

Control cortical del movimiento corporal

Romelia Ramírez Rodríguez*

La idea que exista una secuencia regular de las partes del cuerpo representadas en la corteza cerebral, surgió en 1870 cuando Fristsch y Hitzig según Brazier¹, demostraron que la estimulación eléctrica en distintas partes de la superficie cortical en perro producía contracciones en diferentes grupos musculares del lado opuesto del cuerpo, confirmando observaciones clínicas y experimentales de otros investigadores. El impacto de estos hallazgos fue enorme porque hasta el momento se creía que el cerebro era exclusivamente el órgano del pensamiento y en general, de las llamadas funciones mentales superiores. Por esa época la neurona no era conocida como la unidad del sistema nervioso y se había concluido erróneamente que la corteza cerebral era inexcitable eléctricamente^{1,2}.

En 1873 Ferrier, descrito por Kandel & Scjwartz³, confirmó en micos los hallazgos de Fristsch y Hitzig obteniendo no sólo contracciones aisladas sino movimientos amplios³. Otro hallazgo importante según Evarts² y Kandel & Schwartz³ fue realizado en 1874 por Betz quien describió en perros y humanos las células piramidales que llevan su nombre. Estas células se conectaban con las neuronas que controlaban los músculos de las manos y del sistema de fonación. Las observaciones hechas en primates por Ferrier y Sherrington según Brazier¹, se extendieron a otras especies con intentos de realizar los mismos experimentos en la corteza de humanos. Los pioneros en estos hallazgos fueron Bartholow en Estados Unidos en 1874, y ocho años más tarde Sciamanna en Italia. Sin embargo, la exploración sistemática tuvo que esperar por Cushing, Foerster y Penfield y por el desarrollo de la investigación clínica neurofisiológica³.

Penfield y sus colegas demostraron en la década de 1950

que en humanos existía una amplia zona cortical para controlar pequeñas regiones corporales. En la actualidad se sabe que hay algunas conexiones directas desde la corteza cerebral motora a la médula espinal torácica, donde se encuentran las motoneuronas de los músculos respiratorios intercostales, cuya importancia es indiscutible en la modulación del ritmo respiratorio durante acciones como hablar, cantar o silbar^{1,2,4}.

Existen cuatro sitios básicos que al ser estimulados producen movimiento en alguna región corporal: el área 4 de Brodman o corteza motora suplementaria y las cortezas somatosensoriales primaria y secundaria. La estimulación de otras regiones puede producir movimientos musculares aunque con umbrales 2 ó 3 veces mayores a los de las regiones primarias. Además, de las conexiones cortico-corticales prácticamente toda la corteza cerebral tiene conexión con la corteza motora³.

El control motor voluntario se podría dividir en dos grupos para el análisis de sus mecanismos: 1) el control de los movimientos finos o adiestrados y 2) el control de movimientos más amplios, como la locomoción en que se involucran grandes grupos musculares. Con estas funciones aparecen 2 subsistemas: el piramidal y el extrapiramidal. De este último se conoce poco acerca del origen de sus vías, aunque clínicamente se asocia con el circuito del caudado-lenticular y la corteza que se comunican entre sí. Las conexiones del extrapiramidal son indirectas con las motoneuronas espinales, a través de los núcleos motores del tallo cerebral^{3,5,6}.

El sistema piramidal se compone de fibras que salen de la zona precentral áreas 4,6,8 (60%) y de la postcentral (40%) áreas 1,2,3,5 y 7 del lóbulo parietal. De este total 30% se originan en el área 4 y sólo 2% de las células piramidales de Betz. En conjunto, es un sistema de veloci-

*. Profesora Asociada, Departamento de Ciencias Fisiológicas, Facultad de Salud, Universidad del Valle, Cali, Colombia.

dad de conducción variable (7-70 m/s), con predominio de bajas velocidades ya que 90% de sus fibras son delgadas y 50% del total amielínicas³. Sólo 10% hacen sinapsis directamente sobre las motoneuronas alfa^{3,6}.

Los estudios realizados durante los últimos diez años en micos no anestesiados y moviéndose libremente, muestran que hay cambios funcionales en las neuronas de varios sistemas antes de la ejecución del movimiento con retardos que van desde 200 milisegundos (ms) hasta 1 segundo (s). En humanos se pueden registrar señales eléctricas en regiones corticales diferentes de la corteza motora hasta 800 ms antes (Figura 1), y es bien conocido que tan-

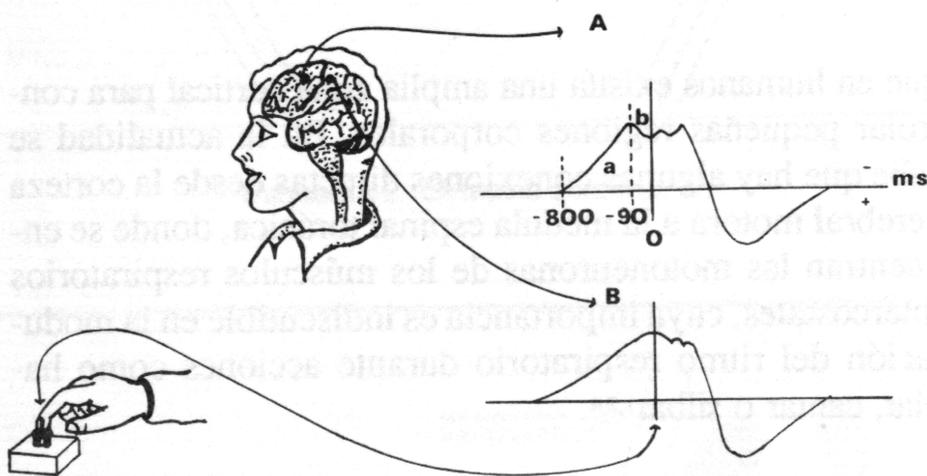


Figura 1. Potenciales registrados en la superficie craneana pre (A) y postcentral (B) de humanos antes (tiempos negativos), durante y después (tiempos positivos) del movimiento voluntario de un dedo índice (a) potenciales de alistamiento y (b) positividad premotora. El tiempo cero (0) indica el momento de iniciarse el movimiento.

to las neuronas corticales como de otros lugares del cerebro presentan respuestas específicas a características determinadas del movimiento a realizar^{3,6} (Figura 2). Hay evidencia en micos y gatos que estos cambios de actividad durante el movimiento son selectivos, dependiendo de la dirección de la fuerza ejercida y que en algunos sitios como en el globo pálido y putamen la actividad de muchas neuronas se encuentra relacionada también con la velocidad del movimiento respondiendo preferencialmente a los componentes lentos⁶⁻⁸.

En animales entrenados para realizar ciertos movimientos en respuesta a estiramiento súbito de los músculos del brazo, se muestra que después de la descarga puramente refleja aparece un silencio y posteriormente otra señal neural. Esta señal sería lo que llaman "descarga de intención" o sea, la respuesta del animal siguiendo la instrucción^{2,3}. La respuesta de neuronas piramidales que responden a flexiones y/o extensiones, es explicable por la organización somatotópica y el principio de inervación recíproca. De otro lado, si se estimula la corteza sola o simultáneamente con

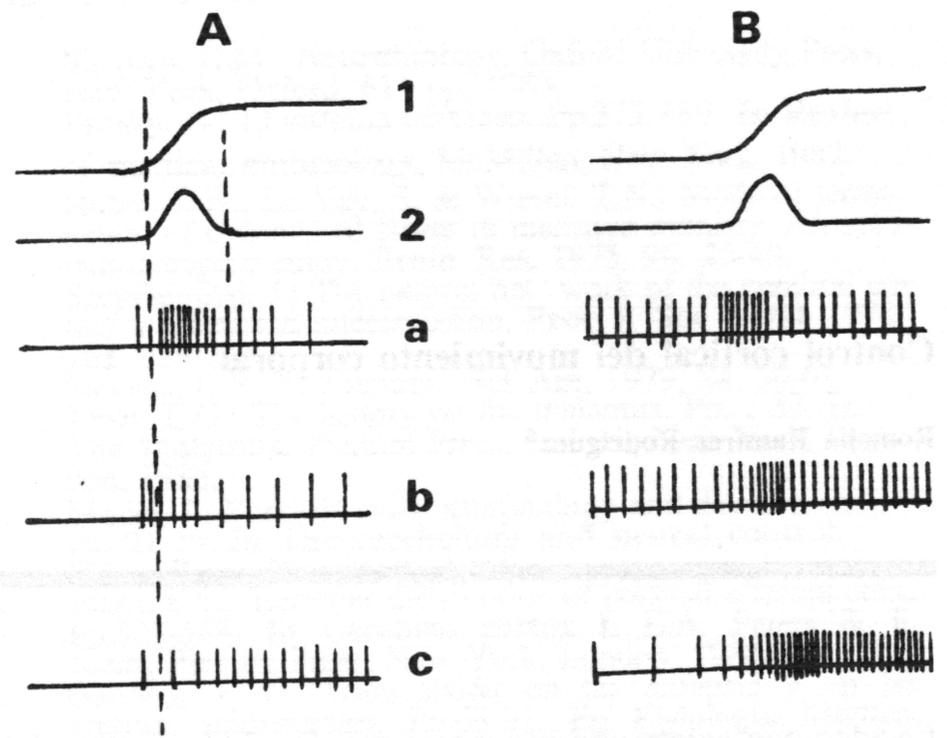


Figura 2. Registros obtenidos en neuronas de la corteza motora (CM) (A) y el núcleo rojo (NR) (B) durante contracción isométrica voluntaria en gatos. 1 y 2 fuerza y derivada de la fuerza respectivamente; a-c patrones de descarga de las clases de neuronas identificadas dependiendo de su respuesta durante la fase del cambio de fuerza (a, dinámicas) y el nuevo nivel de fuerza alcanzado (c). Las señaladas con b responden en ambos casos y se llaman mixtas. En la CM 10% son a, 65% son b y 25% c y en el NR 70% a, 25% b y 5% c.

las vías sensoriales, se facilitan los músculos distales pequeños. Se ha observado en muchos experimentos que al lesionar el sistema piramidal se pierde esta facilitación⁹.

El control de los movimientos finos desde la corteza, tiene entonces mucho que ver con la existencia de conexiones directa sobre las motoneuronas que controlan los músculos pequeños. Cabe preguntar, cómo se controlan dichas motoneuronas ya que la mayor profusión de inervación se hace a regiones pequeñas corporales^{6,10}. La idea que se ha discutido como posible respuesta, se refiere al análisis de lo que sucede en estos músculos. Se parte del hecho de tener una densidad muy alta de husos neuromusculares en los músculos de las manos (p.e. interóseos aproximadamente 120 por g de tejido) mientras que en otros músculos es de 20 a 60 en el mejor de los casos. Los receptores de Golgi también están en proporción alta en músculos distales con densidades parecidas a las de los husos neuromusculares^{7,10,11}.

Se sabe además que estos dos sistemas de control local de longitud y de fuerza se activan en forma simultánea durante movimientos voluntarios y específicamente para los husos neuromusculares por la coactivación alfa-gama y por la influencia de vías descendentes que aumentan la sensibilidad del huso a cambios de longitud^{3,5,6}. El sistema de control de las motoneuronas podría ser un circuito de retroalimentación negativo que se modularía por los pequeños

cambios de longitud y fuerza musculares, que a su vez están controlados localmente, como se puede deducir por la densidad de inervación^{3,4}. Entonces, en los movimientos voluntarios parecería que hubiera una descarga masiva sobre las vías que llegan a las motoneuronas y es tan preciso ese control que el movimiento transcurre sin interferencias con otras vías. Este control es entonces muy complicado ya que intervienen muchas variables para obtener un movimiento que además, está condicionado por características locales del músculo, tales como las diferencias entre las unidades motoras (tipo de fibra muscular, velocidad de conducción de las fibras nerviosas, etc)⁸.

El conjunto del movimiento obedece en primer lugar al propósito que tenga el organismo, la necesidad actual que condiciona el tipo de movimiento a realizar y por consiguiente la secuencia misma de él. El movimiento final que se realiza depende de la integración hecha por las motoneuronas alfa y es así como, durante la contracción tanto refleja como voluntaria, hay reclutamiento de unidades motoras a diferentes niveles bajos de fuerza. No parece ser necesario el reclutamiento de un número determinado de neuronas con una frecuencia definida, sino que depende de la necesidad del organismo^{7,10}.

Grillner y Udo según Evarts⁴ encontraron que 90% de las unidades motoras se reclutaban cuando la fuerza era de 50% del máximo, algo inesperado experimentalmente. Sin embargo, así se garantizan fuerzas sostenidas por tiempos largos con poca fatiga. Durante contracciones isométricas voluntarias el reclutamiento de unidades motoras sólo explica 30% de la fuerza; parece que el resto depende del aumento de la frecuencia de cada unidad y al considerar el rango fisiológico total la combinación frecuencia-unidades motoras reclutadas producen las fuerzas más eficientemente^{4,8,10}.

Estos y otros resultados adicionales cuya discusión no es el objetivo de este artículo, parecen indicar que los diferentes núcleos motores dirigen el flujo neural por las vías adecuadas al movimiento requerido a pesar de la existencia de neuronas más activables que otras por razón de sus umbrales más bajos.

¿Qué sucede entonces si se realiza una acción que sea opuesta a un movimiento reflejo? Para contestar esta pregunta se entrenaron micos para responder de manera opuesta a un comando reflejo². Los resultados muestran que el animal responde siempre reflejamente en primer lugar y después de un silencio de unos 40 ms aparece la respuesta contraria al reflejo. Se ha interpretado ese silencio como el tiempo que se utiliza en cambiar del circuito cerrado de

comando al abierto que bloquearía la respuesta refleja. Ese silencio desaparece si el movimiento se realiza en la misma dirección del reflejo. Estos experimentos muestran que las acciones reflejas no pueden ser modificadas. Sin embargo, se pueden facilitar o inhibir si son convenientes o no para mantener la estabilidad corporal^{2,5,11}.

Los requerimientos básicos para la integración de las señales neurales en los sistemas motores pueden resumirse así:

1. **La información que llega de los receptores sensoriales o de las neuronas debe ser canalizada a las motoneuronas apropiadas, o sea las que inervan músculos específicos.** A causa de las diferentes circunstancias para hacer los movimientos en respuesta a estímulos aplicados en una determinada región, el sistema nervioso central debe ser capaz de seleccionar e iniciar el flujo nervioso en una dirección.
2. **El sistema nervioso central debe controlar adecuadamente el grado de contracción de cada músculo de acuerdo con el propósito,** entonces cuando se alcanza un objeto, la información sensorial tiene que decir qué tanto contraer cada uno de los músculos del brazo dependiendo de la posición que se tenga o sea necesaria adoptar para alcanzar el objeto.
3. **Finalmente, la actividad de una variedad de diferentes músculos tiene que ser coordinada.** Para llevar una parte de la pierna a una determinada posición no es suficiente contraer los músculos agonistas; también hay que relajar los antagonistas. Adicionalmente, los músculos también se tienen que contraer: algunos para fijar las articulaciones y otros para evitar pérdidas de balance. Este patrón global de actividad muscular espacio-temporal es lo que se conoce como **sinergismo**.

Mucha actividad muscular ocurre sin que nosotros seamos conscientes de ella. Por ejemplo, si se está de pie y se levanta un brazo, los músculos de la pierna se contraen antes que los del brazo. Esto evita una desviación súbita del centro de gravedad que podría ocasionar una caída¹¹.

EFFECTOS DE LA ESTIMULACION CORTICAL

La naturaleza de las respuestas que se evocan al estimular la corteza depende de la zona estimulada y de si las conexiones de esa región con el resto de la corteza están intactas

tos. Desde hace varias décadas se conoce que se pueden producir movimientos de las piernas y del tronco por actividad epiléptica o estimulación eléctrica del área 5 y que la organización somatotópica, aunque menos precisa, es semejante a la del área 4, con umbrales de 1.5 a 3 veces mayores. Las respuestas motoras son más difusas en su distribución que las evocadas por estimulación en el giro precentral.

Los movimientos observados durante la estimulación en el área 5, parecen componentes de movimientos más complejos, de orientación y coordinación que involucra acercamiento o alejamiento de las extremidades, con actividad en varias articulaciones y persistiendo después de la finalización del estímulo. Ejemplos típicos de este caso son: 1. Girar la cabeza y los hombros hacia el lado contralateral. 2. Movimientos de acercamiento o alejamiento del brazo contralateral, acompañado de flexión o extensión de los dedos. Estas respuestas parecen estar mediadas sólo en parte por la corteza motora primaria puesto que no son abolidas por ablación bilateral de los giros pre y postcentral aunque disminuyen en intensidad y especificidad somatotópica. Esto sugiere que el área 5 puede estar envuelta tanto en iniciación como guía de movimiento voluntario exploratorio del brazo y mano.

Los movimientos producidos por estimulación de la corteza motora de pacientes conscientes, son parecidos a los obtenidos en animales, pero más discretos, llevando a un control más fino de la musculatura distal. La estimulación cortical produce parálisis del control voluntario de la musculatura. P.e. una persona que sostenga una barra fuertemente con ambas manos, relajaría el lado contralateral al de estimulación y si está hablando, pararía en la mitad de una palabra si se estimula el área que controla los músculos laríngeos^{2,3}. Durante la estimulación el sujeto puede informar sólo la sensación del movimiento a medida que ocurre. Sensaciones de adormecimiento o de hormigueo se informan poco con estimulación precentral pero generalmente de sitios postcentrales. Con frecuencia al paciente le sorprende ver que su mano se mueve sin su control. El tipo de respuesta es la misma en un pianista o un obrero, es decir por este método no hay evidencia de adquisición de habilidades.

Se conoce relativamente poco acerca de los mecanismos que operaron para respuestas a estímulos corticales. En muchas ocasiones, el electrodo excita tanto las eferencias piramidales como las extrapiramidales. La delicadeza y discreción de las respuestas se reconocen como piramidales principalmente. Otros estudios muestran que un solo estímulo a la corteza motora puede producir descargas en más

de un sistema con activación amplia de la formación reticular del tallo cerebral, poco después del estímulo cortical, que se proyecta a su vez a los cuernos ventrales espinales^{9,11}.

El área 7 parece que está involucrada íntimamente en procesos de atención visual dirigida que preceden movimientos hacia un objetivo situado en el campo visual, ya que lesiones allí, producen deficiencias en la frecuencia y exactitud de los movimientos de las piernas hacia objetos en el campo visual contralateral^{4,8}.

La estimulación del área motora suplementaria evoca movimientos sinérgicos complejos en los ojos y cara cuando se producen en las porciones más laterales y de los ojos, cabeza, tronco y piernas cuando se hace medialmente. En el último caso, el sinérgismo recuerda movimientos complejos de orientación y alcance de objetos. Algunos otros movimientos evocados por estímulos en la región medial del área 6aB, son movimientos bilaterales involuntarios de la cabeza, dirigiéndose a mirar la mano contralateral o parálisis del movimiento voluntario que se está realizando¹¹.

PAPEL DEL CEREBELO

A pesar de la evidencia del papel de la corteza cerebral en la iniciación y control del movimiento se ha sospechado que la actividad muscular se organiza y planifica en otra parte. Investigaciones de los últimos quince años muestran evidencia convincente que el cerebelo actúa en la iniciación de movimiento y tiene una función esencial en coordinar la actividad de diferentes músculos^{3,5,6,10}.

Las aferencias al cerebelo provienen de todos los receptores sensoriales, como también de la corteza cerebral y de los núcleos del tallo cerebral formando dos mapas somatotópicos, uno en el lateral anterior y otro en el posterior. Estas vías mantienen informado al cerebelo de los eventos sensoriales de la periferia y de todos los comandos que se origina en las áreas corticales motoras y asociativas del cerebelo^{3,6}.

Las eferencias están representadas exclusivamente por las neuronas de Purkinje cuyos axones terminan en los núcleos cerebelares profundos como también en los núcleos vestibulares, a través de los cuales ejerce su influencia sobre la médula espinal y la corteza cerebral.

Los desórdenes del cerebelo producen una serie de síntomas y signos que a menudo ayudan a localizar una enfermedad en porciones específicas del cerebelo.

Una de las funciones perturbadas por enfermedad es el sinergismo, presentándose fallas o pérdida de la coordinación durante el movimiento, incluyendo dirección, amplitud y fuerza y en lugar de traducirse en una actividad suave, bien controlada, aparece la descomposición del movimiento, en la cual los varios componentes del desempeño motor no se ejecutan en una secuencia suave. Aparece también hipotonía, incapacidad para suspender un movimiento de manera rápida y súbita, temblor marcado al final del movimiento, así como desórdenes en la articulación del lenguaje y problemas para caminar.

Las deficiencias clásicas causadas por lesiones de las zonas medial e intermedia del cerebelo se relacionan con dificultades para estar de pie, en los movimientos de las piernas, y en la movilidad ocular. Estas zonas, incluyendo el flóculo, se han considerado tradicionalmente importantes en la coordinación de los movimientos durante su realización y en el control de la postura, pero es claro que no se puede atribuir una función particular a cada uno de ellos ya que la evidencia disponible muestra más de un sitio implicado no sólo en el control de la locomoción, sino en la postura^{3,5}. Electrofisiológicamente se ha indicado que cada relevo codifica diferentes aspectos del comportamiento en distintos subgrupos de neuronas, pero todavía no se sabe si una subpoblación celular está especializada para una tarea determinada o si integra los diferentes aspectos del comportamiento motor.

El cerebelo lateral ha sido propuesto como el "planificador" y "programador" de los movimientos, pero como existen dificultades en la definición de los términos, tampoco es fácil determinar su contribución. Las lesiones cerebelares no interfieren con los aspectos cognoscitivos del comportamiento motor, por consiguiente si "planificar" significa un proceso de preparación elaborado para seleccionar las estrategias del movimiento, difícilmente el neocerebelo cumpliría esa función; si "programar" se puede ver como un proceso asociado con la ejecución inmediata, por ejemplo, con instrucciones detalladas tales como dirección, velocidad o fuerza, entonces tal papel parece que es compatible, al menos, con las observaciones clínicas.

La evidencia anatómica ha sugerido que el cerebelo intermedio está involucrado en la corrección de los movimientos durante su ejecución. La corrección se puede iniciar por la corteza motora y el control cerebelar podría estar mediado por su acción directa sobre los centros espinales a través del tracto rubroespinal⁵, pero sería incompatible con un posible papel como vía de comando motor, ya que el cerebelo intermedio está incluido en un circuito de

comando organizado por músculos únicos y de manera recíproca. Es posible que las áreas corticales de asociación produzcan impulsos capaces de disparar este circuito. Una influencia colateral de este núcleo sobre la corteza podría ser la de actuar como interruptor (switch) de la vida corticoespinal⁷.

El papel del cerebelo en la generación de actividad de la corteza motora ha sido demostrado experimentalmente en monos entrenados, por Brooks et al², quienes redujeron la temperatura del cerebelo y registraron la actividad cortical durante movimientos preprogramados, observando que la respuesta de las neuronas de la corteza motora se retardaba si se comparaba con los registros obtenidos antes y después de dicho enfriamiento. La información procedente del cerebelo y de los ganglios basales a través del tálamo, añade más complicaciones al problema del control motor ya que para entenderlo, es necesario comprender la clase de información procesada por estas estructuras subcorticales y descubrir cómo interactúan con el tálamo.

Las inquietudes y sugerencias aquí señaladas son parte de las múltiples dudas que aún esperan solución para comprender el control motor supraespinal y su papel en el conjunto del comportamiento.

REFERENCIAS

1. Brazier, M.A.: The historical development of neurophysiology. Pp. 1-58. In *Handbook of physiology, neurophysiology*. J. Field & V.E. Magoun, Eds., Hall American Physiological Society, Washington, 1959.
2. Evarts, E.V.: Brain mechanisms of movement. *Sci Am*, 1979, 241: 164-172.
3. Kandel, E. & Schwartz, J.H. (eds): *Principles of neural science*. Elsevier, North Hollands, Inc., New York, Amsterdam, Oxford, 751 pp., 1982.
4. Evarts, E.V.: Motor cortex output in primates. Pp. 217-241. In: *Cerebral cortex, sensory motor areas and aspects of cortical connectivity*. Eg. Jones & A. Peters, Eds., Plenum Press, New York, London, 1986.
5. Massion, J., Paillard, J., Schultz, W. & Wiesendanger, M. (eds): Neural coding of motor performance. *Exp Brain Res*, suppl. 7, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 348, 1983.
6. Mountcastle, V. Ed: *Medical Physiology*, 14 ed., C.V. Mosby, pp. 669-892, 1980.
7. Stein, R.B., Pearson, K.G., Smith, R.S. & Redford, J.B. (Eds): *Advances in behavioral biology. Control of posture and locomotion*. Plenum Press, New York, London, 635 pp., 1983.
8. Talbot, R.E. & Huymphrey, D.R. (eds). *Posture and movement*. Raven Press, New York, pp. 311, 1979.
9. Lloyd, D.P.C.: The spinal mechanisms of the pyramidal system in cats. *J Neurophysiol*, 1941: 525-546.
10. Shapovalov, A.I.: Neuronal organization and synaptic mechanisms of supraspinal motor control in vertebrates. *Rev Physiol Biochem Pharmacol*, 1975, 72: 1054.
11. Masher, L.M.: Adapting reflexes controlling the human posture. *Exp Brain Res*, 1976, 26: 59-72.