrama de bloques de la parte del aparato vestibular estudiada. En ella se indican las interconexiones entre los submodelos antes estudiados y que en conjunto integran el sistema completo. La entrada α que se muestra en este diagrama corresponde al estímulo que puede actuar sobre los sistemas endolinfa-cúpula de ambos lados. Estos estímulos pueden ser mecánicos ó térmicos, y en cada caso actuarán sobre cada lado de acuerdo con su naturaleza. Los bloques (1,i) y (1,d) corresponden al modelo de los mecano-receptores de ambos lados, y dan como variable de salida el pängulo de inclinación de la cúpula respecto de su posición de equilibrio. Los bloques (2,i) y (2,d) representan los modelos de las células senoidales en la crista ampullaris, que transforman el estímulo mecánico en potencial. Los bloques (3,i) y (3,d) representan el modelo del proceso de codificación de las variaciones del potencial de membrana, en frecuencia de los potenciales de acción de las fibras nerviosas aferentes sensoriales. Los bloques (4,i), (4,d), (5,i) y (5,d) representan los modelos que generan independientemente a componentes ipsilaterales y contralaterales de la información eferente de cada lado. Los bloques (6,i) y (6,d)

TABLA 1

EXPRESIONES QUE DESCRIBEN LOS BLOQUES DE LA FIGURA 7.-

Mecano receptor.-

Izquierdo (1,i).-

$$\frac{\xi_i(s)}{\alpha_i(s)} = \frac{c_i s^2}{s^2 + \frac{\pi i}{\theta_i} s + \frac{\Delta i}{\theta_i}}$$

Derecho (1,d).-

$$\frac{\xi_d(s)}{\alpha_d(s)} = \frac{c_d s^2}{s^2 + \frac{\pi d}{\theta_d} s + \frac{\Delta d}{\theta_d}}$$

Células sensoriales

Izquierdo (2,i).-

$$E_{mi}(\xi_i, f_{ei}) = f_i(\xi_i) \left[1 - g_i(\xi_i, f_{ei}) \right] + h_i(f_{ei})$$

Derecho (2,d).-

$$E_{md}(\xi_d, f_{ed}) = f_d(\xi_d) [1 - g_d(\xi_d, f_{ed})] + h_d(f_{ed})$$

siendo h, f y g funciones no lineales, aproximadas por tramos rectos que fueron mostradas en la figura 3.

Terminaciones nerviosas aferentes

Izquierdo (3,i).-

$$f_{ai} = f_{aoi} + d_i E_{mi} + e_i (f_{ei} - f_{eoi})$$

Derecho (3,d).-

$$f_{ad} = f_{aod} + d_d E_{md} + e_d (f_{ed} - f_{eod})$$

Generación de la información eferente

Izquierdo ipsilateral (4,i).-

$$f_{eii} = \frac{A_{ii}}{T_{ii}^{s+1}} (f_{ai} - f_{aoi})$$

Derecho ipsilateral (4,d).-

$$f_{eid} = \frac{A_{id}}{T_{id}^s + 1} (f_{ad} - f_{aod})$$

Izquierdo centrolateral (5,i).-

$$f_{eei} = \frac{A_{ci}}{T_{ci}s + 1} (f_{ai} - f_{aoi})$$

Derecho centrolateral (5,d).-

$$f_{eed} = \frac{A_{cd}}{T_{cd}s + 1} (f_{ad} - f_{aod})$$

siendo A_{ii} , A_{id} , A_{ci} y A_{cd} funciones no lineales de las actividades aferentes.

Integración de la información eferente.-

Izquierda (6,i).-

$$f_{ei} = f_{eo} + f_{eii} + f_{eci}$$

Derecho (6,d).-

$$f_{ed} = f_{eo} + f_{eid} + f_{ecd}$$

Integración central

$$\ddot{\theta}_0 = Z [\dot{\theta}_0']$$

$$\dot{\theta}_0' = \frac{k_0 T_{as}}{T_{as} + 1} [q_d (f_{ad} - f_{ao}) - q_i (f_{ai} - f_{ao})]$$

siendo Z una función no lineal

salida Generación de la variable de

$$\theta_0 = \int_0^t [\dot{\theta}_0' - F(\theta_0)] dt + \theta_0 \Big|_{t=0}$$

siendo $F(\theta_0)$ una función no lineal

T A B L A 2

VALORES TÍPICOS DE LOS PARÁMETROS QUE APARECEN EN LAS ECUACIONES DE LOS MODELOS.-

<u>Modelo parcial</u>	<u>Parámetro fisiológico</u>	<u>Valor típico</u>
Mecano receptor	ci y di	1.5
	ñi y ñd	0.048 gr cm ⁻² s ⁻¹
	θi y θd	0.24x10 ⁻³ gm cm ⁻²
	Δi y Δd	2.4x10 ⁻³ dina cm
Celulas sensoriales.	mi+ y md-	28.6 mv/rad
	mi- y md-	8.6 mv/rad
	ki+ y kd+	0.22 mv/PAs ⁻¹
	ki- y kd-	0.4 mv/PAe s ⁻¹
	ld+ y li+	6x10 ⁻³ 1/PAe s ⁻¹
	ld- y li-	25x10 ⁻³ 1/PAe s ⁻¹
Terminaciones nerviosas aferentes.	faoi y faod	20 PAa s ⁻¹
	di y dd	8 PAa s ⁻¹ /mV
	ci y ed	1.7 PAa s ⁻¹ /mV
Generación de la información eferente.	feo	10 PAe s ⁻¹
	Aii y Aid	100
	Aci y Acd	10
	Tii y Tid	100 s
	Tci y Tcd	5 s
Integración central.	Zo	0.07 rad s ⁻¹
	ko	3.2
	Ta	125 s
	qd y qi	0.04 rad s ⁻¹ /APas ⁻¹

representan los modelos de la integración de los componentes de las fibras eferentes de cada lado y la generación del tren de impulsos de salida que representan la actividad eferente resultante. Por último, el bloque (7) representa el proceso de integración central de las informaciones vestibulares eferentes que tiene lugar en el sistema nervioso central y que da lugar a una variable de salida θ_0 que contiene la información detectada, y el bloque (8) representa el proceso de generación de la variable de salida, que es la posición del globo ocular θ_0 . En la tabla 1 se resumen las expresiones matemáticas que caracterizan a cada bloque, y que fueron propuestas como modelo de los diversos procesos. Asimismo en la tabla 2 se indican los valores típicos de los diversos parámetros fisiológicos que intervienen en el modelo.

MODELO LINEAL NO ADAPTATIVO.-

El primer modelo del aparato vestibular que se analiza en lo referente a movimientos de rotación respecto del eje vertical del cuerpo, se obtiene linealizando todas las características de las unidades aferentes y considerando infinitas las constantes de tiempo de los modelos de la generación de las actividades eferentes y del modelo adaptativo de la integración central se hacen tender a infinito. De esta forma, se ha eliminado el efecto de las actividades eferentes y sólo operan las unidades aferentes con características lineales. Es también significativo indicar que en este modelo simpli

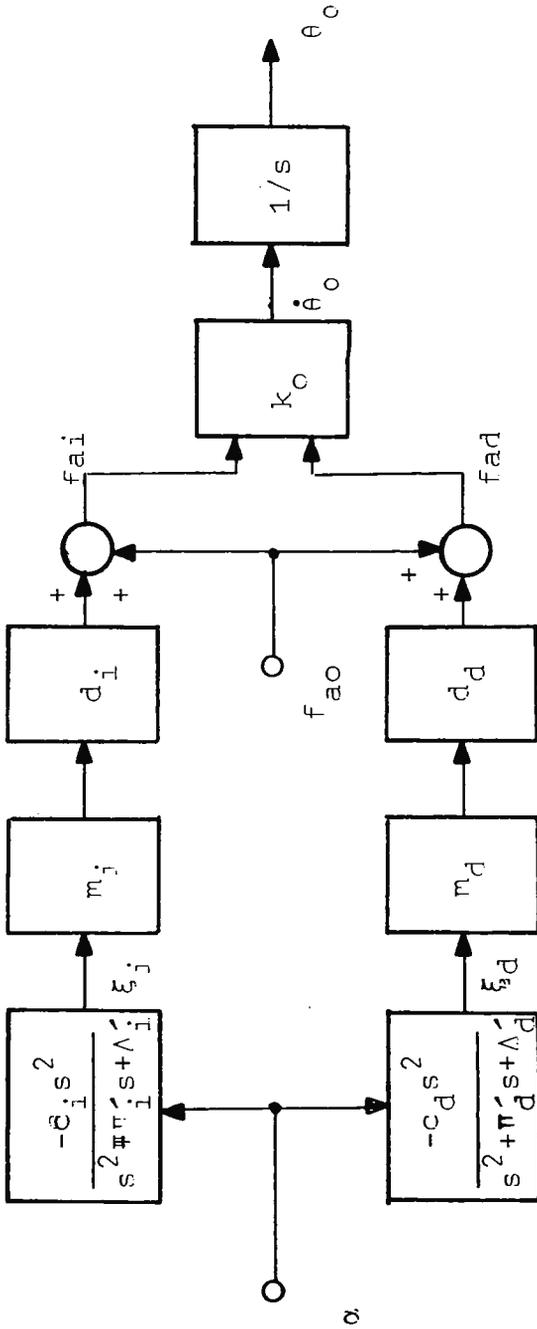


FIGURA 8.- Diagrama de bloques del modelo lineal.

ficado resultante, la respuesta temporal y frecuencial a una entrada dada es gobernada sólo por el modelo del sistema cúpula-endolinfa del mecano-receptor.

Bajo estas simplificaciones, el modelo del aparato vestibular queda reducido al mostrado en la figura 8. Este modelo puede resolverse analíticamente, resultando:

$$\theta_o = k_o \left[c_i m_i d_i \frac{s^2}{s^2 + \frac{\pi_i}{\theta_i} s + \frac{\Delta_i}{\theta_i}} + c_d m_d d_d \frac{s^2}{s^2 + \frac{\pi_d}{\theta_d} s + \frac{\Delta_d}{\theta_d}} \right] \bar{\alpha}(s)$$

y bajo la suposición de que las constantes de tiempo del sistema cúpula-endolinfa de ambos lados son idénticos, se reduce a:

$$= \frac{k_o c s^2}{s^2 + \frac{\pi}{\theta} s + \frac{\Delta}{\theta}} [m_i d_i + m_d d_d] \alpha(s)$$

esta expresión muestra que, con las modificaciones introducidas, la relación entre la información integrada por el sistema central y la posición del cráneo, existe una relación similar a la estudiada para cada canal semicir-

cular. Considerando valores típicos medios de los diversos parámetros que intervienen, la ecuación resulta:

$$\theta_0(s) = \frac{5.28 s}{(0,02s + 1)(200s+1)} \dot{\alpha}(s)$$

Esto es, para frecuencias inferiores a la frecuencia de corte inferior, la ganancia del sistema cae con una pendiente de 20 dB/década, manteniéndose aproximadamente constante para frecuencias intermedias a las frecuencias de corte. En definitiva, bajo la suposición de linealidad y no adaptación el aparato vestibular se comporta como un detector de velocidad angular dentro del margen de frecuencias comprendido entre 0.3Hz y 30Hz.

La validez de este modelo simplificado se mantiene si las células sensoriales tienen distinta sensibilidad direccional, con tal que las características correspondientes a las de cada lado sean semejantes. Asimismo, siempre que el nivel de estímulo sea lo suficientemente bajo, es una buena aproximación la linealización de los parámetros. Por otro lado, si la duración de los estímulos es corta, tal como ocurre en los movimientos naturales, es válida la suposición de no existencia de efectos adaptativos.

Por el contrario, este modelo no justifica la constancia de las frecuencias espontáneas frente a cambio de valor de las características de las unidades periféricas, los efec-

tos adaptativos que se observan con estímulos prolongados, y tampoco los efectos alternados post-rotatorios que dan lugar a los fenómenos secundarios.

FUNCION DE LA INERVACION EFERENTE IPSILATERAL.-

Las principales características que presenta la generación de la actividad eferente ipsilateral es la ausencia de umbral de excitación, el alto valor de la constante de tiempo que gobierna la respuesta temporal, la alta sensibilidad incremental y los bajos niveles de saturación.

El alto valor de la constante de tiempo que rige al actividad eferente ipsilateral, hace que en los movimientos naturales de duración mucho menor que la constante de tiempo la influencia de la actividad eferente ipsilateral es despreciable. El efecto de esta actividad tiene influencia en las características estacionarias del sistema.

En estado de reposo $\xi=0$, suponiendo que la actividad eferente contralateral no actúa, lo cual se justificará posteriormente, no existe influencia entre ambos lados, y en consecuencia se pueden estudiar las características de cada lado independientemente. En la figura 9, se muestra el diagrama de bloques que resulta para cada lado al considerar el estado de reposo ($\xi=0$) y la no existencia de actividad eferente contralateral. En este diagrama, la no linealidad de las funciones características se introduce al considerar que los parámetros

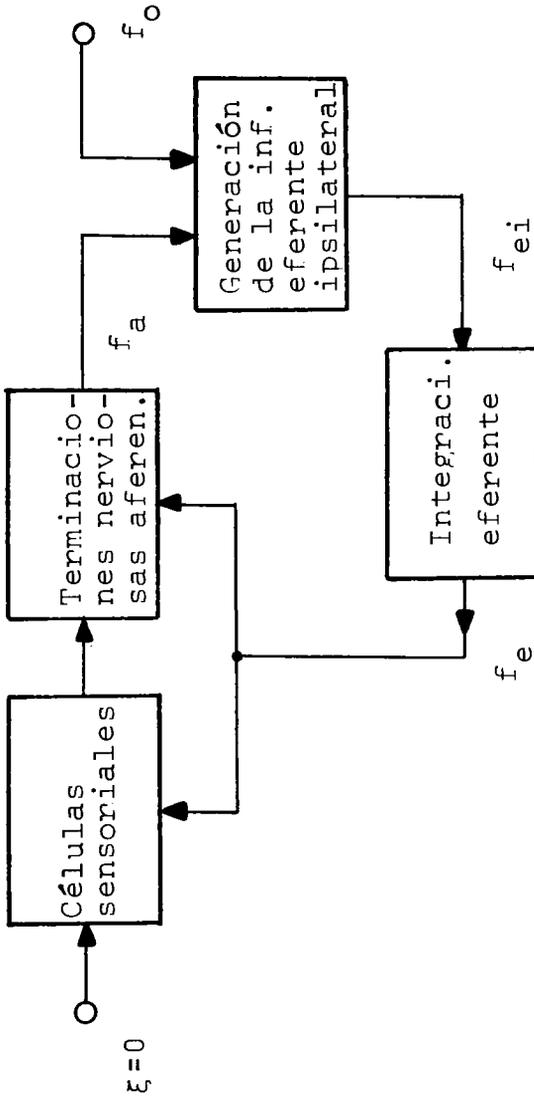


FIGURA 9.- Diagrama de bloques para el estudio del efecto ipsilateral.

de cada bloque son función de las variables de entrada de los mismos.

La actividad eferente ya resultante de esta situación es:

$$f_a = \frac{T_i s + 1}{T_i s + 1 - A_i(e - dk)} \cdot \frac{f_{ao}}{s} - \frac{(e - dk) A_i}{T_i s + 1 - A_i(e - dk)} \cdot \frac{f_o}{s}$$

Dado que $e - dk < 0$, resulta que $1 - A_i(e - dk) > 0$ y en consecuencia la realimentación es negativa y el sistema es estable.

El valor estacionario de f_a se puede obtener como:

$$\lim_{s \rightarrow 0} s f_a(s) = \frac{f_{ao}}{1 - A_i(e - dk)} + \frac{f_o}{\frac{1}{A_i(dk - e)} + 1}$$

De esta forma, se observa que la inervación eferente ipsilateral ejerce un efecto desensibilizador sobre la frecuencia espontánea de la actividad eferente, que hace que ésta dependa en pequeña medida de las características de las unidades eferentes. Si no existiera la inervación eferente ipsilateral la frecuencia espontánea sería f_{ao} , la cual es función de las característi-

cas de las fibras nerviosas. Por el contrario, si A_i es suficientemente grande, la frecuencia espontánea es f_0 que es de origen central e independiente de los parámetros que caracterizan a las unidades aferentes.

En estado de excitación el efecto de la inervación eferente ipsilateral es similar, pero ahora representa un efecto de adaptación que hace tender la actividad eferente de cada lado hacia la frecuencia de reposo f_0 . En este caso, las ecuaciones del sistema son no lineales y la forma como tiende hacia el valor de reposo no es de tipo exponencial. Dado que el valor de la constante de tiempo es grande, sólo con estímulos de gran duración se presentará esta adaptación. Por otro lado, la adaptación no será completa si el estímulo es suficientemente intenso, ya que los valores de saturación de esta actividad son bajos, y al alcanzarlos el valor de la constante A_i tiende a cero.

EFFECTO DE LA INERVACION EFERENTE CONTRALATERAL.

Las principales características de la actividad eferente contralateral es la presencia de un alto umbral de excitación, superior al valor medio observado en las fibras aferentes y en las fibras eferentes ipsilaterales, y una respuesta temporal regida por una constante de tiempo que es de valor inferior a la que controla las influencias ipsilaterales, tiene un valor lo suficientemente alto para actuar de forma integradora en los movimientos naturales.

En la figura 10 se muestra el esquema de bloques de la unidad periférica, reducido al considerar sólo las influencias eferentes contralaterales. Este esquema representa un sistema de segundo orden no lineal, que sólo puede resolverse analíticamente para situaciones particulares poco significativas. Por esta razón, nos reducimos a un estudio cualitativo que muestre los aspectos más significativos que introduce esta realimentación cruzada.

En estado de reposo, la presencia del alto valor de umbral de excitación inhibe la influencia de la actividad eferente contralateral. Por otro lado, los movimientos naturales son lo suficientemente rápidos para que durante los mismos se produzcan variaciones significativas de las actividades eferentes y en consecuencia, tampoco con ellos tiene influencia la actividad contralateral.

El efecto de la actividad eferente contralateral se hace significativa en los estímulos de vibración que a veces son inherentes a los movimientos naturales.

Supóngase que el sistema vestibular está sometido a un movimiento rápido de vibración de rotación, cuyo valor medio es nulo. Si se supone que en el instante inicial la actividad del sistema eferente es la espontánea, las características asimétricas y no lineales de transferencia de las células sensoriales, hace que las desviaciones de la frecuencia de los potenciales de acción de las fibras

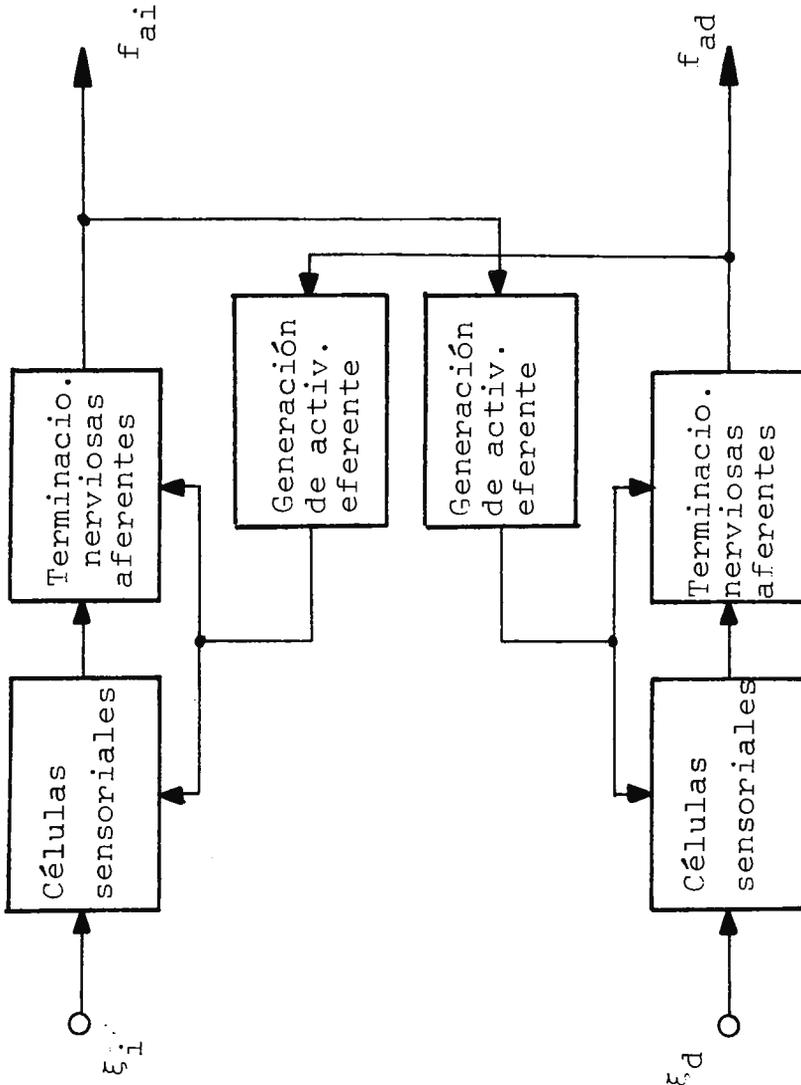


FIGURA 10.- Diagrama de bloques para el estudio del efecto contralateral.

aferentes inducidas por el movimiento sean asimétricas, esto es, para igual nivel de estímulo, los incrementos positivos de frecuencia serán superiores a los negativos. En consecuencia, el valor medio de la actividad aferente de cada lado será superior al de reposo aún teniendo el estímulo valor medio nulo.

El efecto integrador del polo que gobierna la actividad eferente contralateral, opera sobre el valor medio de la actividad aferente del lado contrario, y en consecuencia las actividades eferentes de ambos lados tienden a aumentar. Un aumento de la actividad eferente introduce una mayor simetría en las características de transferencia de las células sensoriales. Esto a su vez, hace disminuir la diferencia entre el valor medio de la actividad aferente inducida y el valor espontáneo correspondiente.

En definitiva, se puede deducir que bajo un estímulo de vibración angular, la actividad eferente vestibular se incrementa en ambos lados por acción de las componentes contralaterales, introduciendo un doble efecto. Por un lado, atenúa la sensibilidad del sistema para tales movimientos y por otro lado, simetriza las respuestas para las componentes del movimiento en ambos sentidos. De esta forma, se incrementa la linealidad de respuesta del sistema, para movimientos en ambas direcciones y se amplía el margen de intensidades con respuesta lineal.

EFEECTO DE LA ADAPTACION CENTRAL.-

El efecto adaptativo que presenta la función de transferencia del modelo del proceso de integración de la información en el sistema central, representa un papel muy importante en la estabilización del sistema en estado estacionario.

En primer lugar, es importante apreciar que al ser la constante de tiempo de adaptación de un valor alto (100 s), el efecto adaptativo no interviene significativamente en el proceso de detección e integración de los movimientos rápidos y bruscos que componen los movimientos naturales. Por otra parte, el alto valor de la constante de tiempo no representa un obstáculo para que el efecto adaptativo intervenga en el proceso de balance entre las informaciones procedentes de ambos lados.

Las informaciones que transmiten las unidades periféricas del aparato vestibular vienen codificadas como modulación de frecuencia de los potenciales de acción de las fibras aferentes de ambos lados. Las variaciones de la frecuencia para cada lado y para un mismo movimiento son de signo contrario, y la integración de la información total se realiza obteniendo la diferencia de ambas actividades. Así, si tras un estímulo la actividad del lado derecho es $f_{aod} + \Delta f_{ad}$ y la del lado izquierdo es $f_{aoi} - \Delta f_{ai}$, la información que resulta de la integración central es $f_{aod} + \Delta f_{ad} - f_{aoi} - \Delta f_{ai} = f_{aod} - f_{aoi} + \Delta f_{ad} + \Delta f_{ai}$. Esto hace que

si no hubiese efecto adaptativo, no sería posible distinguir el estímulo correspondiente a los cambios lentos degenerativos de las frecuencias de reposo fa_{od} y fa_{oi} que siempre existe en algún grado. El efecto adaptativo, se basa en obtener un nivel central de comparación que en todo momento tiende lentamente a tomar el valor $fa_{od} - fa_{oi}$, con lo que el resultado de la integración central se hace independiente de los valores espontáneos y sólo depende de los incrementos.

Para estímulos no fisiológicos y de larga duración como son los utilizados en cupulografía, el efecto de la adaptación central se traduce en una disminución del tiempo de caída de la excitación, y en la aparición de fenómenos de rebase de carácter oscilatorio, que dan lugar a los fenómenos postrotatorios secundarios.

Por último, es importante recalcar que los fenómenos adaptativos, que se presentan en el estudio de la relación entrada-salida del aparato vestibular se deben, no sólo a la adaptación central, sino también a las actividades eferentes ipsilaterales como ya se indicó anteriormente.

REFERENCIAS

- 1.- BENSON y BODIN.-"Interaction of linear and angular aceleration on vestibular receptors in man"-Aerospace Med.36, 144-158. 1966.
- 2.- BRODAL y POMPEIANO.-"Basic aspects of central vestibular mechanisms" Amsterdam:Elsevier1972
- 3.- COLELLA, O'SULLIVAN y CALLINO.-"Systems simulation". Lexington Mass:Heath, 1974.
- 4.- CLINES y MILSUM.-"Biomedical engineering systems" New York:McGraw-Hill, 1969
- 5.- DOHLMAN.-"Some aspects of the mechanism of vestibular haircell stimulation" Confin.Neurol. 20,69. 1960.
- 6.- DRAKE, J.M.-"Simulación electrónica del aparato vestibular: modelo de los canales semicirculares horizontales, de la transmisión de información por el sistema nervioso y de la integración de la misma en el sistema nervioso" Tesis Doctoral en C.Físicas.Universidad Sevilla
- 7.- HOWARD y TEMPLETON.-"Human spatial orientation" London:Wiley, 1966.
- 8.- JONES y MILSUM.-"Spatial and dynamics aspects of visual fixation".IEEE Trans.Bio-Medical Engineering, 2,54-62, 1966
- 9.- KELLONG.-"A mathematical model of the counter rolling of the human eye" 3th symposium on the role of the vestibular Orgams in space Explorations.Pensacola, Elorida, 1967.
- 10.- KLINKE y GALEY.-"Efferent innervation of the vestibular auditory receptor". Physiological Reviews, 54, 316-357. 1974.
- 11.- KLINKE.-"Efferent influence on the vestibular organ during active movements of the body" Arch.Ges.Physiol.318, 325-332, 1970.

- 12.- MEIPY.-"The vestibular system and human dynamic space orientation".
Sc.D.Thesis.MIT, June 1965.
- 13.- MILHORN.-"The application of control theory to physiological systems" Philadelphia W.B. Saunders Company, 1966.
- 14.- MILSUM.-"Biological control systems analysis" New York:McGraw-Hill, 1966
- 15.- PRECHT, LLINAS y CLARKE.-"Physiological responses of frog vestibular fibers to horizontal angular rotation".Exptl.Brain Res., 13,378-407. 1963.
- 16.- SCHWAN.-"Biological engineering"
New York:McGraw-Hill, 1969.
- 17.- SUZUKI, COHEN y BENDER.-"Compensation eye movements induced by vertical semicircular canal stimulation".Exp.Neurol 9,137,160.1964
- 18.- SUZUKI y COHEN.-"Integration of semicircular canal activity"J.Neurophysiol.29,981-995. 1966.
- 19.- STEER.-"The influence of angular and linear acceleration and thermal stimulation on the human semicircular canals".
- 20.- TRINCKER.-"Labyrinthine receptors.En Biological receptor mechanisms".Cambridge Press 1962.
- 21.- YOUNG.-"The current status of vestibular system models".
Automática. 5, 369-383. 1969
- 22.- YOUNG.-"Vestibular control system.Biological control system a critical review and evaluation"NASA CR-577. 1966
- 23.- YOUNG y OMAN.-"A model of vestibular adaptation".4th Symposium on the role of the vestibular organs in space exploration.
Pensacola.Florida.Enero 1967.



FUNDACION JUAN MARCH
SERIE UNIVERSITARIA

Títulos Publicados:

- 1.— *Semántica del lenguaje religioso*/ A. Fierro
- 2.— *Calculador en una operación de rectificación discontinua*/A. Mulet
- 3.— *Skarns en el batolito de Santa Olalla*/ F. Velasco
- 4.— *Combustión de compuestos oxigenados*/J. M. Santiuste
- 5.— *Películas ferromagnéticas a baja temperatura*/José Luis Vicent López
- 6.— *Flujo inestable de los polímeros fundidos*/José Alemán Vega
- 7.— *Mantenimiento del hígado dador in vitro en cirugía experimental*
José Antonio Salva Lacombe
- 8.— *Estructuras algebraicas de los sistemas lógicos deductivos*/José Plá Carrera
- 9.— *El fenómeno de inercia en la renovación de la estructura urbana.*
Francisco Fernández-Longoría Pinazo.
- 10.— *El teatro español en Francia (1935–1973)*/F. Torres Monreal
(*Literatura y Filología. Extranjero*, 1971).

