

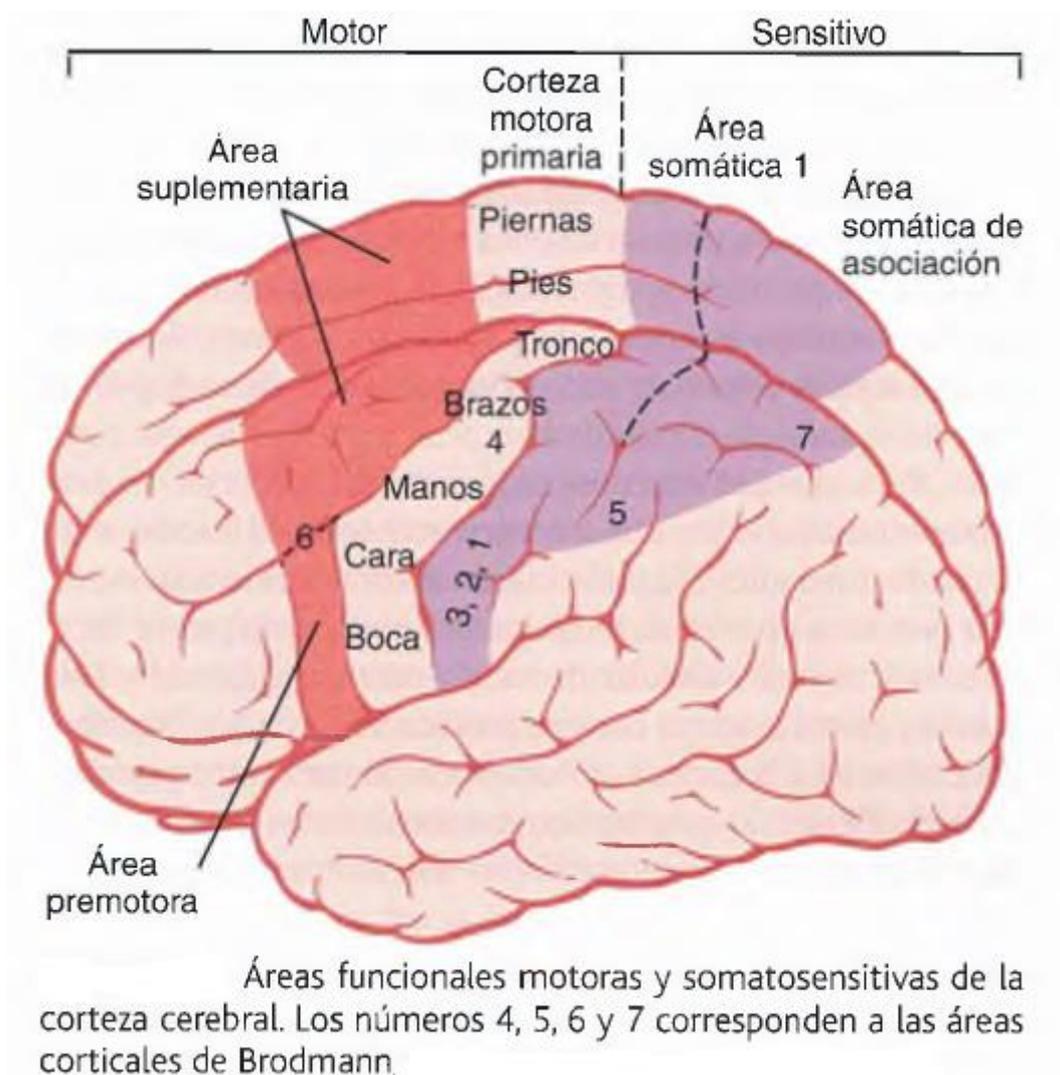
Control de la función motora por la corteza y el tronco del encéfalo

Corteza motora y fascículo corticoespinal

Por delante del surco cortical central, ocupando aproximadamente el tercio posterior de los lóbulos frontales, está la corteza motora. Por detrás queda la corteza somatosensitiva, que le suministra gran parte de las señales empleadas para iniciar las actividades motoras.

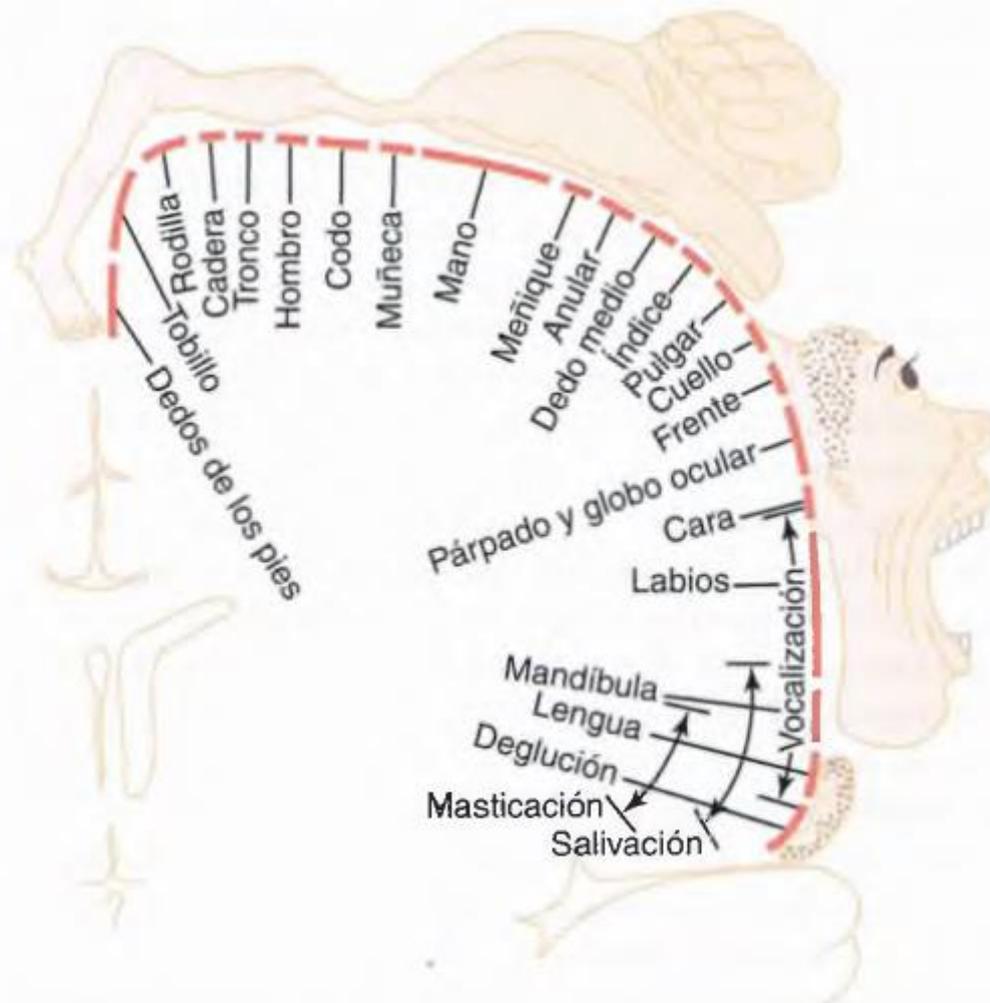
La misma corteza motora se divide en tres subáreas, cada una de las cuales posee su propia representación topográfica para los grupos musculares y las funciones motoras específicas:

- 1) La corteza motora primaria.
- 2) El área premotora.
- 3) El área motora suplementaria.



Corteza motora primaria

La corteza motora primaria, ocupa la primera circunvolución de los lóbulos frontales por delante del surco central o cisura de Rolando. Comienza desde su zona más lateral situada en el surco lateral o cisura de Silvio, se extiende hacia arriba hasta la porción más superior del cerebro y a continuación desciende por la profundidad de la cisura longitudinal. (Esto coincide con el área 4 según la clasificación de Brodmann de las áreas corticales cerebrales)



Más de la mitad de, toda la corteza motora primaria se encarga de controlar los músculos de las manos y del habla. La estimulación puntual de estas áreas motoras para las manos y el habla pocas veces provoca la contracción de un solo músculo; lo más frecuente es que, en su lugar, esta maniobra actúe sobre un grupo de músculos. La excitación de una neurona aislada en la corteza motora suele activar un movimiento específico en vez de un músculo específico. Para hacerlo, excita un «patrón» de músculos independientes, cada uno de los cuales aporta su propia dirección y fuerza de movimiento muscular.

Área premotora

El área premotora, queda a una distancia de 1 a 3 cm por delante de la corteza motora primaria y se extiende hacia abajo en dirección al surco lateral y hacia arriba en dirección a la cisura longitudinal, donde limita con el área motora suplementaria, que cumple unas funciones análogas a las del área premotora. La organización topográfica de la corteza premotora es a grandes rasgos la misma que la de la corteza motora primaria, con las zonas para la boca y la cara en una situación más lateral; a medida que se asciende, aparecen las áreas para las manos, los brazos, el tronco y las piernas.

Las señales nerviosas generadas en el área premotora dan lugar a «patrones» de movimiento mucho más complejos que los patrones puntuales originados en la corteza motora primaria. Por ejemplo, su contenido puede consistir en colocar los hombros y los brazos de tal modo que las manos adopten la orientación adecuada cuando se quiera realizar una tarea específica. Para cumplir esta misión, la parte más anterior del área premotora crea antes una «imagen motora» del movimiento muscular total que vaya a efectuarse. A continuación, en la corteza

premotora posterior, dicha imagen excita cada patrón sucesivo de actividad muscular necesario para su realización. Esta porción posterior de la corteza premotora envía sus impulsos directamente a la corteza motora primaria para activar músculos específicos o, lo más frecuente, a través de los ganglios basales y el tálamo hasta regresar a la corteza motora primaria.

Una clase especial de neuronas denominadas neuronas espejo se activa cuando una persona realiza una tarea motora específica o cuando observa la misma tarea realizada por otros. Así, la actividad de estas neuronas «refleja» el comportamiento de otras personas del mismo modo que si el observador estuviera realizando la tarea motora en cuestión. Las neuronas espejo están situadas en la corteza premotora y en la corteza parietal inferior (y, tal vez, en otras regiones del encéfalo). Se cree que estas neuronas espejo pueden ser importantes para comprender las acciones de otras personas y para el aprendizaje de nuevas técnicas por imitación. Por tanto, la corteza premotora, los ganglios basales, el tálamo y la corteza motora primaria constituyen un sistema general intrincado encargado de controlar los patrones complejos de actividad muscular coordinada.

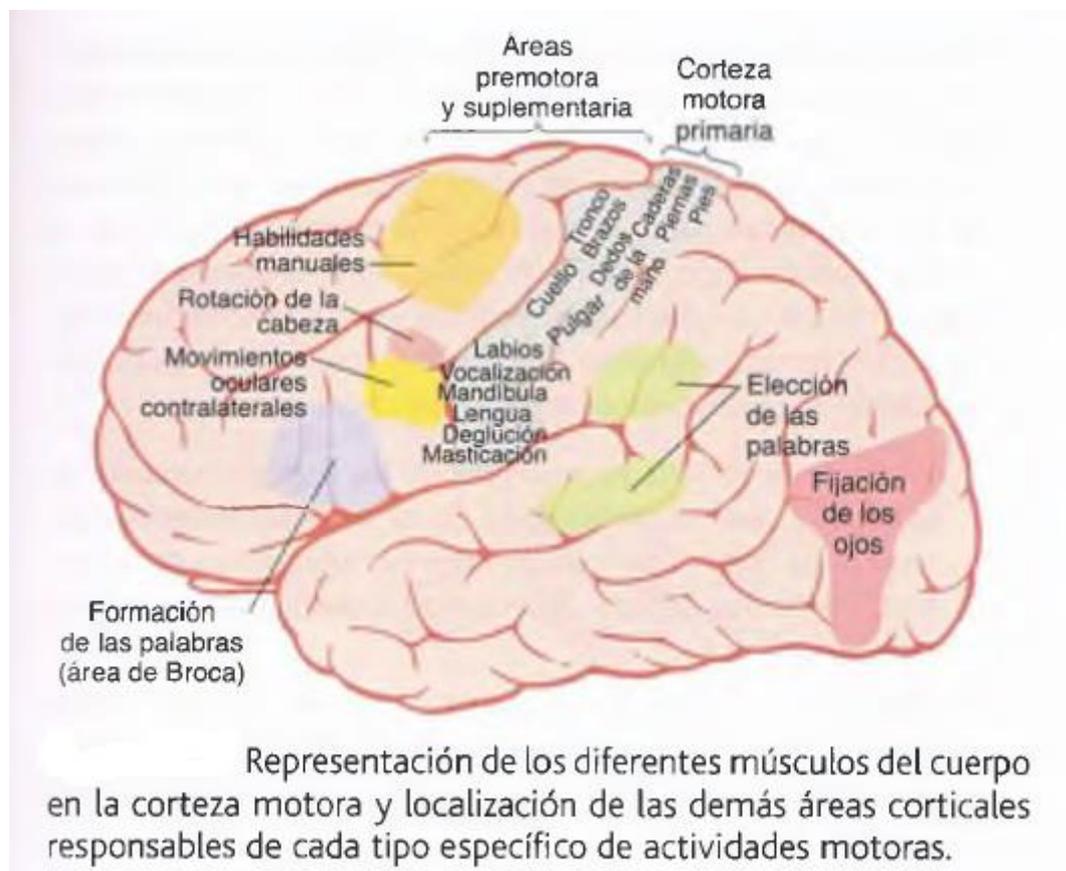
Área motora suplementaria

El área motora suplementaria posee otra organización topográfica para controlar la función motora. Sobre todo ocupa la cisura longitudinal, pero se extiende unos pocos centímetros por la corteza frontal superior. Las contracciones suscitadas al estimular esta zona suelen ser bilaterales en vez de unilaterales. Esta área funciona en consonancia con el área premotora para

aportar los movimientos posturales de todo el cuerpo, los movimientos de fijación de los diversos segmentos corporales, los movimientos posturales de la cabeza y de los ojos, etc., como base para el control motor más fino de los brazos y de las manos a cargo del área premotora y de la corteza motora primaria.

Algunas áreas especializadas de control motor identificadas en la corteza motora humana.

Unas pocas regiones motoras muy especializadas en la corteza cerebral humana controlan funciones motoras específicas. Estas zonas se han localizado por estimulación eléctrica o al advertir la pérdida de una función motora cuando una lesión destructiva ocupa unas áreas corticales específicas. Algunas de las regiones más importantes son:



Área de Broca y el lenguaje. La figura muestra un área premotora designada con la expresión «formación de las palabras» que se halla justo delante de la corteza motora primaria e inmediatamente por encima del surco lateral. Esta región se llama área de Broca. Su lesión no impide que una persona vocalice, pero hace imposible que emita palabras completas en vez de sonidos descoordinados o algún término sencillo esporádico como «no» o «sí». Un área cortical íntimamente emparentada con ella también se encarga del funcionamiento respiratorio adecuado, por lo que la activación respiratoria

de las cuerdas vocales puede producirse a la vez que los movimientos de la boca y de la lengua durante el habla.

Campo de los movimientos oculares voluntarios

En el área premotora justo por encima del área de Broca existe un punto encargado de controlar los movimientos voluntarios de los ojos. Su lesión impide a una persona dirigirlos de forma voluntaria hacia los diversos objetos. Por el contrario, los ojos tenderán a quedar bloqueados involuntariamente sobre objetos específicos, una acción controlada por las señales procedentes de la corteza occipital visual. Esta área frontal también controla los movimientos palpebrales es en el parpadeo.

Área de rotación de la cabeza.

Un poco más arriba en el área motora de asociación, la estimulación eléctrica induce la rotación de la cabeza. Esta área está íntimamente vinculada con el campo de los movimientos oculares; se ocupa de dirigir la cabeza hacia los distintos objetos.

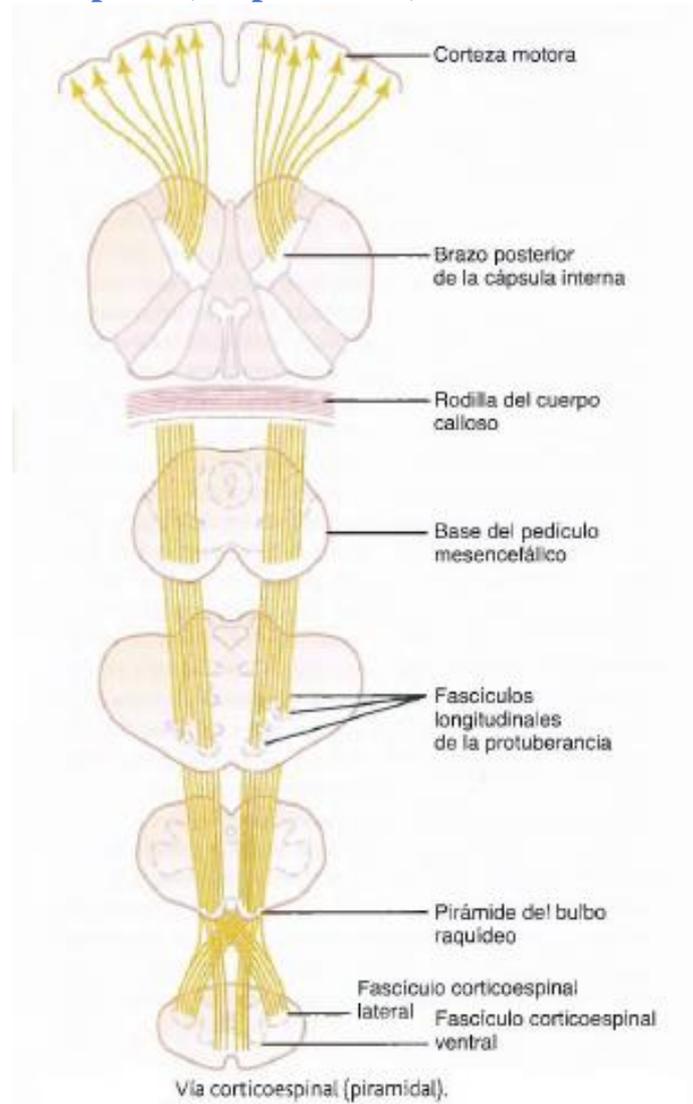
Área para las habilidades manuales.

En el área premotora inmediatamente por delante de la zona de la corteza motora primaria encargada de las manos y de los dedos hay una región que es importante para las «habilidades manuales». Esto es, cuando los tumores u otras lesiones destruyen esta área, los movimientos de las manos se vuelven descoordinados y pierden cualquier sentido, trastorno que se denomina apraxia motora.

Transmisión de señales desde la corteza motora a los músculos

Las señales motoras se transmiten directamente desde la corteza hasta la médula espinal a través del fascículo corticoespinal e indirectamente por múltiples vías accesorias en las que intervienen los ganglios basales, el cerebelo y diversos núcleos del tronco del encéfalo. En general, las vías directas están más dedicadas a los movimientos detallados y bien diferenciados, especialmente en los segmentos distales de las extremidades, sobre todo en las manos y los dedos.

Fascículo corticoespinal (vía piramidal)



La vía de salida más importante de la corteza motora es el fascículo corticoespinal, también llamado vía piramidal. El 30% más o menos de este fascículo nace en la corteza motora primaria, otro 30% lo hace en las áreas motoras premotora y motora suplementaria, y el 40% en las áreas somatosensitivas por detrás del surco central. Tras salir de la corteza, atraviesa el brazo posterior de la cápsula interna (entre el núcleo caudado y el putamen, dos componentes de los ganglios basales) y después desciende por el tronco del encéfalo, formando las pirámides del bulbo raquídeo.

La mayoría de las fibras piramidales cruzan a continuación hacia el lado opuesto en la parte inferior del bulbo y descienden por los fascículos corticoespinales laterales de la médula, para acabar finalizando sobre todo en las interneuronas de las regiones intermedias de la sustancia gris medular; unas cuantas fibras terminan en neuronas sensitivas de relevo situadas en el asta posterior y muy pocas lo hacen directamente en las motoneuronas anteriores que dan origen a la contracción muscular.

Algunas fibras no cruzan hacia el lado opuesto en el bulbo raquídeo, sino que descienden por el mismo lado de la médula constituyendo los fascículos corticoespinales ventrales. Muchas de estas fibras, si no la mayoría, al final acaban cruzando al lado contrario de la médula a la altura del cuello o de la región torácica superior. Estas fibras pueden estar dedicadas al control de los movimientos posturales bilaterales por parte de la corteza motora suplementaria.

El ingrediente más destacado de la vía piramidal es una población de grandes fibras mielínicas con un diámetro medio de 16 μm . Estas fibras nacen en las células piramidales gigantes, llamadas células de Betz, que sólo están presentes en la corteza motora primaria. Las células de Betz miden en torno a 60 μm de diámetro y sus fibras envían impulsos nerviosos hacia la médula espinal a una velocidad de unos 70m/s, el ritmo de conducción más rápido de cualquier señal transmitida desde el encéfalo hacia la médula. En cada fascículo corticoespinal hay alrededor de 34.000 fibras grandes de este tipo procedentes de las células de Betz. El número íntegro de fibras que componen cada fascículo supera 1 millón, por lo que las fibras grandes no representan más que el 3% del total. El otro 97% corresponde sobre todo a fibras con un diámetro inferior a 4 μm que conducen señales tónicas de base hacia las regiones motoras de la médula.

Otras vías nerviosas desde la corteza motora.

La corteza motora da origen a una gran cantidad de fibras más, sobre todo pequeñas, que van dirigidas hacia las regiones profundas del cerebro y el tronco del encéfalo, entre ellas las siguientes:

1. Los axones procedentes de las células gigantes de Betz devuelven unas colaterales cortas hacia la propia corteza. Se cree que estas colaterales inhiben las regiones corticales adyacentes cuando descargan las células de Betz, lo que «recorta» los límites de la señal excitadora.
2. Un gran número de fibras van desde la corteza motora hasta el núcleo caudado y el putamen. Desde estas estructuras, otras vías nuevas se extienden hacia el tronco del encéfalo y la médula espinal, tal como se comenta en el próximo capítulo, especialmente para controlar las contracciones de la musculatura postural del organismo.
3. Una cantidad moderada de fibras motoras llega al núcleo rojo del mesencéfalo. Desde aquí, las siguientes fibras descienden por la médula a través del fascículo rubroespinal.
4. Otro porcentaje moderado de fibras motoras se desvían hacia la formación reticular y los núcleos vestibulares del tronco del encéfalo; desde ellos, las señales viajan hasta la médula a través de los fascículos reticuloespinal y vestibuloespinal, y otras llegan al cerebelo por medio de los fascículos reticulocerebeloso y vestibulocerebeloso.

5. Un tremendo grupo de fibras motoras hacen sinapsis en los núcleos de la protuberancia, donde surgen las fibras pontocerebelosas, que conducen sus señales hacia los hemisferios cerebelosos.

6. También hay colaterales que acaban en los núcleos olivares inferiores y, desde ellos, las fibras olivocerebelosas transmiten señales hacia múltiples regiones del cerebelo.

Así pues, los ganglios basales, el tronco del encéfalo y el cerebelo reciben potentes señales motoras desde el sistema corticoespinal cada vez que se envía un impulso en sentido descendente hacia la médula espinal para provocar una actividad motora.

Vías de fibras sensoriales recibidas por la corteza motora

El funcionamiento de la corteza motora está controlado sobre todo por las señales nerviosas procedentes del sistema somatosensitivo, pero también, en cierta medida, de otros sistemas de la sensibilidad como la audición y la visión. Una vez que se recibe la información sensitiva, la corteza motora opera en consonancia con los ganglios basales y el cerebelo para excitar un curso de acción motora adecuado. Las vías nerviosas más importantes que llegan a la corteza motora son las siguientes:

1. Fibras subcorticales procedentes de las regiones vecinas de la corteza cerebral, sobre todo de:

a) Las áreas somatosensitivas de la corteza parietal.

b) Las áreas adyacentes de la corteza frontal por delante de la corteza motora.

c) Las cortezas visual y auditiva.

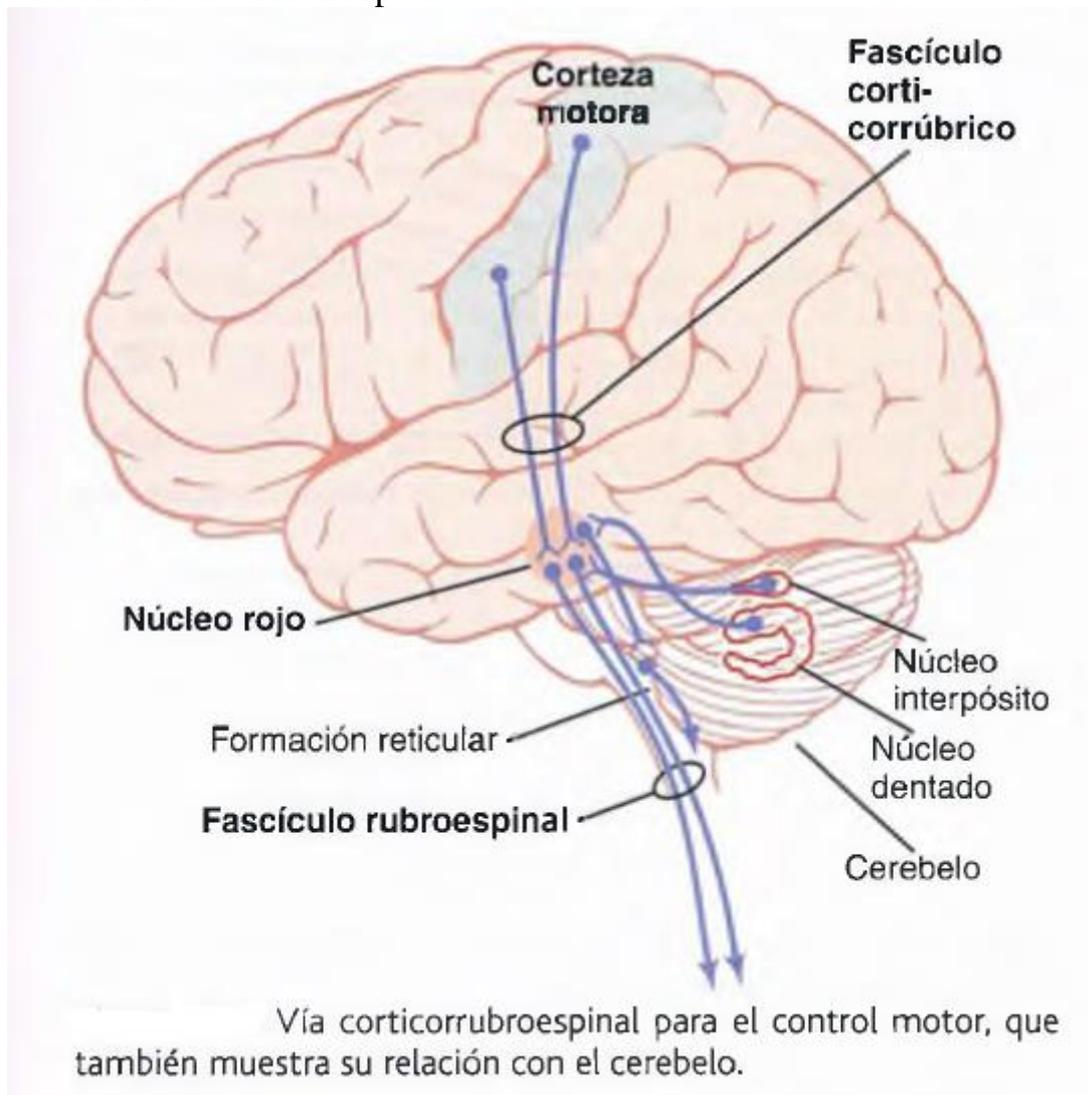
2. Fibras subcorticales que llegan a través del cuerpo calloso desde el hemisferio cerebral opuesto. Estas fibras conectan las áreas correspondientes de las cortezas de ambos lados del encéfalo.

3. Fibras somatosensitivas que acceden directamente desde el complejo ventrobasal del tálamo. Transportan sobre todo señales táctiles cutáneas y señales articulares y musculares desde la periferia del cuerpo.

4. Fascículos surgidos en los núcleos ventrolateral y ventroanterior del tálamo, que a su vez reciben señales desde el cerebelo y los ganglios basales. Estas vías suministran unos impulsos necesarios para la coordinación entre las funciones de control del movimiento a cargo de la corteza motora, los ganglios basales y el cerebelo.

5. Fibras originadas en los núcleos intralaminares del tálamo. Estas fibras controlan el nivel general de excitabilidad de la corteza motora del mismo modo que actúan sobre esta variable en la mayoría de las demás regiones de la corteza cerebral.

El núcleo rojo actúa como una vía alternativa para transmitir señales corticales a la médula espinal



El núcleo rojo, situado en el mesencéfalo, funciona en íntima asociación con la vía corticoespinal.

Recibe un gran número de fibras directas desde la corteza motora primaria a través del fascículo corticorrúbrico, así como otras que abandonan el fascículo corticoespinal en el momento en que atraviesa el mesencéfalo.

Estas fibras hacen sinapsis en la parte inferior del núcleo rojo, su porción magnocelular, que contiene grandes neuronas de tamaño semejante a las células de Betz de la corteza motora. Estas grandes neuronas a continuación dan origen al fascículo rubroespinal, que cruza hacia el lado opuesto en la parte inferior del tronco del encéfalo y sigue un trayecto justo adyacente a la vía corticoespinal por delante de ella hacia las columnas laterales de la médula espinal.

Las fibras rubroespinales acaban sobre todo en las interneuronas de las regiones intermedias de la sustancia gris medular, junto con las fibras

corticoespinales, pero algunas terminan directamente sobre las motoneuronas anteriores, a la vez que parte de estas fibras corticoespinales. El núcleo rojo también posee conexiones íntimas con el cerebelo, parecidas a las que existen entre la corteza motora y el cerebelo.

Función del sistema corticorrubroespinal.

La porción magnocelular del núcleo rojo posee una representación somatográfica de todos los músculos del cuerpo, lo mismo que sucede en la corteza motora.

La vía corticorrubroespinal actúa como un camino accesorio para la transmisión de señales relativamente diferenciadas desde la corteza motora hasta la médula espinal. Cuando se destruyen las fibras corticoespinales pero esta vía sigue conservada en su integridad, todavía pueden producirse movimientos aislados, con la excepción de la considerable afectación sufrida por los encargados del control fino de las manos y los dedos. Así pues, la vía dirigida hacia la médula espinal a través del núcleo rojo está vinculada al sistema corticoespinal. Además, el fascículo rubroespinal se encuentra alojado en las columnas laterales de la médula espinal, junto con el corticoespinal, y termina en las interneuronas y motoneuronas que controlan los músculos más distales de las extremidades.

Por tanto, en conjunto, los fascículos corticoespinal y rubroespinal reciben el nombre de sistema motor lateral de la médula, a distinción de un sistema vestibulorreticuloespinal, que ocupa una posición sobre todo medial y se llama sistema motor medial de la médula, según se explica más adelante en este capítulo.

Sistema «extrapiramidal»

El término sistema motor extrapiramidal se emplea para designar todas aquellas porciones del cerebro y el tronco del encéfalo que contribuyen al control motor pero que no forman parte del sistema piramidal-corticoespinal directo. Está constituido por las vías que atraviesan los ganglios basales, la formación reticular del tronco del encéfalo, los núcleos vestibulares y, muchas veces, el núcleo rojo.

De hecho, los sistemas piramidal y extrapiramidal están ampliamente interconectados e interaccionan para controlar el movimiento.

La retroalimentación somatosensitiva de la corteza motora ayuda a controlar la precisión de la contracción muscular.

Cuando las señales nerviosas procedentes de la corteza motora provocan la contracción de un músculo, vuelven unas señales somatosensitivas siguiendo el mismo camino desde la región activada del cuerpo hasta las propias

neuronas de la corteza motora que están poniendo en marcha dicha acción. La mayor parte de estas señales somatosensitivas nacen en:

- 1) Los husos musculares.
- 2) Los órganos tendinosos de los tendones musculares.
- 3) Los receptores táctiles de la piel que cubre a los músculos.

Estas señales positivas suelen causar un refuerzo de la contracción muscular por retroalimentación positiva por los siguientes mecanismos. En el caso de los husos musculares, si sus fibras musculares fusimotoras se contraen más que las fibras musculares esqueléticas grandes, las porciones centrales quedan estiradas y, por tanto, excitadas. A continuación, las señales de estos husos regresan con rapidez a las células piramidales de la corteza motora para avisarla de que la contracción de las fibras musculares grandes no ha sido suficiente. Las células piramidales excitan más el músculo, lo que sirve para que su contracción alcance el mismo nivel que en los husos musculares. En el caso de los receptores táctiles, si la contracción muscular provoca la compresión de la piel contra un objeto, como sucede en el caso de los dedos en torno al artículo que tengan agarrado, las señales derivadas de los receptores cutáneos pueden, si hiciera falta, generar una mayor excitación de los músculos y, por tanto, aumentar la firmeza con la que se aprieta la mano.

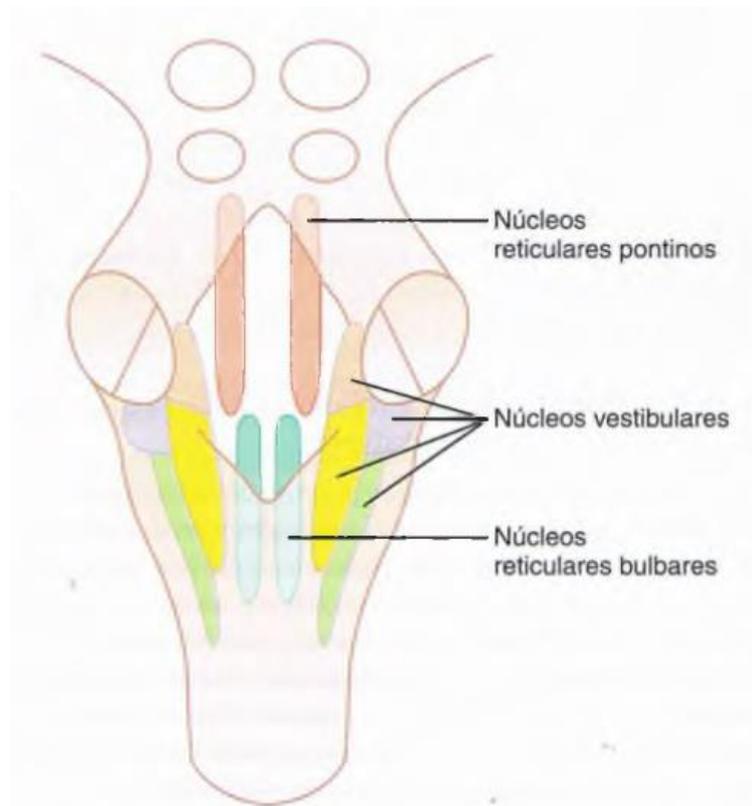
Función del tronco del encéfalo en el control de la función motora

El tronco del encéfalo constituye una prolongación de la médula espinal que asciende hacia la cavidad craneal, porque contiene núcleos sensitivos y motores capaces de cumplir funciones de este tipo para las regiones de la cara y la cabeza del mismo modo que la médula espinal desempeña estas funciones desde el cuello hacia abajo. Pero en otro sentido, el tronco del encéfalo es dueño de sí mismo, porque se encarga de muchas funciones de control especiales, como las siguientes:

1. Control de la respiración.
2. Control del aparato cardiovascular.
3. Control parcial del funcionamiento digestivo.
4. Control de muchos movimientos estereotipados del cuerpo.
5. Control del equilibrio,
6. Control de los movimientos oculares.

Finalmente, el tronco del encéfalo sirve como estación de relevo para las «señales de mando» procedentes de los centros nerviosos superiores.

Soporte del cuerpo contra la gravedad: función de los núcleos reticulares y vestibulares.



Localización de los núcleos reticulares y vestibulares

La figura muestra la localización de los núcleos reticulares y vestibulares en el tronco del encéfalo.

Antagonismo excitador-inhibidor entre los núcleos reticulares pontinos y bulbares

Los núcleos reticulares se dividen en dos grupos principales:

- 1) Núcleos reticulares pontinos, con una situación un poco posterior y lateral en la protuberancia y que se extienden hacia el mesencéfalo.
- 2) Núcleos reticulares bulbares, que ocupan toda la longitud del bulbo, en una posición ventral y medial cerca de la línea media.

Estos dos conjuntos de núcleos tienen un funcionamiento básicamente antagonista entre sí: los pontinos excitan los músculos antigravitatorios y los bulbares los relajan.

Sistema reticular pontino. Los núcleos reticulares pontinos transmiten señales excitadoras en sentido descendente hacia la médula a través del fascículo reticuloespinal pontino situado en la columna anterior de esta estructura. Las fibras de esta vía terminan sobre las motoneuronas anteriores mediales que activan a los músculos axiales del cuerpo, los que lo sostienen en contra de la gravedad y que corresponden a los músculos de la columna vertebral y los extensores de las extremidades.

Los núcleos reticulares pontinos muestran un alto grado de excitabilidad natural. Además, reciben potentes señales excitadoras desde los núcleos vestibulares, lo mismo que desde los núcleos profundos del cerebelo. Por tanto, cuando el sistema reticular pontino de carácter excitador no encuentra la oposición del sistema reticular bulbar, genera una intensa activación de los músculos antigravitatorios por todo el cuerpo, tan fuerte que los animales de cuatro patas pueden ponerse en pie, manteniendo su cuerpo contra la gravedad sin necesidad de ninguna señal desde los niveles superiores del encéfalo.

Sistema reticular bulbar.

Los núcleos reticulares bulbares transmiten señales inhibitorias hacia las mismas motoneuronas anteriores antigravitatorias a través de una vía diferente, el fascículo reticuloespinal bulbar, situado en la columna lateral de la médula.

Los núcleos reticulares bulbares reciben potentes colaterales aferentes desde:

- 1) El fascículo corticoespinal;
- 2) El fascículo rubroespinal.
- 3) Otras vías motoras.

Estos haces normalmente activan este sistema reticular bulbar de carácter inhibitorio para compensar las señales excitadoras del sistema reticular pontino, por lo que, en condiciones normales, los músculos del cuerpo no presentan una tirantez anormal.

Con todo, algunas señales procedentes de las áreas encefálicas superiores pueden «desinhibir» el sistema bulbar cuando el encéfalo desea estimular el sistema pontino para provocar la bipedestación. En otras ocasiones, la activación del sistema reticular bulbar puede inhibir los músculos antigravitatorios en ciertas porciones del cuerpo para permitir que realicen actividades motoras especiales. Los núcleos reticulares excitadores e inhibitorios constituyen un sistema controlable que puede manejarse mediante las señales motoras procedentes de la corteza cerebral y de otros puntos para suministrar la contracción muscular de fondo necesaria a fin de mantenerse de pie contra la gravedad e inhibir los grupos musculares oportunos que sean precisos para poder realizar otras funciones.

Función de los núcleos vestibulares para excitar la musculatura antigravitatoria

Todos los núcleos vestibulares funcionan en consonancia con los núcleos reticulares pontinos para controlar la musculatura antigravitatoria. Envían potentes señales excitadoras hacia dichos músculos a través de los fascículos vestibuloespinales lateral y medial situados en las columnas anteriores de la médula espinal. Sin el respaldo de estos núcleos vestibulares,

el sistema reticular pontino perdería gran parte de su capacidad para excitar los músculos axiales antigravitatorios. Sin embargo, la misión específica de los núcleos vestibulares consiste en controlar selectivamente los impulsos excitadores enviados a los diversos músculos antigravitatorios para mantener el equilibrio como respuesta a las señales procedentes del aparato vestibular.

Contribuciones del cerebelo y los ganglios basales al control motor global

Aparte de las áreas de la corteza cerebral que estimulan la contracción muscular, otras dos estructuras encefálicas también resultan fundamentales para que el funcionamiento motor sea normal. Se trata del cerebelo y los ganglios basales. Con todo, ninguna de ellas es capaz de controlar la actividad muscular por sí sola. En su lugar, siempre funcionan asociadas a otros sistemas de control motor.

El cerebelo representa un papel fundamental en la coordinación temporal de las actividades motoras y en el paso suave y rápido desde un movimiento muscular al siguiente.

También sirve para regular la intensidad de la contracción muscular cuando varía la carga a la que se encuentra sometida, y controla las interacciones instantáneas que son necesarias entre los grupos musculares agonistas y antagonistas.

Los ganglios basales ayudan a planificar y controlar los patrones complejos de movimiento muscular, al regular las intensidades relativas de cada movimiento independiente, su dirección y la ordenación de los movimientos paralelos y sucesivos múltiples destinados a alcanzar un objetivo motor específico complicado.