



FACULTAT DE FARMÀCIA  
DEPARTAMENT DE FISIOLOGIA

**PATRONES DEL RITMO DE ACTIVIDAD MOTORA  
COMO EXPRESIÓN  
DE LA PLASTICIDAD DEL SISTEMA CIRCADIANO**

JUAN JOSÉ CHIESA  
BARCELONA, OCTUBRE DE 2005





FACULTAT DE FARMÀCIA

DEPARTAMENT DE FARMACOLOGIA I QUÍMICA TERAPÈUTICA

**PROGRAMA DE DOCTORAT:  
MEDICAMENTS, ALIMENTACIÓ I SALUT**

**BIENNI 2002-2004**

**PATRONES DEL RITMO DE ACTIVIDAD MOTORA  
COMO EXPRESIÓN  
DE LA PLASTICIDAD DEL SISTEMA CIRCADIANO**

MEMÒRIA PRESENTADA PER JUAN JOSÉ CHIESA  
PER OPTAR AL TÍTOL DE DOCTOR PER LA UNIVERSITAT DE BARCELONA

Directors:

Trinitat Cambras Riu

Antoni Díez Noguera

Doctorand

Juan José Chiesa

BARCELONA, OCTUBRE DE 2005



Los materiales e insumos necesarios para el desarrollo de los trabajos incluidos en la presente tesis doctoral, fueron financiados mediante fondos para proyectos de Investigación y Desarrollo, en el marco del Plan Nacional de Investigación Científica, Desarrollo e Innovación Tecnológica 2000-2003, del Ministerio de Ciencia y Tecnología (referencia: BFI2003-03489). Juan J. Chiesa dispuso de una beca del Programa Nacional de Formación de Profesorado Universitario, Secretaría de Estado de Universidades e Investigación, Ministerio de Educación y Ciencia (referencia: AP2001-2532).



*“I no és pas l’harmonía de fora la desitjable, sinó la de dintre; que no és pas pel soroll de les paraules que tots els homes som germans, sinó per l’espírit únic que les fa brollar diferents en la varietat misteriosa de la terra.”*

Joan Maragall.

*A mi padre*

*A Dalila*



## ÍNDICE

<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>1.1. Ritmos en la naturaleza.....</b>	<b>3</b>
1.1.1. ¿Ritmos exógenos o endógenos? .....	4
1.1.2. Clasificación de los ritmos biológicos.....	7
<b>1.2. El sistema circadiano.....</b>	<b>8</b>
1.2.1. Fotorrecepción y vías aferentes .....	10
1.2.2. Las vías eferentes y la salida humorral del reloj.....	12
1.2.3. Los NSQ: el reloj biológico en los mamíferos .....	14
<b>1.3. El reloj como un sistema multioscilatorio .....</b>	<b>17</b>
1.3.1. El fenómeno de la disociación en la rata .....	19
1.3.2. El acoplamiento entre los osciladores .....	22
1.3.3. El rol modulador de la luz sobre el acoplamiento .....	24
<b>1.4. Mecanismos de sinronización del reloj .....</b>	<b>25</b>
1.4.1. Encarrilamiento continuo .....	26
1.4.2. Encarrilamiento discreto.....	29
<b>1.5. El sistema circadiano como un sistema dinámico.....</b>	<b>31</b>
<b>1.6 El modelo de Barcelona: una hipótesis sobre el sistema circadiano .....</b>	<b>34</b>
<b>1.7. Plasticidad funcional del sistema circadiano .....</b>	<b>36</b>
<b>2. OBJETIVOS .....</b>	<b>41</b>
<b>3. ARTÍCULOS .....</b>	<b>45</b>
<b>Artículo 1.....</b>	<b>47</b>
<b>Artículo 2.....</b>	<b>59</b>

<b>Artículo 3 .....</b>	<b>71</b>
<b>Artículo 4 .....</b>	<b>105</b>
<b>Artículo 5 .....</b>	<b>125</b>
<b>4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....</b>	<b>157</b>
<b>5. CONCLUSIONES.....</b>	<b>181</b>
<b>6. BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>185</b>