

FISIOLOGÍA DEL CONTROL MOTOR

<p>Introducción y Síntesis</p> <p>Teorías y Fisiología del Control Motor</p> <p>Resumen de la Función Cerebral</p> <p>Médula Espinal</p> <p>Tronco Encefálico</p> <p>Cerebelo</p> <p>Diencéfalo</p> <p>Hemisferios Cerebrales</p> <p>La Neurona: Unidad Básica del SNC</p> <p>Sistemas Aferentes</p> <p>Sistema Somatosensorial</p> <p>Receptores Periféricos</p> <p>Huso Muscular</p> <p>Reflejo de Estiramiento</p> <p>Órgano Tendinoso de Golgi</p> <p>Receptores Articulares</p> <p>Receptores Cutáneos</p> <p>Función de la Sensación Somática en la Médula Espinal</p> <p>Vías Ascendentes</p> <p>Columna Lemniscal Medial de la Columna Dorsal</p> <p>Sistema Anterolateral</p> <p>Tálamo</p> <p>Corteza Somatosensorial</p> <p>Cortezas de Asociación</p> <p>Sistema Visual</p> <p>Sistema Visual Periférico</p> <p>Células Fotorreceptoras</p> <p>Células Verticales</p>	<p>Células Horizontales</p> <p>Vías Visuales Centrales</p> <p>Núcleo Geniculado Lateral</p> <p>Colículo Superior</p> <p>Región Pretectal</p> <p>Corteza Visual Primaria</p> <p>Corteza Visual de Nivel Superior</p> <p>Sistema Vestibular</p> <p>Receptores Periféricos</p> <p>Conductos Semicirculares</p> <p>Utriculo y Sáculo</p> <p>Conexiones Centrales</p> <p>Núcleos Vestibulares</p> <p>Sistemas de Acción</p> <p>Corteza Motora</p> <p>Tracto Corticoespinal</p> <p>Función</p> <p>Corteza Motora</p> <p>Corteza Suplementaria y Premotora</p> <p>Áreas de Asociación de Nivel Superior</p> <p>Áreas de Asociación de la Región Frontal</p> <p>Cerebelo</p> <p>Anatomía del Cerebelo</p> <p>Lóbulo Floculonodular</p> <p>Vermis y Hemisferios Intermedios</p> <p>Hemisferios Laterales</p> <p>Ganglios Basales</p> <p>Anatomía de los Ganglios Basales</p> <p>Función de los Ganglios Basales</p> <p>Resumen</p>
---	---

INTRODUCCIÓN Y SÍNTESIS

Teorías y Fisiología del Control Motor

Como lo mencionamos en el Capítulo 1, las teorías sobre el control motor no son simplemente una colección de conceptos relacionados con la causa y naturaleza del movimiento. Deben considerar las conclusiones de la investigación actual sobre la estructura y función del sistema nervioso. Recordemos que el control motor corresponde a la causa y naturaleza del movimiento, surge de la interacción de sistemas perceptivos y de acción, con la cognición, que afecta ambos sistemas en distintos niveles. Dentro de cada uno de ellos encontramos diversos niveles de procesamiento, ilustrados en la Figura 3.1. Por ejemplo, la percepción puede ser

entendida como un progreso logrado a través de diversas etapas de procesamiento. Cada una refleja las estructuras cerebrales específicas que analizan la información sensorial en los distintos niveles, desde los estados iniciales del procesamiento sensorial a las formas cada vez más abstractas de interpretación e integración en los niveles superiores del cerebro.

La investigación neurocientífica reciente sugiere que el control del movimiento se alcanza a través del esfuerzo cooperativo de diversas estructuras cerebrales, las cuales se organizan tanto jerárquicamente como en paralelo. Esto significa que una señal puede ser procesada de dos maneras, **jerárquicamente**, dentro de los niveles ascendentes del sistema nervioso central (SNC). Por otra parte, dicha señal puede ser procesada simultáneamente en las distintas estructuras cerebrales, indicando un **procesamiento de distribución en paralelo**. Ambos

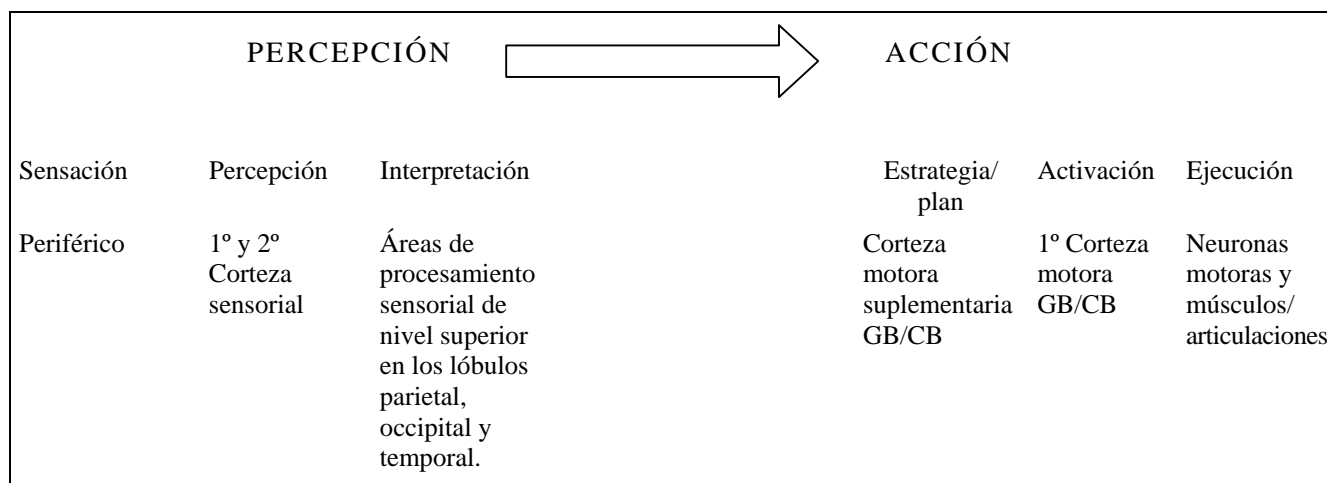


Figura 3.1. Modelo de la interacción de los procesos perceptivo, de acción y cognitivo involucrados en el control motor. GB = ganglios basales; CB = cerebelo.

procesos ocurren en los sistemas perceptivo y de acción del control del movimiento.

En este capítulo, cuando hablamos sobre procesamiento “jerárquico”, describimos un sistema en el cual los niveles superiores del cerebro se ocupan de la abstracción de información. Por ejemplo, dentro del sistema perceptivo, procesamiento jerárquico significa que los centros cerebrales superiores *integran* los estímulos provenientes de los diversos sentidos e *interpretan* la información sensorial entrante. En la parte de la acción del control motor, los niveles cerebrales superiores forman *planes* y *estrategias* motoras para la acción. De este modo, los niveles superiores pueden seleccionar una respuesta específica para realizar una actividad particular. Luego, los niveles inferiores de procesamiento llevarían a cabo el seguimiento y regulación detallada de la ejecución de la respuesta, haciéndola apropiada para el contexto donde se efectúa.

En el procesamiento de distribución en paralelo se analiza la misma señal simultáneamente en las distintas estructuras cerebrales, aunque con otros propósitos. Por ejemplo, el cerebelo y los ganglios basales procesan la información motora de nivel superior paralelamente, antes de devolverla a la corteza motora para la acción.

Este capítulo examina los procesos subyacentes a la producción del movimiento humano. La primera sección presenta un resumen de los principales componentes del SNC y de la estructura y función de la neurona, su unidad básica. Las secciones restantes de este capítulo analizan en más detalle la anatomía neuronal (los circuitos básicos) y la fisiología (la función) de los sistemas involucrados en la elaboración y control del movimiento. El

capítulo trata la anatomía neuronal y la fisiología del control motor desde la percepción a la acción, reconociendo que con frecuencia es difícil distinguir dónde termina una y comienza la otra.

Resumen de la Función Cerebral

La función cerebral subyacente al control motor se divide generalmente en múltiples niveles de procesamiento, como la médula espinal, el tronco encefálico, el cerebelo, el diencefalo y los hemisferios cerebrales, incluyendo la corteza cerebral y los ganglios basales (1, 2).

MÉDULA ESPINAL

Se encuentra en el nivel más bajo de la jerarquía percepción-acción, junto con los receptores sensoriales y los músculos que inerva. El circuito de la médula espinal interviene en la recepción y procesamiento inicial de la información somatosensorial (proveniente de los músculos, articulaciones y piel) que contribuye al control de la postura y del movimiento. En cuanto a sus procesos, podemos esperar ver una relación bastante simple entre el impulso sensorial y la reacción motora. En este nivel, observamos la organización de los reflejos, las respuestas más generalizadas a los estímulos sensoriales, y los patrones básicos de flexión y extensión de los músculos implicados en los movimientos de las piernas, como el dar patadas y la locomoción (1).

Sherrington llamó a las neuronas motoras de la médula espinal la “vía común final”, debido a que corresponden al último nivel de procesamiento antes

de que suceda la activación muscular. La Figura 3.2A muestra la perspectiva anatómica del sistema nervioso con la médula espinal en posición caudal. La Figura 3.2B presenta un modelo abstracto del sistema nervioso con la médula espinal ubicada al final de la jerarquía, junto con sus diversas vías paralelas. En esta perspectiva, los receptores sensoriales son representados por las flechas de entrada y los músculos por las de salida.

TRONCO ENCEFÁLICO

La médula espinal se extiende en forma rostral para unirse al siguiente nivel neural, el tronco encefálico, el cual contiene importantes núcleos implicados en la locomoción y control postural, incluyendo los núcleos vestibulares, el núcleo rojo y los núcleos reticulares. Recibe la información somatosensorial de la piel y músculos de la cabeza, así como el impulso sensorial de los sistemas vestibular y visual. Además, los núcleos del tronco encefálico controlan las reacciones del cuello, cara y ojos y son esenciales para la función auditiva y gustativa. De hecho, todas las vías motoras descendentes excepto el tracto corticoespinal se originan en el tronco encefálico. Finalmente, la formación reticular, la cual regula nuestro nivel de alerta y conciencia, también se encuentra dentro del tronco encefálico (1).

La perspectiva anatómica (Fig. 3.2A) señala las divisiones caudal y rostral del bulbo, protuberancia y cerebro medio, mientras que el modelo abstracto (Fig. 3.2B) ilustra sus conexiones de entrada desde la médula espinal juntos con los centros superiores (cerebelo y corteza motora) y sus vías motoras que regresan a la médula espinal.

CEREBELO

El cerebelo se sitúa detrás del tronco encefálico y está conectado a él mediante tractos llamados “pedúnculos” (Fig. 3.2A). Como puede ver en la Figura 3.2B, el cerebelo recibe los estímulos de la médula espinal (que le entrega el feedback sobre los movimientos) y de la corteza motora (que entrega la información de la planificación de los movimientos) y genera respuestas para el tronco encefálico. El cerebelo cumple importantes funciones en el control motor. Una de ellas es ajustar nuestras reacciones motoras a través de la comparación de las acciones deseadas con las señales sensoriales, para luego actualizar los comandos de movimiento en caso de que se desvíen de la trayectoria solicitada. También

modifica la fuerza y rango de nuestros movimientos y está involucrado en el aprendizaje motor.

DIENCÉFALO

A medida que avanzamos en forma rostral por el cerebro, encontramos a continuación el diencefalo, el cual contiene el tálamo (Fig. 3.2A). El tálamo procesa la mayor parte de la información que llega a la corteza desde las diversas vías paralelas de estímulos (médula espinal, cerebelo y tronco encefálico) (Fig. 3.2B). Estas vías permanecen segregadas durante el procesamiento talámico y durante la subsiguiente respuesta hacia las diferentes partes de la corteza (1).

HEMISFERIOS CEREBRALES (CORTEZA CEREBRAL Y GANGLIOS BASALES)

Al ascender, encontramos los hemisferios cerebrales, que incluyen la corteza cerebral y los ganglios basales. Ubicados en la base de la corteza cerebral, los ganglios basales (Fig. 3.2) reciben estímulos de la mayoría de las áreas de la corteza cerebral, hacia donde envían sus respuestas, a través del tálamo. Algunas de sus funciones implican aspectos cognitivos de nivel superior relacionados con el control motor, como la planificación de estrategias motoras (1).

Con frecuencia, la corteza cerebral (Fig. 3.2A) es considerada como el nivel más alto de la jerarquía del control motor. Las áreas parietal y premotoras, junto a otras partes del sistema nervioso, están encargadas de identificar objetivos en el espacio, escoger un plan de acción y programar movimientos. Las áreas premotoras envían las respuestas principalmente a la corteza motora, la cual remite los comandos al tronco encefálico y a la médula espinal mediante el tracto corticoespinal y el sistema corticobulbar (Fig. 3.2A).

En vista de estos variados subsistemas implicados en el control motor, claramente, el sistema nervioso está organizado tanto jerárquicamente como “en paralelo”. De este modo, los niveles superiores de control no sólo trabajan en forma descendente, también pueden actuar independientemente sobre las neuronas motoras espinales. Esta combinación de control paralelo y jerárquico permite una cierta superposición de funciones, por lo que un sistema es capaz de sustituir al otro cuando las condiciones ambientales o de la actividad lo requieren. También permite una cierta cantidad de recuperación de una lesión traumática, por el uso de vías alternativas.

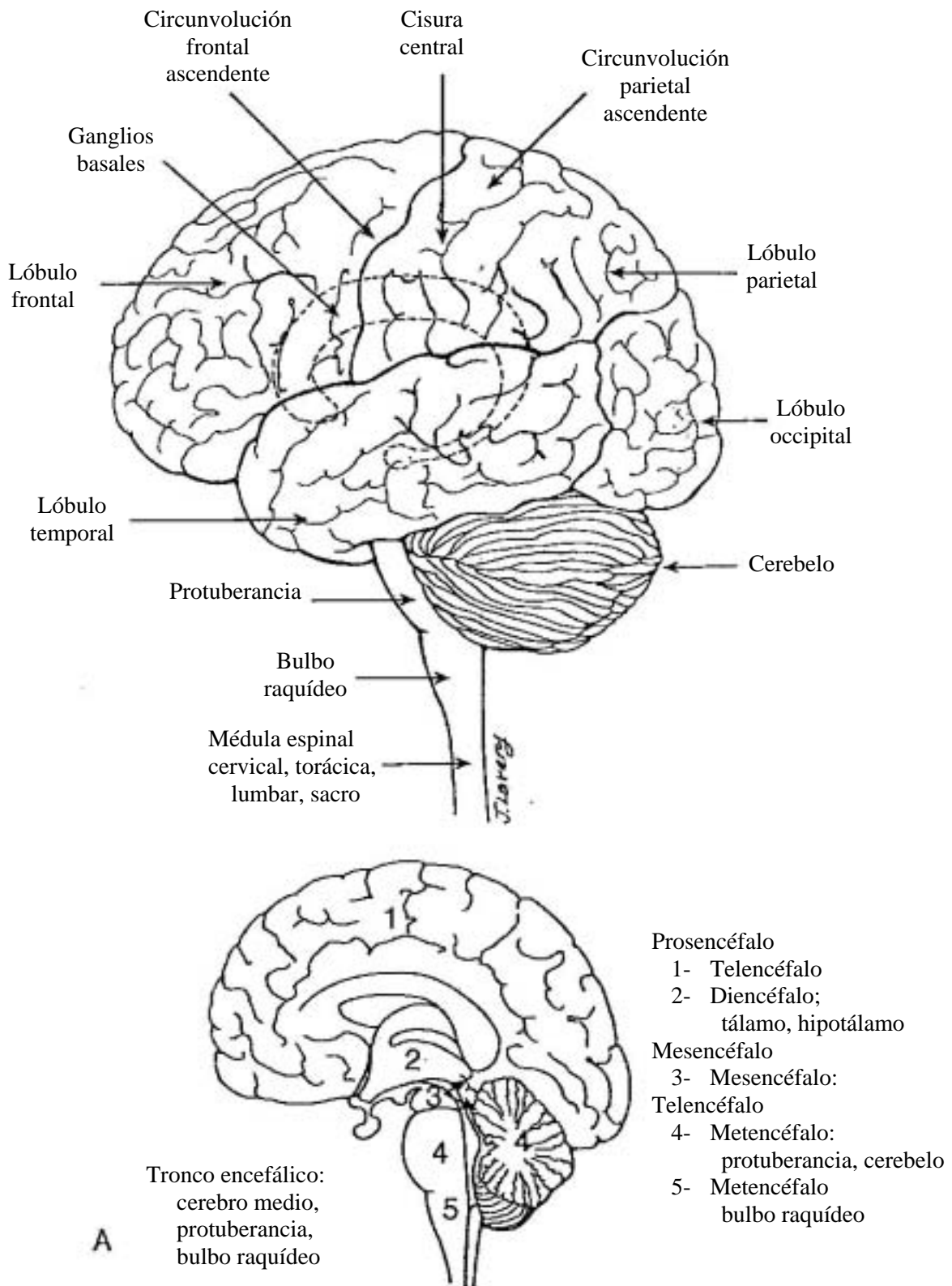


Figura 3.2. A, Ilustración del sistema nervioso desde la perspectiva anatómica. B, Un modelo abstracto del sistema nervioso. (Adaptado de Kandel E, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principles of neuroscience. 3rd ed. NY: Elsevier; 1991:8.)

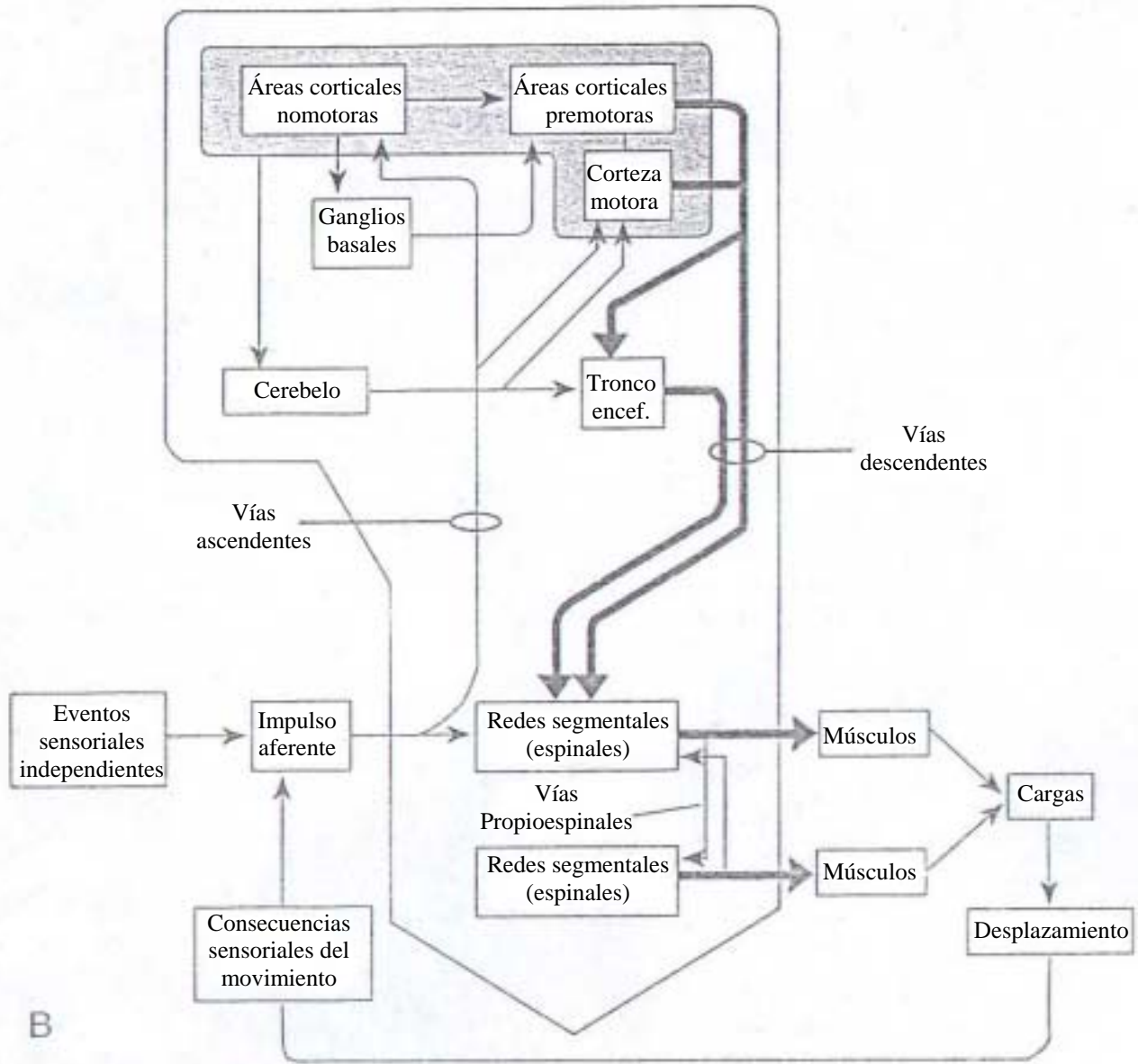


Figura 3.2. Continuación

Para comprender mejor la función de los distintos niveles del sistema nervioso, examinaremos una acción específica y recorreremos las vías que contribuyen a su planificación y ejecución. Por ejemplo, quizás tiene sed y desea verter dentro de un vaso un poco de leche de aquella caja situada enfrente. Los estímulos sensoriales llegan desde la periferia para decirle lo que sucede a su alrededor, dónde se encuentra en el espacio, y dónde se conectan sus articulaciones: le entregan un mapa de su cuerpo en el espacio. Los centros superiores de la corteza elaboran un plan para actuar basándose en esta información en relación con el objetivo: tomar la caja de leche.

Con su mapa sensorial, realiza un plan de movimiento (utilizando, posiblemente, el lóbulo parietal y la corteza premotora). Usted tomará la caja de cereal. Este proyecto se envía a la corteza motora y se especifican los grupos musculares. También se remite al cerebelo y a los ganglios basales, que lo modifican para perfeccionar el movimiento. El cerebelo manda una actualización del plan del movimiento de respuesta a la corteza motora y al tronco encefálico, cuyas vías descendentes activan luego las redes de la médula espinal, las neuronas motoras espinales activan los músculos y usted va hacia la leche. Si la caja está llena, cuando pensó que estaba casi vacía, las vías reflejas espinales

compensarán el peso extra que no esperaba y activarán más neuronas motoras. Entonces, se evaluarán las consecuencias sensoriales de su acción y el cerebelo actualizará el movimiento, en este caso, para contener una caja de leche más pesada.

La Neurona: Unidad Básica del SNC

El nivel más bajo en la jerarquía es la neurona de la médula espinal. ¿Cómo funciona? ¿Cuál es su estructura? Para explorar en forma más completa las formas en que las neuronas se comunican entre los niveles de la jerarquía del sistema nervioso, necesitamos revisar algunas de sus propiedades simples, incluyendo el potencial de reposo, de acción y la transmisión sináptica.

Recordemos que la neurona, cuando se encuentra en reposo, siempre mantiene una carga o potencial eléctrico negativo dentro de la célula, en comparación con el exterior. De este modo, cuando los fisiólogos monitorean una neurona intracelularmente con un electrodo, descubren que el interior posee un **potencial de reposo** de aproximadamente -70 mv en relación con el exterior (Fig. 3.3). Este potencial eléctrico es producido por una concentración desigual de iones químicos entre en el interior y el exterior de la célula. Por lo tanto,

hay más iones K^+ en el interior y más Na^+ en el exterior, además, una bomba eléctrica dentro de la membrana celular mantiene los iones en las concentraciones apropiadas. Cuando la neurona está en reposo, los canales K^+ se abren y la mantienen en este potencial negativo (2-4).

Cuando una neurona se agita, se puede apreciar una serie de saltos violentos de voltaje a través de la membrana celular. Estos son los **potenciales de acción**, impulsos nerviosos o picks. No llegan al voltaje cero, sino que a $+30$ mv (como se muestra en la Fig. 3.3). Es decir, el interior de la neurona se vuelve positivo. Además, los potenciales de acción tienen cerca de 1 ms de duración y se repolarizan rápidamente. El pick del potencial de acción siempre es casi el mismo: $-70 + 30$ mv = ca. 100 mv.

¿Cómo la neurona comunica esta información a la siguiente célula en línea? Lo hace a través del proceso de transmisión sináptica. Las neuronas están separadas por una hendidura de 200\AA de ancho. Cada potencial de acción libera una pequeña cantidad de sustancia transmisora. Se esparce a través de la hendidura y se adhiere a los receptores de la célula siguiente, los cuales abren canales en la membrana y despolarizan la célula. Sólo un potencial de acción realiza una pequeña despolarización, llamada **potencial excitatorio postsináptico**, PEPS, el cual

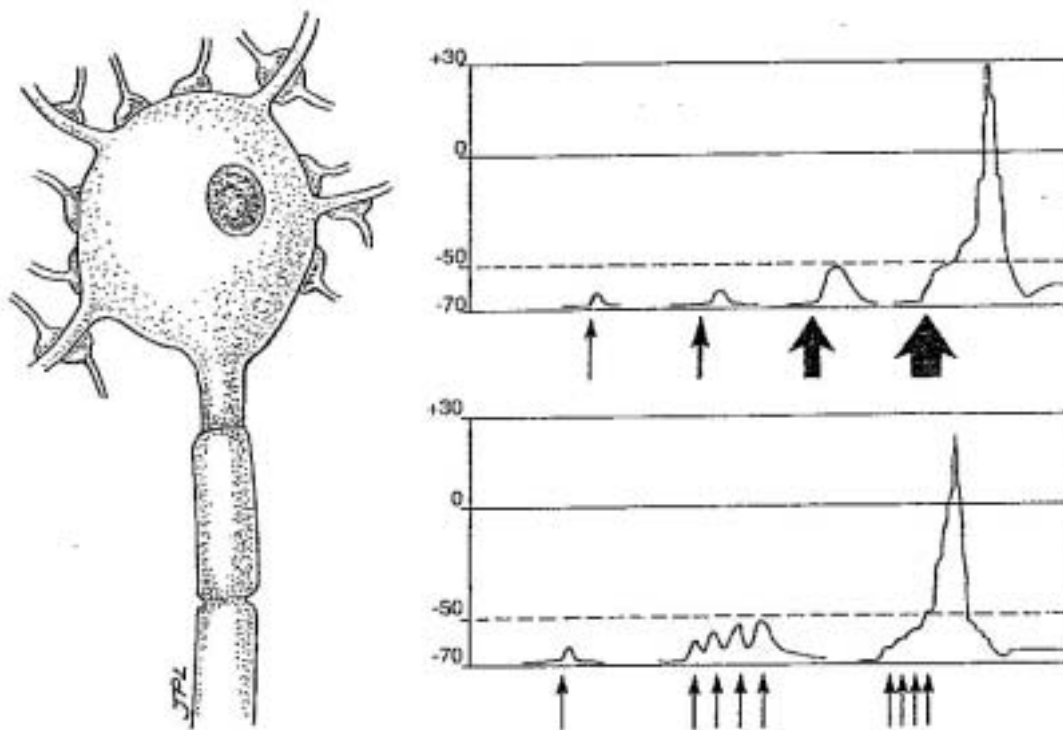


Figura 3.3. Dibujo esquemático que ilustra los aspectos esenciales de la fisiología neuronal incluyendo el potencial de reposo (PR) de -70 mv, los cambios durante un potencial del acción y las propiedades de suma espacial (arriba) y temporal (abajo) de una neurona.

normalmente se desvanece después de 3 a 4 ms y, como resultado, no se activa la siguiente célula (2).

Pero si la primera célula arroja el suficiente potencial de acción, se produce una serie de PEPS y se continúa desarrollando la despolarización al voltaje umbral en la siguiente neurona. Esto es llamado **suma**. Existen dos tipos, temporal y espacial, las cuales se ilustran en la Figura 3.3. La **suma temporal** produce la despolarización debido que a los potenciales sinápticos ocurren en poco tiempo. La **suma espacial** es efectiva por la acción de múltiples células que sinapsan en la neurona postsináptica. Ésta última es realmente un ejemplo del procesamiento de distribución en paralelo, ya que múltiples vías afectan la misma neurona (2).

La eficacia de una sinapsis dada cambia con la experiencia. Por ejemplo, si una neurona se activa por un corto periodo de tiempo, podría mostrar una **facilitación sináptica**, en la cual libera más transmisores y por lo tanto despolariza en forma más fácil la célula siguiente. Por otra parte, una célula también puede presentar **desfacilitación** o **habituación**. En este caso, la célula reduce su transmisor, por lo que es menos efectiva en influir sobre la siguiente. Muchos mecanismos pueden causar la facilitación sináptica o la habituación en diferentes partes del sistema nervioso. El mayor uso de una vía puede resultar en la facilitación sináptica. Sin embargo, en otros casos, un mayor empleo podría ocasionar desfacilitación o habituación. Las variaciones en la codificación dentro de la química interna de la neurona y los estímulos que la activan determinarán si responderá a las señales de una forma o de la otra (3).

Con este resumen de los elementos esenciales del sistema nervioso, ahora podremos dirigir nuestra atención al corazón de este capítulo, un análisis profundo de los procesos sensoriales y motores que fundamentan el control motor.

SISTEMAS AFERENTES

¿Cuál es la función de las sensaciones en la producción y control de movimiento? En el capítulo sobre las teorías para el control motor, encontramos diferentes opiniones acerca de la importancia de los estímulos sensoriales para el control motor. La investigación neurocientífica actual sugiere que la información sensorial tiene numerosas labores en el control del movimiento.

Los impulsos sensoriales actúan como los estímulos para el movimiento reflejo organizado en el nivel de la médula espinal del sistema nervioso.

Además, la información sensorial cumple una función vital en la modificación de respuestas motoras producidas por la actividad de los generadores de patrones espinales, como por ejemplo, la reacción locomotora. Asimismo, en el nivel de la médula, la información sensorial puede cambiar el movimiento ordenado por los comandos originados en los centros superiores del sistema nervioso. La razón por la cual las sensaciones pueden cambiar todos estos tipos de movimiento es que los receptores sensoriales se reúnen en las neuronas motoras, consideradas la vía común final. Pero otra función de la información sensorial se lleva a cabo mediante las vías ascendentes, las cuales contribuyen al control del movimiento motor mucho más complejas.

Sistema Somatosensorial

En esta sección describiremos el sistema somatosensorial, desde los niveles inferiores del SNC hasta los superiores, desde la recepción de las señales en la periferia hasta la integración e interpretación de aquellas señales relacionadas con otros sistemas sensoriales. Ponga mucha atención en la forma en que los procesamientos jerárquico y de distribución en paralelo contribuyen al análisis de las señales somatosensoriales.

RECEPTORES PERIFÉRICOS

Huso Muscular

La mayoría de los husos musculares se ubican en el vientre muscular de los músculos esqueléticos. Consisten en fibras musculares especializadas, llamadas **fibras intrafusales**, rodeadas por una cápsula de tejido conectivo (las fibras extrafusales son las fibras musculares normales). En los humanos, los músculos con la mayor densidad de husos (husos por músculo) son los músculos extraoculares, los de las manos y los del cuello. ¿No es sorprendente que los músculos del cuello tengan una densidad de husos tan alta? Esto se debe a que utilizamos estos músculos en coordinación con los ojos y la cabeza cuando tomamos objetos y nos movemos en un entorno (5).

Las fibras intrafusales son mucho más pequeñas que las extrafusales. Existen dos tipos: *fibras con saco nuclear* y *con cadena de núcleos*. La fibra con saco es más gruesa que la fibra con cadena y se proyecta más allá de la cápsula, uniéndose al tejido conectivo que rodea el fascículo de la fibra extrafusil. Las fibras con cadena se adhieren a la cápsula del huso o a la fibra con saco nuclear (Fig. 3.4A). Cada

tipo de fibra puede dividirse en regiones ecuatorial, juxtaecuatorial y polar. La con saco nuclear posee diversos núcleos esféricos en la región ecuatorial y entrega una lenta contracción espasmódica, mientras que la fibra con cadena posee una única serie de núcleos y produce una rápida contracción espasmódica. La región ecuatorial es muy elástica, como un globo lleno de agua.

El huso muscular envía fibras al sistema nervioso por medio de fibras aferentes y es controlado por el SNC a través de fibras eferentes. Analicemos las terminaciones aferentes. El huso muscular envía la información al sistema nervioso mediante dos tipos de fibras aferentes, el *grupo de aferentes Ia* y el *grupo II*. Las terminaciones de las fibras sensoriales Ia

envuelven la región ecuatorial, mientras que las terminaciones del grupo II se encuentran en la región juxtaecuatorial. Los aferentes Ia se dirigen tanto a las fibras con saco nuclear como a las con cadena de núcleos, mientras que los del grupo II van principalmente a las fibras con cadena (Fig. 3.4A) (2, 5).

Ambas fibras musculares son inervadas por **neuronas motoras γ** , cuyos cuerpos celulares se encuentran dentro del asta anterior de la médula espinal, entremezclados con las **neuronas motoras α** , que inervan las fibras extrafusales. Las terminaciones de las neuronas motoras γ se sitúan en la región polar estriada de las fibras musculares con saco y las con cadena, como se muestra en la Figura 3.4A. Existen

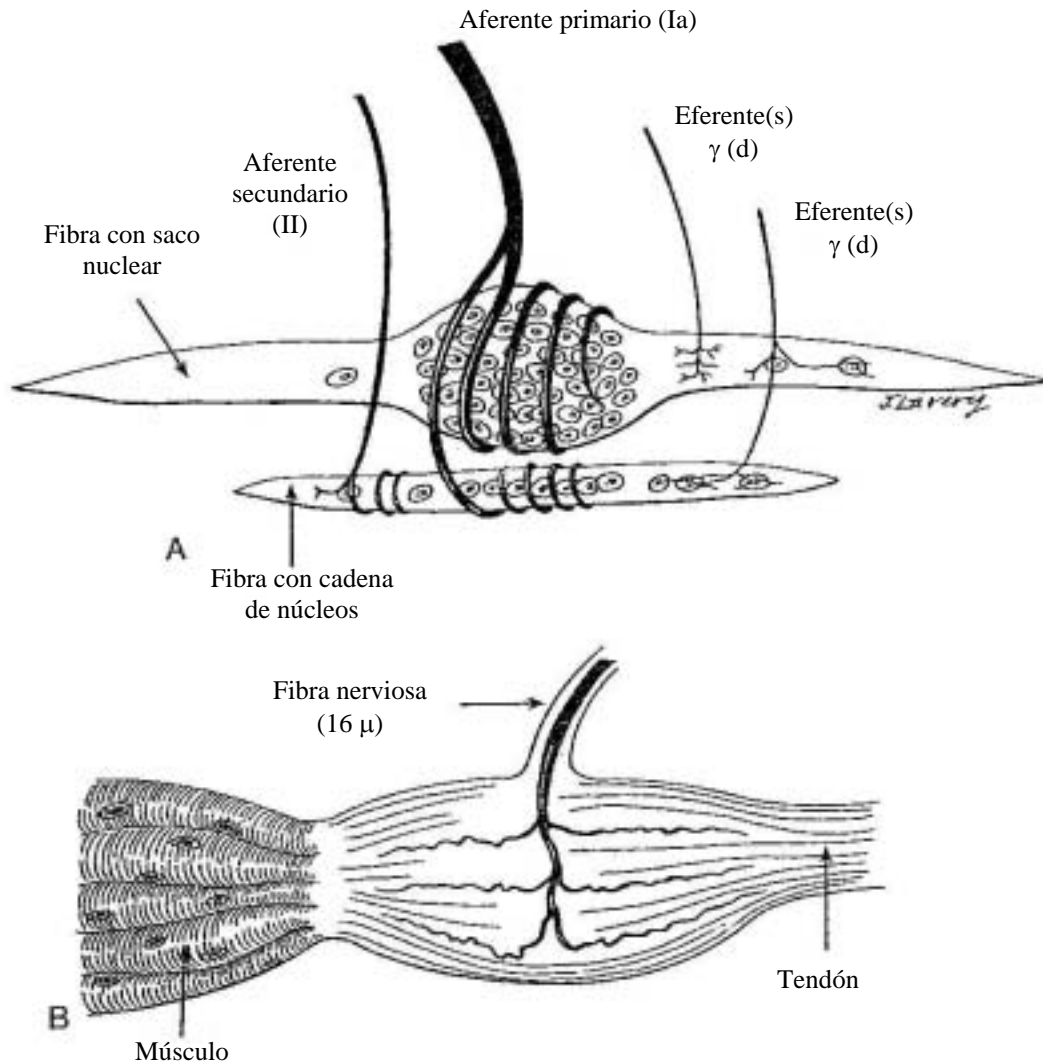


Figura 3.4. Anatomía de los receptores del huso muscular: huso muscular y órgano tendinoso de Golgi. **A**, Los contenidos del huso muscular mostrando las fibras con saco nuclear y las con cadena de núcleos. **B**, El órgano tendinoso de Golgi con forma de huso, localizado en la unión tendón-músculo y conectado con 15 a 20 fibras musculares.

dos tipos de fibras γ : (a) dinámicas, que inervan la fibra con saco y (b) las estáticas, que inervan la fibra con cadena.

Una elongación muscular pasiva causa un estiramiento del centro de las fibras intrafusales. El centro de la fibra con saco se estira fácilmente, debido a que es muy elástico, mientras que el centro de la fibra con cadena se estira más lentamente ya que es más rígido, con menos núcleos. Recuerde, las Ia se encuentran en el centro de ambas fibras; así, poseen un umbral de estiramiento bajo y detectarán fácilmente cambios en la elongación. Esto significa que los aferentes Ia codifican la tasa de estiramiento (una respuesta dinámica) y el largo del músculo al final de la elongación (respuesta estática) (5).

El grupo de aferentes II termina en la región juxtaecuatorial de la fibra con cadena. Esta región es más rígida y, como resultado, el grupo de aferentes II posee un umbral más alto que los Ia. El grupo de aferentes II codifica sólo la extensión muscular y no posee respuesta dinámica. Las respuestas estáticas se relacionan linealmente con la extensión del músculo. Así, los aferentes Ia responden bien a las palpaciones de tendones, a los estiramientos sinusoidales e incluso a vibraciones del tendón muscular, mientras que el grupo de aferentes II no reacciona a estos estímulos (5).

¿Cómo la información proveniente del huso muscular se utiliza durante el control motor? Estos datos son empleados en diversos niveles de la jerarquía del SNC. En el inferior, están involucrados en la activación refleja de los músculos. No obstante, a medida que la información asciende por la jerarquía, se emplea en formas cada vez más complejas y abstractas. Por ejemplo, podría contribuir a nuestra percepción de la sensación de esfuerzo. Además, es llevada por distintas vías a distintas partes del cerebro, contribuyendo de esta forma a la naturaleza de distribución en paralelo del procesamiento cerebral.

Circuito del reflejo de estiramiento. Cuando se estira un músculo, se estira su huso muscular, estimulando los aferentes Ia. Estos poseen conexiones excitatorias monosinápticas con las neuronas motoras α , las cuales activan sus propios músculos y sinergias musculares. También estimulan las interneuronas inhibitorias Ia, que posteriormente inhiben las neuronas motoras α de los músculos antagonistas. Por ejemplo, si se estiran los gemelos, se estimulan los aferentes Ia del huso muscular del músculo y, a su vez, se excitan las neuronas motoras α de los gemelos, que producen la contracción. El aferente Ia también estimula la interneurona inhibitoria Ia, la cual inhibe las neuronas motoras del antagonista, el tibial

anterior, por lo tanto, si este músculo se había contraído, ahora se relaja. El grupo de aferentes II también estimula sus propios músculos, pero disinápticamente (2, 5).

¿Cuál es el objetivo de la actividad de las fibras γ y cuándo se encuentran activas? Donde se produzca una contracción voluntaria, existe una coactivación α - γ . Sin esta coactivación, los aferentes del huso estarían inmóviles durante la contracción muscular. Con esto, las fibras con saco y las con cadena se contraen al igual que las fibras extrafusales normales y así, la región polar del huso muscular no puede estar inactiva. Debido a esta coactivación, si se produce un estiramiento inesperado durante la contracción, los grupos de aferentes Ia y II serán capaces de sentirlo y compensarlo.

Órgano Tendinoso de Golgi

Los órganos tendinosos de Golgi (OTG) tienen forma de huso y se ubican en la unión tendón-músculo (Fig. 3.4B). Conectan de 15 a 20 fibras musculares. La información aferente del OTG es llevada al sistema nervioso mediante las fibras aferentes Ib. A diferencia de los husos musculares, no poseen conexiones eferentes, por lo cual no están sujetos a los cambios del SNC.

Así funcionan. El OTG es sensible a los cambios de tensión producidos por el estiramiento o la contracción de un músculo. Responde incluso a pequeñas fuerzas, como de 2 a 25 gr. El reflejo del OTG es un reflejo disináptico inhibitorio, que inhibe su propio músculo y estimula el antagonista.

Los investigadores solían pensar que el OTG sólo se activaba en respuesta a grandes cantidades de tensión. Por lo que sugirieron que su papel era proteger al músculo de las lesiones. La investigación actual ha demostrado que estos receptores controlan constantemente la tensión muscular y son muy sensibles a los cambios producidos por la contracción muscular. Una función del OTG planteada recientemente es que modifica la reacción muscular en respuesta al cansancio. Así, cuando la tensión muscular se reduce por la fatiga, se reduce la reacción del OTG, disminuyendo su efecto inhibitorio en su propio músculo (2, 5).

También se ha demostrado que los OTG de los extensores de la pierna se activan durante la etapa de bipedestación del movimiento y actúan estimulando los extensores e inhibiendo los flexores hasta que se desactivan (6). Esto es exactamente lo opuesto a lo que se esperaría de un reflejo al producirse cuando el animal se encuentra en estado pasivo. Así, el reflejo

parece poseer propiedades distintas bajo las diferentes condiciones de una actividad.

Los investigadores han propuesto que la función de los husos musculares y del OTG puede ser la regulación de la rigidez muscular. Esta última puede definirse como la fuerza/ estiramiento de la unidad de un músculo. Esto es precisamente lo que el OTG y el huso muscular controlan recíprocamente: La fuerza (OTG)/estiramiento de la unidad (huso muscular) (5).

Receptores Articulares

¿Cómo trabajan los receptores articulares y cuál es su función? Existen distintos tipos de receptores dentro de la misma articulación, como las terminaciones de Ruffini, de Pacini, los receptores de ligamentos y las terminaciones nerviosas libres. Se localizan en las diferentes áreas de la cápsula articular. Morfológicamente, comparten las mismas características que muchos de los receptores del sistema nervioso. Por ejemplo, los receptores de ligamentos son casi idénticos al OTG, mientras que las terminaciones de Pacini son iguales a los corpúsculos de Pacini de la piel.

La función articular posee muchos aspectos intrigantes. La información de los receptores se emplea en diversos niveles de la jerarquía del procesamiento sensorial. Algunos investigadores han descubierto que los receptores articulares parecen ser sensibles sólo a ángulos articulares extremos (7). Debido a esto, pueden proporcionar una señal de peligro sobre los movimientos articulares peligrosos.

Otros científicos han informado que muchos receptores articulares individuales responden a un rango de movilidad articular limitado. Este fenómeno ha sido llamado *fraccionamiento del rango*, en el cual se activan múltiples receptores en rangos interpuestos. La información aferente de los receptores articulares asciende a la corteza cerebral y contribuye a la percepción de nuestra posición en el espacio. El SNC determina la posición articular registrando cuáles receptores se activan al mismo tiempo, lo que permite la determinación de la posición articular exacta.

Receptores Cutáneos

También existen diversos tipos de receptores cutáneos: (a) los mecanorreceptores, como los corpúsculos de Pacini, los discos de Merkel, los corpúsculos de Meisner, las terminaciones de Ruffini y las terminaciones lanceoladas alrededor de los folículos pilosos, detectan los estímulos mecánicos;

(b) los termorreceptores, que detectan los cambios de la temperatura, y (c) los nociceptores, que detectan un daño potencial a la piel. El número de receptores dentro de las áreas sensitivas de la piel, como la punta de los dedos, es muy alto, alrededor de 2500 por centímetro cuadrado (8).

La información del sistema cutáneo también es utilizada de diferentes formas en el procesamiento jerárquico. En los niveles inferiores, la información cutánea origina los movimientos reflejos. También, esta información asciende y proporciona información relacionada con la posición del cuerpo la que es esencial para la orientación dentro del entorno inmediato.

El sistema nervioso utiliza la información cutánea para las reacciones reflejas de distintas maneras, dependiendo del tipo y alcance del impulso cutáneo. Un estímulo leve y poco preciso en la planta del pie tiende a producir una extensión de la extremidad, como por ejemplo, al tocar ligeramente la planta de la pata de un gato, ésta se extiende. Esto es llamado reacción de apoyo y también se encuentra en los humanos. En cambio, un estímulo fuerte y focal tiende a producir un retiro, o flexión, incluso cuando se aplica exactamente en la misma área del pie. Esto es llamado reflejo flexor de retirada y se emplea para protegernos de una lesión. El patrón típico de respuesta en el reflejo cutáneo es la flexión ipsilateral y la extensión contralateral, la cual nos permite apoyar el peso en la extremidad opuesta (lograda por los grupos aferentes III y IV).

Es importante recordar que aunque consideramos que los reflejos son generalizados, estos son modificados por los centros superiores, dependiendo de la actividad y del contexto. Recuerde el ejemplo del reflejo flexor, el cual normalmente causa el retiro de la extremidad del estímulo nocivo. No obstante, si hay algo más en juego aparte de no lastimarse, como salvar la vida de un niño, el SNC inhibe la activación de este movimiento reflejo a favor de acciones más apropiadas a la situación.

FUNCIÓN DE LA SENSACIÓN SOMÁTICA EN LA MÉDULA ESPINAL

La información de los receptores cutáneos, los musculares y de los articulares modifica la reacción de los circuitos de la médula espinal que controlan actividades tan básicas como el movimiento. A fines de los años sesenta, Grillner realizó experimentos en los cuales cortó las raíces dorsales de la médula espinal de un gato para eliminar el feedback sensorial de la periferia (9). Estimuló la médula espinal y fue

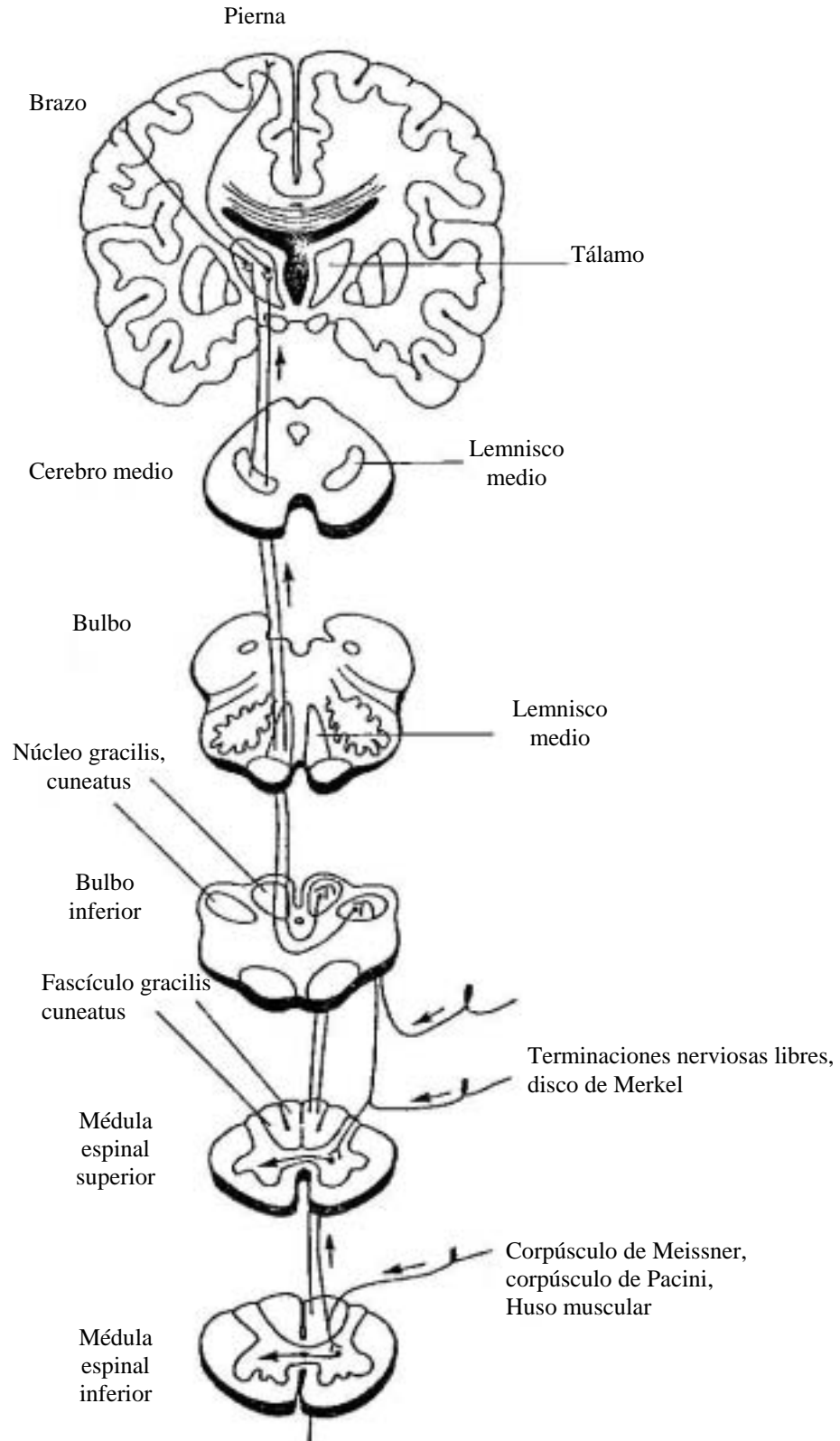


Figura 3.5. Sistemas sensoriales ascendentes: la vía de la columna dorsal que contiene información de los receptores del tacto y presión.

capaz de activar el patrón neural generador de patrones motores. Descubrió que bajas frecuencias de estimulación repetitiva daban origen a una marcha, frecuencias más altas a un trote y luego a un galope. Esto sugiere que los movimientos complejos, como la locomoción, pueden generarse en el nivel de la médula espinal sin influencias supraespinales o impulsos de la periferia.

Si no necesitamos información sensorial para generar movimientos complejos, ¿significa que la información sensorial no tiene ninguna función en su ejecución? No. Hans Forssberg y sus colegas han demostrado que la información sensorial modifica la reacción locomotora en una forma muy delicada (10). Cuando, con una varilla, cepilló la pata de un gato con preparación espinal durante la fase de balanceo de la marcha, ocasionó que la pata se doblara más fuertemente y que se alejara de la varilla. Pero durante la bipedestación, la misma situación produjo una mayor extensión, a fin de salir más rápido y evitar la vara en el camino. De este modo, descubrió que el mismo estímulo cutáneo podía modificar el ciclo de la marcha en distintas formas funcionales, dependiendo del contexto en que se use.

VÍAS ASCENDENTES

La información proveniente del tronco y extremidades también es enviada a la corteza sensorial y al cerebelo. Dos sistemas ascienden a la corteza cerebral: el sistema lemniscal medial de la columna dorsal (LM-CD) y el sistema anterolateral. (Los sistemas que ascienden al cerebelo se analizarán posteriormente en este capítulo.) Se ilustran en las Figuras 3.5 y 3.6. Ambos son ejemplos de sistemas ascendentes en paralelo. Cada uno transmite información sobre diferentes funciones, pero existe cierta redundancia entre las dos vías. ¿Cuál es la ventaja de los sistemas paralelos? Proporcionan matices y riqueza extra a la percepción, utilizando maneras múltiples de procesar la información. También entregan seguridad para un funcionamiento continuo en caso de lesión (2, 11).

Sistema Lemniscal Medial de la Columna Dorsal

Las *columnas dorsales* se forman principalmente por neuronas de raíces dorsales. Por lo tanto, son neuronas de nivel primario. La mayoría de las fibras se ramifican hacia el interior de la médula espinal, sinapsando con las interneuronas y las neuronas motoras, y se ramifican en forma ascendente por la columna dorsal hacia el cerebro. ¿Cuáles son

las funciones de las neuronas de la columna dorsal? Envían información sobre la sensibilidad de los músculos, tendones y articulaciones a la corteza somatosensorial y a otros centros cerebrales superiores. No obstante, existe una interesante excepción. Los propioceptores de la pierna poseen su propia vía privada hacia el tronco encefálico, la columna lateral. Se unen a la vía de la columna dorsal en el tronco encefálico. La vía CD también contiene información de los receptores del tacto y presión y codifica especialmente el tacto discriminativo fino. Esta vía se ilustra en la Figura 3.5 (11).

¿Dónde va esta información y cómo es procesada? Las vías sinapsan en múltiples niveles del sistema nervioso, incluyendo el bulbo, donde las neuronas de segundo orden se transforman en la vía *lemniscal medial* y atraviesan el tálamo, sinapsando con neuronas de tercer orden, las cuales avanzan a la corteza somatosensorial. Cada nivel de la jerarquía posee la capacidad de alterar la información que proviene del nivel inferior. Mediante la excitación e inhibición sináptica, los centros superiores pueden reprimir o ampliar la información ascendente. Esto permite que los centros superiores afinen (más o menos) la información proveniente de los inferiores.

A medida que las neuronas ascienden a través de cada nivel hasta el cerebro, la información de los receptores es cada vez más procesada para permitir una interpretación coherente de la información. Esto se realiza al ampliar selectivamente el campo receptivo de cada neurona sucesiva.

Sistema Anterolateral

El segundo sistema ascendente, ilustrado en la Figura 3.6, es el sistema *anterolateral* (AE). Cosiste en los tractos espinotalámico, espinoreticular y espinomesencefálico. Estas fibras se entrecruzan al entrar a la médula espinal y luego ascienden a los centros del tronco encefálico. Este sistema tiene una doble función. Primero, transmite la información de tacto y presión en bruto, contribuyendo así de una pequeña forma a la propiocepción del tacto y extremidades. También tiene una importante función en transmitir los datos relacionados con los factores térmicos y la nocicepción a los centros cerebrales superiores. Todos los niveles de la jerarquía del procesamiento sensorial actúan sobre el sistema AE de la misma forma que en el sistema LM-CD (11).

Existe una redundancia de la información en ambos tractos. Una lesión en un tracto no causa una pérdida completa de la discriminación en ninguno de estos sentidos. No obstante, una lesión en ambos

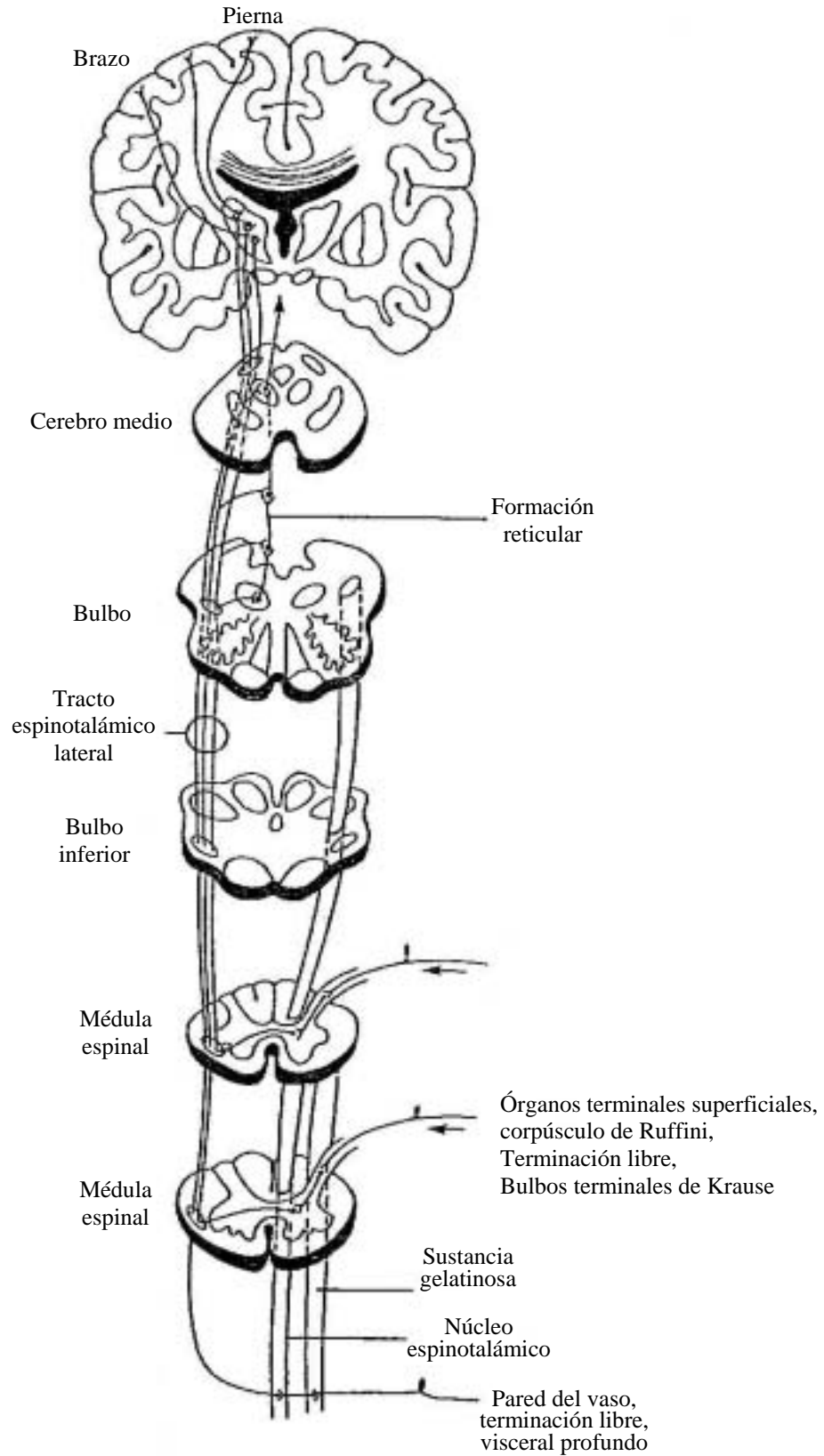


Figura 3.6. Sistemas sensoriales ascendentes: el sistema anterolateral, que contiene la información del dolor y temperatura.

tractos produce una pérdida grave. Una hemisección de la médula espinal (causada por un accidente serio, por ejemplo) podría producir que la sensación táctil y propiocepción en los brazos se pierdan en la sección ipsilateral (las fibras no se han entrecruzado aún), mientras que las sensaciones de dolor y temperatura se perderían en la sección contralateral (las fibras ya se han entrecruzado al entrar en la médula espinal) (11).

TÁLAMO

La información proveniente de ambos tractos somatosensoriales ascendentes, al igual la de prácticamente todos los sistemas sensoriales, atraviesa el *tálamo*. Éste es uno de los centros de procesamiento principales del cerebro, por lo que una lesión en esta área produciría graves problemas sensoriales (y motores).

CORTEZA SOMATOSENSORIAL

La *corteza somatosensorial* es una de las principales áreas de procesamiento para todas las modalidades somatosensoriales y marca el principio de la conciencia de la sensación somática. Se divide en dos áreas principales: la *corteza somatosensorial primaria* (SI) (también llamada áreas de Brodmann 1, 2, 3a y 3b); y *corteza somatosensorial secundaria* (SII) (Fig. 3.7A). En la SI, la información cinestésica y del tacto proveniente de la sección contralateral del cuerpo se organiza de una forma somatotópica y abarca cuatro áreas citoarquitectónicas, las áreas de Brodmann 1, 2, 3a y 3b (11).

Es en esta área donde comenzamos a ver el procesamiento de modalidad cruzada. Eso significa que ahora la información de los receptores articulares, husos musculares y la cutánea se integra para entregarnos la información sobre el movimiento de una determinada área del cuerpo. Esta información se coloca sobre un mapa de todo el cuerpo, el cual se distorsiona para reflejar el peso relativo dada la información sensorial de ciertas áreas, como se muestra en la Figura 3.7B. Por ejemplo, la garganta, boca y manos son altamente representadas puesto que necesitamos más información detallada para apoyar los movimientos ejecutados por estas estructuras. Este es el comienzo del procesamiento espacial, esencial para la coordinación motora en el espacio. Los movimientos coordinados requieren información de la ubicación del cuerpo en relación al entorno y de la posición de una sección del cuerpo en relación a las otras (11, 12).

La *sensibilidad de contraste* es muy importante para controlar el movimiento, ya que permite la detección de la forma y límites de los objetos. La corteza somatosensorial procesa la información entrante para aumentar la sensibilidad de contraste a fin de que podamos identificar y discriminar con más facilidad los diferentes objetos mediante el tacto. ¿Cómo hace esto? Se ha demostrado que los campos receptivos de las neuronas somatosensoriales poseen un centro excitatorio y un contorno inhibitorio. Este último ayuda a la discriminación de dos puntos mediante la *inhibición lateral*.

¿Cómo funciona la inhibición lateral? La célula estimulada inhibe la célula siguiente, aumentando así el contraste entre las regiones activadas y no activadas del cuerpo. Los receptores no tienen una inhibición lateral. Pero esta aparece en el nivel de las columnas dorsales y en cada paso subsiguiente en la transmisión. De hecho, los humanos poseen un sistema somatosensorial suficientemente sensible como para percibir la activación de un solo receptor táctil de la mano (11, 12).

También existen células especiales dentro de la corteza somatosensorial que responden mejor a los estímulos motores y que son direccionalmente sensibles. Esta característica no se encuentra en las columnas dorsales ni en el tálamo. Estas células de procesamiento superior también poseen campos receptivos mayores que la típica célula del SS, con frecuencia abarcan varios dedos. Estas células parecen responder preferencialmente cuando los dedos próximos son estimulados. Esto podría sugerir su participación en funciones como tomar objetos.

Recientemente se ha descubierto que los campos receptivos de las neuronas de la corteza somatosensorial no tienen un tamaño fijo. Tanto las lesiones como la experiencia pueden cambiar considerablemente sus dimensiones. Las implicancias de estos estudios se analizan en las secciones sobre aprendizaje motor de este libro (8).

La corteza somatosensorial también posee conexiones descendentes hacia el tálamo, el núcleo de la columna dorsal y la médula espinal, por lo tanto posee la capacidad de cambiar la información ascendente que proviene de estas estructuras.

CORTEZAS DE ASOCIACIÓN

En las diversas cortezas de asociación comenzamos a ver la transición de la percepción a la acción. También vemos la interacción entre el procesamiento cognitivo y el perceptivo. Las cortezas de asociación, ubicadas en los lóbulos parietal,

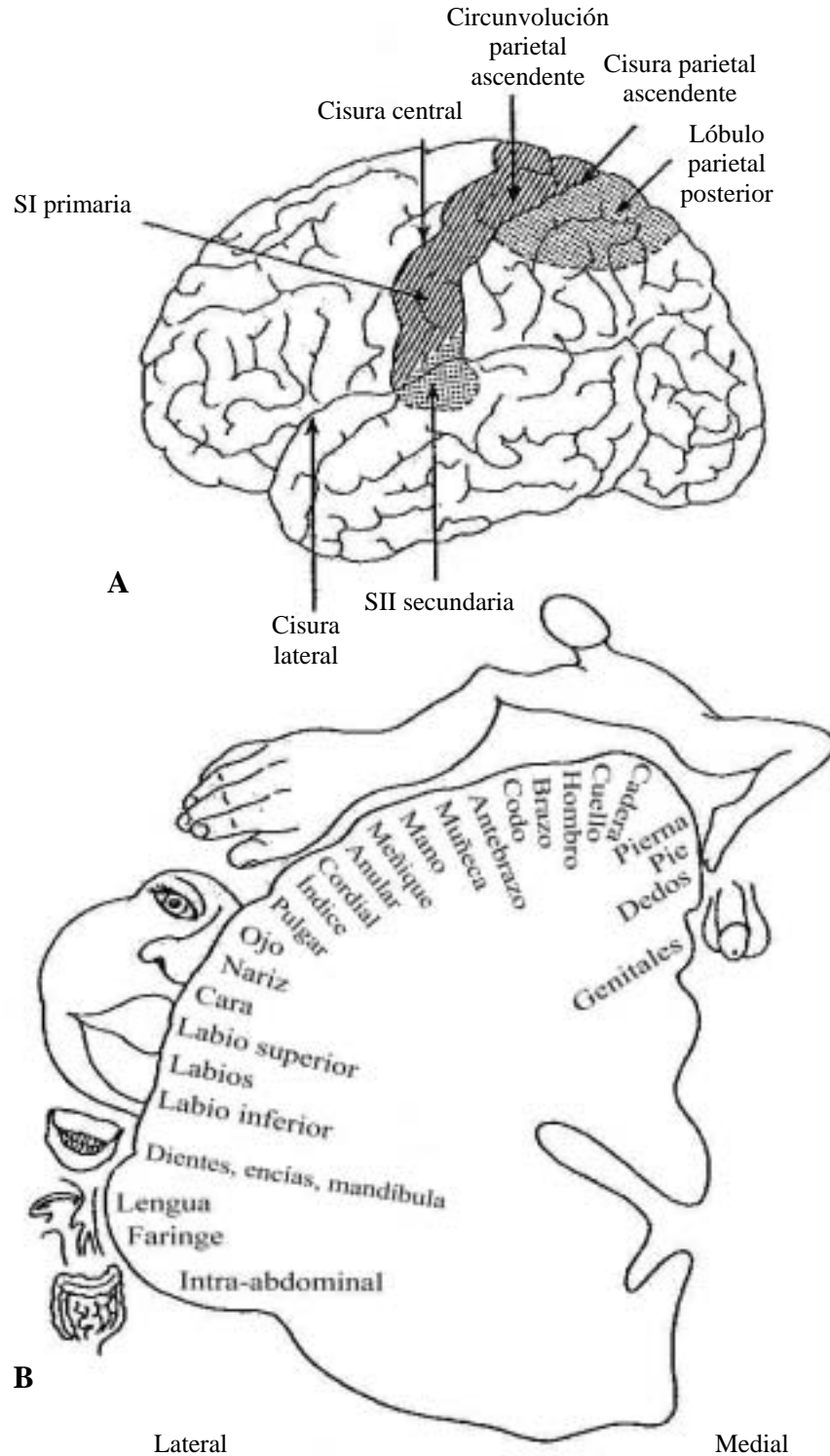


Figura 3.7. La corteza somatosensorial y las áreas de asociación. **A**, Localizada en el lóbulo parietal, la corteza somatosensorial contiene tres divisiones principales: primaria (SI), secundaria (SII) y la corteza parietal posterior. **B**, Homúnculo sensorial que ilustra las proyecciones sensoriales somáticas de la superficie corporal. (Adaptado de Kandel E, Schwartz JH, Jessel TM, eds. *Principles of neuroscience*. 3rd ed. NY: Elsevier, 1991: 368, 372.)

temporal y occipital, incluyen centros para el procesamiento sensorial y el cognitivo abstracto de nivel superior. La ubicación de estas áreas se muestran en la Figura 3.8.

Dentro de las cortezas parietal, temporal y occipital se encuentran las áreas de asociación, las cuales, se piensa, unen la información de los distintos sentidos. El área 5 de la corteza parietal es una franja delgada posterior a la circunvolución parietal ascendente. Después de que se ha realizado el proceso de intermodalidad dentro del área SI, se envían las reacciones al área 5, la cual integra la información entre las partes del cuerpo. El área 5 se conecta con la 7 del lóbulo parietal, esta última recibe la información visual procesada, de esta forma, se combina probablemente el procesamiento ojos-extremidades en la mayoría de las actividades producidas o guiadas por la visión.

Las lesiones en las áreas 5 o 7 en animales o humanos producen problemas en el aprendizaje de habilidades que emplean información relacionada con la posición del cuerpo en el espacio. Además, ciertas células de estas áreas parecen activarse durante los movimientos orientados visualmente, por lo que su

actividad se vuelve más intensa cuando el animal presta atención al movimiento. Estos hallazgos apoyan la hipótesis de que el lóbulo parietal participa en los procesos que implican atención a la posición y manipulación de objetos en el espacio (13).

Además, estos resultados experimentales son apoyados por las observaciones de pacientes con daño en los lóbulos parietales. Sus deficiencias incluían problemas con la imagen corporal y con la percepción de las relaciones espaciales, que pueden ser muy importantes en el control postural y el de los movimientos voluntarios. Claramente, las lesiones en esta área no reducen simplemente la capacidad de percibir la información entrante de una parte del cuerpo; además, pueden afectar la capacidad de interpretar esta información.

Por ejemplo, las personas con lesiones en la circunvolución angular derecha (el hemisferio no dominante), exactamente detrás del área 7, muestran un completo abandono del lado contralateral del cuerpo, de objetos y dibujos. Esto es llamado agnosia o incapacidad de reconocimiento. Cuando su propio brazo o pierna se mueve pasivamente dentro de su campo visual, pueden decir que no es suyo. En ciertos

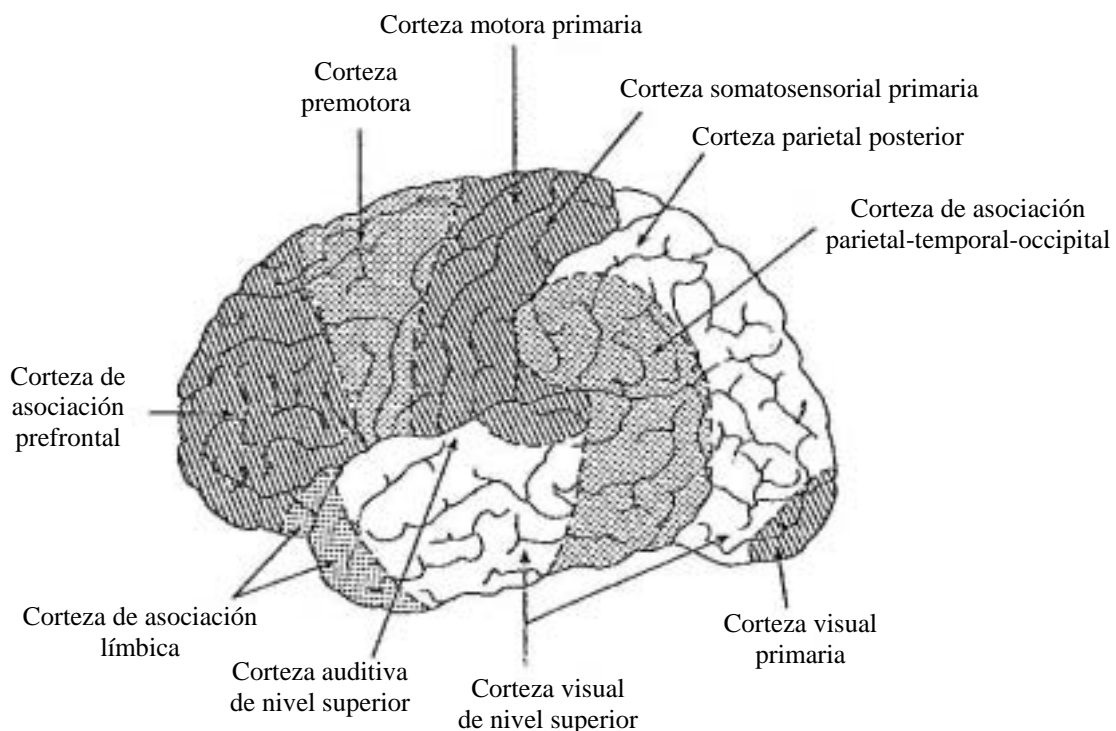


Figura 3.8. Dibujo esquemático que muestra la ubicación de las áreas sensoriales primarias, de las áreas sensoriales de asociación de nivel superior y las cortezas de asociación cognitiva (abstracta) de nivel superior. (Adaptado de Kandel E, Schwartz JH, Jessel TM, eds. *Principles of neuroscience*. 3rd ed. NY: Elsevier, 1991: 825.)

casos, los pacientes pueden desconocer completamente la hemiplejía que acompaña a la lesión, por lo que pueden desear irse del hospital pronto porque no saben que tienen un problema (13). Muchos de estos mismos pacientes tienen problemas cuando se les pide que copien dibujos. Pueden dibujar la mitad de un objeto. Esto es llamado *apraxia de construcción*. Lesiones mayores pueden provocar la incapacidad de operar y orientarse en el espacio o la inhabilidad de realizar actividades secuenciales complejas.

Cuando pacientes diestros sufren lesiones en la circunvolución angular izquierda (el hemisferio dominante), evidencian síntomas como confusión entre izquierdo y derecho, dificultad en nombrar los dedos, aunque pueden sentir el tacto, y dificultad en escribir, aunque sus funciones motoras y sensitivas son normales en las manos. O bien, cuando los pacientes sufren lesiones en ambos lados de estas áreas, con frecuencia tiene problemas para prestar atención a estímulos visuales, en usar la visión para tomar un objeto y en realizar movimientos oculares voluntarios hacia un punto en el espacio (13).

Hemos analizado un sistema sensorial, el sistema somatosensorial, desde el nivel inferior al superior de la jerarquía del SNC, desde la recepción de las señales en la periferia a la integración e interpretación de aquellas señales relacionadas con otros sistemas sensoriales. También hemos observado cómo los procesamientos jerárquico y de distribución en paralelo han contribuido al análisis de esas señales. Ahora estudiaremos un segundo sistema sensorial, el sistema visual, de la misma forma.

Sistema Visual

La visión sirve al control motor en diversas formas. Nos permite identificar objetos en el espacio y determinar su movimiento. Cuando la visión tiene esta función, es considerada un sentido exteroceptivo. Pero la visión también nos entrega información sobre dónde está nuestro cuerpo en el espacio, sobre la relación de una parte del cuerpo con otra y del movimiento del cuerpo. Cuando ejerce esta función, es llamada propiocepción visual, lo que significa que no sólo nos entrega información sobre el entorno, sino que también sobre nuestro propio cuerpo. En capítulos posteriores se explica la forma en que la visión tiene un papel fundamental en el control de la postura, locomoción y funciones de manipulación. En las secciones siguientes, analizamos la anatomía y fisiología del sistema visual para mostrar cómo apoya dichas funciones en el control motor.

SISTEMA VISUAL PERIFÉRICO

Fotorreceptores

Primero analicemos una perspectiva general del ojo. El ojo es un gran instrumento, diseñado para enfocar la imagen del mundo en la retina con gran precisión. Como se ilustra en la Figura 3.9, la luz entra al ojo a través de la cornea y es enfocada por la cornea y el lente de la retina en la parte posterior del ojo. Una característica interesante de la retina es que la luz debe pasar a través de todas las capas del ojo y de la capa neural retiniana antes de que llegue a los fotorreceptores, ubicados en la parte posterior de la retina, fuera de la fuente de luz. Por suerte, estas capas son casi transparentes.

Existen dos tipos de células fotorreceptoras: los *bastones* y los *conos*. Los conos sirven para la visión a la luz de día normal y son responsables de la visión en colores. Los bastones son responsables de la visión de noche cuando la cantidad de luz es muy baja y débil para activar los conos. En la fovea, el resto de las capas son apartadas para que los conos puedan recibir la luz de la mejor forma. El punto ciego (donde el nervio óptico sale de la retina) no posee fotorreceptores y, por lo tanto, no vemos por esta sección. Excepto en la fovea, en la retina existen 20 veces más bastones que conos. No obstante, los conos son más importantes que los bastones para la visión normal, puesto que su pérdida produce ceguera legal, mientras que la pérdida total de bastones sólo causa ceguera nocturna (14).

Recuerde que la diferenciación sensorial es un aspecto clave del procesamiento sensorial que apoya al control motor. Para llevarla a cabo, el sistema visual debe identificar los objetos y determinar si están en movimiento. Entonces, ¿cómo se realiza la *identificación de objetos* y el *sentido del movimiento* en el sistema visual? Existen dos vías separadas de procesamiento. Examinaremos todo el camino de estas vías, desde la retina hasta la corteza visual. Además, en ambas se utiliza la *sensibilidad de contraste* para alcanzar el objetivo de la identificación de objetos y el sentido del movimiento. Esta sensibilidad de contraste aumenta los bordes de los objetos, dándonos una mayor precisión en la percepción. Como en el sistema somatosensorial, los tres procesos se utilizan extensivamente en el sistema visual. El camino comienza en la retina. Primero analizamos las células de la retina, para que podamos comprender cómo trabajan juntas en la interpretación de la información (14).

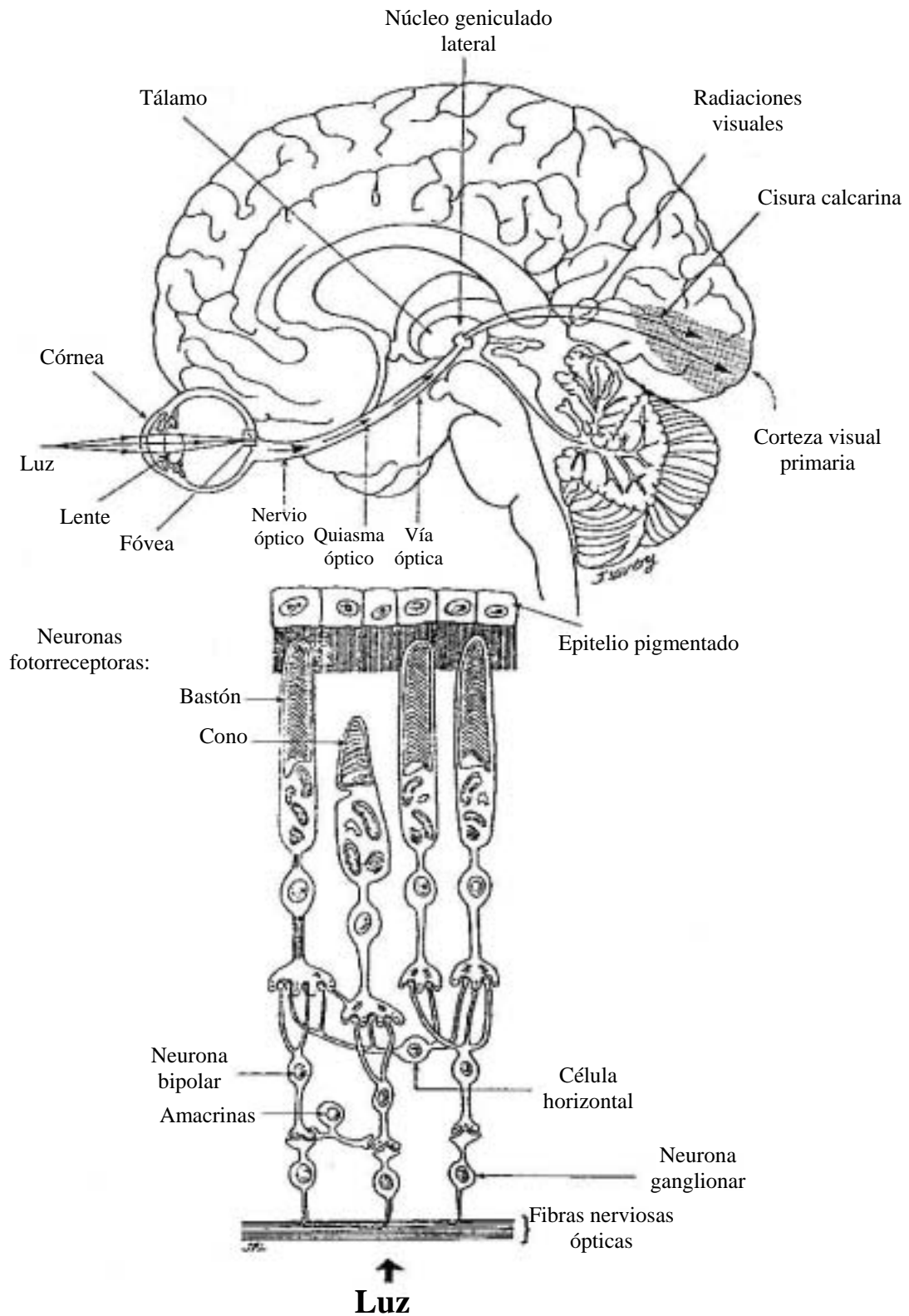


Figura 3.9. Ilustración del ojo, su relación con las células horizontales y verticales (apartado) y las vías visuales desde la retina al tálamo, cerebro medio y área 17 de la corteza cerebral. (Adaptado de Kandel E, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principles of neuroscience, 3rd ed. NY: Elsevier, 1991: 401, 415, 423.)

Células Verticales

Además de los conos y bastones, la retina contiene células *bipolares* y *ganglionares*, las que puede llamar células “verticales”, puesto que se conectan en serie a otras pero no tienen conexiones laterales (Fig. 3.9). Por ejemplo, los bastones y conos hacen contacto sináptico directo con las células bipolares. Éstas, a su vez, se conectan con las células ganglionares las que luego transmiten la información visual al SNC, enviando axones al núcleo geniculado lateral y al colículo superior así como al núcleo del tronco encefálico (14-15).

Células Horizontales

Existe otro tipo de neuronas en la retina, las llamadas células “horizontales”. Estas neuronas alteran el flujo de información dentro de la retina al conectar las células “verticales” en forma lateral. Estas son llamadas células *horizontales* y *amacrinas*. Las células horizontales transmiten las interacciones entre los receptores y las células bipolares, mientras que las células amacrinas transmiten las interacciones entre las células bipolares y las ganglionares. Ambas células son esenciales para lograr la sensibilidad de contraste. Aunque puede parecer que existen conexiones complejas entre las células receptoras y las otras neuronas antes de alcanzar la reacción final de las células ganglionares, las vías y funciones de los distintos tipos de células son sencillas.

Primero observemos la vía de la célula bipolar. Existen dos tipos de vías que la utilizan, una “directa” y una “lateral”. En la vía directa, un cono, por ejemplo, hace una conexión con una célula bipolar, la cual establece una conexión con una ganglionar. En la vía lateral, la actividad de los conos es transmitida a las células ganglionares laterales mediante las células horizontales o las amacrinas. Si observa la Figura 3.9, verá estas posibilidades organizacionales (14, 15).

En la vía directa, los conos (o bastones) se conectan con las células bipolares con campos receptivos “centrados” o “descentrados”. El **campo receptivo** de una célula es el área específica de la retina hacia la que esa célula es sensible, cuando dicha parte de la retina es iluminada. El campo receptivo puede ser excitatorio o inhibitorio, aumentando o disminuyendo el potencial de la membrana celular. Los campos receptivos de las células bipolares (y ganglionares) son circulares. En el centro de la retina, los campos receptivos son pequeños, mientras que en la periferia, son grandes. El término “centrado” significa que la célula posee

una porción excitatoria central del campo receptivo, con un área circundante inhibitoria. “Descentrado” se refiere al caso opuesto de un centro inhibitorio y una periferia excitatoria (15).

¿Cómo las células asumen las características antagonistas de su contorno? Parece ser que las células horizontales alrededor del campo receptivo (CR) de la célula bipolar se conectan con los conos del centro del campo. Cuando la luz brilla en la periferia del campo receptivo, la célula horizontal inhibe los conos adyacentes.

Luego, cada tipo de célula bipolar sinapsa con el tipo de célula ganglionar correspondiente: centrada y descentrada y establece conexiones excitatorias con esa célula ganglionar (14, 15).

Las células centradas activan muy pocos potenciales de acción en la oscuridad y se activan cuando se ilumina su CR. Cuando eso sucede en la periferia del CR, se inhibe el efecto de estimulación del centro. Asimismo, las células ganglionares descentradas se inhiben cuando se aplica luz al centro de su CR y efectúan las descargas a la velocidad máxima justo después de que la luz se apaga. También se activan si la luz se aplica a la periferia de su CR.

Las células ganglionares también son influidas por la actividad de las células amacrinas. Muchas de estas últimas funcionan de una forma similar a las células horizontales, transmitiendo impulsos inhibitorios desde las cercanías de las células bipolares a las células ganglionares, aumentando la sensibilidad de contraste.

Estos dos tipos de vías (centradas y descentradas) para el procesamiento de la información retiniana son ejemplos del *procesamiento de distribución en paralelo* en el sistema nervioso. Hablamos sobre una *inhibición centro-periferia* similar en los campos receptivos de los receptores cutáneos. ¿Cuál es el propósito de este tipo de inhibición? Parece ser muy importante en detectar los contrastes entre objetos, en vez de la intensidad absoluta de la luz producida o reflejada por un objeto. Esta inhibición nos permite detectar los contornos de los objetos muy fácilmente. Es muy importante en la locomoción, cuando bajamos una escalera y necesitamos ver el borde del peldaño. También es importante en la función de la manipulación para ser capaces de determinar la forma exacta de un objeto al tomarlo.

Las células ganglionares envían sus axones, mediante el nervio óptico, a tres regiones diferentes del cerebro, el núcleo geniculado lateral, el pretectum y el colículo superior (16) (Fig. 3.9).

VÍAS VISUALES CENTRALES

Núcleo Geniculado Lateral

Para comprender qué partes de la retina y del campo visual son representadas en estas distintas áreas cerebrales, primero analicemos la configuración de los campos visuales y de la hemiretina. La mitad izquierda del campo visual se proyecta en la mitad nasal (medial—próxima a la nariz) de la retina del ojo izquierdo y la mitad temporal (lateral) de la retina en el ojo derecho. El campo visual derecho se proyecta en la mitad nasal de la retina del ojo derecho y la mitad temporal de la retina en el ojo izquierdo (16).

De esta forma, los nervios ópticos de los ojos izquierdo y derecho salen de la retina por la papila óptica, en la parte posterior. Viajan al quiasma óptico donde los nervios de cada ojo se unen y se entrecruzan los axones del lado nasal del ojo, aunque no los de la parte temporal. En este punto, el nervio óptico se transforma en la vía óptica. Debido a esta afluencia de nervios ópticos, la vía óptica izquierda posee un mapa del campo visual derecho. Esto es similar a lo que se encuentra en el sistema somatosensorial, donde la información del lado opuesto de cuerpo se representa en el tálamo y en la corteza.

Uno de los objetivos de las células en la vía óptica es el núcleo geniculado lateral (NGL) del tálamo, este núcleo posee seis capas de células, las cuales trazan el campo visual contralateral. Las células ganglionares de las diferentes áreas se proyectan sobre puntos específicos en el NGL, pero ciertas áreas son representadas mucho más exactamente que otras. La fovea de la retina, que empleamos para una visión de alta precisión, es representada en un grado mucho mayor que el área periférica. Cada capa del NGL recibe impulsos de sólo un ojo. Las primeras dos capas (las más ventrales) son llamadas capas *magnocelulares* (células grandes) y las capas cuatro a la seis son llamadas capas *parvocelulares* (células pequeñas). Las células de cada capa proyectan axones a la corteza visual (16).

Los campos receptivos de las neuronas del NGL son muy similares a los encontrados en las células ganglionares de la retina. Existen vías separadas de los campos receptivos centrados y descentrados. Las capas magnocelulares parecen estar involucradas en el análisis motor de la imagen visual y en los detalles generales de los objetos, mientras que las parvocelulares funcionan para la visión en

colores y un detalle estructural más detallado. Así, las capas magnocelulares serán más importantes para funciones motoras como el control del equilibrio, donde el movimiento del campo visual no entrega información sobre el balanceo corporal y para tomar objetos en movimiento. Las capas parvocelulares serán más importantes en las etapas finales de tomar un objeto, cuando necesitamos asirlo con exactitud.

Colículo Superior

Los axones de las células ganglionares de la vía óptica también terminan en el *colículo superior* (además de los impulsos visuales indirectos provenientes de la corteza visual). Se ha sugerido que el colículo superior realiza un mapa del espacio visual que nos rodea en función de señales no sólo visuales, sino que también somatosensoriales. Los tres mapas sensoriales del colículo superior son distintos a aquellos de la corteza sensorial. Aquí, las áreas del cuerpo no son trazadas según la densidad de células receptoras de un área particular, sino que por su relación con la retina. Las áreas cercanas a la retina (la nariz) tienen más representación que las áreas lejanas (la mano). Para cualquier parte del cuerpo, los mapas visual, auditivo y somatosensorial están alienados, en las diferentes capas del colículo (16).

Además de estos tres mapas, ubicados en las capas superiores y medias de las siete del colículo, existe un mapa motor en las capas más profundas. Mediante estas neuronas de respuesta, el colículo controla los movimientos oculares sacádicos que hacen que el ojo se mueva hacia un estímulo específico. Luego, el colículo superior envía las reacciones a (a) las regiones del tronco encefálico que controlan los movimientos oculares, (b) el tracto tectoespinal, transmitiendo el control reflejo del cuello y cabeza, y (c) al tracto tectopontino, el cual se proyecta al cerebelo, para un mayor procesamiento del control ojo-cabeza (16).

Región Pretectal

Las células ganglionares también terminan en la región *pretectal*. La región pretectal es un importante centro del reflejo visual involucrado en los reflejos oculares pupilares, en los cuales la pupila se contrae en respuesta al brillo de la luz en la retina.

CORTEZA VISUAL PRIMARIA

Desde el NGL, los axones se proyectan a la *corteza visual* (también llamada corteza estriada) del

área de Brodmann 17, ubicada en el lóbulo occipital (Fig. 3.9). Los estímulos de ambos ojos se alternan por toda la corteza estriada, produciendo las llamadas *columnas de dominio ocular*. Posteriormente, las células de respuesta de la corteza visual primaria se proyectan al área de Brodmann 18. Desde esta área, las neuronas se proyectan a la corteza temporal medial (área 19), a la corteza inferotemporal (áreas 20, 21) y a la corteza parietal posterior (área 7). Además, las reacciones viajan al colículo superior y también se vuelven al NGL (control de feedback). La corteza visual primaria contiene un mapa de la retina con un trazado topográfico. Existen seis representaciones adicionales de la retina sólo en el lóbulo occipital (16).

Los campos receptivos de las células de la corteza visual ya no son circulares, sino que lineales: la luz debe tener la forma de una línea, una barra o un hilo para estimularlos. Se clasifican como *simples* o *complejas*. Las células simples responden a barras, poseen un centro excitatorio y un contorno inhibitorio, o viceversa. También presentan un eje de orientación específico, hacia el cual la barra es más efectiva en estimular la célula. Todos los ejes de orientación de todas las secciones de la retina se representan en la corteza visual. Los resultados de los experimentos de Hubel y Wiesel (18) sugieren que este campo receptivo con forma de barra es creado a partir de muchas neuronas geniculadas mediante una superposición parcial de los campos receptivos circulares en una línea, que se reúnen en una célula cortical simple. Se ha indicado que las células complejas tienen estímulos convergentes de muchas células simples. Por lo tanto, sus campos receptivos son más grandes y poseen un eje de orientación fundamental. Para muchas células complejas, el estímulo más útil es el movimiento a través del campo.

La corteza visual se divide en columnas, cada una consiste en células con un eje de orientación y columnas adyacentes que reciben impulsos del ojo izquierdo o del derecho. Hubel y Wiesel emplearon el término *hipercolumna* para describir un conjunto de columnas de una parte de la retina, incluyendo los ángulos de orientación de ambos ojos (17).

CORTEZA VISUAL DE NIVEL SUPERIOR

Las vías centrales de procesamiento visual se prolongan para incluir las células de la corteza visual primaria, situada en el lóbulo occipital, y las células de las cortezas visuales de nivel superior, ubicadas en

las cortezas temporal y parietal. Estas áreas se muestran en la Figura 3.9. Las cortezas de nivel superior están implicadas en la integración de la información somatosensorial y visual para la orientación espacial, una parte esencial de toda actividad. Esta interacción entre ambos tipos de impulso dentro de las cortezas de asociación de nivel superior se analizó previamente en la sección somatosensorial de este capítulo.

Se ha sugerido que las células dentro de las vías visuales contribuyen a una *jerarquía* dentro del sistema visual, donde cada nivel incrementa la abstracción visual (19). Además, existen *vías paralelas* a través de las cuales se procesa esta información. Estas vías incluyen las capas magnocelulares (que analizan el movimiento y los detalles generales: el “dónde”) y las células parvocelulares (que procesan los detalles finos y el color: el “qué”) del núcleo geniculado lateral (20).

Se cuenta con una interesante evidencia clínica para apoyar la existencia de estas vías de procesamiento en paralelo. Una deficiencia perceptiva llamada “agnosia motora” ocurre después de un daño en el área temporal medial (TM) o en las regiones temporales mediales superiores (TMS) de la corteza. Los pacientes muestran una pérdida específica de la percepción motora sin otro problema perceptivo. Otros pacientes con daño en las áreas de Brodmann 18 o 37 sólo pierden la visión cromática, pero aún pueden identificar formas (acromatopsia). Aún otros pacientes pierden la capacidad de identificar formas (con un daño en las áreas 18, 20, 21) (20).

¿Cómo utilizamos el sentido motor? Las vías magnocelulares se extienden a las áreas TM y TMS y al área motora visual del lóbulo parietal. En la zona TM, la actividad de las neuronas se relaciona con la velocidad y la dirección del movimiento de los objetos. Luego esta información es nuevamente procesada en las áreas TMS para la percepción visual, la actividad de los movimientos oculares y la orientación de los movimientos del cuerpo en el espacio.

¿Cómo tomamos la información procesada por estas vías paralelas y la organizamos en un todo perceptivo? Este proceso mediante el cual el cerebro recombina la información analizada en sus diferentes regiones es llamado “problema de enlace”. La recombinación de esta información parece necesitar la atención, que puede ser transmitida por estructuras subcorticales como el colículo superior, así como también por áreas corticales, como la corteza parietal posterior y prefrontal. Se ha propuesto que el SNC

toma la información del color, tamaño, distancia y orientación y la organiza en un “mapa maestro” de la imagen (21). El sistema atencional nos permite enfocarnos en una pequeña parte de dicho mapa maestro cuando identificamos objetos o nos movemos en el espacio.

Sistema Vestibular

El sistema vestibular es sensible a dos tipos de información: la posición de la cabeza en el espacio y a cambios repentinos en la dirección de los movimientos de la cabeza. Aunque no nos percatamos conscientemente de la sensación vestibular, a diferencia de los otros sentidos, los impulsos vestibulares son importantes para la coordinación de muchas respuestas motoras y nos ayudan a estabilizar los ojos y a mantener el equilibrio postural durante la bipedestación y la marcha. Las anomalías dentro del sistema vestibular producen sensaciones como vértigo o temblores, las que sí llegan a la conciencia, así como problemas con el enfoque ocular y con la conservación el equilibrio.

Al igual que otros sistemas sensoriales, el sistema vestibular puede dividirse en dos partes, un componente periférico y uno central. El componente periférico consiste en receptores sensoriales y el par craneal 8, mientras que la parte central consiste en cuatro núcleos vestibulares y de los tractos ascendente y descendente.

RECEPTORES PERIFÉRICOS

Primero analicemos la anatomía del sistema vestibular (Fig. 3.10). El sistema vestibular es parte del *laberinto membranoso* del oído interno. La otra parte del laberinto es la *cóclea*, relacionada con la audición. El laberinto membranoso consiste en una serie continua de tubos y sacos ubicados en el hueso temporal del cráneo. Está rodeado por un fluido llamado *perilinfa* y en su interior contiene un fluido llamado *endolinfa*. La endolinfa tiene una densidad mayor a la del agua, lo que le otorga inercia, esencial para la forma en que funciona el sistema vestibular.

La sección vestibular del laberinto incluye cinco receptores: tres *conductos semicirculares*, el *utrículo* y el *sáculo*.

Conductos Semicirculares

Los conductos semicirculares funcionan como acelerómetros angulares. Se sitúan en ángulos rectos en relación unos de otros y son llamados conductos

anterior, posterior y horizontal de cada lado de la cabeza (Fig. 3.10). Al menos un par es afectado por cualquier aceleración angular de la cabeza o el cuerpo. Las terminaciones sensoriales de los conductos semicirculares se encuentran en el amplio extremo de cada conducto, llamado *ampolla*, cercana a la unión con el utrículo. Cada ampolla posee una *cresta ampular*, que contiene las células pilosas vestibulares. Dichas células se extienden ascendentemente hacia la *cúpula* (palabra latina para pequeña copa invertida), constituida de material gelatinoso, y extendiéndose a la punta de la ampolla, para evitar que el movimiento de la endolinfa pase a la cúpula. Las células pilosas son los receptores vestibulares, los cuales son inervados por las neuronas sensoriales bipolares, parte del nervio 8. Sus cuerpos celulares se ubican en el ganglio vestibular (22, 23).

¿Cómo los conductos semicirculares indican un movimiento de la cabeza al sistema nervioso? Cuando la cabeza comienza a rotar, el fluido de los conductos, en un principio, no se mueve, debido a sus características de inercia. Como resultado, la cúpula, junto con sus células pilosas, se dobla en la dirección opuesta al movimiento. Cuando éste cesa, la cúpula y células pilosas se desvían en la dirección opuesta, es decir, hacia donde se movió la cabeza.

Cuando las células pilosas se doblan, originan un cambio en la frecuencia de descarga del nervio, dependiendo de la forma en que se doblaron. Para cada célula pilosa, existe un *kinocilium* (el punto más alto) y de 40 a 70 *stereocilias*, las cuales aumentan en tamaño a medida que se acercan al kinocilium. El doblamiento de la célula pilosa hacia kinocilium produce una despolarización de la célula y un aumento de la tasa de descarga de las células bipolares del nervio 8, por otra parte un doblamiento opuesto causa una hiperpolarización y una disminución de la tasa de descarga. En reposo, las células pilosas realizan sus descargas a 100 Hz, por lo que poseen un amplio rango de frecuencias para la modificación. Así, son posibles cambios ascendentes o descendentes en la frecuencia de las neuronas debido a esta descarga de reposo tónica, la cual ocurre en ausencia de movimiento cefálico (22,23).

Puesto que los conductos de cada lado de la cabeza son aproximadamente paralelos, trabajan juntos en forma recíproca. Ambos conductos horizontales trabajan unidos, mientras que cada conducto anterior está vinculado a uno posterior del lado opuesto de la cabeza. Cuando el movimiento cefálico ocurre en un plano específico a un par de conductos, un conducto será estimulado, mientras que su par opuesto será hiperpolarizado.

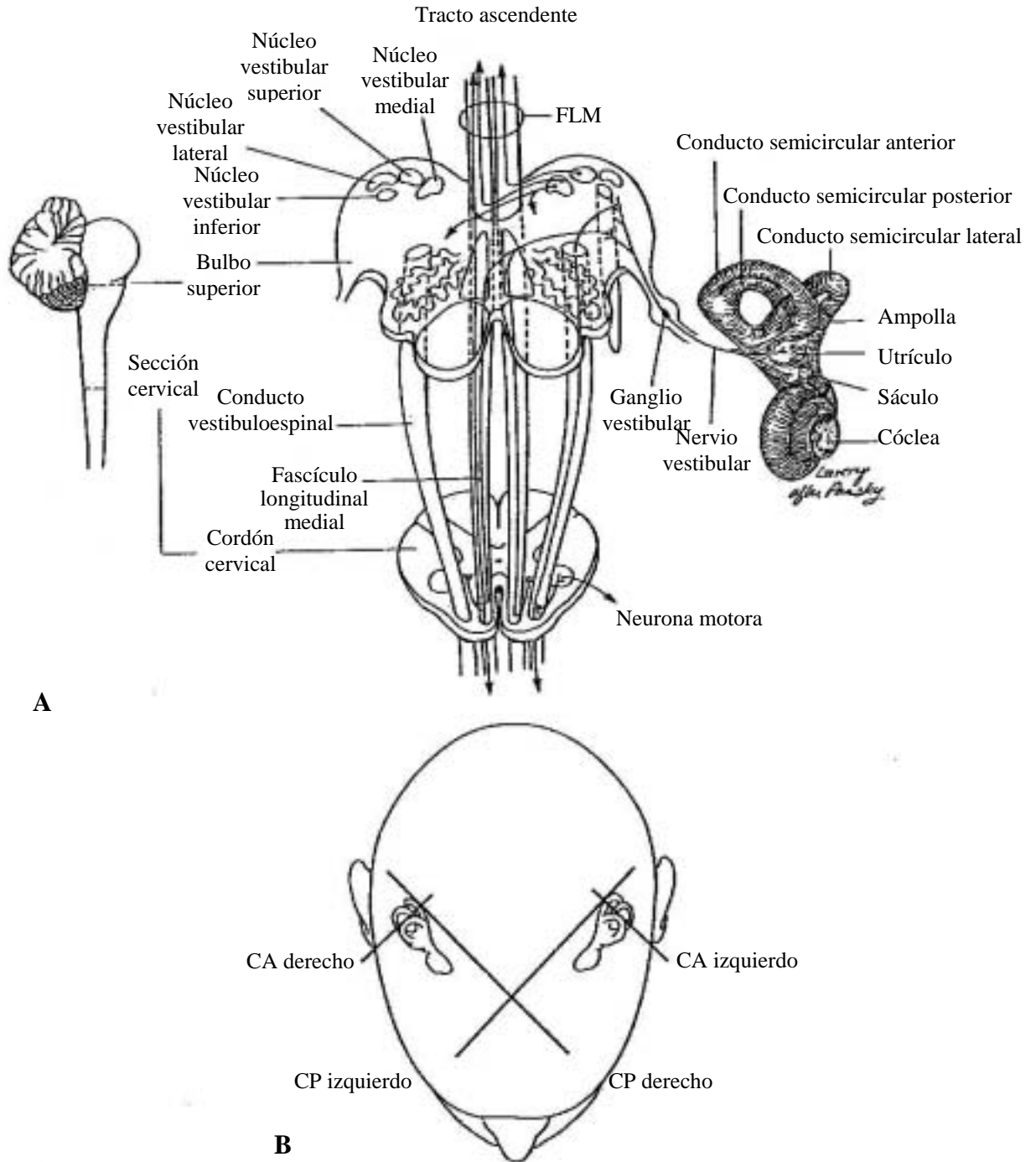


Figura 3.10. Sistema vestibular. **A**, Diagrama esquemático del laberinto membranoso (otolitos y conductos semicirculares) y las conexiones centrales del sistema vestibular. Se muestran los impulsos vestibulares ascendentes al complejo oculomotor, importante para estabilizar la visión y el sistema vestibuloespinal descendente, importante para la postura y equilibrio. **B**, Ubicación de los conductos semicirculares conectados dentro del lóbulo temporal del cráneo. CA = conducto anterior; CP = conducto posterior.

De este modo, el movimiento angular de la cabeza, sea horizontal o vertical, produce un aumento o una disminución en la actividad de las células pilosas, lo cual origina un cambio paralelo en la frecuencia de la actividad neuronal en los conductos pares. Los receptores del conducto semicircular son muy sensibles: responden a aceleraciones angulares de $1^\circ/\text{seg}^2$, pero no responden a movimientos continuos de la cabeza. Durante un movimiento prolongado, la cúpula vuelve a su posición de reposo y la frecuencia de descarga de las neuronas vuelve a su estado regular.

Utrículo y Sáculo

El utrículo y el sáculo proporcionan información sobre la posición del cuerpo en relación con la fuerza de gravedad y sobre la aceleración lineal o movimiento cefálico en línea recta. En la pared de estas estructuras se encuentra un engrosamiento donde el epitelio contiene las células pilosas. Esta sección es llamada *mácula* (palabra latina para mancha) y es donde se localizan las células receptoras. Las células pilosas proyectan brotes o procesos dentro de una membrana gelatinosa: el *órgano otolito* (del griego “lithos”: piedra). Este órgano posee muchos cristales de carbonato cálcico llamados *otoconia* u otolitos (22).

La *mácula* del utrículo se encuentra en plano horizontal cuando la cabeza se sostiene horizontalmente, por lo que los otolitos reposan sobre ella. Pero si la cabeza es inclinada, o se acelera, las células pilosas se doblan por el movimiento de la masa gelatinosa. La *mácula* del sáculo yace en el plano vertical cuando la cabeza está en posición normal, por lo que responde selectivamente a las fuerzas lineales de dirección vertical. Al igual que los conductos semicirculares, las células pilosas de los otolitos responden al doblamiento de forma direccional.

CONEXIONES CENTRALES

Núcleo Vestibular

Las neuronas de los otolitos y de los conductos semicirculares atraviesan el nervio 8 y sus cuerpos celulares se encuentran en el ganglio vestibular (ganglio de Scarpa). Luego, los axones ingresan al cerebro a través de la protuberancia y la mayoría va hacia el fondo del bulbo, donde se localizan los núcleos vestibulares. Existen cuatro núcleos en el complejo: el *núcleo vestibular lateral* (de Deiters), el

núcleo vestibular medial, el *núcleo vestibular superior* y el *inferior*, o *núcleo vestibular descendente*. Una cierta porción de las neuronas vestibulares van desde los receptores sensoriales al cerebelo, a la formación reticular, al tálamo y a la corteza cerebral. Las conexiones centrales del sistema vestibular se ilustran en la Figura 3.10.

El núcleo vestibular lateral recibe los impulsos del utrículo, de los conductos semicirculares, del cerebelo y de la médula espinal. La reacción contribuye a los tractos vestibulo-oculares y al vestibuloespinal lateral, el cual activa los músculos antigravitatorios del cuello, tronco y extremidades.

Los estímulos hacia los núcleos medial y superior se originan en los conductos semicirculares. Las respuestas del núcleo medial se dirigen al conducto vestibuloespinal medial (CVEM), con conexiones a la médula espinal cervical, la cual controla los músculos del cuello. La información del CVEM tiene una importante función en coordinar las interacciones entre los movimientos del ojo y de la cabeza. Además, las neuronas de los núcleos medial y superior ascienden a los núcleos motores de los músculos oculares y ayudan a estabilizar la mirada durante los movimientos cefálicos.

Los estímulos para el núcleo vestibular inferior incluyen las neuronas de los conductos semicirculares, utrículo, sáculo y la vermis del cerebelo, mientras que las respuestas son parte de los conductos vestibuloespinal y vestibuloreticular.

La información ascendente del sistema vestibular hacia complejo oculomotor es responsable del *reflejo vestibulo-ocular*, el cual rota los ojos frente al movimiento de la cabeza, permitiendo que la mirada permanezca fija en una imagen cuando la cabeza se mueve (22, 23).

El nistagmo vestibular corresponde a la rápida alternancia de movimientos oculares en respuesta a una rotación continua del cuerpo. Se puede crear un nistagmo rotando a una persona sentada en un banco hacia la izquierda: al principio, cuando comienza la aceleración, los ojos se dirigen lentamente a la derecha, para mantener los ojos en una única posición en el espacio. Cuando los ojos alcanzan el fin de la órbita, se “reinician” moviéndose rápidamente a la derecha; posteriormente, vuelven a moverse lentamente hacia la derecha.

Este lento movimiento alterno en dirección opuesta al movimiento de la cabeza y la rápida reiniciación de los ojos en dirección a dicho movimiento, se denomina nistagmo. Es una consecuencia normal de la aceleración cefálica. No obstante, cuando se produce sin un movimiento

normalmente es una indicación de disfunción en el sistema nervioso periférico o central.

El nistagmo posrotatorio es un cambio en su dirección y sucede cuando una persona que está girando se detiene abruptamente. Este tipo de nistagmo se ha utilizado clínicamente para evaluar la función del sistema vestibular (24).

El aparato vestibular posee funciones estáticas y dinámicas. Las funciones dinámicas son controladas principalmente por los conductos semicirculares, gracias a los cuales podemos sentir la rotación de la cabeza y las aceleraciones angulares, además permiten el control de los ojos mediante los reflejos vestibulo-oculares. Las funciones estáticas son controladas por el utrículo y el sáculo, que nos permiten registrar la posición absoluta de la cabeza en el espacio y son importantes para la postura. (El utrículo y sáculo también detectan la aceleración lineal, una función dinámica.)

SISTEMAS DE ACCIÓN

Los sistemas de acción incluyen áreas del sistema nervioso como la corteza motora, el cerebelo y los ganglios basales, los cuales realizan procesamientos esenciales para la coordinación del movimiento.

Recuerde el ejemplo presentado al principio de este capítulo. Tiene sed y desea vaciar un poco de leche de la caja ubicada enfrente dentro de un vaso. Ya hemos visto cómo las estructuras sensoriales ayudan a formar un mapa del cuerpo en el espacio y a localizar la caja en relación con su brazo. Ahora necesita generar el movimiento que le permitirá realizar la acción. Requiere un plan de movimiento, deberá precisar los músculos particulares (tanto la sincronización como la fuerza) y necesitará un método para modificar y refinar el movimiento. Entonces examinemos las estructuras que lo ayudarán a hacer eso.

Corteza Motora

La *corteza motora* se ubica en el lóbulo frontal y consiste en diferentes áreas de procesamiento, entre las que se encuentran la *corteza motora primaria* (MI), el *área motora suplementaria* (MS), (ocasionalmente llamada MII), y la *corteza premotora* (Fig. 3.11A). Estas regiones interactúan con las áreas de procesamiento sensorial del lóbulo parietal y también con los ganglios basales y las áreas cerebelosas para identificar dónde queremos movernos, planificar el movimiento y para,

finalmente, ejecutar las acciones (25).

Estas tres áreas poseen sus propios mapas somatotópicos del cuerpo, por lo cual, si se estimulan diferentes regiones, se mueven diferentes músculos y partes corporales. La corteza motora primaria (área de Brodmann 4) contiene un mapa corporal muy complejo. Con frecuencia existe una correspondencia uno a uno entre las células estimuladas y la activación de neuronas motoras α individuales de la médula espinal. A diferencia del patrón de activación uno a uno típico de las neuronas de la corteza motora primaria, la estimulación de las neuronas de las áreas premotora y suplementaria (área de Brodmann 6) normalmente activa músculos distintos de varias articulaciones, lo que origina acciones coordinadas.

El mapa motor u homúnculo motor (Fig. 3.11B) es similar al mapa sensorial en la forma en que distorsiona las representaciones corporales. En ambos casos, las áreas que requieren el control más preciso (boca, garganta y mano), que permite movimientos finos, son ilustradas en mayor proporción (26).

Los impulsos a las áreas motoras provienen de los ganglios basales, del cerebelo y de las áreas sensoriales, incluyendo la periferia (a través del tálamo), la SI y las áreas de asociación sensorial en el lóbulo parietal. De forma excepcional, las neuronas MI reciben impulsos sensoriales provenientes de sus propios músculos y también de la piel sobre esos músculos. Se ha sugerido que esta vía transcortical puede ser utilizada en paralelo con la vía refleja espinal para entregar una respuesta de fuerza adicional a los músculos cuando se percibe una carga inesperada durante un movimiento (27). También se ha sugerido es una importante vía propioceptiva del control postural (25).

TRACTO CORTICOESPINAL

Las reacciones de la corteza motora contribuyen al tracto corticoespinal (también llamado tracto piramidal) y, con frecuencia, realizan conexiones excitatorias monosinápticas con neuronas motoras α , además de conexiones polisinápticas con neuronas motoras γ , las cuales controlan la extensión de los husos musculares. Además de sus conexiones monosinápticas, las neuronas corticoespinales realizan muchas conexiones polisinápticas mediante las interneuronas de la médula espinal.

El tracto corticoespinal incluye neuronas de la corteza motora primaria (cerca del 50%), de la corteza motora suplementaria, áreas premotoras e incluso de la corteza somatosensorial (Fig. 3.12). Las fibras descienden ipsolateralmente de la corteza a través de

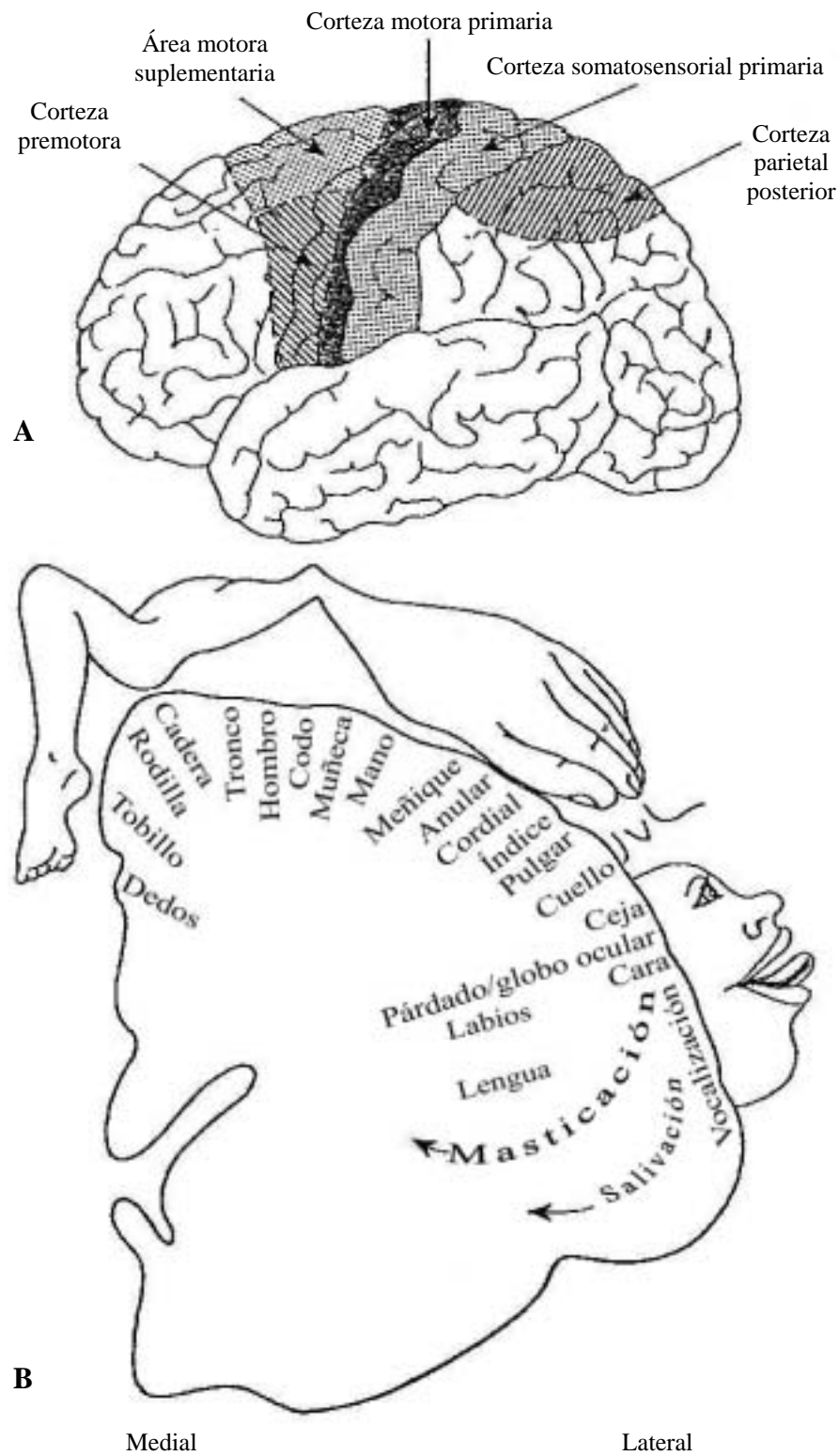


Figura 3.11. Corteza motora. A, Vista lateral del cerebro que muestra la ubicación de la corteza motora primaria, área motora suplementaria y corteza premotora. B, Homúnculo motor. (Adaptado de Kandel E, Schwartz JH, Jessel TM, eds. Principles of neuroscience. 3rd ed. NY: Elsevier, 1991: 610, 613.)

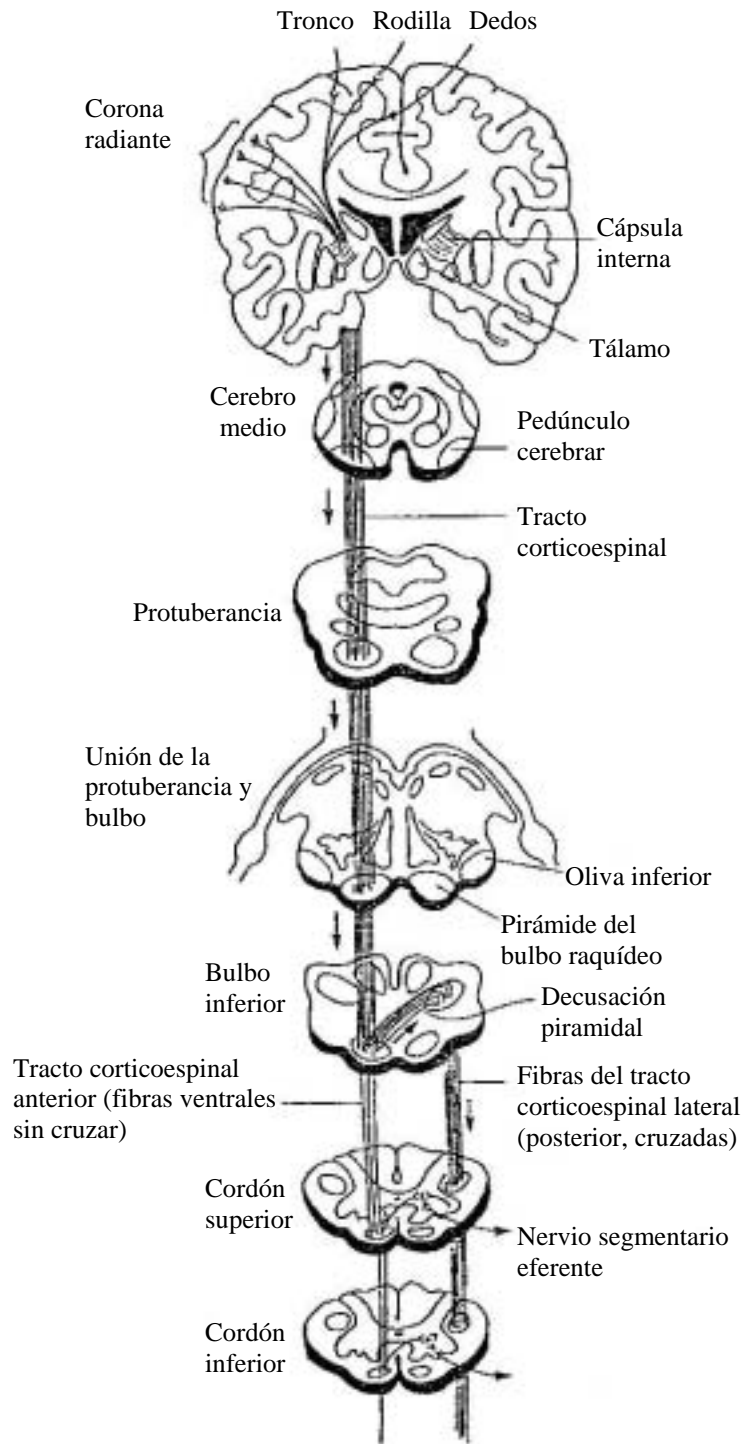


Figura 3.12. Tracto piramidal (o corticoespinal).

la cápsula interna, del cerebro medio y del bulbo. En este último, las fibras se concentran para formar “pirámides”, y cerca de la unión del bulbo y la médula espinal, la mayoría (90%) se cruza para formar el tracto corticoespinal lateral. El 10% restante continúa sin cruzarse para formar el tracto corticoespinal anterior. La mayoría de las neuronas corticoespinales anteriores se cruzan justo antes de llegar al asta anterior de la médula espinal. La mayoría de los axones entran en el asta anterior e

concluyen en las áreas intermedia y anterior de interneuronas y neuronas motoras.

FUNCIÓN

Corteza Motora

¿Cuál es la función específica de la corteza motora en el control motor? Evarts (28) grabó la actividad de neuronas corticoespinales de monos

mientras realizaban flexiones de muñeca y movimientos de extensión. Descubrió que la tasa de descarga de las neuronas corticoespinales codifica (a) la fuerza empleada para mover una extremidad y (b) en algunos casos, la tasa de cambio de esa fuerza. Así, tanto la fuerza absoluta como la velocidad de un movimiento son controladas por la corteza motora primaria.

Ahora, piense en un movimiento típico que hacemos, por ejemplo, levantarse por la caja de leche. ¿Cómo la corteza motora codifica la ejecución de un movimiento tan complejo? Investigadores realizaron experimentos en los cuales monos movían el brazo hacia muchos objetivos diferentes alrededor de un punto de inicio central (29). Descubrieron que había direcciones de movimiento específicas donde cada neurona se activaba al máximo, aunque cada una respondía a una amplia gama de direcciones. Para explicar cómo los movimientos pueden ser controlados en forma precisa aunque las neuronas son tan ampliamente sintonizadas, estos investigadores sugirieron que las acciones son controladas por una población de neuronas. La actividad de cada una de las neuronas puede representarse como un vector, cuya extensión constituye el grado de actividad en cualquier dirección. Entonces, la suma de los vectores de todas las neuronas predeciría la amplitud y dirección del movimiento.

Si este es el caso, ¿significa que cuando hacemos un movimiento, por ejemplo, con el tobillo, se activan exactamente las mismas neuronas en la corteza motora primaria? No. Se ha demostrado que neuronas específicas de la corteza, que se activan cuando tomamos un objeto, pueden permanecer totalmente inactivas cuando realizamos un movimiento similar como un ademán de enojo. Esto es algo muy importante de entender porque significa que existen muchas vías motoras paralelas para efectuar una secuencia de acción, al igual que existen vías paralelas para el procesamiento sensorial. Así, simplemente entrenando a un paciente para una situación, no podemos suponer automáticamente que el entrenamiento se transferirá a todas las otras actividades que requieren el mismo conjunto de músculos (25).

Corteza Suplementaria y Premotora

¿Cuáles son las funciones de las áreas suplementaria y premotora? Roland y sus colegas (30) realizaron algunos interesantes experimentos con humanos, los cuales han comenzado a aclarar sus funciones. Se le pidió a individuos que realizaran

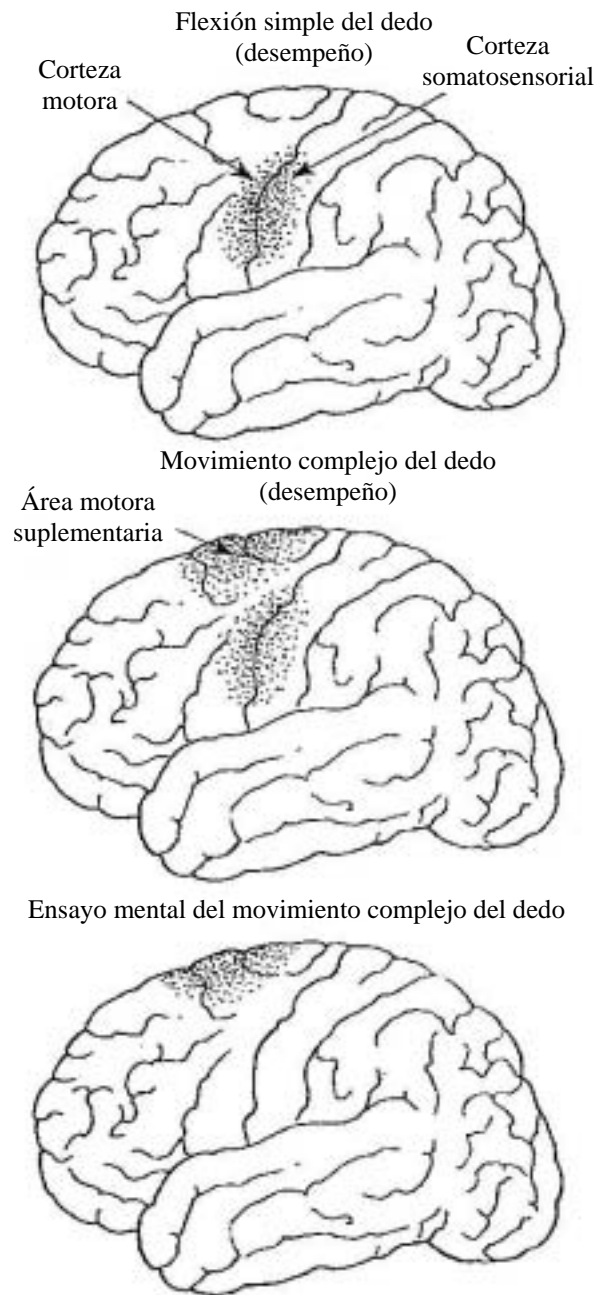


Figura 3.13. Cambios en el flujo sanguíneo durante diferentes comportamientos motores que indican las áreas de la corteza motora implicadas en el comportamiento. (Adaptado de Roland PE, Larsen B, Lassen NA, Skinhof E. Supplementary motor area and other cortical areas in organization of voluntary movements in man. *J Neurophysiol* 1980; 43: 118-136.)

actividades que iban de los movimientos muy simples a los complejos y mientras efectuaban los ejercicios, evaluó la cantidad de flujo sanguíneo cerebral en diferentes áreas del cerebro. (Para medir el flujo sanguíneo, se inyecta un trazador radiactivo de corta duración en la sangre, luego se mide la radiactividad en diferentes áreas cerebrales con detectores en el cuero cabelludo.)

Como se ilustra en la Figura 3.13, cuando los individuos realizaron una actividad simple (movimientos repetitivos simples del dedo índice o presionar un resorte entre el pulgar y el índice), el aumento del flujo sanguíneo se produjo sólo en las cortezas motora y sensorial. En cambio, cuando tuvieron que efectuar una tarea compleja (una secuencia de movimientos con cuatro dedos, tocando el pulgar en distinto orden), los sujetos mostraron un aumento del flujo sanguíneo en el área motora suplementaria, bilateralmente, y en las áreas motoras y sensoriales primarias. Finalmente, cuando se les pidió que ensayaran la actividad, pero que no la realizaran, el aumento del flujo sanguíneo fue sólo en el área motora suplementaria, no en las cortezas sensorial o motora primaria. Roland concluyó que el área suplementaria se activa cuando se planea una secuencia de movimientos balísticos simples. De esta forma, participa en el ensamblaje del programa motor central o forma una subrutina motora.

Estos experimentos fueron realizados por individuos en relación con su cuerpo (moviendo una sección corporal en relación a otra, donde sólo se necesita un sistema de referencia corporal). Mover las extremidades en relación con el entorno requiere un sistema de referencia distinto, el cual es tridimensional y fijado por puntos en el ambiente. Por ejemplo, tomar una caja de leche de la mesa requiere este método.

Puesto que estos dos tipos de movimiento son diferentes, se podría esperar que la organización cerebral sea diferente. Para probar esto, Roland hizo que los individuos realizaran un nuevo ejercicio. Se les pidió que ejecutaran un movimiento en espiral en el aire o que movieran los dedos (sin usar la visión) sobre una rejilla según señales específicas (prueba del laberinto). En ese punto, la región parietal superior estaba activa junto con las otras regiones. Por lo cual esta región debe ser necesaria para la planificación de movimientos voluntarios en relación con el entorno.

Roland señaló que el área premotora se activaba sólo cuando se establecía un nuevo programa motor o cuando se alteraba un programa aprendido anteriormente. Por lo tanto, es probable que dicha área tenga una función en el aprendizaje motor (30).

Áreas de Asociación de Nivel Superior

ÁREAS DE ASOCIACIÓN DE LA REGIÓN FRONTAL

Las áreas de asociación de las regiones frontales (áreas rostrales al área de Brodmann 6) son importantes para la planificación motora y otros comportamientos cognitivos. Por ejemplo, estas regiones integran probablemente la información sensorial y luego seleccionan la respuesta motora apropiada de las diversas reacciones posibles (31).

La corteza prefrontal puede dividirse en la cisura principal y las convexidades prefrontales (véase Fig. 3.8). Los experimentos han indicado que las neuronas de la cisura principal están implicadas en la planificación estratégica de las funciones motoras superiores. Por ejemplo, experimentos que utilizaban monos con lesiones en esta área demostraron que los animales tenían dificultades en desempeñar tareas espaciales en las que la información debía almacenarse en la memoria operativa a fin de orientar actividades futuras. En otros experimentos, se demostró que las neuronas de esta área se activaban tan pronto como se presentaba una señal y que permanecían activas por un periodo de tardanza, cuando la señal no estaba presente, pero el mono debía mantener la señal en la memoria operativa antes de realizar la tarea (13).

Esta área está enormemente interconectada con las áreas parietales posteriores. Se ha propuesto que las áreas prefrontal y parietal trabajan muy estrechamente en actividades espaciales que requieren atención.

En cambio, las lesiones en la convexidad prefrontal producen problemas en la realización de cualquier tipo de actividad de respuesta diferida. Los animales con estas lesiones tienen problemas en actividades donde deben inhibir ciertas respuestas motoras en momentos específicos. Las lesiones en áreas adyacentes producen dificultades en la capacidad de un mono para seleccionar entre una variedad de respuestas motoras cuando se proporcionan señales sensoriales diferentes (13).

Las lesiones en otras regiones prefrontales producen que los pacientes tengan dificultades al cambiar estrategias cuando se les solicita. Incluso cuando se les muestran sus errores, no pueden corregirlos.

Cerebelo

El cerebelo es considerado una de las tres áreas fundamentales del cerebro que contribuyen a la

coordinación del movimiento, además de la corteza motora y del complejo de los ganglios basales. Sin embargo, a pesar de su importante papel en la coordinación motora, el cerebelo no tiene una función principal en la función sensorial o motora. Si el cerebelo es destruido, no perdemos los sentidos ni nos paralizamos. No obstante, sus lesiones producen devastadores cambios en la capacidad para efectuar movimientos, desde los más simples hasta los más finos. El cerebelo recibe la información aferente de prácticamente cada sistema sensorial, en forma consistente con su función de regulador de la respuesta motora (32,33).

¿Cómo el cerebelo regula la reacción de los sistemas motores? Su función se relaciona con su circuito neuronal. A través de él y de las conexiones de sus impulsos y respuestas, parece actuar como un comparador, un sistema que compensa los errores comparando la intención con el desempeño.

Las conexiones de los estímulos y las reacciones del cerebelo son vitales para su función de detector de errores y se resumen en la Figura 3.14. Sus impulsos (Fig. 3.14A) incluyen información de otros módulos del cerebro relacionados con la programación y ejecución de movimientos. Con frecuencia, esta información es llamada “copia eferente” o “descarga corolaria” cuando proviene de la corteza motora primaria, debido a que se sugiere que es una copia directa de la respuesta de la corteza motora hacia la médula espinal. El cerebelo también recibe información del feedback sensorial (reaferencia) de los receptores sobre los movimientos a medida que son realizados. Después de procesar esta información, las reacciones (Fig. 3.14B) van del cerebelo a la corteza motora u otros sistemas dentro del tronco encefálico para perfeccionar el movimiento.

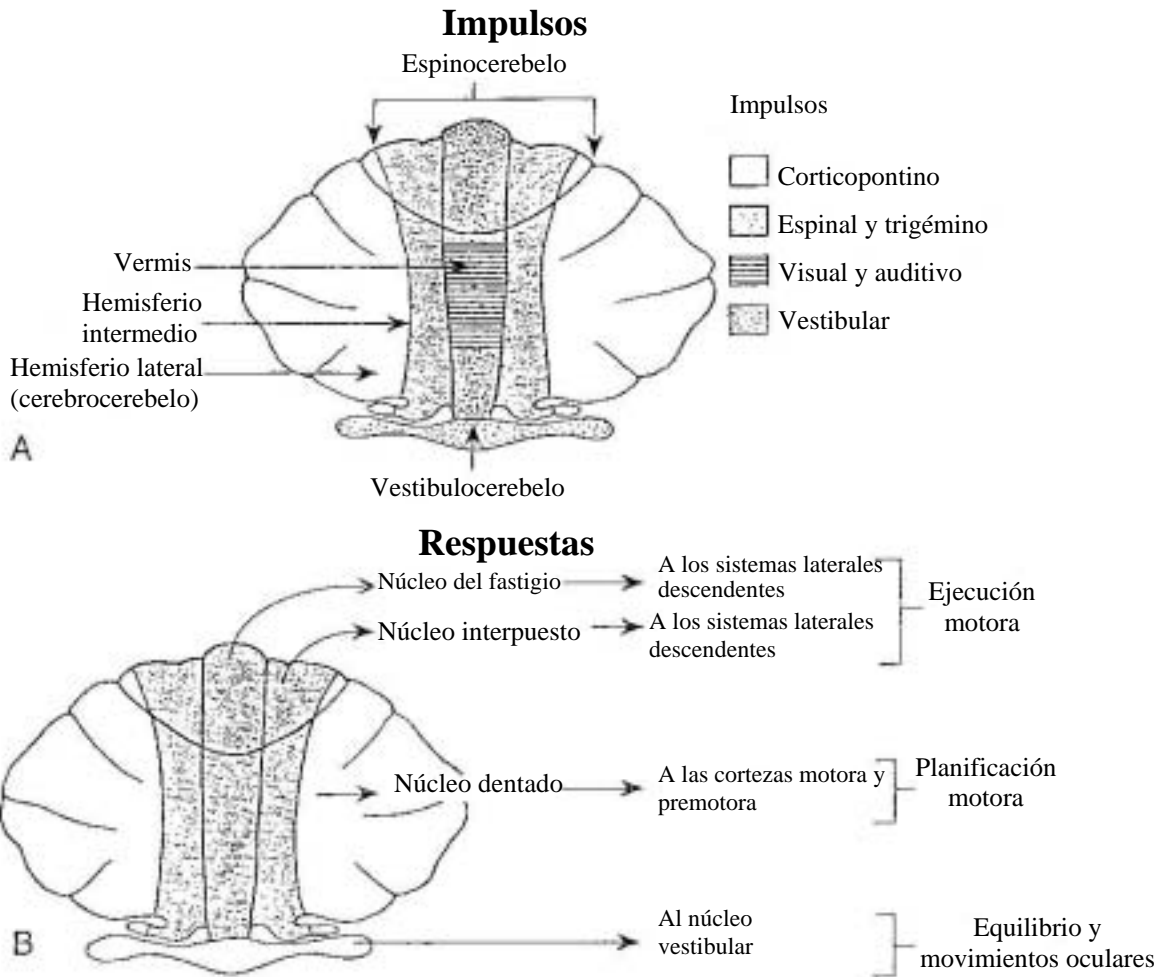


Figura 3.14. Ilustración esquemática que muestra la anatomía básica del cerebelo, incluyendo **A**, sus impulsos y **B**, sus reacciones. (Adaptado de Ghez C. The cerebellum. In: Kandel E, Schwartz JH, Jessel TM, eds. Principles of neuroscience. 3rd ed. NY: Elsevier, 1991: 633.)

ANATOMÍA DEL CEREBELO

Un entendimiento de la anatomía del cerebelo es útil para explicar su funcionamiento. Consiste en una capa externa de materia gris (la corteza), la materia blanca interna (las fibras de estímulos y respuestas) y de tres pares de *núcleos profundos*: el *núcleo del fastigio*, el *núcleo interpuesto* y el *núcleo dentado*. Todos los impulsos hacia cerebelo ingresan primero a uno de estos tres núcleos profundos y luego proceden a la corteza. Todas las respuestas vuelven a los núcleos profundos, antes de ingresar a la corteza cerebelosa o al tronco encefálico (32, 33).

Filogenéticamente, el cerebelo puede dividirse en tres zonas, (véase Fig. 3.14). La zona mayor corresponde al *lóbulo floculonodular*. Se relaciona funcionalmente con el sistema vestibular. Las áreas últimas en desarrollarse filogenéticamente son la *vermis* y las parte *intermedia* de los *hemisferios laterales*, respectivamente. Estas tres partes del cerebelo poseen funciones distintas y conexiones de impulsos y respuestas.

Lóbulo Floculonodular

El lóbulo floculonodular recibe los impulsos del sistema visual y del vestibular y sus respuestas regresan al núcleo vestibular. Actúa en el control de los músculos axiales utilizados en el control del equilibrio. Si un paciente experimenta una disfunción en este sistema, se observa una marcha atáxica, una base de sustentación ampliada y nistagmo.

Vermis y Hemisferios Intermedios

La vermis y los hemisferios intermedios reciben los impulsos propioceptivos y cutáneos de la médula espinal (mediante el tracto espinocerebelar) además de la información visual, vestibular y auditiva. Los investigadores solían pensar que existían dos mapas de todo el cuerpo en el cerebelo, pero ahora se ha demostrado que los mapas son mucho más complejos y pueden dividirse en diversos mapas menores. Esto ha sido llamado *somatotopía fracturada*. Estos mapas menores parecen relacionarse con las actividades funcionales: así, en la rata, los campos receptivos de la boca y las patas están cerca, posiblemente para contribuir al control del acicalamiento. Los impulsos hacia esta parte del cerebelo atraviesan el núcleo del fastigio (vermis) y el núcleo interpuesto (lóbulos intermedios) (34).

Existen cuatro tractos espinocerebelares que entregan información al cerebelo de la médula

espinal. Dos tractos transmiten los datos de brazos y cuello, y dos sobre el tronco y piernas. Los impulsos también provienen del tracto espino-olivo-cerebeloso mediante el núcleo de la oliva inferior (fibras trepadoras). Estos últimos impulsos son importantes en el aprendizaje y serán analizados posteriormente.

¿Cuáles son las vías de respuesta de esta parte del cerebelo? Las respuestas van hacia (a) la formación reticular del tronco encefálico, (b) al núcleo vestibular, (c) al tálamo y a la corteza motora y (d) al núcleo rojo del cerebro medio.

¿Cuáles son las funciones de la vermis y de los lóbulos intermedios? Primero, parecen actuar en el control de la ejecución real del movimiento: corrigen las desviaciones de una acción intencionada mediante la comparación del feedback de la médula espinal con el comando motor deseado. También alteran el tono muscular. Esto sucede mediante las reacciones continuas de actividad excitatoria de los núcleos del fastigio y del interpuesto, los cuales modifican la actividad de las neuronas motoras y hacia los husos musculares. Cuando se producen lesiones en estos núcleos, se produce una disminución significativa en el tono muscular (hipotonía) (32).

Hemisferios Laterales

La última parte del cerebelo, y la más joven filogenéticamente, es la zona lateral de los hemisferios laterales (Fig. 3.14). Recibe los estímulos del núcleo pontino del tronco encefálico que transmiten información proveniente de diversas áreas de la corteza cerebral (sensorial, motora, premotora y parietal posterior). Sus respuestas se dirigen al tálamo, a la corteza motora y a la premotora.

¿Cuál es la función de los hemisferios laterales? Esta parte del cerebelo actúa en la preparación del movimiento, mientras que los lóbulos intermedios trabajan en la ejecución del movimiento y en el ajuste de la acción en curso mediante la información del feedback. Parece ser que los hemisferios laterales participan en la programación de la corteza motora para la ejecución del movimiento. Las vías cerebelares son una de las muchas vías paralelas que afectan la corteza motora. Las otras probablemente incluyen las áreas suplementaria y premotora.

Los hemisferios laterales también parecen funcionar en la coordinación de los movimientos en curso. Se ha demostrado que las partes de enfriamiento del cerebelo interrumpen la sincronización de las respuestas agonistas y antagonistas durante movimientos rápidos (35). La

actividad antagonista se vuelve retardada, originando un movimiento hipermétrico o “excedido”. Cuando se tratan de corregir en pacientes con trastornos, se ven movimientos involuntarios en la dirección opuesta, originando un temblor intencional.

Además, el cerebelo lateral puede contribuir a una función de sincronización más general que afecta tanto la percepción como la acción. Con frecuencia, los pacientes con lesiones cerebelosas cometen errores de sincronización durante el movimiento. Aquellos con daños en el hemisferio lateral tienen problemas con la sincronización relacionada con capacidades perceptivas, lo que, según los investigadores, puede vincularse a problemas en un mecanismo central parecido a un reloj (36). En cambio, pacientes con lesiones en el lóbulo intermedio cometen errores en la ejecución del movimiento (36).

Finalmente, muchas partes del cerebelo, incluyendo el cerebelo lateral, parecen ser importantes en el aprendizaje motor. Se ha demostrado que el circuito celular único del cerebelo es perfecto para la modificación de respuestas motoras a largo plazo. Los experimentos han establecido que cuando los animales aprenden una nueva acción, las fibras trepadoras, un tipo de neurona que detecta los errores motores, alteran la efectividad de la sinapsis de una segunda fibra, la fibra paralela de la célula granular, sobre las principales células de respuesta del cerebelo, las células de Purkinje (37).

Este tipo de aprendizaje cerebeloso también ocurre en el circuito del reflejo vestibulo-ocular, el que incluye vías cerebelosas. Este reflejo mantiene los ojos fijos en un objeto cuando la cabeza se mueve. En experimentos con humanos usando lentes con un prisma que revertía la imagen, el aumento del reflejo vestibulo-ocular se alteró con el tiempo. Esta modificación no se produjo en pacientes con lesiones en el cerebelo (38).

Ganglios Basales

El complejo de los ganglios basales se compone de un conjunto de núcleos ubicados en la base de la corteza cerebral, los que incluyen el *putamen*, el *núcleo caudado*, el *globo pálido*, el *núcleo del subtálamo* y la *sustancia negra*. Basal significa “en la base”, o en otras palabras, “justo bajo la corteza”. Al igual que los pacientes con lesiones cerebelosas, quienes sufren un daño en los ganglios basales no se paralizan, pero tienen problemas con la coordinación de los movimientos. Los primeros adelantos para el entendimiento de la función de los ganglios basales provinieron de los médicos,

especialmente de James Parkinson, quien en 1817 describió por primera vez la enfermedad de Parkinson como una “parálisis agitante” (39).

Una vez se pensó que los ganglios basales formaban parte del sistema motor extrapiramidal, el cual, se creía, funcionaba en paralelo con el sistema piramidal (el tracto corticoespinal) en el control motor. De este modo, los médicos definieron los problemas piramidales según su relación con la espasticidad y la parálisis, mientras que los trastornos extrapiramidales se explicaban como movimientos involuntarios y falta de flexibilidad. Como hemos visto en este capítulo, esta distinción ya no es válida puesto que muchos otros sistemas cerebrales también controlan el movimiento. Además, los sistemas piramidal y extrapiramidal no son independientes, sino que trabajan juntos en el control motor.

ANATOMÍA DE LOS GANGLIOS BASALES

Las conexiones principales de los ganglios basales se resumen en la Figura 3.15, incluyendo las conexiones aferentes principales (3.15A), centrales (3.15B) y eferentes (3.15C). Los principales núcleos de impulsos del complejo de los ganglios basales son el caudado y el putamen, ambos se desarrollan a partir de la misma estructura y con frecuencia se analizan como una unidad, el *striatum*. Sus impulsos primarios provienen de extensas áreas de la neocorteza, como la sensorial, la motora y la de asociación (39, 40).

El globo pálido posee dos segmentos, interno y externo, y se sitúa al lado del putamen, mientras que la sustancia negra se ubica un poco más caudalmente, en el cerebro medio. El segmento interno de ambas estructuras son las mayores áreas de respuesta de los ganglios basales. Sus reacciones terminan en las áreas de la corteza prefrontal y premotora, pasando por el tálamo. En último núcleo, el subtalámico, se sitúa justo abajo del tálamo.

Las conexiones dentro de los ganglios basales son las siguientes: Las células del caudado y del putamen terminan en el globo pálido y en la sustancia negra de forma somatotópica, al igual que otras vías del cerebro. Las células del segmento externo del globo pálido terminan en el núcleo subtalámico, mientras que este último se proyecta al globo pálido y a la sustancia negra. Otros estímulos hacia el núcleo subtalámico son los impulsos directos de la corteza motora y premotora.

FUNCIÓN DE LOS GANGLIOS BASALES

Los ganglios basales y el cerebelo poseen muchas similitudes en la forma en que interactúan

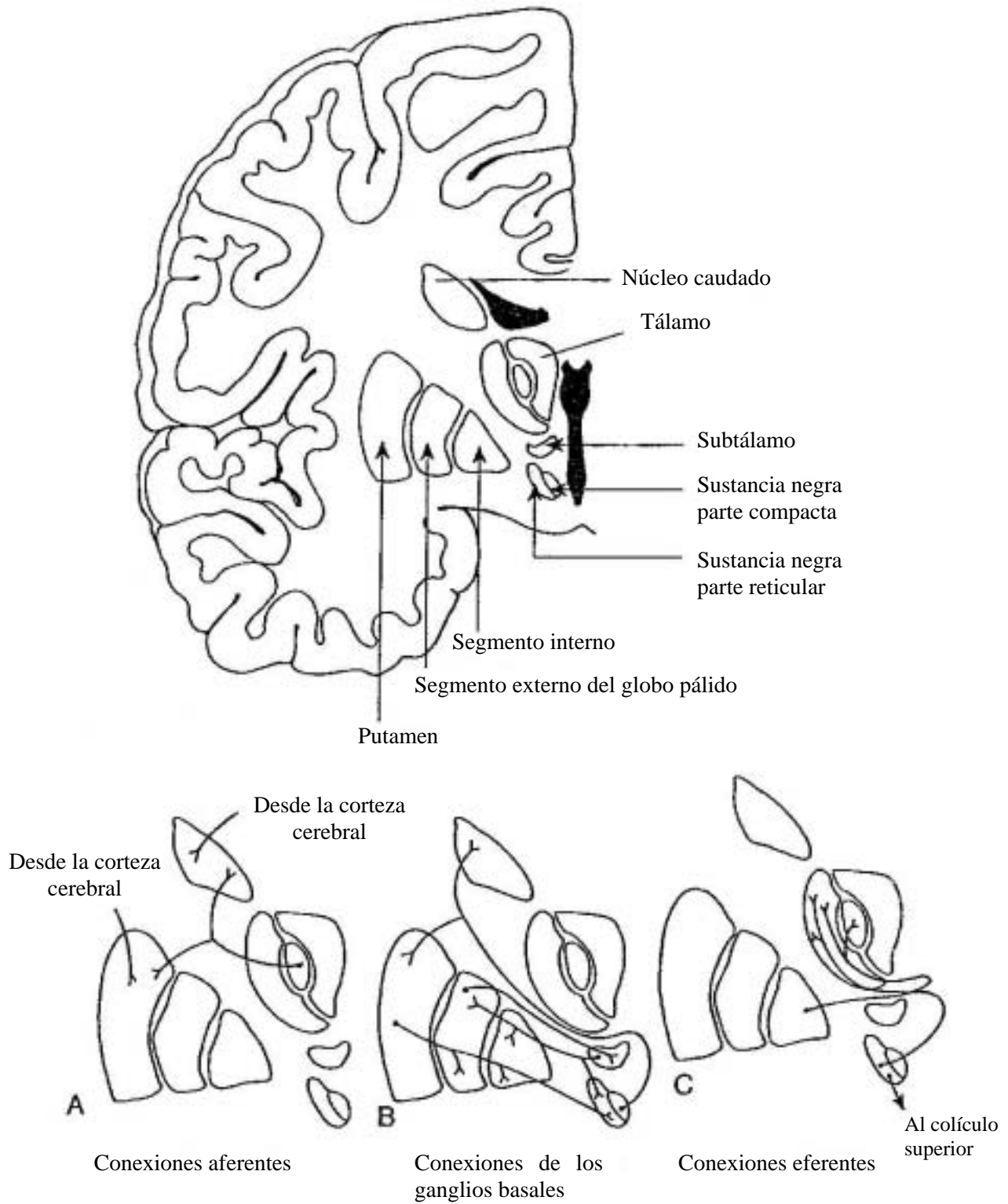


Figura 3.15. Ilustraciones que resumen **A**, la conexión aferente principal, **B**, la central y **C**, la eferente de los ganglios basales. (Adaptado de Cote L, Crutcher MD. The basal ganglia. En: Kandel E, Schwartz JH, Jessel TM, eds. Principles of neuroscience. 3rd ed. NY: Elsevier, 1991: 649.)

con el resto de los elementos del sistema motor. Pero, ¿cuáles son sus diferencias? Primero, las conexiones de sus impulsos son distintas. El cerebelo sólo recibe estímulos de las áreas sensorial y motora de la corteza cerebral. También recibe información somatosensorial directamente de la médula espinal. No obstante, el complejo de los ganglios basales es el lugar final para las vías de toda la corteza cerebral, pero no para la médula espinal (39).

Sus reacciones también influyen en partes distintas del sistema motor. El complejo de los ganglios basales envía sus respuestas a las áreas de la corteza prefrontal y premotora, involucradas en el procesamiento motor de nivel superior, mientras que las respuestas del cerebelo vuelven a la corteza motora y también a la médula espinal mediante las vías del tronco encefálico. Esto sugiere que el cerebelo está involucrado más directamente en el control del movimiento en línea (corrección de errores), mientras que la misión de los ganglios basales puede ser más compleja, incluyendo funciones relacionadas con la planificación y control de un comportamiento motor más complejo.

Los ganglios basales pueden tener una función en la activación selectiva de algunos movimientos al suprimir otros (39, 40). Las enfermedades de estas estructuras normalmente producen movimientos involuntarios (diskinesia), carencia y lentitud motora y trastornos en el tono muscular y en los reflejos posturales. Los síntomas de la enfermedad del Parkinson incluyen temblor al estar en reposo, un aumento en el tono muscular o rigidez, lentitud en la iniciación del movimiento (akinesia) así como en la ejecución de éste (bradiquinesia). La lesión se localiza en la vía dopaminérgica desde la sustancia negra hasta el striatum. El temblor y la rigidez pueden deberse a una pérdida de las influencias inhibitorias de los ganglios basales. Las características de la enfermedad de Huntington incluyen corea y demencia. Los síntomas parecen ser producidos por una pérdida de las neuronas colinérgicas y de las neuronas de GABA del estriatum (39, 40).

Esto concluye nuestra revisión de la base fisiológica del control motor. En este capítulo hemos tratado de exponer los sustratos del movimiento. Esto a implicado una revisión de los sistemas de la percepción y acción y de los procesos cognitivos de nivel superior que tienen una función en su elaboración. Hemos tratado del mostrar la importancia de la naturaleza jerárquica y distributiva de estos sistemas. La presentación de los sistemas perceptivo y de acción en forma separada es de cierta forma desconcertante. En la vida real, a medida que

se generan los movimientos para llevar a cabo tareas en los distintos entornos, se borran los límites entre la percepción, acción y cognición.

RESUMEN

1. El control del movimiento se logra mediante el esfuerzo cooperativo de diversas estructuras cerebrales, las que se organizan jerárquicamente y en paralelo.
2. Los impulsos sensoriales tienen muchas funciones en el control del movimiento. Ellos (*a*) actúan como estímulos para el movimiento reflejo organizado en el nivel de la médula espinal del sistema nervioso; (*b*) alteran las respuestas motoras causadas por la actividad de generadores de patrones en la médula espinal; (*c*) cambian los comandos originados en los centros superiores del sistema nervioso; y (*d*) contribuyen a la percepción y al control del movimiento mediante las vías ascendentes en formas mucho más complejas.
3. En el sistema somatosensorial, los husos musculares, los órganos tendinosos de Golgi, los receptores articulares y cutáneos contribuyen al control del reflejo espinal, alteran la respuesta de los generadores de patrón espinales, modifican los comandos descendentes y contribuyen a la percepción y al control motor mediante las vías ascendentes.
4. La Visión (*a*) nos permite identificar objetos en el espacio y determinar sus movimientos (sensación exteroceptiva) y (*b*) nos entrega información de dónde está el cuerpo en el espacio, sobre la relación entre las corporales y del movimientos de nuestro cuerpo (propiocepción visual).
5. El sistema vestibular es sensible a dos tipos de información: la posición de la cabeza en el espacio y a los cambios repentinos de la dirección del movimiento cefálico.
6. Cuando la información sensorial asciende a los centros superiores de procesamiento, cada nivel de la jerarquía posee la capacidad de modificar la información proveniente del nivel anterior, permitiendo a los centros superiores perfeccionar (más o menos) la información que ingresa de centros inferiores.
7. La información de los receptores sensoriales es cada vez más procesada a medida que asciende la jerarquía neural, permitiendo la completa interpretación de la información. Esto se realiza al ampliar selectivamente el campo receptivo de cada neurona sucesivamente superior.

8. Los sistemas somatosensorial y visual procesan la información entrante para aumentar la sensibilidad de contraste a fin de que podamos identificar y discriminar más fácilmente los diferentes objetos. Esto se efectúa mediante la inhibición lateral, donde la célula estimulada inhibe a la siguiente, aumentando así el contraste entre las regiones estimuladas y no estimuladas del cuerpo o del campo visual.
 9. También existen células especiales dentro del SS y de los sistemas visuales que responden mejor a los estímulos motores y son direccionalmente sensibles.
 10. En las cortezas de asociación comenzamos a ver la transición de la percepción a la acción. El lóbulo parietal participa en los procesos que implican atención a la posición y manipulación de objetos en el espacio.
 11. El sistema de acción incluye áreas del sistema nervioso como la corteza motora, el cerebelo y los ganglios basales.
 12. La corteza motora interactúa con las áreas de procesamiento sensorial de lóbulo parietal y con los ganglios basales y las áreas del cerebelo para identificar hacia dónde queremos movernos, planificar los movimientos y para, finalmente, ejecutar las acciones.
 13. El cerebelo parece actuar como un comparador, un sistema que compensa los errores comparando la intención con el desempeño. Además, modifica el tono muscular, participa en la programación de la corteza motora para la ejecución del movimiento, contribuye con la sincronización y con el aprendizaje motor.
 14. La función de los ganglios basales se relaciona con la planificación y control de comportamientos motores complejos. Además, puede tener una función en la activación selectiva de algunos movimientos y en la supresión de otros.
-
-