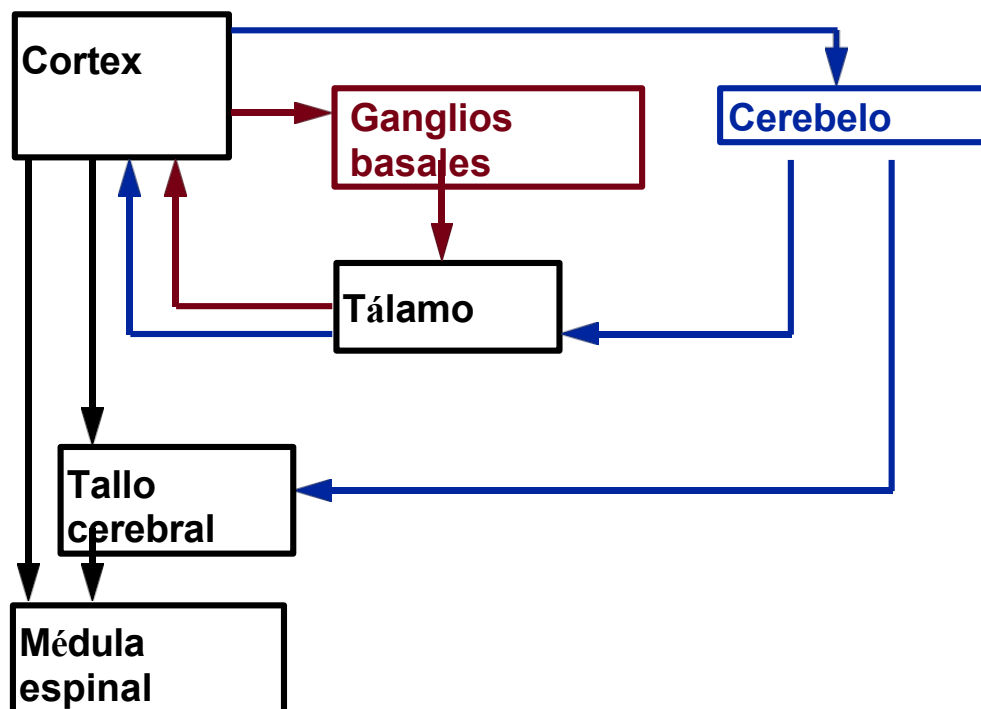


Sistemas motores I - Músculos y médula espinal

Introducción

La función motora normal requiere la coordinación de múltiples áreas interrelacionadas del SNC. Comprender la contribución de estas áreas a la generación de movimientos y las alteraciones que derivan de su patología son retos importantes para el clínico y el científico. A pesar de la importancia de las enfermedades que causan trastornos del movimiento, la función precisa de muchas de estas áreas no está del todo clara. Los principales componentes del sistema motor son **el córtex, los ganglios basales, el cerebelo, el tronco encefálico y la médula espinal**.



En términos muy generales, las áreas motoras corticales inician los movimientos voluntarios. El córtex se proyecta a la médula espinal directamente, a través del tracto corticoespinal, también conocido como tracto piramidal, o indirectamente a través de zonas de relevo en el tronco encefálico. La salida cortical es modificada por dos bucles laterales de reentrada paralelos pero separados. Uno de ellos afecta a los ganglios basales y el otro al cerebelo.

Las salidas finales de todo el sistema son las motoneuronas alfa de la médula espinal, también denominadas **Neuronas motoras inferiores**.

Corteza cerebral: Planificación e iniciación de movimientos voluntarios e integración de entradas de otras áreas cerebrales.

Ganglios basales: Ejecución de los movimientos deseados y supresión de los movimientos no deseados.

Cerebelo: sincronización y precisión de los movimientos finos, ajuste de los movimientos en curso, aprendizaje motor de tareas hábiles.

Tronco encefálico: control del equilibrio y la postura, coordinación de los movimientos de la cabeza, el cuello y los ojos, salida motora de los nervios craneales.

Médula espinal: Reflejos espontáneos, movimientos rítmicos, salida motora al cuerpo.

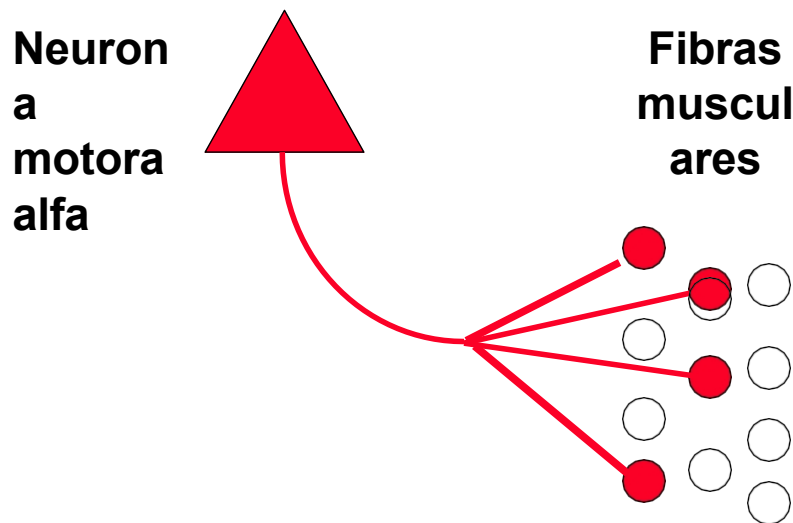
Músculos: Movimiento del cuerpo, órganos sensoriales - huso muscular y órganos tendinosos de Golgi.

I. Anatomía y fisiología muscular

Unidades motoras

Comenzaremos nuestro debate desde la base, empezando por la fisiología de los músculos y la médula espinal. Un concepto importante es el de **unidad motora**. Hay que tener en cuenta los siguientes puntos.

- Un músculo entero está formado por muchas fibras musculares
- Una fibra muscular es una sola célula multinucleada
- Cada fibra muscular está innervada por una sola motoneurona alfa
- Cada motoneurona alfa innerva numerosas fibras musculares dentro de un músculo
- Una sola neurona y todas las fibras musculares que innerva constituyen una **unidad de motor**
- La unidad motora es la división más pequeña que el sistema puede controlar individualmente



La proporción de innervación o el número de fibras musculares por neurona varía de 10 a 2000 según el músculo. Los músculos que requieren un control fraccionado preciso, como los músculos oculares, tienen una relación baja, mientras que los músculos implicados en movimientos gruesos, como el cuádriceps de la pierna, tienen una relación alta.

Tipos de unidades motoras

Existen dos tipos principales de unidades motoras: lentas y rápidas. Una unidad motora determinada, incluidas sus fibras musculares, es de un solo tipo. Los músculos enteros están formados por una combinación de fibras de contracción lenta y rápida que están interdigitadas aleatoriamente, aunque los distintos músculos tienen proporciones diferentes de los dos tipos de músculo. Las unidades motoras se diferencian en función de varios parámetros, como la tinción histoquímica, el perfil bioquímico y las propiedades fisiológicas.

Las fibras de contracción **lenta - Tipo I** son más oscuras que las fibras de contracción rápida. Se basan en el metabolismo aeróbico y, por lo tanto, tienden a tener más mioglobina, pigmento que almacena oxígeno, y más mitocondrias. Las fibras de contracción lenta se contraen más lentamente y generan menos fuerza. Sin embargo, son resistentes a la fatiga. Los músculos posturales como los de la espalda o el sóleo de la pierna están formados predominantemente por fibras de contracción lenta.

Las fibras de contracción **rápida - Tipo II** son mucho más pálidas que las fibras de contracción lenta. Dependen principalmente del metabolismo anaeróbico y tienen una mayor concentración de enzimas glucolíticas. Las fibras de contracción rápida se contraen más rápidamente y con más fuerza que las fibras de contracción lenta, pero también se fatigan mucho más rápidamente que éstas. Los músculos en los que predominan las fibras de contracción rápida se utilizan cuando se requieren movimientos rápidos y potentes. El entrenamiento con pesas y el uso de esteroides androgénicos provocan la hipertrofia de las fibras de contracción rápida.

Las fibras **resistentes a la fatiga rápida** tienen propiedades intermedias entre los otros dos tipos.

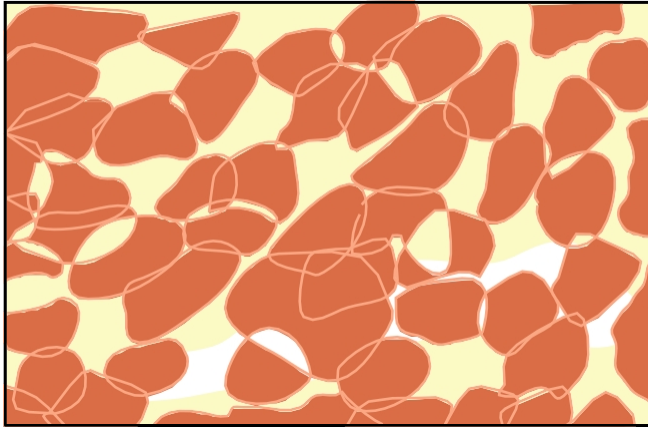


Ilustración cortesía de MIT OCW.

Cifras suprimidas por restricciones de derechos de autor.

[Varios intervalos de tiempo para fibras musculares lentas, rápidas resistentes a la fatiga y rápidas fatigables].

El tipo de fibra muscular viene determinado por su inervación. Las fibras que han sido desinervadas y luego reinervadas adoptarán el tipo del nervio que las ha reinervado. Este hecho es importante en el diagnóstico de las enfermedades neuromusculares, como se explicará más adelante.

Contratación

El reclutamiento de las fibras musculares se produce de forma ordenada. Primero se reclutan las neuronas más pequeñas y luego las más grandes. Las neuronas más pequeñas están conectadas a las fibras lentas resistentes a la fatiga y, por lo tanto, las fibras lentas se activan primero. A continuación se reclutan las fibras resistentes a la fatiga rápida y finalmente se reclutan las fibras rápidas. Esta disposición tiene sentido por varias razones: 1) modulación simplificada por los centros superiores, ya que sólo es necesario determinar el nivel general de impulso sináptico y no combinaciones específicas de fibras musculares 2) aumento proporcionalmente constante de la fuerza con el aumento del impulso sináptico 3) las fibras de contracción rápida se utilizan con poca frecuencia y tienen demandas metabólicas apropiadamente bajas en reposo.

Además del reclutamiento ordenado, el sistema motor puede aumentar la fuerza incrementando el ritmo de disparo de las motoneuronas alfa. Los aumentos de fuerza se producen porque las sacudidas sucesivas pueden sumarse.

Receptores musculares

Existen dos tipos de receptores en los músculos, **el huso muscular** y **el órgano tendinoso de Golgi**. Los husos musculares señalan principalmente la **longitud** o el **estiramiento** del músculo, mientras que los órganos tendinosos señalan la **tensión**.

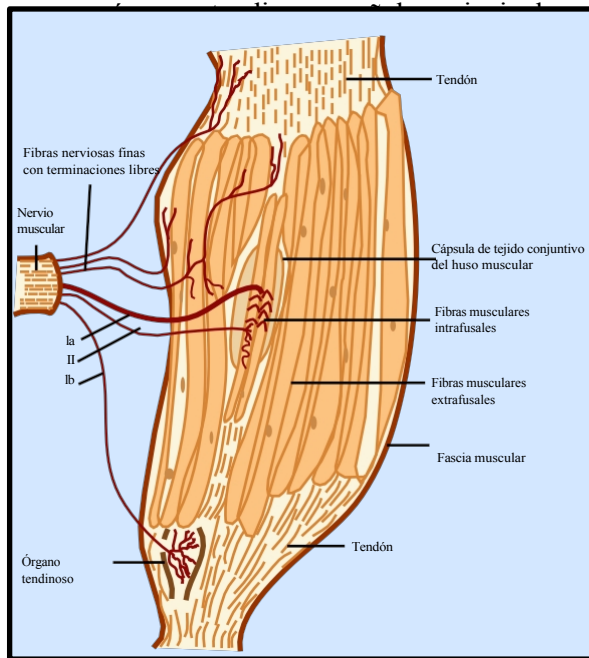
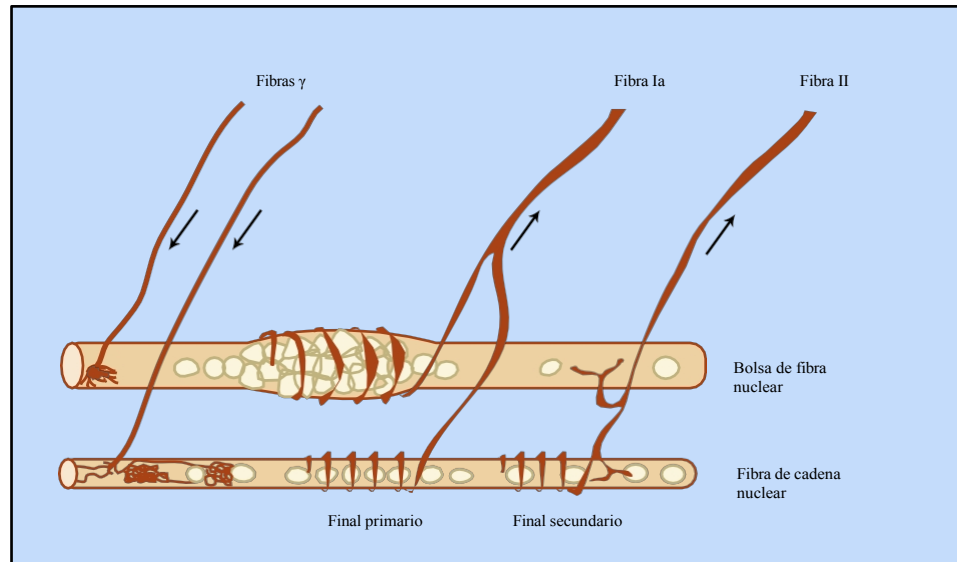


Figura cortesía del MIT OCW.



Los husos musculares son estructuras encapsuladas que están conectadas mecánicamente en **paralelo** con las fibras musculares. Cada huso muscular tiene tres componentes principales: un grupo de fibras musculares especializadas (fibras intrafusales), neuronas sensoriales aferentes y motoneuronas eferentes (gammoneuronas).

Las fibras intrafusales tienen una porción central no contráctil alrededor de la cual terminan las fibras sensoriales. Además, las regiones polares de las fibras intrafusales son contráctiles y están inervadas por las motoneuronas gamma. Las fibras intrafusales se dividen en función de su morfología y fisiología

I

en tres tipos: fibras de bolsa dinámica, fibras de bolsa estática y fibras de cadena nuclear. La nomenclatura bolsa versus cadena se refiere a la disposición de los núcleos dentro de las fibras. Las fibras de bolsa dinámicas responden principalmente durante los cambios en la longitud del músculo, mientras que las fibras de bolsa estáticas y de cadena señalan principalmente la longitud del músculo sin los cambios fásicos.

Existen dos tipos de fibras sensoriales que inervan el huso muscular: primarias y secundarias.

Las fibras sensoriales primarias (neuronas de tipo Ia) terminan en los tres tipos de fibras. Las fibras secundarias (neuronas de tipo II) terminan sólo en las fibras de la bolsa estática y de la cadena nuclear.

Por lo tanto, cuando estira un músculo, las fibras primarias tienen una respuesta fásica durante el estiramiento y, a continuación, una mayor frecuencia de disparo que refleja la nueva longitud del músculo. Por el contrario, las terminaciones secundarias no tienen una respuesta fásica durante el estiramiento, sino que aumentan gradualmente su disparo para reflejar la nueva longitud.

Figura eliminada debido a restricciones de copyright.

[Estímulo, disparo primario, secundario para estiramiento lineal, golpe, vibración y liberación]

Figura eliminada debido a restricciones de copyright.

[Inervación de la motoneurona gamma (impulsos/seg)]

Las motoneuronas gamma provocan la contracción de los extremos polares de las fibras intrafusales. Esto mantiene la sensibilidad del huso incluso cuando el músculo se acorta, lo que de otro modo provocaría que el huso se descargara y, por tanto, no respondiera. La inervación de las motoneuronas gamma también es de dos tipos, dinámica y estática, pero refleja la misma organización básica. Las fibras gamma dinámicas inervan las fibras de la bolsa dinámica, mientras que las fibras gamma estáticas inervan las fibras de la bolsa estática y de la cadena nuclear. En los movimientos normales, se activan tanto las motoneuronas alfa como las gamma, lo que permite un control continuo de la longitud y la velocidad de cambio de la longitud de los músculos.

Los órganos tendinosos de Golgi son estructuras esbeltas encapsuladas que se sitúan en la unión del músculo y el tendón y, por tanto, **están en serie** con las fibras musculares. Cada órgano tendinoso está inervado por un único

I

aferente (Tipo Ib). A diferencia de los husos, no existe inervación eferente. La frecuencia de disparo de los órganos tendinosos es muy sensible a los cambios de **tensión muscular**. Los órganos tendinosos se estiran más eficazmente cuando el músculo se contrae activamente.

Los cuerpos celulares de las aferencias sensoriales de los músculos se encuentran en los ganglios de la raíz dorsal. Entran en la médula espinal y tienen múltiples colaterales. Algunas de las colaterales intervienen en la mediación de reflejos de la médula espinal, como el reflejo de estiramiento. Otras colaterales viajan por el sistema de la columna posterior y, en última instancia, llegan a la corteza. Otras colaterales viajan por los tractos espinocerebelosos posterior y anterior para llegar al cerebelo. Así pues, estas aferencias mantienen informadas a muchas partes del SNC sobre la longitud, la tensión y los cambios dinámicos que se producen en los músculos.

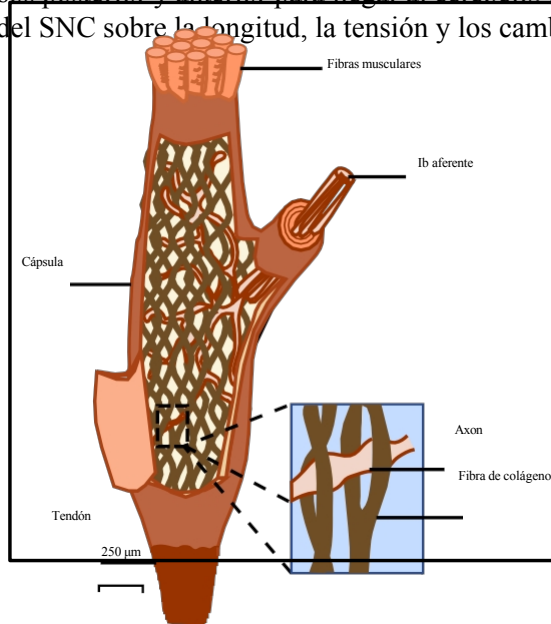


Figura cortesía del MIT OCW.

II. Médula espinal

La sustancia gris ventral de la médula espinal contiene los cuerpos celulares de las alfa y gamma. Las motoneuronas alfa constituyen la última vía común a través de la cual el SNC controla el movimiento. Las motoneuronas alfa son moduladas por el control descendente, tanto directa como indirectamente, y por la entrada sensorial aferente directamente y a través de interneuronas. En la siguiente sección analizaremos parte de la organización de la médula espinal y algunos de los circuitos locales presentes en ella.

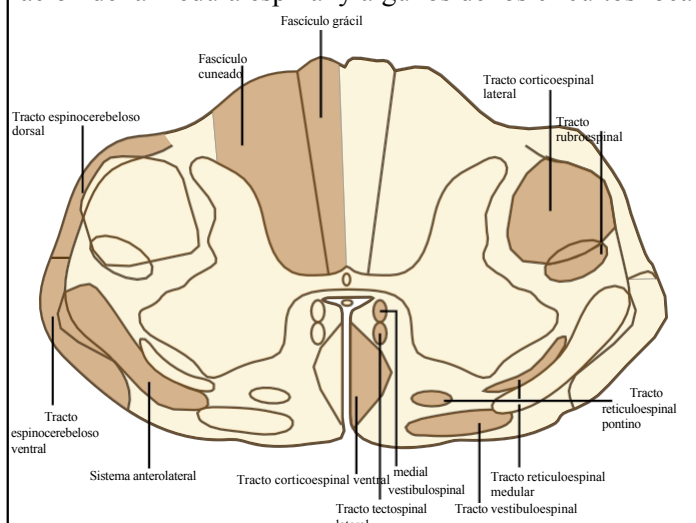


Figura cortesía del MIT OCW.

I

Las motoneuronas de la sustancia gris ventral tienen una organización característica. Existe una organización de medial a lateral, en la que las neuronas que controlan la musculatura **distal** están situadas más **lateralmente** y las que controlan la musculatura **axial**, más **medialmente**. También existe una organización de ventral a dorsal, en la que las neuronas que controlan los músculos flexores están situadas más dorsalmente, mientras que las neuronas que controlan los músculos extensores se encuentran más ventralmente. El sistema lateral interviene en el control fino de las extremidades, mientras que el sistema medial participa en el mantenimiento de la postura.

Existen interneuronas que conectan las motoneuronas denominadas neuronas propioespinales. Como reflejo de la organización básica, las neuronas propioespinales del sistema lateral se limitan al mismo lado y recorren sólo unos pocos segmentos hacia arriba y hacia abajo. Por el contrario, las neuronas propioespinales del sistema medial suelen tener proyecciones bilaterales y pueden recorrer muchos segmentos.

Las entradas descendentes a la médula espinal también pueden organizarse en un sistema lateral y otro medial.

Tractos laterales:

- Tracto corticoespinal lateral
- Tracto rubroespinal

Tractos mediales:

- Vestibuloespinal medial y lateral
- Reticuloespinal medial y lateral
- Tracto corticoespinal ventral

Existe una simetría evidente entre la localización de las motoneuronas y las entradas descendentes que influyen en ellas. En los funículos laterales, cerca de las motoneuronas laterales, se encuentran los tractos corticoespinales y rubroespinales laterales, que se sabe que intervienen en el control motor fino. En los funículos ventrales, cerca de las neuronas ventro-mediales, se encuentran los tractos vestibulospinal, reticuloespinal y corticoespinal anterior. Estos tractos, como se explicará en una conferencia posterior, son importantes para el mantenimiento de la postura.

Además de las entradas descendentes, las motoneuronas alfa están moduladas por una serie de entradas sensoriales, sobre todo de los husos musculares y los órganos tendinosos de Golgi. Además, los estímulos cutáneos y nociceptivos modulan las motoneuronas alfa a través de circuitos más complejos.

Interneuronas

Muchas de las funciones de la médula espinal están mediadas por interneuronas.

Células Renshaw

- Estabilizar la frecuencia de disparo de las neuronas motoras

Neuronas propioespinales

- Conectar diferentes segmentos vertebrales
- Las neuronas laterales son ipsilaterales y recorren distancias cortas
- Las neuronas mediales son bilaterales y recorren grandes distancias

Grupo Ia

- Mediar la inhibición músculo-espinal de los músculos antagonistas en el reflejo de estiramiento

I

- Recibir entradas de tractos descendentes
- Permiten la coordinación de los músculos agonistas - antagonistas

Grupo Ib

- Mediación de la inhibición Golgi-tendón del músculo agonista
- Evitar la tensión excesiva
- Recibir múltiples entradas musculares, cutáneas, propioceptivas y descendentes

Reflejos

Existen numerosos reflejos mediados por circuitos locales de la médula espinal. Clínicamente, el más importante es el **reflejo de estiramiento**. Las aferentes de tipo Ia del huso muscular constituyen la rama aferente de la respuesta. Las fibras de estas neuronas hacen sinapsis directamente con las motoneuronas que inervan el mismo músculo y los músculos sinérgicos. También se produce una inhibición recíproca de los músculos antagonistas.

Esta inhibición está mediada por interneuronas inhibitorias que hacen sinapsis en las motoneuronas que inervan los músculos antagonistas. Estas interneuronas inhibitorias se denominan, inteligentemente, interneuronas de tipo Ia. El reflejo de estiramiento sirve para mantener el tono muscular y la longitud de los músculos.

La ganancia del reflejo de estiramiento se mantiene normalmente baja por influencias descendentes. Las lesiones que interrumpen la influencia de las áreas premotoras corticales sobre la médula espinal provocan un aumento anormal de la ganancia del reflejo de estiramiento. El resultado de un reflejo de estiramiento hiperactivo es la espasticidad. Los pacientes con espasticidad tienen reflejos hiperactivos, clonus (un latido rítmico típico del tobillo en dorsiflexión enérgica) y aumento del tono. Los neurocirujanos aprovechan a veces los circuitos conocidos para tratar la espasticidad. En una operación llamada rizotomía dorsal selectiva se seccionan algunas raíces dorsales, eliminando así la rama aferente del reflejo.

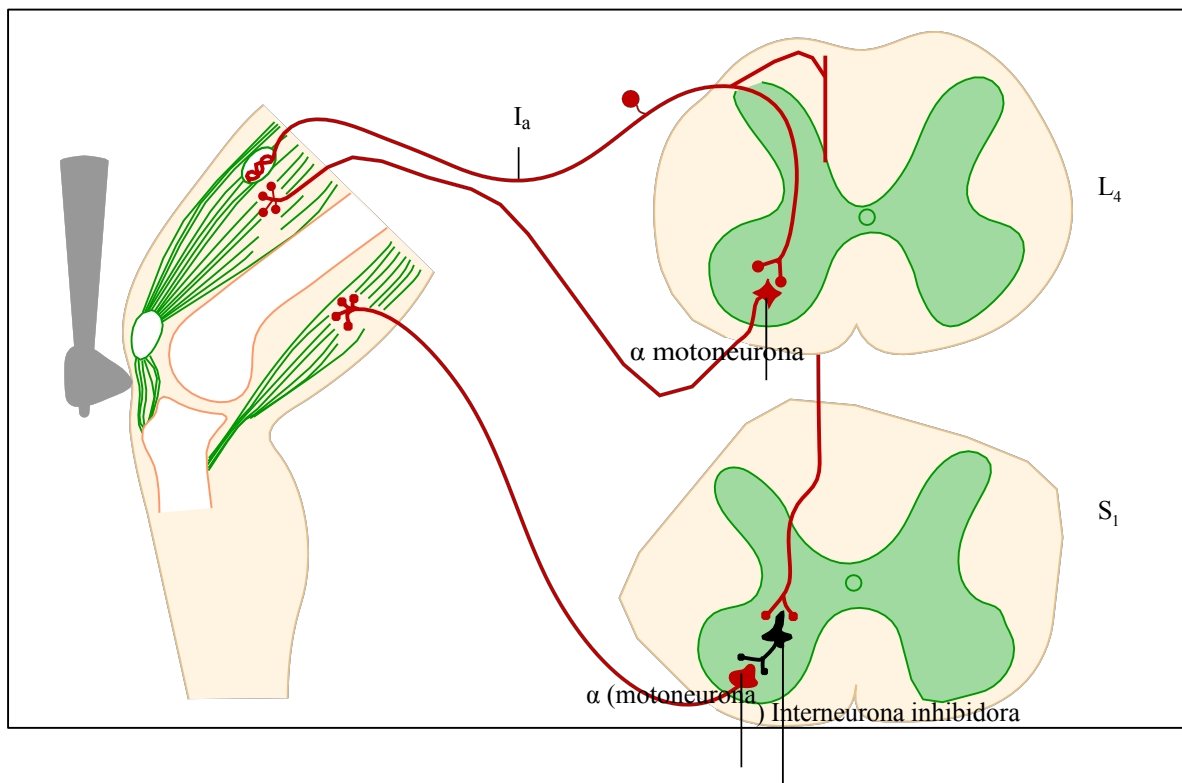


Figura cortesía del MIT OCW.

I

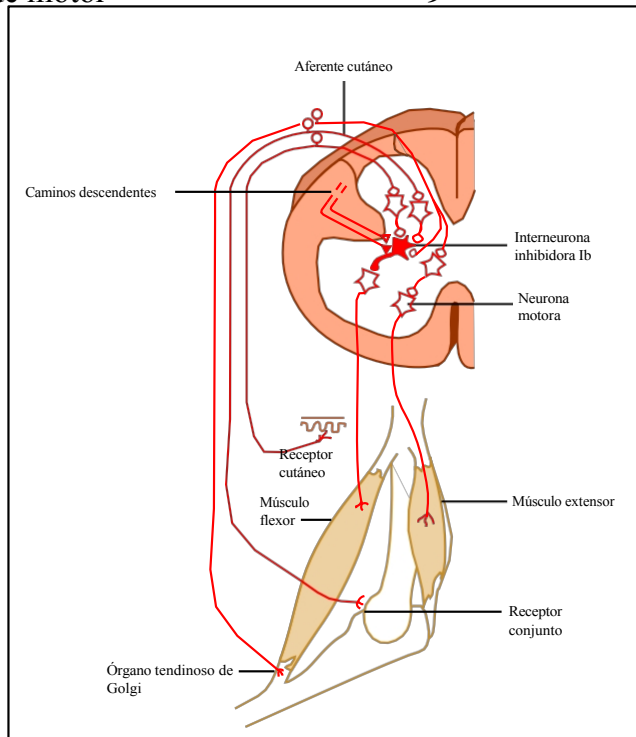


Figura cortesía del MIT OCW.

Mientras que la entrada del huso muscular se utiliza para mantener la longitud del músculo, los órganos tendinosos de Golgi actúan para disminuir la tensión muscular. Las aferentes de tipo Ib de los órganos tendinosos hacen sinapsis con una interneurona inhibidora, denominada interneurona de tipo Ib, que inhibe la neurona motora del mismo músculo. Las interneuronas de tipo Ib también reciben aferencias de otras fuentes, como aferencias cutáneas, propioceptivas y descendentes. El efecto global de las conexiones de los órganos tendinosos de Golgi es evitar una tensión muscular excesiva.

El reflejo **de retirada de flexión** es una respuesta polisináptica a estímulos nocivos que provoca la flexión de la extremidad opuesta lejos del estímulo agresor. Este reflejo va **acompañado del reflejo extensor cruzado**, que también es polisináptico. El reflejo extensor provoca la extensión de la extremidad contralateral para mantener una postura estable. También hay una serie de **reflejos cutáneos** que son complejos y polisinápticos. Entre ellos se encuentran el reflejo abdominal (acariciar la piel del abdomen provoca la retracción del ombligo hacia el estímulo) y el signo de Babinski (acariciar la planta del pie provoca la dorsiflexión del dedo gordo en pacientes con lesiones de la neurona motora superior).

En algunos casos, segmentos aislados de la médula espinal pueden generar **movimientos rítmicos**. Por ejemplo, Sherrington demostró que los perros en los que se había seccionado la médula espinal cervical tenían un reflejo de rascado intacto en las patas traseras. Este reflejo se mantenía incluso cuando se seccionaban las raíces dorsales del cuarto trasero y se aplicaba estimulación a la columna vertebral, lo que indicaba que el circuito era intrínseco a la médula espinal.

Experimentos similares han demostrado que los gatos espinales son capaces de pisar rítmicamente en un tapiz rodante incluso cuando se cortan las raíces dorsales. Además, si se inmoviliza una de las patas, la otra continúa con los movimientos de pisada, lo que indica que los circuitos de cada pata pueden actuar independientemente de la otra. La relevancia de estos hallazgos para los humanos adultos no está del todo clara. Desgraciadamente, los humanos con lesiones medulares completas no tienen el paso rítmico observado en los gatos.

III. Correlatos clínicos**Enfermedad de la motoneurona superior frente a la inferior**

- Lesiones por encima de las motoneuronas alfa - UMN
- Lesiones de las motoneuronas alfa - LMN

	Neurona motora superior	Neurona motora inferior
Debilidad	Sí	Sí
Atrofia	No	Sí
Reflejos	Exagerado	Disminución
Espasticidad	Sí	No
Babinski	Sí	No

Enfermedades neurogénicas frente a miopáticas

	Neurogénico	Miopático
Ejemplos	ELA, Polio, Neuropatías	Distofia muscular,
	Síndrome de Guillian-Barre	Polimiositis Dermatomiositis
Etiología	Daños en las neuronas motoras	Degeneración de las fibras musculares
Atrofia	Sí	Sí
Fasciculaciones	Sí	No
Pérdida de reflejos	Sí	Sí
Creatina quinasa	Normal	Elevado
Biopsia muscular	Agrupación de tipos de fibra	Necrosis y regeneración
EMG	Menos y más potenciales	Potenciales más pequeños

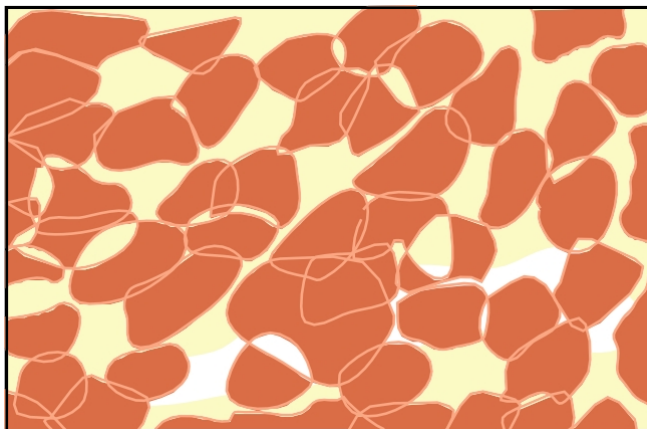


Ilustración cortesía de MIT OCW.

Agrupación de tipos de fibra