

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/228749829>

Fisiología del sistema nervioso autónomo

Article · January 2002

CITATIONS

11

READS

61,175

1 author:



[Xavier Navarro](#)

Autonomous University of Barcelona

415 PUBLICATIONS 13,834 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Peripheral nerve regeneration [View project](#)



bortezomib-induced neuropathic pain [View project](#)

Fisiología del sistema nervioso autónomo

X. Navarro

PHYSIOLOGY OF THE AUTONOMIC NERVOUS SYSTEM

Summary. Introduction. *The autonomic nervous system (ANS) is made up of a complex set of neurons and pathways that control the functioning of the different body systems within the organism. Its overall function is that of maintaining a state of homeostasis in the organism and of performing the adaptation responses when faced with changes in the external and internal environment.* Methods. *The ANS is composed of visceral afferent pathways, integration centres at the brain stem, hypothalamus and cerebral cortex levels, as well as sympathetic and parasympathetic efferent pathways. The efferent pathways innervate the cardiac muscle, the smooth muscle and the exocrine and endocrine glands, while the afferent pathways are arranged in two patterns: oligosynaptic circuits, which mediate reflex adaptation responses of the visceral systems, and complex circuits, with projections to nuclei in the brain stem and the brain, where the information is collected and responses are produced that affect numerous systems. The afferent signals activate or inhibit the efferent components of the ANS by means of reflex pathways, independently of the will. These reflex circuits are also modulated by means of signals from central structures, and constitute a central autonomic neuronal network that integrates somatic, autonomic and affective responses.* Conclusion. *Dysfunctions of the ANS are possibly due to increases or decreases in autonomic control activity, which can appear because of lesions to the brain, spinal cord or peripheral nerves.* [REV NEUROL 2002; 35: 553-62]
Key words. Autonomic dysfunction. Autonomic nervous system. Central autonomic network. Parasympathetic system. Sympathetic system. Visceral regulation.

INTRODUCCIÓN

El sistema nervioso autónomo (SNA) o vegetativo es un componente importante del sistema nervioso constituido por un complejo conjunto de neuronas y vías nerviosas que controlan la función de los diferentes sistemas viscerales del organismo [1,2]. Su función global consiste en mantener la situación de homeostasis del organismo y efectuar las respuestas de adaptación ante cambios del medioambiente externo e interno. El SNA, a través de los tres componentes eferentes que lo integran –simpático, parasimpático y entérico–, inerva el músculo cardíaco, el músculo liso de todos los órganos y las glándulas exocrinas y endocrinas. Así, regula la respiración, la circulación, la digestión, el metabolismo, la secreción glandular, la temperatura corporal, la reproducción y, además, coordina todas estas funciones vitales para mantener la homeostasis. Este sistema, como su propio nombre indica (autónomo o vegetativo) no se encuentra sujeto al control voluntario o consciente. Las disfunciones del SNA comportan manifestaciones clínicas múltiples y variables, que, a menudo, son infravaloradas en la práctica clínica. Sin embargo, los síntomas o alteraciones autonómicas deben tenerse siempre en cuenta por su implicación diagnóstica, por la repercusión sobre la calidad de vida del paciente y por la influencia pronóstica sobre la expectativa de vida.

La estructura y funcionamiento básicos del SNA fueron definidos en los inicios de este siglo primordialmente por Gaskell [3] y Langley [4], quienes reconocieron sus dos divisiones principales: el sistema simpático y el parasimpático. Además, Langley designó como una tercera división el conjunto de los plexos submucoso de Meissner y mientérico de Auerbach, inmersos en la pared del tracto gastrointestinal, que más recientemente ha ganado aceptación como el sistema nervioso entérico, aunque controlado por las divisiones simpática y parasimpática [5]. Su-

perando el concepto clásico de un sistema puramente eferente, en la actualidad se acepta que el SNA está integrado por vías aferentes viscerales, centros de integración, especialmente en el hipotálamo y el córtex cerebral, y vías eferentes viscerales simpáticas y parasimpáticas [6], de forma que el SNA se extiende tanto en el sistema nervioso central como en el periférico (Fig. 1).

ESTRUCTURA FUNCIONAL DEL SNA

Las vías eferentes de los sistemas simpático y parasimpático constan, típicamente, de una cadena de dos neuronas. Una neurona preganglionar, cuyo soma se localiza en el sistema nervioso central (SNC) y envía su axón para sinaptar con una neurona posganglionar, cuyo soma está en un ganglio autonómico y que a su vez inerva los órganos diana (Fig. 2). Los ganglios simpáticos se sitúan cerca de la médula espinal, para o prevertebrales, con lo que las fibras posganglionares tienen un trayecto relativamente largo. Por el contrario, los ganglios parasimpáticos yacen cerca o dentro de las estructuras viscerales, lo que resulta en fibras posganglionares cortas. Las fibras preganglionares son mielínicas delgadas de tipo B o amielínicas C, mientras que las posganglionares son mayoritariamente amielínicas [7,8].

La mayor parte de las vísceras reciben una inervación doble del SNA, tanto por parte del simpático como del parasimpático. En general, las dos divisiones funcionan integradamente en el control visceral y ejercen efectos opuestos sobre cada órgano. Algunas estructuras viscerales, como las glándulas sudoríparas o la mayoría de los vasos sanguíneos, reciben inervación de solamente uno de los dos sistemas.

Sistema nervioso simpático

Las neuronas preganglionares simpáticas tienen sus cuerpos en la columna intermedio-lateral de la médula espinal, entre los segmentos T₁ y L₂ [9], de manera que el sistema simpático se ha denominado también división toracolumbar. Las fibras preganglionares salen por las correspondientes raíces anteriores y siguen por los ramos comunicantes blancos hasta la cadena de ganglios simpáticos paravertebral, a partir de donde pueden seguir cuatro vías [10]:

Recibido: 09.01.02. Aceptado tras revisión externa sin modificaciones: 28.01.02.
 Departamento de Biología Celular, Fisiología e Inmunología. Facultad de Medicina. Universitat Autònoma de Barcelona. Barcelona, España.

Correspondencia: Dr. X. Navarro. Unidad de Fisiología. Facultad de Medicina. Universitat Autònoma de Barcelona. E-08193 Bellaterra (Barcelona).
 Fax: +34 935 812 986. E-mail: xavier.navarro@uab.es

© 2002, REVISTA DE NEUROLOGÍA

- Efectuar sinapsis con neuronas de ganglios del nivel correspondiente o de niveles superior o inferior. Las fibras posganglionares de estas células dejan el ganglio por el ramo comunicante gris, y se unen a los nervios periféricos somáticos para ir a inervar vasos sanguíneos, glándulas sudoríparas y músculos piloerectores en territorios cutáneos o musculares. Las fibras posganglionares presentan una distribución segmentaria variable, peor delimitada que la de las fibras sensoriales y motoras [11].
- Las de las raíces torácicas superiores forman sinapsis en los ganglios cervicales, cuyas fibras posganglionares se distribuyen para inervar estructuras craneales (las del ganglio cervical superior) o por nervios viscerales, cardíacos y pulmonares, al inervar estos órganos torácicos (las del ganglio cervical medio y el ganglio estrellado).
- Las fibras preganglionares que emergen por las raíces espinales por debajo del diafragma pasan a través de la cadena simpática paravertebral y van a inervar los nervios esplácnicos, para acabar formando sinapsis en los ganglios prevertebrales. Desde éstos, las fibras posganglionares forman pequeños nervios viscerales que, en forma de plexos, se distribuyen a las vísceras abdominales y pélvicas.
- Por último, algunas fibras preganglionares siguen también este camino para formar sinapsis directamente con las células neurohormonales de la médula suprarrenal, que representan las correspondientes células posganglionares.

Los ganglios simpáticos paravertebrales forman una cadena bilateral paralela a la columna vertebral, entre la base del cráneo y el coxis. Normalmente, la distribución anatómica de cada cadena ganglionar consta de unos 24 ganglios [1]. En la región cervical hay tres ganglios, superior, medio e inferior, aunque este último está a menudo fusionado con el primer ganglio torácico formando el ganglio estrellado. En las demás regiones suelen existir un par de ganglios por cada metámera espinal, 10 u 11 ganglios torácicos, cuatro lumbares, tres o cuatro sacros y un único ganglio coccígeo.

Los ganglios prevertebrales simpáticos están situados alrededor de las ramas de la aorta abdominal, que forman el plexo abdominal o solar. Los principales ganglios prevertebrales son el celíaco, mesentérico superior, mesentérico inferior y aorticorrenal.

Sistema nervioso parasimpático

Las neuronas preganglionares del sistema parasimpático tienen su soma en núcleos del tronco encefálico o en la columna lateral de la médula espinal sacra [9], por lo que recibe la designación de división craneosacra.

En la porción craneal las neuronas preganglionares se sitúan en los núcleos eferentes viscerales, de donde distribuyen sus fibras periféricamente por nervios craneales:

- *Núcleo de Edinger-Westphal*: nervio motor ocular común (III).
- *Núcleo salivatorio superior y lagrimal*: nervio facial (VII).
- *Núcleo salivatorio inferior*: nervio glossofaríngeo (IX).
- *Núcleo dorsal del vago y núcleo ambiguo*: nervio vago (X).

Estas fibras se distribuyen hasta ganglios terminales, cercanos a los órganos efectores, de donde surgen cortas fibras posganglionares que dan inervación a las vísceras de la cabeza y el cuello, la cavidad torácica y muchas de la cavidad abdominal.

Por su parte, las neuronas preganglionares de la porción sacra, ubicadas en las columnas intermediolaterales entre los segmentos S₂ y S₄, envían sus fibras por las raíces anteriores para formar los

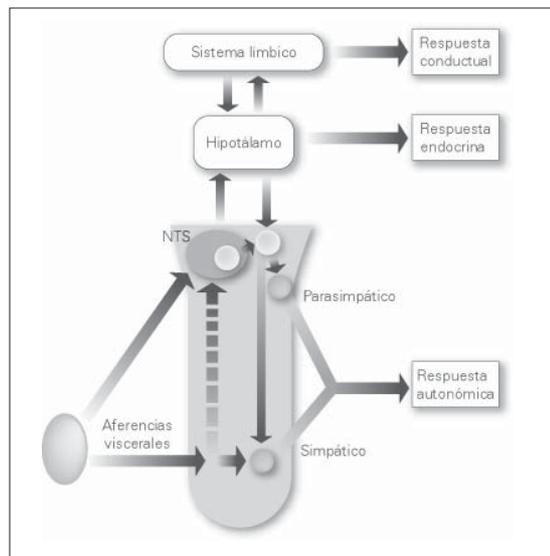


Figura 1. Representación esquemática de la disposición de las vías aferentes y eferentes del sistema nervioso autónomo y las respuestas que originan. NTS: núcleo del tracto solitario.

nervios pélvicos, y finalizan en ganglios terminales del plexo pélvico, que inervan al colon descendente y los órganos urogenitales.

Los ganglios terminales parasimpáticos están formados por pequeñas agrupaciones neuronales, situadas sobre o en las paredes de las vísceras, donde forman sinapsis las fibras preganglionares [7]. En la región céfalica se encuentran cuatro ganglios relativamente grandes, asociados a ramas del nervio trigémino, los ganglios ciliar, esfenopalatino, ótico y submandibular. En las regiones cervical, torácica y pélvica existen ganglios pequeños que forman diversos plexos viscerales, mientras que en el tubo digestivo se representan los plexos de Auerbach y de Meissner.

Inervación sensorial visceral

Aunque no siempre se han considerado así, las aferencias sensoriales de las vísceras son una parte integral del SNA, sin la cual no es posible comprender las funciones integradoras autonómicas. La mayor parte de los órganos internos también reciben inervación sensorial dual, que acompaña a nervios simpáticos y parasimpáticos. Las sensaciones viscerales que llegan a ser conscientes, particularmente el dolor visceral, son mediadas por fibras que siguen mediante nervios simpáticos, mientras que las funciones de regulación refleja son desencadenadas por fibras aferentes que van por nervios parasimpáticos.

Las fibras sensoriales mielínicas de diferentes calibres y amielínicas viajan por los nervios viscerales o periféricos, pasan por los ganglios autonómicos sin interrupción y tienen sus cuerpos neuronales en ganglios espinales de las raíces dorsales, por las que llegan al asta dorsal medular.

Las vías autonómicas aferentes están organizadas en dos patrones de conexiones [12]:

- Circuitos reflejos paucisinápticos, en la zona medular y sobre todo en el tronco del encéfalo, que permiten respuestas de adaptación de los órganos viscerales. Por ejemplo, las aferen-

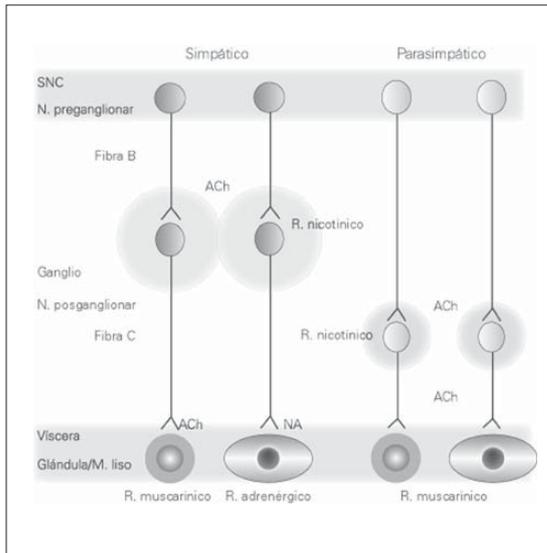


Figura 2. Representación esquemática de las vías eferentes autonómicas y de los neurotransmisores clásicos que utilizan. ACh: acetilcolina; NA: noradrenalina.

cias de los barorreceptores o de los quimiorreceptores conectan con neuronas bulbares, de donde salen fibras eferentes que controlan las correspondientes respuestas eferentes.

- Circuitos complejos, con proyecciones ascendentes, por el cordón anterolateral a núcleos troncoencefálicos y cerebrales, donde se integra la información y se elaboran respuestas que afectan a múltiples sistemas, autonómicos, endocrinos y afectivos. Por ejemplo, el conjunto de conexiones que controlan el comportamiento alimentario.

Circuitos autonómicos centrales

Las divisiones simpática y parasimpática del SNA están integradas y reguladas por una red neuronal autonómica central (RNAC), que se ha identificado y cartografiado claramente en los años recientes [12]. Esta red supone conexiones recíprocas, tanto directas como indirectas, con ambos sistemas eferentes y con agrupaciones neuronales más craneales localizadas en el hipotálamo, amígdala y cerebro. La región anterior del hipotálamo parece estar primariamente implicada en la regulación del parasimpático, mientras que las regiones posterior y lateral lo estarían con el control de las respuestas simpáticas.

Una estructura que ocupa una posición clave en la RNAC es el núcleo del tracto solitario (NTS). El NTS, situado en la parte dorsal del bulbo raquídeo, y secundariamente el núcleo parabraquial, constituyen los principales centros de relevo central de la información sensorial visceral. Las principales entradas aferentes del NTS comprenden fibras de los sistemas cardiovascular, respiratorio y gastrointestinal, junto con colaterales gustativas y de la sensibilidad somestésica. El NTS se ha subdividido en diversos subnúcleos, que desempeñan papeles funcionales distintos según las aferencias viscerales que reciben. Así, la aferencias cardiovasculares terminan predominantemente en el subnúcleo dorsal, las aferencias pulmonares en el subnúcleo ventral y las gustativas en el subnúcleo parvicelular, mientras que el subnúcleo comisural, caudal, recibe aferen-

cias de todos los componentes viscerales. Las proyecciones ascendentes del NTS transmiten un amplio abanico de información visceral a núcleos superiores, y establecen circuitos de conexión recíproca con regiones de la formación reticular (particularmente núcleo parabraquial, de Kölliker-Fuse y sustancia gris periacueductal), hipotálamo, amígdala, sistema límbico, córtex cerebral insular y somestésico. Estas estructuras constituyen colectivamente la RNAC, donde se elaboran las respuestas integradas de control visceral.

Las vías eferentes descendentes de estos circuitos van a inervar, directamente o mediante sinapsis en el NTS, las neuronas preganglionares parasimpáticas y las columnas intermediolaterales simpáticas. Las vías autonómicas descendentes viajan sobre todo ipsilateralmente en la porción anterior de los cordones laterales medulares [13]. Las proyecciones centrales sobre las neuronas autonómicas preganglionares proceden principalmente del hipotálamo y diversos núcleos troncoencefálicos (rafe, *locus coeruleus*, formación reticular, ventrolateral bulbar) [10,12]. El papel de estas vías centrales consiste en mantener un estado tónico de excitabilidad de las neuronas preganglionares, modular los reflejos segmentarios y generar patrones organizados de actividad en diferentes grupos funcionales de neuronas preganglionares.

Neurotransmisión periférica

La sinapsis neuroefectora autonómica no es generalmente una estructura sináptica tan bien definida como en la unión neuromuscular del músculo esquelético [14]. Las fibras posganglionares autonómicas presentan una serie de dilataciones o varicosidades sinápticas cuando se aproximan a sus dianas, que tienen una longitud aproximada de 1 μm y un diámetro entre 0,5 y 2 μm ; en ellas se encuentran mitocondrias y vesículas sinápticas en gran densidad que contienen diversos neurotransmisores. El espacio sináptico presenta una anchura variable; por ejemplo, en la inervación del músculo liso varía desde 20 nm en el conducto deferente a 1-2 μm en las grandes arterias. La liberación del transmisor se produce *en passage*, a medida que los impulsos nerviosos se propagan a lo largo del axón autonómico. La disposición en varicosidades y el amplio espacio sináptico permiten que el neurotransmisor liberado difunda distancias variables en el órgano diana y pueda activar múltiples receptores, que expanden el efecto de la actividad autonómica.

Los neurotransmisores clásicos del SNA periférico son la acetilcolina y la noradrenalina (Fig. 2) [15]. Las neuronas preganglionares, tanto simpáticas como parasimpáticas, utilizan acetilcolina como transmisor. Las posganglionares difieren, las parasimpáticas emplean también acetilcolina, mientras que las simpáticas liberan noradrenalina, excepto en las glándulas sudoríparas y algunos vasos sanguíneos musculares donde producen acetilcolina.

Los receptores colinérgicos se clasifican convencionalmente en dos tipos: muscarínicos y nicotínicos. Los nicotínicos se encuentran en las neuronas de los ganglios autonómicos, así como en la placa motora del músculo esquelético. Los receptores de ambas localizaciones difieren en su respuesta a agentes antagonistas; la transmisión ganglionar es bloqueada por hexametonio y tetrametilamonio, mientras que la transmisión neuromuscular se bloquea con D-tubocurarina y suxametonio. Las fibras posganglionares colinérgicas activan receptores muscarínicos de la membrana del músculo liso o de las células glandulares, que son bloqueados específicamente por la atropina. Entre los receptores muscarínicos se han diferenciado tres subtipos farmacológicos y cinco formas moleculares distintas. La estimulación de algunos tipos causa activación y la de otros inhibición, según la localización del receptor [16].

Los receptores adrenérgicos se subdividen en dos grandes tipos:

alfa y beta. Los receptores alfa, a su vez, pueden ser α_1 o α_2 . Los receptores α_1 son posganglionares y suelen mediar respuestas excitadoras; los α_2 son preganglionares y regulan la liberación y recaptación de noradrenalina. En cuanto a los receptores beta, los β_1 se ubican en el miocardio, y los β_2 , en otros órganos periféricos, a menudo presinápticamente. En ocasiones, ambos tipos de receptores están presentes en el mismo órgano y determinan funciones diferentes; un ejemplo ocurre en las vías urinarias, donde los receptores beta de la vejiga hacen relajar el músculo detrusor, mientras que los receptores alfa determinan la contracción muscular del esfínter interno.

Este panorama clásico de la transmisión autonómica es, sin embargo, una simplificación, ya que actualmente se sabe que muchas de estas neuronas usan, además, otros tipos de moléculas como neurotransmisores o como neuromoduladores [17]. Inicialmente éstas se englobaron bajo la denominación de transmisión no adrenérgica-no colinérgica (NANC), que incluye principalmente transmisores purinérgicos y neuropéptidos. Los nucleótidos purinérgicos, como ATP, ADP y AMP, son importantes transmisores en fibras nerviosas que inervan el músculo liso intestinal, de la vejiga urinaria y el conducto deferente [18], donde ejercen acciones directamente como neurotransmisores o modulando los efectos de noradrenalina o acetilcolina. Diversos neuropéptidos se han identificado, distribuidos ampliamente, en ganglios autonómicos, sistema entérico y fibras periféricas. Entre los más conocidos cabe citar: encefalina/endorfina, polipéptido intestinal vasoactivo (VIP), sustancia P, péptido relacionado con el gen de la calcitonina (CGRP), neuropéptido Y (NPY), somatostatina, bombesina, galanina, neurotensina, angiotensina y colecistocinina/gastrina (CCK/G) [15]. Se ha demostrado la coexistencia de neuropéptidos con transmisores clásicos en distintas neuronas autonómicas; por ejemplo, las neuronas posganglionares simpáticas y parasimpáticas que contienen acetilcolina y VIP, o neuronas adrenérgicas que contienen noradrenalina y NPY. El neurotransmisor clásico y el neuropéptido pueden colibersarse o liberarse separadamente bajo condiciones de excitación diferentes. Se postula que los neuropéptidos pueden actuar como transmisores por sí mismos o bien como neuromoduladores, alterando la acción de transmisores clásicos. Así, la estimulación de fibras colinérgicas de las glándulas salivares o sudoríparas causa liberación de acetilcolina, que tiene un efecto secretor, y de VIP, que produce vasodilatación. Diversas evidencias experimentales han demostrado que el control autonómico simpático y parasimpático está organizado en diferentes unidades funcionales o grupos de neuronas que inervan órganos diana específicos. Así, en los ganglios simpáticos se distinguen subtipos de neuronas vasomotoras, sudomotoras, pilomotoras y visceromotoras. Las neuronas ganglionares de cada subtipo presentan un código químico peculiar según los neurotransmisores que sintetizan y utilizan (Tabla I).

Hipersensibilidad a la denervación

Para entender algunos aspectos de la semiología vegetativa es menester tener en cuenta las respuestas de los órganos diana cuando son denervados. Al perder el control neurógeno, los órganos efectores viscerales suelen adquirir un mayor nivel de actividad intrínseca. Por ejemplo, después de la sección de los nervios simpáticos el músculo liso vascular queda sin control y crea vasodilatación; sin embargo, en el plazo de unas horas aumenta el tono miógeno y se produce un cierto grado de vasoconstricción, en función de la presión interna de llenado vascular.

Además, cuando son denervados, la mayoría de los órganos efectores presentan hipersensibilidad ante los neurotransmisores que puedan llegarles por vía humoral [19]. Este hecho explica que

Tabla I. Código neuroquímico de distintos tipos de fibras nerviosas autonómicas.

Fibras nerviosas	Neurotransmisores
Vasoconstrictoras	NA, NPY
Vasodilatadoras	ACh, VIP
Sudomotoras	ACh, VIP, CGRP
Piloerectoras	NA, dinorfina
Sialomotoras	CGRP, NPY
Ganglios intestinales	NA, somatostatina

NA: noradrenalina; NPY: neuropéptido Y; ACh: acetilcolina; VIP: polipéptido intestinal vasoactivo; CGRP: péptido relacionado con el gen de la calcitonina.

la miosis causada por lesión de las fibras simpáticas posganglionares de la pupila disminuya en estados de excitación emocional, ante el aumento de adrenalina plasmática, efecto que no se aprecia en las lesiones preganglionares. La explicación de la ley de hipersensibilidad a la denervación podría ser que, en ausencia de la inervación directa, desaparecen los sistemas enzimáticos responsables del catabolismo de los neurotransmisores y que aumenta el número de receptores de la membrana postsináptica. Una excepción notable a este principio aparece en las glándulas sudoríparas, que si son denervadas no secretan sudor ante la estimulación colinérgica [20,21].

FUNCIONES DE CONTROL VISCERAL DEL SNA

La actividad del SNA se adapta a los cambios corporales y sirve de soporte a las reacciones somáticas. La respuesta autonómica puede ser secundaria a la somática, paralela a ésta o, incluso, previa, y adapta el organismo de forma anticipada. El SNA está diseñado para producir acciones lentas y sostenidas, en comparación con las del sistema nervioso somático. Por otra parte, el SNA realiza este control multisistémico de forma continua y constante a lo largo de los ciclos vitales, tanto en reposo como en actividad. Una de las características más sorprendentes del SNA es la rapidez e intensidad con que modifica las funciones viscerales. En pocos segundos puede, por ejemplo, incrementar hasta el doble la frecuencia cardíaca y la presión arterial, provocar una intensa sudación, vaciar la vejiga urinaria o activar la motilidad y secreción digestivas [22].

El SNA eferente tiene una distribución topográfica segmentaria, que puede compararse, hasta cierto punto, con la inervación de los músculos esqueléticos. Las órdenes que se originan en el cerebro y las respuestas reflejas desencadenadas por estímulos generales o específicos siguen dos vías eefectoras para controlar las respuestas de adaptación y de relación, que actúan sobre los músculos esqueléticos y sobre los órganos viscerales. Ambas vías no trabajan de manera aislada ni completamente independiente; el SNC integra continuamente los dos sistemas efectores, somático y autonómico. Además, el SNA está modulado y refleja las variaciones de la actividad subjetiva y emocional.

Efectos generales

Sistema simpático

En general, la actividad simpática está dirigida para colocar al individuo en una situación de defensa ante circunstancias de peligro, real o potencial. La estimulación simpática conduce a variaciones de las funciones viscerales destinadas a proteger la integridad

del organismo como un todo y a garantizar la supervivencia. De hecho, un animal simpatectomizado difícilmente sobrevive si se deja libre en su medioambiente natural.

La activación masiva del sistema simpático produce un conjunto de reacciones que se definen como respuesta de alarma (*fight or flight*). Los fenómenos viscerales más evidentes de esta respuesta consisten en:

- Dilatación pupilar, para aumentar el campo visual.
- Piloerección, para simular un mayor tamaño corporal.
- Sudación, para perder calor, que se producirá por la actividad muscular.
- Aumento de la actividad cardíaca y de la presión arterial, para proporcionar un mayor flujo sanguíneo muscular.
- Broncodilatación, para aumentar la entrada de aire a los pulmones.
- Aumento de la glucemia.
- Inhibición de las funciones digestivas.
- Inhibición de las funciones urinarias y genitales.

La estimulación simpática provoca respuestas bastante generalizadas en el organismo por dos razones. En primer lugar, el elevado grado de irradiación de las conexiones entre neuronas preganglionares y posganglionares. La proporción de fibras preganglionares respecto a neuronas posganglionares en los ganglios simpáticos es de 1/4 a 1/30, pero como el grado de ramificación axonal es elevado, se estima que cada axón preganglionar contacta con una media de 120 neuronas [23]. Por este motivo, la actividad de unas pocas neuronas preganglionares se amplifica numéricamente en las conexiones ganglionares. En segundo lugar, la actividad simpática produce una estimulación de la secreción neurohormonal de la médula suprarrenal, que libera catecolaminas a la sangre. Por vía sanguínea estas catecolaminas pueden actuar directamente sobre todos los órganos efectores.

Las neuronas preganglionares simpáticas no se excitan de forma generalizada, sino que constituyen unidades funcionales separadas (vasomotora muscular, vasomotora cutánea, sudomotora, pilomotora, visceromotora) para ejercer un control específico y apropiado sobre un determinado órgano diana, de igual manera que ocurre con las neuronas parasimpáticas.

Sistema parasimpático

Por el contrario, la actividad del parasimpático está relacionada con funciones protectoras y de conservación, que favorecen el correcto funcionamiento particular de los diferentes órganos viscerales. Los componentes funcionales del sistema parasimpático no actúan simultáneamente en condiciones normales, sino que participan en reflejos específicos o en reacciones integradas para promover una función visceral concreta. Así, la estimulación de distintos núcleos de neuronas parasimpáticas va a promover respuestas como:

- Constricción pupilar, para proteger la retina de un exceso de iluminación.
- Disminución de la frecuencia cardíaca, para evitar una actividad excesiva.
- Broncoconstricción, para proteger los pulmones.
- Aumento de la motilidad y secreciones digestivas, a fin de favorecer la digestión.
- Actividad urinaria y micción.
- Actividad genital (erección).

Los efectos parasimpáticos son, en consonancia con su fin fundamental, más localizados. En los ganglios, cada neurona pregan-

glionar contacta con unas pocas posganglionares, cuya irradiación es menor que en el sistema simpático.

Interacciones entre sistema simpático y parasimpático

Ambos sistemas eferentes ejercen un control de la función de los órganos viscerales de formas variables. Algunos órganos efectores reciben inervación de un solo sistema; por ejemplo, el músculo liso de la mayoría de los vasos sanguíneos está controlado únicamente por la inervación simpática (a excepción de los vasos de órganos genitales que reciben inervación también parasimpática y de fibras colinérgicas dilatadoras a vasos de músculos esqueléticos y cerebro). En estos casos, el control de la actividad visceral depende de las variaciones de la frecuencia de descarga de los impulsos por la inervación simpática. Dado que los nervios autonómicos presentan una actividad tónica basal (de frecuencias de impulsos bajas, de 0,5 a 5 impulsos por segundo), la actividad puede aumentar o disminuir. En los vasos, un aumento de frecuencia simpática determina vasoconstricción y una disminución vasodilatación.

Muchos órganos efectores están inervados simultáneamente por fibras nerviosas simpáticas y parasimpáticas. La actividad del órgano depende de la interacción o equilibrio entre las señales de ambos sistemas, que ejercen efectos antagónicos. Esta interacción puede desarrollarse por acciones contrarias sobre las mismas células efectoras, como ocurre en el corazón, donde el simpático excita las células nodales al aumentar la frecuencia cardíaca, mientras que el parasimpático inhibe las mismas células al reducir la frecuencia. Otra posibilidad es la actuación sobre células distintas, de efectos contrarios; así, en el iris, el simpático excita las fibras musculares meridianas, lo que produce midriasis, mientras que el parasimpático excita las fibras circulares y produce miosis. En estos casos el equilibrio funcional resulta relativamente complejo; en circunstancias normales, los dos sistemas son recíprocamente activos, debido a que las señales centrales y reflejas excitan un sistema e inhiben el otro. Cuando ambos sistemas, simpático y parasimpático, inervan células dianas próximas se registran interacciones más complejas; por ejemplo, la activación simultánea de las fibras simpáticas puede exagerar la respuesta cardiovascular a la actividad parasimpática y viceversa. Este fenómeno de antagonismo acentuado es mediado por influencias mutuas en el ámbito presináptico y postsináptico [24].

Reflejos autonómicos

Muchas de las funciones viscerales del cuerpo están reguladas por circuitos reflejos autonómicos. Los componentes eferentes del SNA se activan o inhiben por las señales aferentes mediante vías reflejas, independientes de la voluntad. Sin embargo, estos circuitos reflejos son frecuentemente modulados por las señales de estructuras centrales que integran las respuestas somáticas y autonómicas. Incluso en actos reflejos fundamentalmente somáticos existen respuestas viscerales acompañantes; por ejemplo, ante un estímulo doloroso de cierta intensidad, se produce una respuesta motora en forma de reflejo de retirada, pero concomitantemente aparecen respuestas autonómicas, como taquicardia y aumento de la presión arterial. De la misma manera, los reflejos fundamentalmente viscerales suelen ir acompañados de reacciones somáticas; así, ante un dolor intestinal intenso se produce una respuesta refleja autonómica, que tiende a paralizar la actividad intestinal; en paralelo, se puede apreciar una respuesta somática de contracción muscular abdominal (que puede ser bastante intensa dando un 'abdomen en tabla').

Los circuitos reflejos autonómicos son complejos, entre ellos las conexiones polisinápticas entre vías aferentes y eferentes a

varios niveles del SNC. A continuación se explican algunos ejemplos de reflejos autonómicos de importancia médica.

Reflejo barorreceptor

Los barorreceptores son mecanorreceptores situados en la pared de las arterias carótidas y aorta, que responden con extrema sensibilidad y rapidez ante variaciones del estiramiento de la pared arterial. Los barorreceptores son excitados por estiramiento, causado por elevaciones de la presión arterial, y envían una mayor frecuencia de impulsos por las vías aferentes, que siguen los nervios glossofaríngeo y vago, respectivamente, hasta el NTS [2,12]. De éste se envían señales que van a los centros de control bulbares para excitar el centro parasimpático (en los núcleos dorsal del vago y en el ambiguo) y para inhibir el centro vasomotor simpático (núcleos rostral y caudal del bulbo ventrolateral, que proyectan a la columna intermediolateral simpática) (Fig. 3). Los efectos netos son vasodilatación periférica y disminución de la frecuencia y la contractilidad cardíacas [25]. En consecuencia, la excitación de los barorreceptores provoca un descenso reflejo de la presión arterial, debido tanto a una disminución de las resistencias del sistema vascular como a una disminución del gasto cardíaco. Por el contrario, la reducción de la presión arterial tiene unos efectos opuestos sobre el circuito barorreceptor, que causan un ascenso de la presión arterial hasta valores normales.

La actuación del reflejo barorreceptor es rápida, y regula segundo a segundo la presión arterial sistémica; de hecho, la frecuencia de descarga de los barorreceptores aumenta durante la sístole y baja durante la diástole en cada ciclo cardíaco. Su actuación es, en consecuencia, predominante en la regulación de la presión arterial a corto plazo, y responde mucho más ante variaciones rápidas que no ante niveles de presión estacionarios. Por el contrario, el sistema barorreceptor tiene escasa importancia en la regulación a largo plazo, dado que los barorreceptores se adaptan en uno o dos días a cualquier nivel de presión al que están expuestos de manera continuada [22].

Respuestas pupilares

El músculo liso del iris está constituido por unas fibras de disposición circular y otras de disposición radial. La contracción de las primeras, cuya inervación es parasimpática, provoca miosis y la de las segundas, inervadas por el simpático, midriasis. La inervación parasimpática del iris se origina en el núcleo de Edinger-Westphal. Las fibras preganglionares salen de dicho núcleo acompañando al III par craneal y siguen el trayecto de éste hasta llegar al ganglio ciliar, situado por detrás del globo ocular. Desde el ganglio ciliar parten las fibras posganglionares que van a inervar el músculo ciliar, responsable de la acomodación, y el músculo constrictor del iris. La neurotransmisión a este nivel es colinérgica. Respecto a la inervación simpática, un primer grupo de fibras centrales se originan en el hipotálamo, desde donde descienden hasta alcanzar las astas intermediolaterales de los primeros segmentos torácicos de la médula espinal. Aquí forman sinapsis con neuronas que envían fibras preganglionares hasta el ganglio simpático cervical superior, donde se originan las fibras posganglionares que van hasta el globo ocular, en el que inervan las fibras radiales dilatadoras del iris y el músculo elevador del párpado (músculo de Müller). Estas últimas sinapsis son adrenérgicas [26].

Desde el punto de vista funcional, hay que destacar que el sistema parasimpático es constrictor y el simpático dilatador de la pupila. Esta doble inervación del iris conlleva que una pupila miótica pueda deberse a una disminución de la actividad simpática

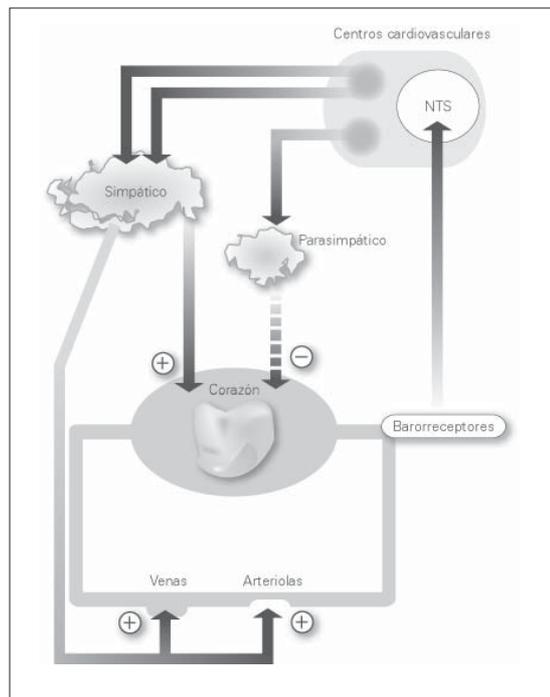


Figura 3. Representación esquemática del arco reflejo barorreceptor. Vías excitadoras (flechas continuas) e inhibitorias (flecha discontinua).

o bien a un aumento de la actividad parasimpática, y lo contrario en el caso de una pupila midriática. La evaluación de la función de control pupilar puede realizarse de forma sencilla al observar las respuestas de la aplicación local de fármacos [26,27]. La instilación de cocaína, un agente simpaticomimético, produce midriasis, cuya ausencia al emplear dicho fármaco indica una lesión en algún segmento de la vía simpática, como ocurre en el síndrome de Bernard-Horner. La hidroxianfetamina, en cambio, provoca midriasis únicamente en las lesiones simpáticas preganglionares, ya que actúa provocando una depleción de noradrenalina desde las terminaciones sinápticas y precisa que las neuronas posganglionares estén intactas. Basándose en la ley de la denervación de Cannon [19], una respuesta midriática exagerada respecto a la del ojo contralateral, tras la instilación de fenilefrina, sugiere la existencia de denervación simpática posganglionar. En cambio, una respuesta miótica exagerada ante la pilocarpina indica una denervación parasimpática posganglionar.

Respuestas termorreguladoras

La detección del nivel de temperatura que afecta al organismo se realiza por medio de sensores periféricos y centrales. Los termorreceptores cutáneos de calor y de frío captan variaciones del medioambiente con relación a la piel, y envían aferencias que van a informar a áreas sensoriales corticales y también por colaterales al hipotálamo. En el área preóptica hipotalámica existen grupos de neuronas sensoras, que captan la temperatura interna a partir de la sangre. Además, existen termorreceptores en algunos órganos internos, principalmente en la médula espinal, vísceras abdominales y venas.

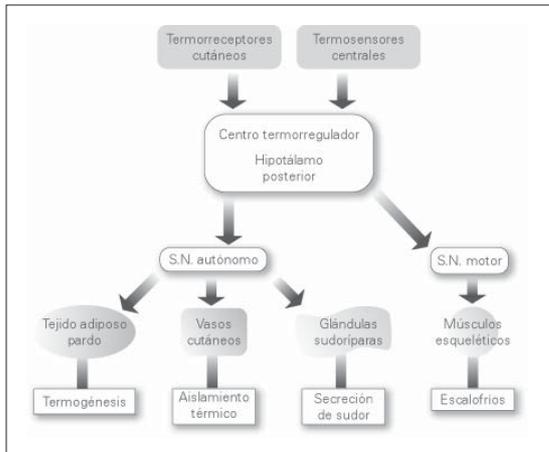


Figura 4. Representación esquemática de las respuestas termorreguladoras.

Las señales de los termorreceptores cutáneos y de los termosensores preópticos van a informar a una área posterior del hipotálamo en los cuerpos mamilares. Aquí se integran ambos tipos de señales para producir las respuestas adecuadas con la finalidad de mantener la temperatura corporal estable (Fig. 4). Así, cuando se detecta una disminución de la temperatura, el centro de control hipotalámico promueve un patrón complejo de respuestas reflejas [28]:

- Excitación de neuronas simpáticas vasomotoras, que determinan una vasoconstricción en la piel.
- Excitación de neuronas simpáticas pilomotoras, que causan piloerección (poco importante en los humanos).
- Inhibición de neuronas simpáticas sudomotoras, que anulan la sudación.
- Excitación de neuronas simpáticas que determinan un aumento del metabolismo basal.
- Respuesta somatomotora, en forma de escalofríos, que proporciona calor por la contracción muscular.
- Respuesta endocrina, con aumento de liberación de hormona liberadora de tirotrina (TRH), que determina un aumento de producción de hormonas tiroideas.

Este comportamiento reflejo es complejo, con aferencias somáticas y viscerales, y eferencias autonómicas, musculares y endocrinas. El conjunto de respuestas conduce a una disminución de la pérdida de calor y a un aumento de su producción. En el caso de un aumento de la temperatura corporal, las respuestas son esencialmente las opuestas.

Reflejo de la micción

Hasta ciertos límites, el aumento del volumen vesical induce la relajación del músculo detrusor, de manera que la presión intravesical no aumenta y se puede mantener la continencia urinaria. Esta acción refleja es mediada por fibras simpáticas, que inhiben el músculo detrusor por vía de los receptores beta, a la vez que estimulan el músculo liso del trigono y la uretra mediante receptores alfa.

El estímulo adecuado que desencadena la micción aparece cuando el llenado vesical alcanza un volumen crítico de unos 300-400 mL. El llenado de la vejiga estira su pared, lo que estimula una serie de mecanorreceptores situados en ella. Los nervios

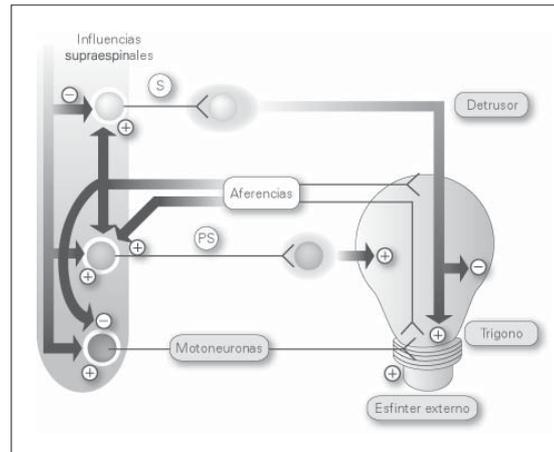


Figura 5. Representación esquemática de las vías reflejas involucradas en la micción. S: vías simpáticas; PS: vías parasimpáticas; +: efecto excitador; -: efecto inhibitorio.

pélvicos conducen las señales sensoriales hasta la médula sacra, donde conectan con neuronas parasimpáticas y las excitan. Las fibras eferentes parasimpáticas vuelven por los nervios pélvicos a inervar al músculo detrusor, y provocan su contracción. La contracción inicial de la vejiga provoca una mayor excitación de los mecanorreceptores y, por vía refleja, un nuevo aumento de la contracción, de manera que el reflejo miccional se autorrefuerza.

Cuando la contracción vesical es suficientemente intensa, el aumento de presión de la orina en la vejiga produce la abertura del cuello vesical, cuyo estiramiento no sólo exagera la intensidad del propio reflejo miccional parasimpático, sino que también es responsable de un reflejo somático. Las aferencias van también a la médula sacra inhibiendo a las motoneuronas, que a través de los nervios pudendos inervan el esfínter externo. Si la consecuente relajación del esfínter externo es más potente que las órdenes constrictoras voluntarias procedentes del cerebro, se producirá la micción [29,30].

El reflejo de la micción es un reflejo visceral medular y automático, pero puede ser inhibido o facilitado por centros superiores (Fig. 5); éstos incluyen centros facilitadores e inhibidores en el tronco del encéfalo y centros, fundamentalmente inhibitorios, de la corteza cerebral, en particular del lóbulo medial frontal.

Respuestas sexuales

En el hombre, las divisiones nerviosas simpática, parasimpática y somática participan en el control de las respuestas sexuales de erección, secreción glandular, emisión y eyaculación [31,32].

La erección peneana puede provocarse desde centros supraespinales, en respuesta a estímulos visuales, auditivos o ideatorios (erección psicógena), o por un reflejo espinal (erección reflexógena). En éste, los impulsos evocados por estimulación cutánea de las áreas genitales viajan por los nervios pudendos a los segmentos espinales sacros S₂-S₄. La vía eferente se origina en los mismos segmentos, y sigue por los nervios pélvicos parasimpáticos, para producir vasodilatación de las arterias y cierre de las endoprótesis arteriovenosas peneanas, con lo que aumenta el flujo sanguíneo de los cuerpos cavernosos y se produce la erección. Los principales neurotransmisores involucrados son acetilcolina, VIP y óxido nítrico [18,32].

Tabla II. Pruebas funcionales de evaluación de la función autonómica.

Prueba	Parámetro	Segmento neural
Sistema cardiovascular		
Intervalo R-R	FC	PS
Respiración profunda	FC	PS
Maniobra de Valsalva	FC, PA	PS, S
Cambio de posición activo o pasivo	FC, PA	PS, S
Ejercicio sostenido (<i>handgrip</i>)	PA	S
Prueba del frío	PA	S
Presión negativa infratorácica	FC	PS
Sensibilidad de barorreceptores	FC, PA	PS, S
Doppler de láser	Flujo	S
Noradrenalina plasmática		S
Sistema sudomotor		
Test de sudación térmica	Sudación	Aferente y S
Impresión con yoduro-almidón	N.º GSR	S
Impresión con silicona	N.º GSR	S
Evaporimetría	TES	S
Test de reflejo axónico (QSART)	TES	S
Respuesta simpaticocutánea (SSR)	Potencial	Aferente y S
Pupila		
Respuestas farmacológicas	Ø pupilar	S y PS
Tiempo de ciclo pupilar	Ø pupilar	PS
Pupilometría	Ø y latencia	S y PS
Sistema digestivo		
Tránsito intestinal	Tiempo	PS y entérico
Manometría gastrointestinal	Motilidad	PS, S y entérico
Función genital		
Tumescencia peneana nocturna	Erección	PS

FC: frecuencia cardíaca; PA: presión arterial; GSR: glándulas sudoríparas reactivas; TES: tasa de evaporación de sudor; Ø: diámetro; S: sistema simpático; PS: sistema parasimpático.

La secreción glandular de vesículas seminales, glándulas de Cowper y próstata está controlada por el sistema parasimpático. La emisión de semen y secreciones glandulares a la uretra depende de la actividad simpática, que causa contracción del músculo liso del conducto deferente y los ductos excretores; las eferencias simpáticas también son responsables del cierre del cuello vesical para evitar el flujo seminal retrógrado a la vejiga. La eyaculación se produce por un reflejo somático que causa contracciones rítmicas de los músculos bulbocavernosos e isquiocavernosos, inervados por los nervios pudendos. Se ha sugerido que la estimulación repetida del pene libera los centros sacros de las señales inhibitorias superiores. En situaciones de ansiedad, en que el tono simpático es elevado, se puede producir eyaculación prematura [31].

En la mujer, la expresión física de la excitación sexual está

Tabla III. Manifestaciones clínicas más frecuentes de las disfunciones autonómicas.

Manifestaciones cardiovasculares	Taquicardia de reposo Hipotensión ortostática Hipertensión arterial Arritmias
Manifestaciones digestivas	Disfagia, regurgitación Gastroparesia, vómitos Estreñimiento Episodios de diarrea
Manifestaciones sudomotoras	Hipohidrosis, anhidrosis Hiperhidrosis Sudación gustativa
Manifestaciones oculares	Anisocoria Nictalopía Visión cercana borrosa
Manifestaciones genitourinarias	Disfunción vesical Retención urinaria Incontinencia Impotencia

Tabla IV. Clasificación de las disfunciones autonómicas.

Primarias	
Fallo autonómico puro (hipotensión ortostática idiopática)	
Atrofia multisistémica (síndrome de Shy-Drager)	
Enfermedad de Parkinson	
Neuropatía pandisautonómica	
Neuropatía autonómica paraneoplásica	
Secundarias	
Enfermedades generales: diabetes, alcoholismo, insuficiencia renal, amiloidosis, neoplasias, disautonomía del envejecimiento	
Enfermedades autoinmunes: polineuropatía inflamatoria aguda y crónica, síndrome de Lambert-Eaton, artritis reumatoide, lupus eritematoso	
Enfermedades metabólicas: porfiria, enfermedad de Tangier, enfermedad de Fabry, anemia perniciosa	
Trastornos hereditarios: disautonomía familiar, neuropatías hereditarias motoras y sensoriales, neuropatía congénita sensorial y autonómica, ataxia de Friedreich	
Infecciones: enfermedad de Chagas, sida, botulismo, lepra, sífilis	
Enfermedades del sistema nervioso central: lesiones medulares, accidentes cerebrovasculares, tumores, esclerosis múltiple, esclerosis lateral amiotrófica, síndrome de Adie	
Intoxicaciones: por acrilamida, metales pesados, disolventes orgánicos	
Farmacológicas: por antineoplásicos, antidepresivos, sedantes, hipotensores, bloqueadores adrenérgicos, bloqueadores colinérgicos	

relacionada con la actividad parasimpática, que, a través de los nervios pélvicos, produce congestión del clítoris y la vulva y lubricación vaginal, y con la actividad somática, vía nervios pudendos, que causa contracción del esfínter vaginal y los músculos del suelo pelviano durante el orgasmo [31]. La vasodilatación

genital parece mediada principalmente por VIP [32]. Por otra parte, la estimulación simpática induce a contracciones en la musculatura lisa de las trompas de Falopio y el útero. En ambos sexos, los impulsos somáticos aferentes son parte de los arcos reflejos, además de que su transmisión a centros superiores a través de la médula resultan esenciales para la percepción consciente de los fenómenos sexuales y su regulación.

DISFUNCIONES DEL SNA

Entre los síntomas que sugieren la existencia de disfunción autonómica se incluyen, entre otros, hipotensión postural, molestias digestivas, alteraciones de la función intestinal, vesical o sexual, disminución o aumento de la sudación, sequedad de mucosas y enfriamiento o decoloración de las extremidades. Sin embargo, en la práctica clínica los síntomas de disfunción autonómica son a menudo infravalorados, porque resultan subjetivos, frecuentes de forma transitoria en sujetos sanos, de aparición y evolución lenta, de poca incapacidad para el paciente, al menos en estadios iniciales, y difíciles de tratar. El examen clínico de los trastornos autonómicos es, en consecuencia, difícil y limitado. Sin embargo, el desarrollo y aplicación de un número creciente de pruebas o tests (Tabla II),

que permiten explorar distintas funciones autonómicas, posibilita una evaluación diagnóstica más sensible y fiable [33-36].

La categorización de las disfunciones autonómicas no resulta sencilla, debido a los distintos enfoques bajo los que se pueden considerar. Los trastornos clínicos del SNA pueden conceptualizarse, en primer lugar, como focales (p. ej., el síndrome de Horner) o generalizados, que afectan a diversos segmentos autonómicos (como en el fallo autonómico progresivo). También pueden clasificarse en función de la estructura anatómica lesionada, sea del SNC, del periférico, de ambos o de los órganos efectores. Además, siempre hay que considerar si las manifestaciones son predominantemente debidas a una disfunción simpática, parasimpática o mixta (pandisautonomía) –en la tabla III se detallan las más frecuentes–. Por último, existen algunos trastornos neurológicos que afectan puramente al SNA, pero en la mayoría de los casos se asocian a afectación del sistema nervioso somático. Algunos patrones característicos, basados en la evolución temporal y la constelación semiológica, son importantes en el diagnóstico diferencial de las neuropatías autonómicas (Tabla IV) [37,38]. Las disfunciones del SNA pueden deberse a aumentos o disminuciones de la actividad de control autonómico y pueden aparecer por lesiones cerebrales, medulares o de los nervios periféricos.

BIBLIOGRAFÍA

- Appenzeller O, Oribe E. The autonomic nervous system. An introduction to basic and clinical concepts. 5 ed. New York: Elsevier Science; 1997.
- Goldstein DS. The autonomic nervous system in health and disease. New York: Marcel Dekker; 2001.
- Gaskell WH. The involuntary nervous system. London: Longmans Green; 1916.
- Langley JN. The autonomic nervous system. Cambridge: W Heffer & Sons; 1921.
- Heaton ND, Garrett JR, Howard ER. The enteric nervous system: structure and pathology. In Bannister R, ed. Autonomic failure. A textbook of clinical disorders of the autonomic nervous system. Oxford: Oxford Medical Publisher; 1988. p. 238-63.
- Freire-Maia L, Azevedo AD. The autonomic nervous system is not a purely efferent system. *Med Hypoth* 1990; 32: 91-9.
- Gabella G. Structure of the autonomic nervous system. London: Chapman & Hall; 1976.
- McLeod JG. Autonomic nervous system. In Sumner AJ, ed. The physiology of peripheral nerve disease. Philadelphia: Saunders; 1980. p. 432-83.
- Crosby EC, Humphrey T, Lauer EW. Correlative anatomy of the nervous system. New York: MacMillan Co.; 1962. p. 519-49.
- Strack AM, Sawyer WB, Hughes JH, Platt KB, Loewy AD. A general pattern of CNS innervation of the sympathetic outflow demonstrated by transneuronal pseudorabies viral infections. *Brain Res* 1989; 491: 156-62.
- Bonica JJ. Autonomic innervation of the viscera in relation to nerve block. *Anesthesiology* 1968; 29: 793-9.
- Loewy AD, Spyer KM. Central regulation of autonomic functions. New York: Oxford University Press; 1990.
- Nathan PW, Smith MC. The location of descending fibers to sympathetic preganglionic vasomotor and sudomotor neurons in man. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 1987; 50: 1253-62.
- Bennett MR. Transmission at sympathetic varicosities. *NIPS* 1998; 13: 79-84.
- Burnstock G, Hoyle CHV. Autonomic neuroeffector mechanisms. Chur: Harwood Academic Publisher; 1992.
- Goyal RK. Muscarinic receptor subtypes. *N Engl J Med* 1989; 321: 989-1029.
- Elfvin LG, Lindh B, Hökfelt T. The chemical neuroanatomy of sympathetic ganglia. *Annu Rev Neurosci* 1993; 16: 471-507.
- Burnstock G. The changing face of autonomic neurotransmission. *Acta Physiol Scand* 1986; 126: 67-91.
- Canon WB. A law of denervation. *Am J Med* 1939; 198: 737-50.
- Kahn D, Rothman S. Sweat response to acetylcholine. *J Invest Dermatol* 1942; 5: 431-44.
- Vilches JJ, Rodríguez FJ, Verdú E, Valero A, Navarro X. Changes in cholinergic responses of sweat glands during denervation and reinnervation. *J Auton Nerv System* 1998; 74: 134-42.
- Thews G, Vaupel P. Autonomic functions in human physiology. Berlin: Springer-Verlag; 1985.
- Kreulen DL. Integration in autonomic ganglia. *Physiologist* 1984; 27: 49-55.
- Manabe N, Folds FF, Töröcsik A, Nagashima H, Goldiner PL, Vizi ES. Presynaptic inhibition between vagal and sympathetic innervation in the heart: modulation of acetylcholine and noradrenaline release. *J Auton Nerv Syst* 1991; 32: 233-42.
- Korner PI. Integrative neural cardiovascular control. *Physiol Rev* 1971; 51: 312-67.
- Corbett JJ, Thompson HS. Pupillary function and dysfunction. In Asbury AK, McKhann GM, McDonald WI, eds. Diseases of the nervous system. Clinical neurobiology. Philadelphia: Saunders; 1986. p. 606-17.
- Miralles R, Navarro X. Estudio del sistema nervioso autónomo mediante evaluación de la función pupilar. *Med Clin (Barc)* 1993; 100: 712-6.
- Ogawa T, Low PA. Autonomic regulation of temperature and sweating. In Low PA, ed. Clinical autonomic disorders. Evaluation and management. Boston: Little, Brown and Co.; 1993. p. 79-91.
- de Groat WC, Steers WD. Neural control of the urinary bladder and sexual organs: experimental studies in animals. In Bannister R, ed. Autonomic failure. A textbook of clinical disorders of the autonomic nervous system. Oxford: Oxford Medical Publisher; 1988. p. 196-222.
- van Arsdalen KN, Wein AJ. Micturition and bladder dysfunction. In Asbury AK, McKhann GM, McDonald WI, eds. Diseases of the nervous system. Clinical neurobiology. Philadelphia: Saunders; 1986. p. 618-25.
- Gautier-Smith PC. Sexual function and dysfunction. In Asbury AK, McKhann GM, McDonald WI, eds. Diseases of the nervous system. Clinical neurobiology. Philadelphia: Saunders; 1986. p. 634-42.
- Wagner G. Aspects of genital physiology and pathology. *Semin Neurol* 1992; 12: 87-97.
- Bannister R, Mathias C. Testing autonomic reflexes. In Bannister R, ed. Autonomic failure. A textbook of clinical disorders of the autonomic nervous system. Oxford: Oxford Medical Publisher; 1988. p. 289-307.
- McLeod JG. Autonomic dysfunction in peripheral nerve disease. *Muscle Nerve* 1992; 15: 3-13.
- Low PA, Pfeifer MA. Standardization of clinical tests for practice and clinical trials. In Low PA, ed. Clinical autonomic disorders. Evaluation and management. Boston: Little, Brown and Co.; 1993. p. 287-96.
- Navarro X. Evaluación del sistema nervioso autónomo. Barcelona: Prous; 1993.
- Bannister R. Introduction and classification. In Bannister R, ed. Autonomic failure. A textbook of clinical disorders of the autonomic nervous system. Oxford: Oxford Medical Publisher; 1988. p. 1-20.
- Low PA, McLeod JG. The autonomic neuropathies. In Low PA, ed. Clinical autonomic disorders. Evaluation and management. Boston: Little, Brown and Co.; 1993. p. 395-421.

FISIOLOGÍA DEL SISTEMA NERVIOSO AUTÓNOMO

Resumen. Introducción. El sistema nervioso autónomo (SNA) está constituido por un complejo conjunto de neuronas y vías que controlan la función de los diferentes sistemas viscerales del organismo. Su función global consiste en mantener la situación de homeostasis del organismo y efectuar las respuestas de adaptación ante cambios del medio ambiente externo e interno. Desarrollo. El SNA está integrado por vías aferentes viscerales, centros de integración a la altura del tronco del encéfalo, hipotálamo y córtex cerebral, así como vías eferentes simpáticas y parasimpáticas. Las vías eferentes inervan el músculo cardíaco, el músculo liso y las glándulas exocrinas y endocrinas, mientras que las aferentes están organizadas en dos patrones: circuitos paucisinápticos, que median respuestas reflejas de adaptación de sistemas viscerales, y circuitos complejos, con proyecciones a núcleos troncoencefálicos y cerebrales, donde se integra la información y se elaboran respuestas que afectan a múltiples sistemas. Las señales aferentes activan o inhiben los componentes eferentes del SNA mediante vías reflejas, independientes de la voluntad. Estos circuitos reflejos también se modulan a través de señales de estructuras centrales, y constituyen una red neuronal autónoma central, que integran las respuestas somáticas, autonómicas y afectivas. Conclusión. Las disfunciones del SNA se deben posiblemente a aumentos o disminuciones de la actividad autonómica del control, que pueden aparecer por lesiones cerebrales, medulares o de los nervios periféricos. [REV NEUROL 2002; 35: 553-62]

Palabras clave. Disfunción autonómica. Red autonómica central. Regulación visceral. Sistema nervioso autónomo. Sistema parasimpático. Sistema simpático.

FISIOLOGIA DO SISTEMA NERVIOSO AUTÓNOMO

Resumo. Introdução. O sistema nervoso autónomo (SNA) é constituído por um complexo conjunto de neurónios e vias que controlam a função dos diferentes sistemas viscerais do organismo. A sua função global consiste em manter a homeostase do organismo e efectuar as respostas de adaptação perante alterações do meio ambiente exterior e interior. Desenvolvimento. O SNA está integrado por vias aferentes viscerais, centros de integração ao nível do tronco cerebral, hipotálamo e córtex cerebral, assim como vias eferentes simpáticas e parassimpáticas. As vias eferentes inervam o músculo cardíaco, o músculo liso e as glândulas exócrinas e endócrinas, enquanto que as aferentes estão organizadas de acordo com dois padrões: circuitos paucisinápticos, que mediam respostas reflexas de adaptação de sistemas viscerais, e circuitos complexos, com projecções a núcleos troncoencefálicos e cerebrais, onde se integra a informação e se elaboram respostas que envolvem múltiplos sistemas. Os sinais aferentes activam ou inibem os componentes eferentes do SNA através de vias reflexas, independentes da vontade. Estes circuitos reflexos também se modulam através dos sinais de estruturas centrais, e constituem uma rede neuronal autónoma central, que integram as respostas somáticas, autonómicas e afectivas. Conclusão. As disfunções do SNA devem-se possivelmente a aumentos ou diminuições da actividade autonómica do controlo, que podem aparecer por lesões cerebrais, medulares ou dos nervos periféricos. [REV NEUROL 2002; 35: 553-62]

Palavras chave. Disfunção autonómica. Rede autonómica central. Regulação visceral. Sistema nervoso autónomo. Sistema parassimpático. Sistema simpático.