

CAPÍTULO 24: BASES NEURALES DEL CONTROL MOTOR

Introducción

Los **Sistemas motores somáticos** son los que controlan el sistema músculo - esquelético (**Sistemas motores**). En el encéfalo hay diversas estructuras que intervienen en el control motor; en muchas de ellas se originan vías nerviosas que transmiten sus señales descendentes (sistemas motores descendentes) hasta las motoneuronas somáticas (motoneuronas o neuronas motoras) del tronco del encéfalo y de la médula espinal que inervan los músculos esqueléticos. Los sistemas motores los constituyen diversas estructuras encefálicas, las vías que en ellas se originan y las motoneuronas.

Los sistemas motores en el caso de la especie humana, permiten mantener el cuerpo erguido (de pie) en contra de la gravedad; permiten que el organismo se movilice para interactuar con el medio ambiente en el que se desenvuelve (ej.: andar, correr). Las **posturas**, las posiciones estáticas del cuerpo o de cualquiera de sus partes, y los **movimientos**, que son el paso de una postura a otra, se alternan constantemente en el comportamiento. Sus funciones son:

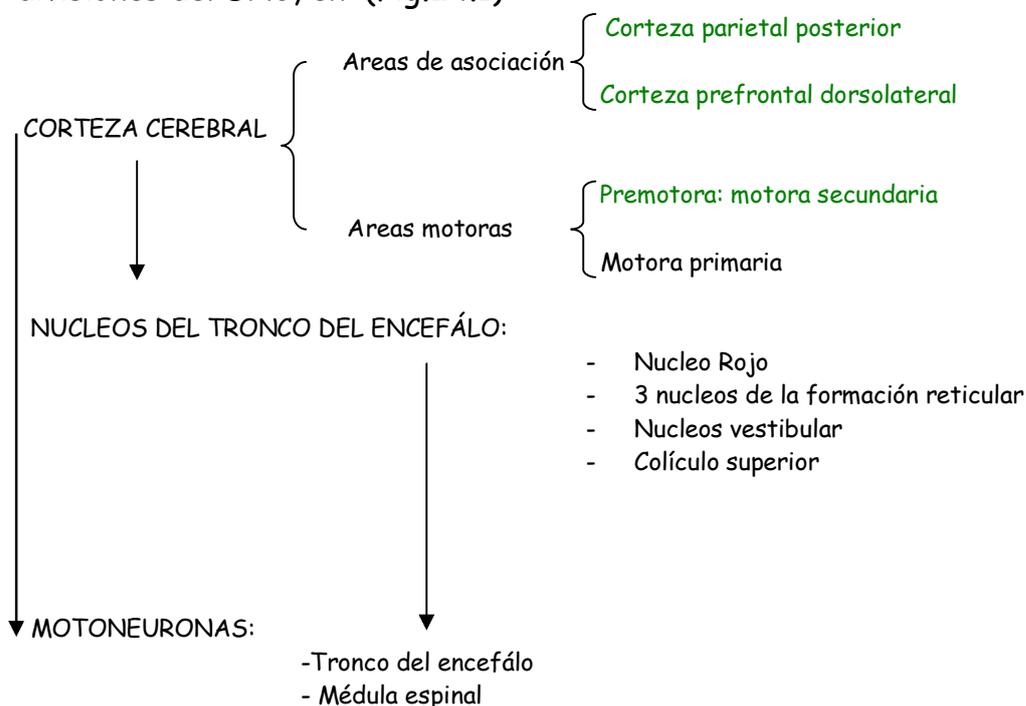
*El mantenimiento de posturas y la realización de los movimientos, controlados por diferentes sistemas motores del SNC.

*Planificar, coordinar y ejecutar el control motor del sistema músculo - esquelético que interviene en su mantenimiento o realización.

Aproximación General a los Sistemas Motores

Componentes

Los Sistemas Motores están formados por varios componentes de distintas divisiones del SNC, en: (Fig.24.1)



GANGLIOS BASALES (modulador): 1Cuerpo Estriado, 2Núcleo subtalámico y 3Sustancia Negra del Mesencéfalo.

CEREBELO

Características Generales de la Organización de los Sistemas Motores

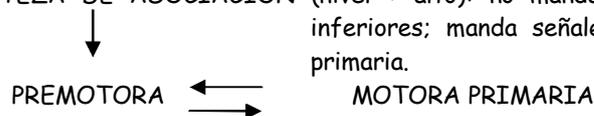
Las vías motoras se originan en los distintos niveles del SNC y siguen distintas trayectorias: en la corteza cerebral y el tronco del encéfalo se originan las vías motoras descendentes que forman los sistemas descendentes corticales y troncoencefálicos cuyas señales llegan hasta las motoneuronas del tronco del encéfalo y de la médula espinal.

Las áreas de asociación de la corteza cerebral que intervienen en el control motor, los ganglios basales y el cerebelo actúan sobre las vías motoras descendentes (no motoneuronas directamente) por lo que se consideran sistemas centrales de control motor.

En los sistemas motores existe una **organización jerárquica**, en la que existen distintos niveles con gradación de funciones y en la que las órdenes fluyen desde los niveles superiores a los inferiores. Los niveles inferiores tienen competencias para tareas muy específicas, de este modo los niveles superiores quedan libres para desempeñar funciones más complejas.

NIVEL SUPERIOR: Componentes de la Corteza Cerebral

- CORTEZA DE ASOCIACIÓN (nivel + alto): no manda señales descendentes a los niveles inferiores; manda señales a las áreas premotoras y motora primaria.



NIVEL INTERMEDIO: núcleos de tronco del encefalo:

- Nucleo Rojo
- 3 núcleos de la formación reticular
- Colículo superior
- Núcleos vestibulares

NIVEL INFERIOR: Motoneuronas del Tronco del encéfalo y de la Médula espinal

Son capaces de realizar movimientos reflejos y en ellas convergen las vías descendentes directas e indirectas.

SISTEMA MODULADOR

- Ganglios basales
 - Sustancia negra
 - Subtálamo
 - Cuerpo estriado
- Cerebelo

El **nivel superior** lo desempeñan los componentes de la corteza cerebral. La corteza de asociación se considera el escalafón más alto porque aporta a la corteza motora señales que son fundamentales para que ésta realice su actividad; pero desde las áreas de asociación no se envían señales descendentes a los niveles inferiores para el control motor; sino que participa en él haciendo confluir sus señales en las áreas premotoras y en el área motora primaria. (Fig. 24.4 y 24.6). Las áreas premotoras, envían numerosas señales al área motora primaria (de la que también reciben señales), de modo que en el área motora primaria confluyen gran parte de las señales de carácter motor que viajan por la corteza cerebral. Y el área motora primaria y las áreas premotoras son el origen de las vías descendentes de la corteza cerebral (Sistemas descendentes de la corteza motora).

El **nivel intermedio** lo constituyen los núcleos en los que se originan los sistemas descendentes del tronco del encéfalo a la médula espinal: el núcleo rojo, los tres núcleos de la formación reticular, los núcleos vestibulares y el colículo superior.

Las motoneuronas de la médula espinal y del tronco del encéfalo ocupan el **nivel inferior** en el organigrama del control motor (Fig.24.2), por una parte tienen autonomía para realizar actos motores estereotipados y automáticos (movimientos reflejos) sin contar con los niveles superiores y por otra, sobre ellas convergen directa o indirectamente todas las órdenes motoras superiores.

Hay dos **sistemas moduladores**, los ganglios basales y el cerebelo que intervienen en el control motor modulando la actividad de los sistemas descendentes, cortical y troncoencefálico. (No envían órdenes directas a las motoneuronas).

Desde los niveles superiores de la jerarquía motora las órdenes descienden al nivel inferior:

- **en serie** - por vías indirectas a través de los sistemas troncoencefálicos
- **en paralelo** - directamente, con lo que evitan las intervenciones intermedias. (Fig. 24.2)

Esta organización en paralelo en las vías motoras descendentes aporta mayor capacidad de procesamiento y adaptación en el control motor.

Los sistemas motores (somáticos) están formados por componentes de distintas divisiones del SNC, que se relacionan por vías neurales. Entre estos componentes se establece una organización jerárquica. Las motoneuronas de la médula espinal y del tronco del encéfalo ocupan el **nivel inferior** en el organigrama de control motor.

El **nivel superior** de la jerarquía motora lo desempeñan los componentes de la corteza cerebral. La corteza de asociación participa en el control motor a través de las áreas motoras sobre las que se confluyen sus señales. Es el área motora primaria y en las áreas premotoras se originan los sistemas motores descendientes corticales.

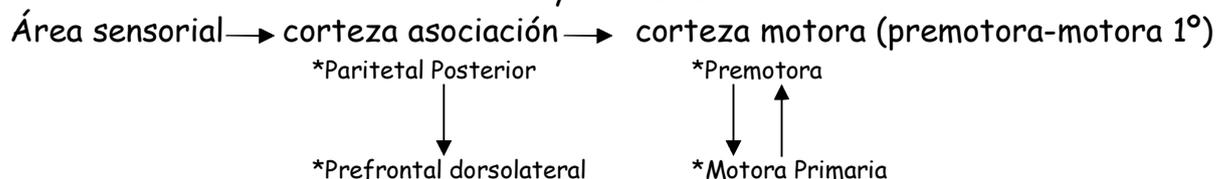
El núcleo rojo, varios núcleos de la formación reticular, los núcleos vestibulares y el colículo superior ocupan un lugar **intermedio** en la jerarquía motora y originan los sistemas motores descendentes del tronco del encéfalo.

Los ganglios basales y el cerebelo son **sistemas moduladores** que intervienen en el control motor modulando la actividad de los sistemas descendentes (cortical y troncoencefálico).

Las vías motoras descendentes tienen una organización en serie, indirecta y una organización directa en paralelo.

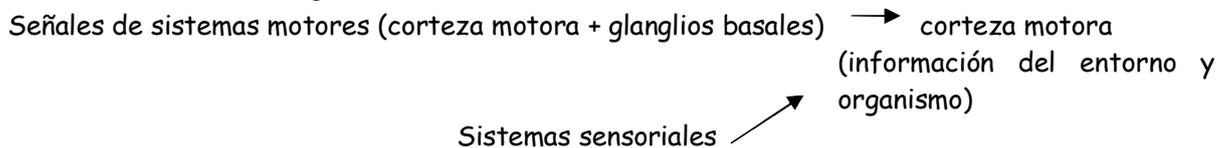
Áreas Corticales que Intervienen en el Control Motor

Las señales viajan masivamente por la corteza cerebral desde las áreas sensoriales a la corteza de asociación y desde ésta a la corteza motora.



Las áreas de asociación más relacionadas con el control motor son la **corteza de asociación parietal posterior** y la **prefrontal dorsolateral**. Éstas y las **áreas premotoras** y el **área motora primaria** son los componentes corticales de los sistemas motores. (Fig. 24.4 y 24.6).

Las áreas de asociación que intervienen en el control motor integran señales desde componentes de los sistemas motores como la propia corteza motora y los ganglios basales. Y son éstas áreas las que dirigen su flujo de señales hasta la corteza motora y le aportan información, del entorno y del propio organismo, necesaria para el control motor. Sobre las áreas de asociación también convergen señales procedentes de varios sistemas sensoriales.



Cada una de las áreas corticales que intervienen en el control motor se ocupa de funciones distintas:

Las áreas de asociación eligen la información que es relevante para la realización de un acto motor, sirviéndose de las señales que confluyen sobre ellas, seleccionan la mejor estrategia para llevarlo a cabo y toman la decisión de iniciar el movimiento. Las señales se transmiten, por conexiones intracorticales, a las áreas motoras de la corteza;

Son la áreas motoras las que elaboran los programas y las órdenes de cómo y cuándo realizar los movimientos y los envían, a través de los sistemas descendentes, hasta los niveles inferiores de la jerarquía motora.

Corteza de Asociación Parietal Posterior y Prefrontal Dorsolateral

La corteza de asociación parietal posterior (áreas 5, 7, 39 y 40 de Brodmann) recibe una gran cantidad de aferencias (Fig. 24.3) a través de las cuales le llega múltiple información respecto:

- a la posición de las partes del cuerpo que se van a mover
- a la situación espacial de los objetos del entorno en el que se van a desarrollar los movimientos
- planes o programas motores
- estado de motivación del organismo.

Estas señales procesadas en la corteza parietal posterior se transmiten:

- A la corteza de asociación prefrontal dorsolateral
- A las áreas motoras de la corteza (Fig. 24.4 y 24.6).

El área de asociación parietal posterior interviene en el control motor aportando a la corteza de asociación prefrontal dorsolateral y a las áreas motoras de la corteza las **claves sensoriales** necesarias para la realización de movimientos dirigidos a un blanco y las **señales motivacionales** que subyacen a los actos motores.

La observación de pacientes con lesiones en el área de asociación parietal posterior indica que su integridad parece ser fundamental para realizar movimientos dirigidos a un blanco (movimientos de alcance y prensión) como los que normalmente se hacen para coger un objeto, con ayuda de la información visual. Estos pacientes, además de problemas visuoperceptivos, padecen *ataxia óptica*, una alteración que se manifiesta en que tienen problemas para alcanzar objetos en el espacio. Las lesiones en ésta área también afectan a los aspectos temporales del movimiento.

Una de sus funciones fundamentales

- Procesar la información visual para la localización de los objetos en el espacio aportar las claves espaciales necesarias para la realización de movimientos dirigidos a un blanco.
- Aportar señales motivacionales para el control motor.
- Intervenir en los movimientos dirigidos a un blanco integrando los estímulos sensoriales con el estado del individuo (motivación), y enviando esta información a la corteza de asociación prefrontal dorsolateral y a la corteza motora.

La **Corteza de asociación prefrontal dorsolateral** recibe la información procedente de la corteza de asociación parietal posterior respecto a la localización de los objetos y del cuerpo con relación a ellos y la relativa al estado motivacional del organismo. En ésta se almacena esta información para aportar una representación mental de los estímulos a los que el sujeto tiene que responder teniendo en cuenta su situación actual y se compara con estrategias utilizadas en experiencias previas.

La corteza prefrontal planifica nuestro comportamiento en función de la experiencia, el resultado de la integración que se produce en esta corteza es que ésta selecciona los aspectos que son más relevantes para realizar con éxito un acto motor. Es decir, selecciona la estrategia para la puesta en marcha del movimiento.

La corteza prefrontal toma la decisión de iniciar los movimientos. Se ha observado que las neuronas de la corteza de asociación prefrontal dorsolateral son las primeras que comienzan a disparar antes de que se realice una tarea motora y continúan disparando durante la realización de la misma. En esta corteza se puede tomar la decisión de iniciar los movimientos voluntarios en función de la información sensorial procedente de la corteza de asociación parietal posterior. Y las señales respecto a estos aspectos del control motor se transmiten, por conexiones intracorticales, a las áreas premotoras de la corteza (Fig. 24.4)

Áreas Motoras de la Corteza Cerebral

- | | |
|--------------------|--------------------------------------|
| 1. Premotora | } Exclusivas de los sistemas motores |
| 2. Motora primaria | |
| 3. Suplementaria | |

Las áreas motoras de la corteza cerebral constituyen el nivel superior de la jerarquía motora desde el que se envían órdenes descendentes a los niveles inferiores. Estas áreas se localizan en el lóbulo frontal, anteriores a la cisura central. El **área o corteza motora primaria** (área 4 de Brodmann) se localiza en la cicunvolución precentral, desde la cisura lateral hasta la superficie medial del hemisferio cerebral.

Anterior a ella se localizan las **áreas premotoras o corteza motora secundaria** (área 6 de Brodmann): en la superficie lateral del hemisferio.

Y el **área motora suplementaria** (Fig. 24.6) en la parte superior y medial del mismo.

La función de esas áreas es la planificación y ejecución de movimientos voluntarios. Las tres áreas de la corteza motora están especializadas en el control motor, y cuando se estimulan eléctricamente se producen movimientos en determinadas partes del cuerpo (G.T. Fritsch y E. Hitzig).

La corteza motora primaria tiene una **organización somatotópica**, una representación topográfica, un mapa, de las distintas partes del cuerpo, ya que la estimulación de distintos puntos de la misma producía movimientos en distintas zonas corporales. (Fig. 24.5). Las extremidades inferiores están representadas en la superficie medial del hemisferio y le siguen hacia la superficie lateral las caderas, el tronco, las extremidades superiores y los músculos faciales, que están próximos a la cisura lateral. La organización somatotópica es desigual en las

distintas zonas corporales en la corteza motora primaria. (Las otras áreas corticales también están organizadas somatotópicamente)

La representación desproporcionada de las distintas partes del cuerpo en la corteza motora primaria forma un **humúnculo motor** similar al de la corteza somatosensorial.

En 1960, por los experimentos realizados, se considero que la corteza motora primaria estaba organizada en **columnas** que controlaban la acción de los músculos individuales. Sin embargo, parece que la organización funcional de ésta corteza es más complicada, ya que ciertos músculos están representados en mas de un sitio de la corteza, existe solapamiento entre neuronas que controlan los distintos músculos. Así por ejemplo, el control del movimiento individual de un dedo está influido por una red de neuronas que no están somatotópicamente segregadas para el control de cada dedo, sino distribuidas en el área de representación de la mano.

Las zonas que controlan cada parte del cuerpo en las 3 áreas de la corteza de cada hemisferio están interconectadas por fibras de asociación. Las áreas suplementarias y premotora están conectadas entre sí y envían un flujo masivo de señales al área motora primaria. Todas las áreas motoras están recíprocamente conectadas (Fig. 24.6). Desde las distintas zonas de las 3 áreas de cada hemisferio se envían proyecciones por el cuerpo calloso a las zonas homologas de las áreas motoras del hemisferio contralateral. Las áreas de representación de las partes más distales de las extremidades son una excepción ya que no están interconectadas, quizás para permitir su mayor independencia al realizar tareas presinles y manipulativas muy específicas y su intervención independiente en movimientos o posturas distintos.

Función de las Áreas Premotoras o Corteza Motora Secundaria

Las áreas premotoras intervienen:

- en la planificación o programación de los movimientos;

Antes de iniciarse un movimiento efectivo, se requiere de un plan de acción que establezca la secuencia de movimientos necesarios para conseguir el fin que se desea. Cuando se lesionan éstas áreas se producen dificultades para desarrollar las estrategias adecuadas para la realización de los mismos.

Corteza premotora

La **corteza premotora** tiene por función principal:

- participar en la preparación de movimientos, en la **planificación o programación motora**, especialmente de los movimientos inducidos por estímulos externos y no la de la de provocar movimiento de los músculos. (Fig. 24.6)
- Los registros de neuronas individuales sugieren que la corteza premotora tiene una función anticipatoria, previa al propio acto motor, cuyo objeto sería preparar a la corteza motora primaria para el acto motor inminente.

Requiere una estimulación mucho mayor que el área motora primaria para promover movimientos. Se piensa que esto es así debido a que, en estos experimentos, las neuronas premotoras aumentan su frecuencia de disparo cuando el animal ve que aparece un objeto en su campo visual, o cuando se le presenta una señal, visual o auditiva, que le indica que ha de estar preparado para realizar un movimiento en una dirección determinada. Sin embargo, las neuronas premotoras disminuyen su frecuencia de disparo en el instante que comienza a realizarse el

movimiento. (Fig. 24.7). En humanos, el área premotora se activa cuando se realiza un movimiento guiado por un estímulo externo, pero si no existe estimulación externa, la corteza premotora no se activa cuando el sujeto realiza el movimiento.

Área motora suplementaria

La conectividad del **área motora suplementaria** apunta a que su función:

- Es realizar una compleja integración sensoriomotora.
- Interviene en la **programación motora** y en la **coordinación de movimientos complejos (coordinación bimanual)**. Implicada en la coordinación motora de las manos (bimanual)
- Influye sobre los movimientos voluntarios programando los movimientos individuales en secuencias complejas y coordinadas.
- Interviene en el desarrollo de programas para controlar secuencias de movimientos y cuando los movimientos repetidos se ensayan mentalmente, (Fig. 24.9)

Las neuronas del área motora suplementaria se activan varios milisegundos antes de que se ejecute una tarea motora y sigue después. Requiere mayor estimulación que el área motora primaria para evocar movimientos. Una lesión en esta área interfiere en la coordinación de las dos manos para realizar una tarea y no en los movimientos individuales. (Fig. 24.8).

*El área motora suplementaria y la corteza motora primaria pueden ejecutar movimientos repetidos simples sin la intervención de la corteza de asociación no de la corteza premotora.

*Ésta área y la corteza premotora influyen sobre los movimientos voluntarios sobre todo a través del área motora primaria. Sin embargo, la estimulación del área motora suplementaria también provoca movimientos posturales del cuerpo.

Función del Área Motora Primaria

El **área motora primaria** se activa durante la ejecución de los movimientos y ya que, sobre ella convergen las proyecciones de las áreas premotoras (Fig. 24.6), parece que éstas la preparan para la realización de los movimientos.

También recibe proyecciones desde la corteza somatosensorial primaria, de modo que las neuronas que responden a los estímulos de una parte del cuerpo envían proyecciones a las neuronas motoras que controlan los músculos de esas mismas partes del cuerpo. Estas proyecciones proporcionan a la corteza motora retroalimentación sensorial acerca de la contracción de los músculos y de la magnitud de los movimientos que se están realizando.

Otras señales de retroalimentación le llegan desde el núcleo ventral posterolateral del tálamo (de relevo somatosensorial).

Las áreas motoras reciben copias de las órdenes que han enviado a los músculos, estas señales proporcionan a la corteza motora una gran información para evaluar los errores en los movimientos y corregirlos.

En los experimentos de registro de neuronas individuales de la corteza motora primaria se observó que se activan poblaciones neuronales distintas durante la flexión y la extensión de la muñeca (Fig. 24.10), y que la modulación de la actividad neuronal se realiza antes de la contracción de los músculos.

El área motora primaria:

- Participa en el inicio, o disparo del movimiento.
- Las neuronas individuales codifican el grado de fuerza ejercida por los músculos.
- La fuerza de la contracción muscular se codifica mediante un código temporal (mayor frecuencia).
- También codifica la dirección en la que se ha de realizar el movimiento.

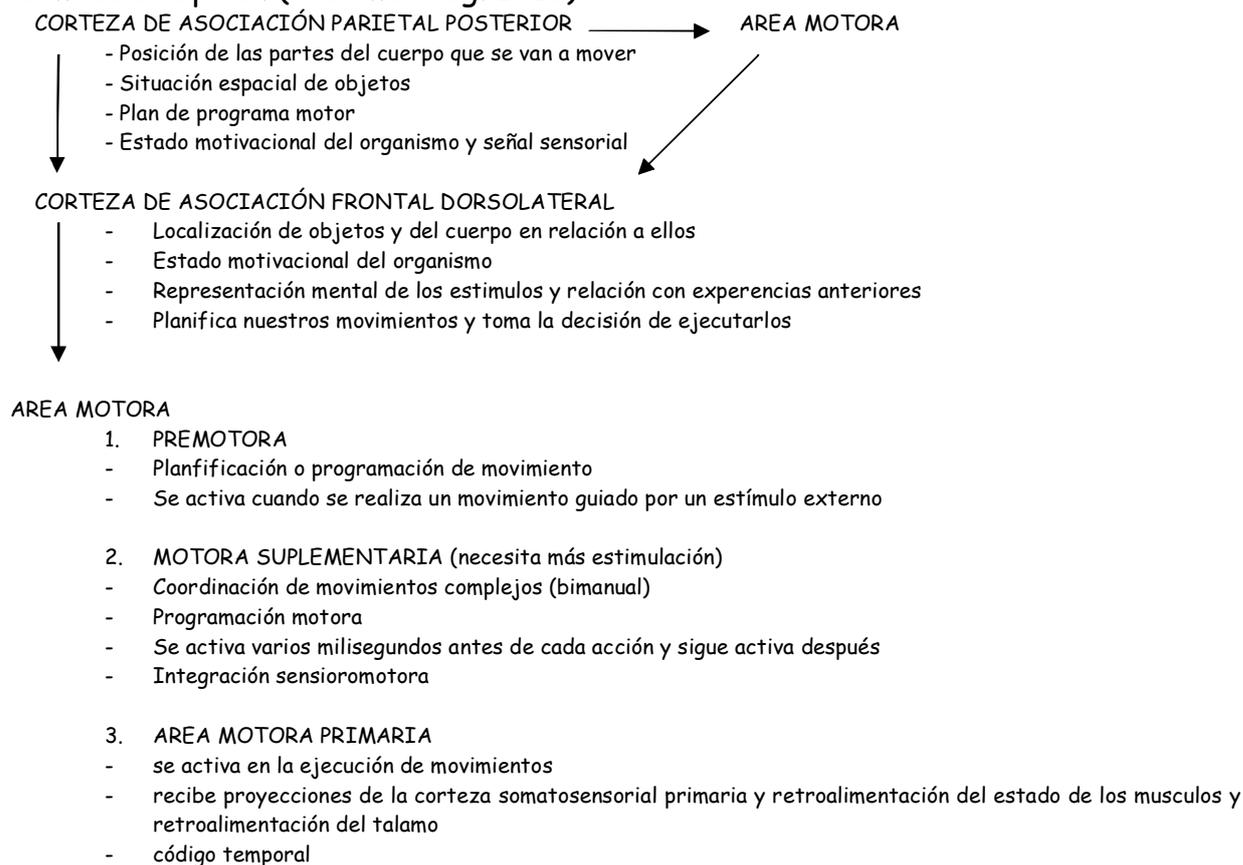
Las características de los movimientos se codifican en las neuronas individuales de la corteza motora primaria y los códigos que estas utilizan. Algunas de las neuronas corticales parece que codifican la velocidad de la fuerza que esta aplicando. La **dirección** parece depender de la acción conjunta de amplias poblaciones de neuronas cuya activación esta sintonizada para los movimientos en una dirección preferida.

La corteza motora primaria interviene:

- en la ejecución de los movimientos estableciendo las **órdenes motoras** de cuándo y cómo se han de mover los músculos.

Las áreas premotoras intervienen sobre todo en la etapa previa al inicio de los movimientos y establecen los planes motores más adecuados para el desarrollo de los mismos.

Las órdenes elaboradas en la corteza motora primaria se envían a los niveles inferiores para influir sobre las motoneuronas que inervan los músculos. Las áreas premotoras también envían proyecciones descendentes al tronco del encéfalo y a la médula espinal. (Resumen Pág. 1010)



Sistemas Motores Descendentes

Los sistemas motores descendentes los forman las vías que descienden desde la corteza motora y desde el tronco del encéfalo hasta confluir sobre las motoneuronas y son la vía final común desde la que se controlan los músculos.

En la corteza motora se originan vías que influyen sobre las motoneuronas a través del nivel intermedio de la jerarquía motora, es decir, de los núcleos del tronco del encéfalo en los que se originan, a su vez, sistemas descendentes.

Se dan vías en serie (indirectas) y también vías en paralelo (directas), éstas descienden directamente hasta las motoneuronas del tronco del encéfalo y de la médula espinal. Esta organización de las vías descendentes, en serie y en paralelo, aporta mayor capacidad de procesamiento y de adaptación en el control motor.

Los sistemas motores descendentes del tronco del encéfalo se originan en los núcleos que ocupan el nivel intermedio: el núcleo rojo, varios núcleos de la formación reticular, los núcleos vestibulares y el colículo superior.

Sistemas Descendentes de la Corteza Motora

Los axones que descienden desde la corteza motora al tronco del encéfalo y la médula espinal corresponden a las neuronas piramidales de la capa V (Fig. 24.11) de las áreas motoras de la corteza cerebral. Algunas de estas neuronas, las **células de Betz**, son las más grandes del SNC, pero otras muchas neuronas piramidales contribuyen con sus axones a los tractos motores descendentes. A través de ellos, las áreas motoras de la corteza cerebral controlan los músculos, tanto de la cabeza como del tronco y las extremidades.

Los diferentes tractos descienden somatotópicamente organizados por la cápsula interna y los pedúnculos cerebrales, e influyen sobre las neuronas motoras del tronco del encéfalo y de la médula espinal que inervan los músculos representados en las zonas de origen. (Fig. 24.11)

El *tracto corticobulbar* se origina en las zonas de la corteza motora donde están representadas la cabeza y la cara, y desciende hasta los núcleos motores de los nervios craneales (facial, trigémino, hipogloso y ambiguo) del tronco del encéfalo, cuyas motoneuronas inervan los músculos de las mandíbulas, de la expresión facial, de la lengua y de la faringe/laringe entre otros. Así la corteza motora controla los músculos de la cabeza que intervienen en movimientos voluntarios como los que se hacen al comer, al tragar, al hablar o al sonreír.

La corteza motora controla los músculos del tronco y de las extremidades por los tractos descendentes que influyen sobre la actividad de las motoneuronas de la médula espinal. Éstos forman vías que siguen distinta trayectoria para ejercer su influencia.

Hay **vías directas**, en paralelo, las que descienden hasta la médula espinal y **vías indirectas**, en serie, asociadas a las anteriores, que terminan en el tronco del encéfalo (Fig. 24.11 y 24.12) y ejercen su influencia sobre la médula espinal a través del nivel intermedio.

En ambos tipos hay vías que descienden en posición lateral y otras que lo hacen en posición medial:

Las **vías laterales** son el tracto corticoespinal lateral (directa) y fibras corticorrubrales (indirecta)

Las **vías mediales** son el tracto corticoespinal ventral (directa) y fibras corticorreticulares (indirecta).

Los **tractos corticoespinales**, como **vías directas** por las que la corteza motora influye sobre las motoneuronas de la medula espinal, son los más largos del SNC.

El tracto corticoespinal lateral Esta formado por las zonas de la corteza motora en las que están representadas las extremidades; y a él contribuyen con muchos axones las **zonas** en las que están representadas las partes más **distales** de las mismas (dedos manos/pies). Este tracto cruza la línea media en las pirámides bulbares y desciende por la columna lateral de la médula espinal terminando a lo largo de su extensión, aunque de modo más abundante en los ensanchamientos cervical y lumbar, que son los niveles medulares que inervan los músculos de las extremidades. Realiza sinapsis en la parte lateral del asta ventral y de la zona intermedia (láminas IX y VII), por lo que influye sobre las motoneuronas (núcleos motores) laterales (Fig. 24.11) directamente, por contactos monosinápticos sobre las mismas, o indirectamente, a través de las interneuronas de la zona intermedia. Los contactos monosinápticos son abundantes sobre las motoneuronas que inervan los músculos de los dedos. Al ser un tracto cruzado, el tracto corticoespinal lateral controla los músculos de las extremidades contralaterales.

FUNCIONES:

Esta vía es la vía por la que la corteza motora controla los músculos distales de las extremidades: antebrazos y parte inferior de las piernas, manos, pies y dedos. Es fundamental para la realización de movimientos voluntarios, finos y precisos, de las extremidades, sobre todo de las manos.

- Una de las funciones es **controlar los movimientos fraccionados (discretos) o independientes de los dedos.**
- Es fundamental en la **manipulación de objetos.**

Una transección bilateral de este tracto produce en los dedos una inhabilidad permanente, por ejemplo los monos, al agarrar una pieza de comida, movían todos los dedos juntos como si estuvieran pegados. Estos efectos eran contralaterales cuando la transección se realizaba unilateralmente (Experimentos de D. Lawrence y H. Kuypers), sin embargo los monos, mantenían otros movimientos como andar, alcanzar objetos, etc.

Las conexiones monosinápticas de los axones del tracto corticoespinal lateral con las motoneuronas laterales del asta ventral de la médula espinal son de particular importancia para los movimientos independientes o fraccionados de los dedos. El tracto corticoespinal influye sobre la actividad de las motoneuronas alfa y gamma, de modo que puede controlar la sensibilidad de los husos musculares y, por tanto, la contracción muscular y la posición de las extremidades.

Si este tracto es dañado, no se produce correctamente la manipulación, por ejemplo, el agarre de un lápiz. Su función es controlar grupos de músculos que permitan hacer ajustes espaciales para adaptar el movimiento a las condiciones espaciales del estímulo. En humanos con lesiones de las áreas motoras corticales o el tracto corticoespinal lateral, (hemipléjicos) se produce una recuperación de los movimientos lentamente, pero ya han perdido la capacidad de prensión aunque pueden hacer el movimiento de alcance (Fig. 24. 15)

Cuando un movimiento de prensión se realiza sin ayuda de la visión es el contacto con el objeto lo que provoca la formación de la pinza. Cuando el área esta guiada visualmente, la pinza de agarre se forma antes de

contactar con el objeto. La información somatosensorial y visual procesada en la corteza de asociación parietal posterior es fundamental para esta tarea. (Fig. 24.16)

Además, el tracto corticoespinal lateral a través de su acción sobre las interneuronas prepara los músculos de las extremidades para iniciar movimientos voluntarios (facilita los flexores e inhibe los extensores de las piernas).

El tracto corticoespinal ventral Esta formado por las zonas de la corteza motora en la que están representadas el cuello, el tronco, y las **zonas proximales** de las extremidades (cadera, hombro, brazo). Éste no cruza la línea media sino que sigue un curso medial por la columna ventral de la medula espinal hasta terminar, fundamentalmente, en los segmentos cervicales y torácicos superiores. Sus axones hacen sinapsis en la parte medial del asta ventral y de la zona intermedia (Láminas IX y VII) y muchos de estos contactos son bilaterales.

El tracto corticoespinal ventral influye, directa o indirectamente, sobre las motoneuronas mediales del asta ventral de la médula espinal, que son las que inervan los músculos axiales (cuello y tronco) y los proximales de las extremidades (Fig. 24.11 y 24.12)

FUNCIONES:

Esta vía es la vía directa por la que la corteza motora interviene en el control motor de los músculos del cuello, el tronco y los **proximales a las extremidades**. Colabora con la vía indirecta y con las vías mediales que se originan en el tronco del encéfalo para el **control de la postura** y de la **locomoción**.

A través de las Fibras corticorrubrales y corticoreticulares, la corteza motora influye sobre la medula espinal, dos **vías indirectas**, que terminan sobre los núcleos del tronco del encéfalo, que, a su vez, envían proyecciones descendentes a la médula espinal. Las vías indirectas de la corteza motora terminan en el núcleo rojo y en la formación reticular, y que se originan en las mismas zonas de representación cortical que los tractos corticoespinales (Fig. 24.11 y 24.12). Las **fibras corticorrubrales** son las que terminan en el núcleo rojo y proceden de las zonas de representación de las extremidades (igual que el tracto corticoespinal lateral); y las **fibras corticoreticulares** son las que terminan en la formación reticular (el gigantocelular, pontino oral y pontino caudal) y bulbar, se originan en las zonas de representación del cuello, del tronco y de las zonas próximas a las extremidades, (igual que el tracto corticoespinal ventral). Estas son vías indirectas por las que la corteza motora influye sobre las motoneuronas de la médula espinal, ya que desde el núcleo rojo y desde la formación reticular se originan tractos que descienden a la medula espinal. Estas vías indirectas permiten a la corteza motora controlar patrones de actividad muscular que se organizan a nivel del tronco del encéfalo.

Sistemas Descendentes del Tronco del Encéfalo

En el tronco del encéfalo hay varios componentes de los sistemas motores, cuyos axones forman tractos que descienden a la médula espinal. Estos tractos están organizados en vías que descienden en posición lateral o medial por la medula espinal.

El tracto rubroespinal Formado por el núcleo rojo origina una **vía lateral**; este sigue una trayectoria cruzada (igual tracto corticoespinal lateral) y termina en la parte lateral de la medula espinal. (Fig. 24.13) Realiza sinapsis en la zona intermedia y sobre las motoneuronas laterales del asta ventral que inervan los músculos distales de las extremidades, exceptuando los dedos.

FUNCIONES:

El núcleo rojo, a través del **Tracto Rubroespinal**, influye en el control voluntario de las extremidades contralaterales. Del tracto rubroespinal depende la capacidad para los movimientos independientes de flexión de los hombros y las extremidades, fundamentalmente del codo y la mano (no de los dedos).

D. Lawrence y H. Kuypers observaron que cuando seccionaban unilateralmente este tracto, a monos que les habían seccionado el tracto corticoespinal lateral, se producían nuevas alteraciones motoras en las extremidades contralaterales a la lesión. Por tanto, el tracto rubroespinal colabora con el tracto corticoespinal lateral para el control de los **movimientos independientes de las extremidades y de los hombros**, pero su influencia se restringe al codo y la mano, mientras que el corticoespinal lateral es el responsable del movimiento independiente de los dedos. El tracto rubroespinal tiene cierta contribución a funciones motoras controlados a través de los sistemas mediales

Las vías mediales troncoencefálicas están originadas desde el núcleo reticular gigantocelular, los núcleos reticulares pontino oral y caudal, el núcleo vestibular lateral, los núcleos vestibulares medial e inferior y el colículo superior y forman el- *tracto reticuloespinal bulbar, tracto reticuloespinal medial pontino, tracto vestibuloespinal lateral, tracto vestibuloespinal medial y tracto tectoespinal* - Estas vías descienden en posición ventral por la médula espinal y algunas son bilaterales (Fig. 24.14) Las vías mediales en su terminación influyen sobre las motoneuronas mediales del asta ventral que inervan los músculos axiales y los proximales de las extremidades. Muchas de sus señales inciden sobre interneuronas comisurales y propioespinales que distribuyen su influencia a ambos lados de la medula espinal y hasta niveles que no alcanzan sus axones.

FUNCIONES:

El núcleo reticular gigantocelular, los núcleos reticulares pontino oral y caudal, el núcleo vestibular lateral, los núcleos vestibulares medial e inferior y el colículo superior, que originan **LAS VÍAS MEDIALES DEL TRONCO DEL ENCÉFALO**, son fundamentales para controlar la postura y la locomoción.

Estas vías constituyen el sistema motor básico que asegura la postura erguida del cuerpo, la posición estable mientras se esta realizando cualquier movimiento, la estabilización de la cabeza y la coordinación de sus movimientos de orientación respecto al cuerpo, y la locomoción. Su función es proveer el sistema básico de control motor que puede ser modulado por los niveles superiores de la jerarquía motora.

Las funciones de las vías mediales del tronco del encéfalo y del tracto corticoespinal fueron descubiertas por D. Lawrence y H. Kuypers, a los monos que se les había seccionado el tracto corticoespinal lateral, se les seccionaba el

ventral y las vías mediales del tronco del encéfalo y los monos tenían dificultades para andar y mantenerse erguidos, de pie o sentados.

Cada uno de los tractos que forman las vías mediales del tronco del encéfalo hace su propia contribución al mantenimiento de la postura. (Cuadro 24.1) Los núcleos reticulares pontino oral y caudal se consideran la **región facilitadora** de los reflejos espinales antigravitatorios para el mantenimiento de la postura erguida. El *tracto reticuloespinal medial (pontino)* provoca una facilitación tónica de los músculos flexores de las extremidades superiores y de los músculos extensores de las extremidades inferiores, lo que facilita el mantenimiento del cuerpo contra la gravedad.

Las vías mediales descendentes del tronco del encéfalo controlan los **ajustes posturales anticipatorios** que requiere cualquier movimiento voluntario. (Fig. 24.17).

El mecanismo anticipatorio, predice las posibles perturbaciones que pueden ocurrir durante la realización de un movimiento voluntario, en consecuencia dispara los ajustes preparatorios antes de la realización del mismo. Cuando este mecanismo falla, se pone en marcha un mecanismo compensatorio de retroalimentación provocado por la pérdida de equilibrio (Fig. 24.18).

Otros ajustes posturales requieren de una acción combinada de facilitación e inhibición de varios músculos extensores y de distintas articulaciones (Cuadro 24.1). El núcleo reticular gigantocelular, del que desciende el *tracto reticuloespinal lateral (bulbar)*, está implicado en esos ajustes. Se considera una **región inhibidora** de los reflejos antigravitatorios espinales. Su acción principal es la tendencia a inhibir el reflejo de extensión antigravitatorio, inhibiendo las motoneuronas extensoras y las interneuronas asociadas, y facilitando las motoneuronas flexoras. Como consecuencia, prepara el sistema músculo - esquelético para el movimiento.

Funciones Generales de los Sistemas Descendentes

Las funciones de los sistemas motores descendentes a la medula espinal son:

1. Promover los movimientos independientes de las extremidades para la ejecución de movimientos voluntarios VIAS LATERALES
2. Controlar la postura, tanto para mantener la posición erguida del cuerpo integrando sus movimientos con los de la cabeza, como para promover ajustes posturales que permitan la estabilidad del cuerpo VIAS MEDIALES
3. Dirigir la locomoción. VIAS MEDIALES

Cada una de estas funciones está controlada por las vías (directas e indirectas) laterales y mediales descendentes de la corteza motora y por los tractos asociados a ellas descendentes del tronco del encéfalo.

La **locomoción** requiere la coordinación de contracciones alternas y rítmicas de los músculos extensores y flexores. El tipo de locomoción básico es la marcha, en la cual existen dos fases: el balanceo, durante la cual se levanta la extremidad y se desplaza hacia delante, y otra de pisada en la que se endereza la extremidad y se posa en la superficie (Fig. 24.19). La primera está controlada por la contracción de los músculos flexores, que es la que proporciona la fuerza que sostiene al sujeto y le empuja hacia delante. Se ha demostrado que los patrones rítmicos

implicados en la locomoción se generan en la médula espinal, en unos circuitos o redes neurales, denominados **generadores de acción central o generadores centrales de patrones**.

Los generadores centrales de patrones de la médula espinal no son independientes de los sistemas motores descendentes. En el tronco del encéfalo residen los centros que activan los generadores centrales de los patrones rítmicos de la locomoción. Experimentos de estimulación eléctrica han identificado 2 regiones cuya estimulación induce a la locomoción. Una es la **región locomotora subtalámica** y la otra es la **región locomotora mesencefálica**. Estas regiones emiten señales que controlan el ciclo ciclomotor y es probable que las transmitan hacia la médula espinal a través de los tractos reticuloespinales y vestibuloespinales descendentes del tronco del encéfalo. Los generadores centrales de patrones son los responsables de determinar la frecuencia de paso, mientras que la fuerza muscular parece estar determinada por los tractos descendentes desde el tronco del encéfalo, cuya actividad esta modulada por vías descendentes del *locus coeruleus* y de los núcleos del rafe, que son activadas por la región locomotora mesencefálica. La corteza motora, a través de sus vías directas indirectas, modifica los patrones estereotipados de la locomoción generados en la medula espinal y activados desde el tronco del encéfalo, para adaptar los patrones del movimiento a las demandas del entorno. (Resumen 1025)

SISTEMAS DESCENDENTES (en serie y paralelo)

CORTEZA MOTORA (neuronas piramidales capa V) → TRONCO DEL ENCÉFALO → MÉDULA ESPINAL
 TRACTO CORTICOBULBAR (cabeza, cara)

Núcleos motores de nervios craneales del tronco del encéfalo (facial, hipogloso)

Motoneuronas Musculos

TRACTO CORTICOESPINAL LATERAL (directa) Musculos distales de las extremidades: antebrazos y parte inferior de las piernas, dedos manos pies

Tracto cruzado (movimientos voluntarios; movimientos prensiles y manipulación de objetos)

Motoneuronas del asta ventral de la zona intermedia

Musculos por via contralateral

Movimientos voluntarios, finos y precisos.

Controlar los movimientos fraccionados o independientes de los dedos

Prensión y manipulación de objetos

Prepara a los musculos para movimientos voluntarios

TRACTO CORTICOESPINAL VENTRAL (directa) músculos del cuello, tronco y los proximales a las extremidades Postura y locomoción

Musculos próximos a las extremidades

TRACTO CORTICORUBRAL son las que terminan en el núcleo rojo y proceden de las zonas de representación de las extremidades (igual que el tracto corticoespinal lateral);

TRACTO CORTICORRETICULAR son las que terminan en la formación reticular (el gigantocelular, pontino oral y pontino caudal) y bulbar, se originan en las zonas de representación del cuello, del tronco y de las zonas próximas a las extremidades, (igual que el tracto corticoespinal ventral).

TRONCO DEL ENCÉFALO

TRACTO RUBROESPINAL LATERAL (rojo)- Flexión de los hombros, y extremidades, codo y manos (no dedos) trayectoria cruzada y acaba en parte lateral de la medula espinal

Inerva los músculos distales de las manos excepto los dedos

VIAS MEDIALES TRONCOENCEFÁLICAS (Función reticular, vestibulo, coliculus superior)

Inerva los músculos axiales de las extremidades Postura y locomoción. Posición erguida del cuerpo, posición estable al realizar una acción, estabilización de la cabeza, coordinación de movimientos de orientación respecto al cuerpo.

Núcleos reticulares: región facilitador de reflejos espinales antigravitatorios para la postura erguida

Tracto reticuloespinal medial (pontino): facilitación tónica de los músculos flexores de las extremidades superiores, y extensores de las extremidades inferiores.

Las vías mediales descendentes del TE: ajustes posturales anticipatorios, para movimiento voluntario

Tracto reticuloespinal lateral (bulbar): región inhibidora de los reflejos antigravitatorios espinales.

Se ha demostrado que los patrones rítmicos implicados en la locomoción se generan en la médula espinal, en unos circuitos o redes neurales, denominados **generadores de acción central o generadores centrales de patrones**.

Se han identificado 2 regiones cuya estimulación induce a la locomoción. Una es la **región locomotora subtalámica** y la otra es la **región locomotora mesencefálica**.

Sistemas Moduladores: El Cerebelo y Los Ganglios Basales

Hay dos componentes más de los sistemas motores:

- 1) El cerebelo
- 2) Los ganglios basales.

Se caracterizan por ejercer su influencia principalmente a través de conexiones con los componentes en los que se originan los tractos motores descendentes y por tanto, se consideran **centros moduladores del control motor**.

El Cerebelo

Esta estructura interviene en el control de diversos parámetros del movimiento como:

- el inicio
- la terminación
- la dirección
- velocidad del mismo.

El cerebelo es fundamental en los **movimientos** en los que intervienen **múltiples articulaciones**.

Se considera que esta estructura compara las órdenes motoras descendentes con la información acerca de los movimientos que se están realizando. Y en función de estas señales, actúa a través de diferentes vías (24.20) sobre el tronco del encéfalo y sobre la corteza motora para aportar precisión a los movimientos y corregir los errores que les desvían del curso deseado, ya sea modificando la propia ejecución, modulando la actividad de las vías descendentes, o modificando los programas motores, modulando la actividad de la corteza premotora

Los pacientes que han sufrido daños en el cerebelo presentan demoras en el inicio y en la terminación de los movimientos y alteraciones en la sincronización de las contracciones musculares. Entre las alteraciones más aparentes está la descoordinación de los movimientos en los que intervienen múltiples articulaciones, como andar. Una de las manifestaciones más claras de la pérdida de sincronización es la descomposición de los movimientos en sus componentes individuales, por lo que pierden continuidad y suavidad.

Las tres divisiones actúan en paralelo para controlar diferentes aspectos del control motor mediante su influencia sobre los sistemas motores descendentes.

El VESTIBULOCEREBELO envía señales correctivas a los núcleos vestibulares, de los que surgen los tractos vestibuloespinales, para modificar la **postura** y restablecer el **equilibrio**. Las lesiones en éste producen **inestabilidad**, tanto de pie como en quieto y en la ejecución de movimientos.

El ESPINOCEREBELO genera señales que corrigen las disonancias entre la acción que se pretende realizar y la que esta llevando a cabo en los músculos. Cada uno de los componentes del espinocerebelo influye sobre distintas vías descendentes (Fig. 24.20). La zona intermedia de los hemisferios, por su acción sobre la vía lateral (tracto rubroespinal), modifica el **tono muscular** de los

músculos distales de las extremidades. Cuando se inactivan sus núcleos profundos (núcleos interpuestos) se reduce la actividad del tracto rubroespinal, lo que facilita el tono muscular flexor en los brazos. La acción del vermis sobre los tractos vestibuloespinales y reticuloespinales, disminuye el tono muscular en las extremidades inferiores, y a través de estos tractos interviene en el control motor de la **postura** y en la **locomoción**. La lesión en esta zona del cerebelo provoca un característico **andar vacilante** o titubeante, denominado atáxico.

El CEREBRO-CEREBELO es la unidad funcional principalmente moduladora de los sistemas motores descendentes de la corteza cerebral. A través de los núcleos del tálamo (ventral, lateral, caudal, ventral posterolateral) en los que termina de forma somatotópica, éste modula la actividad de la corteza motora contralateral (área motora primaria y corteza premotora) y de sus sistemas motores descendentes, para la planificación de nuevos movimientos y la ejecución suave y precisa de los mismos. Su influencia es clave para la coordinación de los movimientos voluntarios. Participa en la preparación de los movimientos, fundamentalmente de los movimientos en los que intervienen múltiples articulaciones y de los movimientos fraccionados de los dedos, en asociación con la corteza premotora, y envía a la corteza motora primaria órdenes importantes para disparar el inicio de los mismos. Su lesión produce demoras en el inicio y en la terminación de los movimientos y desórdenes en la coordinación temporal de los movimientos en los que intervienen múltiples articulaciones, provocando una descomposición de los mismos en sus componentes simples, con lo que pierden suavidad y coordinación. Su función fundamental es, la programación de secuencias coordinadas de movimientos y la coordinación temporal de las mismas. (Cuadro 24.2) (Cuadro 24.3)

Los Ganglios Basales

Los **ganglios basales**, cuerpo estriado, sustancia negra y núcleo subtalámico, forman un sistema funcional para el control motor. La alteración de los ganglios basales produce trastornos motores que implican la aparición de movimientos involuntarios.

Dos de estos trastornos, bien caracterizados en neurología, son **corea**, o **enfermedad de Huntington** y la **enfermedad de Parkinson**. El primero es un trastorno hipercinético, que se caracteriza por un exceso de movimientos incontrolables y rápidos.

La enfermedad de Parkinson es un trastorno hipocinético, que se caracteriza por la carencia y el enlentecimiento de los movimientos, la rigidez y los temblores, sobre todo en estado de reposo muscular.

Los ganglios basales no forman parte de los sistemas motores descendentes, sino que su intervención en el control motor se realiza, por bucles de retroalimentación entre los diversos componentes, y en conjunto, a través del tálamo, con la corteza de asociación prefrontal y con la corteza motora. Considerando sus proyecciones a la corteza cerebral (Fig. 24.21) se ha sugerido que los ganglios basales intervienen sobre todo en la planificación y en la fase de inicio de los movimientos. También se ha sugerido que pueden intervenir en el

inicio de los movimientos generados internamente, es decir, en ausencia de estimulación externa.

El neostriado es el principal centro receptor de las señales que llegan al cuerpo estriado, mientras que el globo pálido (GP) y la sustancia negra reticulada (SNr) son centros efectores del sistema de los ganglios basales. De modo que dentro del sistema las señales viajan desde el neostriado, hacia los centros efectores (Fig. 24.21 y 24.22). Estos centros efectores son inhibitorios, ya que utilizan el neurotransmisor GABA, y sus neuronas, que están transitoria o tónicamente activas, podrían inhibir de modo tónico a sus núcleos talámicos de proyección, y a través de éstos, a las áreas premotoras de la corteza. Sin embargo, su efecto sobre estas áreas depende de las señales que llegan al centro receptor del sistema, esto es, al neostriado.

Las neuronas de proyección del neostriado son las neuronas de tamaño mediano con espinas. Estas neuronas se agrupan en módulos que proyectan, por vías directas o indirectas, a través del Núcleo Subtalámico (NTS) sobre los centros efectores (Fig. 24.22). Las neuronas liberan el neurotransmisor inhibitorio GABA, pero junto a él se liberan distintos neuropéptidos. Algunas liberan GABA y Sustancia P (SP) y otras GABA y encefalinas (ENC). Todas estas neuronas de proyección tienen muy poca o ninguna actividad espontánea, y son transitoriamente activadas por las señales que reciben desde la corteza cerebral y la sustancia negra compacta (SNc), que son las dos fuentes principales de señales hacia el neostriado. La corteza cerebral influye sobre el neostriado a través del neurotransmisor excitador glutamato (GLU), pero dependiendo de los módulos de neuronas sobre los que inciden sus señales, libera la acción inhibitoria e inhibe la producción de movimientos (Fig. 24.22 y Cuadro 24.4). La SNc envía una fuerte proyección de Dopamina (DA) sobre las neuronas del neostriado. Estas señales tienen una acción excitadora sobre las neuronas de los módulos del neostriado e inhibitoria sobre otros, pero las características de las vías de proyección de los mismos permiten que esta proyección dopaminérgica, facilite el movimiento.

Los trastornos motores hiperkinéticos, como la **corea de Huntington**, ya mencionada, el **galismo**, un trastorno que se caracteriza por un movimiento de lanzamiento violento e involuntario de las extremidades, o los **tics**, caracterizados por las contracciones estereotipadas, repetitivas e involuntarias de determinados músculos, parecen depender de una **disminución en la actividad del núcleo subtalámico (NTS)**.

Los efectos de esta reducción de actividad pueden deberse tanto a la destrucción o pérdida de neuronas en el NTS, como de las neuronas del neostriado que proyectan sobre el globo pálido (GPL), o a la disfunción de cualquiera de ellos. (Fig. 24.23 y 24.24). El resultado final es que produce una gran o total disminución de la actividad del NTS, y al disminuirse o eliminarse su influencia excitadora sobre los centros efectores (SNr y GPM), se reduce o elimina también la influencia inhibitoria de éstos sobre el tálamo. Esto produce una desinhibición de los núcleos talámicos de proyección, lo que tiene como

consecuencia un aumento de su influencia excitadora sobre las áreas motoras de la corteza.

Los trastornos hipocinéticos (Fig. 24.25) de los que la **enfermedad de Parkinson** es prototipo, se producen por la alteración de la vía DA de la sustancia negra. La degeneración de gran parte de las neuronas dopaminérgicas de la sustancia negra, y de sus proyecciones al neocórtex, produce cambios en la actividad de las neuronas de proyección del neocórtex. La DA inhibe las neuronas que proyectan al globo pálido medial (GPM) y a SNr, se disminuye enormemente la actividad de estas neuronas del neocórtex. El resultado final es que se rompe el equilibrio entre ambas vías, la vía indirecta, a través de NTS, produce una gran activación de las neuronas inhibitorias de los centros efectores, (GPM y SNr), que inhiben a los núcleos talámicos de proyección.