

Heterogeneidad funcional del sistema piramidal: tractos corticobulbar y corticoespinal.

A. Canedo

FUNCTIONAL HETEROGENEITY OF THE PYRAMIDAL SYSTEM: CORTICOBULBAR AND CORTICOSPINAL TRACTS.

Summary. Introduction and objective. *The pyramidal system is constituted by the cortical fibers reaching the bulbar pyramids at the level of the inferior Olive. Close to 75% of these fibers decussate terminating at bulbar level about half of them while the other half form the crossed corticospinal tract. The majority of the uncrossed fibers descend to the cord forming the direct corticospinal tract. This revision presents evidence demonstrating the functional heterogeneity of the pyramidal system. Development. The corticobulbar fibers are slower conducting and branch more than the corticospinal fibers. The conduction speed of the corticospinal fibers increases as they reach more caudal segments, thus assuring that the different signals modulating the inter-segmental activity reach their targets simultaneously. Those from the somatosensory cortex end in the dorsal horn while those from the primary motor cortex end primarily on interneurons of the reflex pathways to distal limb muscles although in rats, primates and humans about 10% of them terminate directly on motoneurons. Conclusions. The corticobulbar component of the pyramidal system selects the adequate motor synergies and modulates other descending systems to coordinate the activity of the distal musculature and the associated postural adjustments. The corticospinal component is functionally related to motor activities requiring accuracy, and to motoneuronal recruitment to adjust the contractile force. Both pyramidal subsystems modulate the processing and integration of the ascending somatosensory information generated by the movement itself. [REV NEUROL 2003; 36: 438-52]*

Key words. *Cerebral cortex. Collateralization. Corticobulbar and corticospinal tracts. Phylogeny. Pyramidal system. Ontogeny. Sensorimotor coordination.*

INTRODUCCIÓN

La capacidad de las extremidades anteriores de los cuadrúpedos para la exploración y la manipulación de objetos se ve enormemente incrementada en los bípedos, cuyas extremidades superiores se especializan en dichas funciones. El mantenimiento de una postura erecta lleva a demandas posturales mucho más exigentes de las que poseen los cuadrúpedos, y al uso independiente de los dedos. Por tanto, parece lógico pensar que los bípedos adquieren nuevos sistemas neuronales capaces de llevar a cabo las nuevas funciones que emergen del uso de las extremidades superiores, particularmente las relacionadas con la manipulación de objetos y con la exploración activa.

Los axones supraespinales que alcanzan la médula espinal se pueden agrupar en dos grandes sistemas: los sistemas descendentes laterales y los mediales. Los primeros se originan en la corteza cerebral y en el núcleo rojo magnocelular, mientras que los segundos tienen su origen en el tronco cerebral por debajo del mesencéfalo. Ambos sistemas no son completamente independientes, sino que interaccionan supraespinalmente y convergen sobre las mismas neuronas en la médula espinal. Los axones corticoespinales y rubroespinales descienden por la parte dorso-lateral de la médula espinal y terminan sobre las interneuronas de las láminas V-VII en los carnívoros y, en un pequeño porcentaje,

sobre las motoneuronas de la lámina IX en los roedores, los primates y los humanos. La mayoría de los axones del sistema lateral sinaptan con neuronas propioespinales de axón corto que tienen como función la selección de las sinergias adecuadas para el control de la musculatura distal de los miembros. Por el contrario, los axones de los sistemas mediales descienden por la parte ventromedial de la médula espinal y terminan, la mayoría, en la zona cervical y torácica, donde realizan contactos sinápticos en las láminas VII y VIII con neuronas propioespinales de axón largo, con neuronas comisurales y con motoneuronas que inervan la musculatura axial y proximal de los miembros encargadas de los ajustes posturales.

Esta división de los sistemas descendentes permite agrupar los datos experimentales y clínicos en un esquema general. Así, las lesiones de los sistemas laterales se relacionan generalmente con deficiencias en el uso independiente de los músculos distales de los miembros, mientras que las de los sistemas mediales producen deficiencias posturales. Sin embargo, incluso el movimiento más simple utiliza varias articulaciones y la activación de los músculos distales va acompañada de la activación de los músculos proximales y axiales. Se precisa alguna estructura (o estructuras) para seleccionar las sinergias musculares que se han de utilizar en cada acto motor y para coordinar las actividades de la musculatura distal y la postural. Desde un punto de vista filogenético equivale a pensar que las nuevas capacidades adquiridas por los bípedos deben compaginarse debidamente con las actividades de orientación y de estabilización que ya poseen los animales que carecen de miembros, como la lamprea. La lamprea posee un sistema medial (retículoespinal) que, junto con un sistema vestibular y un cerebelo primitivos, son suficientes para controlar sus actividades motrices.

La aparición de los miembros (p. ej., en los lagartos) es simultánea a la aparición del mesencéfalo (núcleo rojo) y a la parte intermedia del cerebelo, que recibe señales espinocerebelosas y, por esa razón, se conoce también como 'espinocerebelo'. Aunque en los lagartos las extremidades todavía están lateralizadas, en

Recibido: 28.01.03. Aceptado tras revisión externa sin modificaciones: 14.02.03.

Departamento de Fisiología. Facultad de Medicina. Universidad de Santiago de Compostela, España.

Correspondencia: Dr. Antonio Canedo. Departamento de Fisiología. Facultad de Medicina. E-15705 Santiago de Compostela. Fax: + 34 981 574 145. E-mail: fsancala@usc.es

El trabajo experimental ha sido subvencionado por la DGICYT y por la Xunta de Galicia.

Agradecimientos. El autor desea expresar su gratitud a los profesores Francisco Martín-Cora y Casto Rivadulla por sus comentarios.

© 2003, REVISTA DE NEUROLOGÍA

esta nueva situación se impone no sólo el control de los nuevos músculos que permiten una forma diferente de desplazamiento sino también que su activación se coordine con la de la musculatura axial más ancestral. Las bases neuronales que regulan la actividad de la nueva musculatura hay que buscarlas en las estructuras que aparecen simultáneamente con el mesencéfalo: el sistema rubroespinal y el cerebelo intermedio. La coordinación entre las nuevas estructuras neuronales y las más ancestrales se realiza a través de dos tipos de conexiones:

- Las que establece el arquicerebelo (la parte del cerebelo filogenéticamente más primitiva, también llamado vestibulo-cerebelo por recibir señales vestibulares) con los sistemas reticuloespinal y vestibuloespinal.
- Las que establecen las nuevas estructuras con el sistema reticuloespinal (el espinocerebelo envía señales al núcleo rojo que, a su vez, influye sobre las células reticuloespinales a través de colaterales axónicas de las fibras rubroespinales).

La región del cerebelo filogenéticamente más reciente es el neocerebelo, que se desarrolla de forma paralela a la corteza cerebral, de la cual recibe información a través de los núcleos del puente; por esta razón, también se denomina cerebrocerebelo. Con la neocorteza aparece el sistema descendente más reciente, el piramidal, que, junto con el rubroespinal, se encarga del control de la musculatura más distal de los miembros. A medida que aumenta el control que ejercen diferentes estructuras supraespinales (sobre todo los ganglios de la base y el neocerebelo) sobre el nuevo sistema descendente, el sistema lateral más antiguo, el rubroespinal, va degenerando. En humanos está muy reducido y se considera vestigial.

El sistema piramidal está formado por los axones de origen cortical que alcanzan las pirámides bulbares en la zona de su decusación. Existe cierta confusión en la literatura al referirse al sistema piramidal y al tracto corticoespinal. En muchos libros de texto se siguen considerando incluso como una única entidad. Sin embargo, muchas de las fibras que forman parte del sistema piramidal terminan en el bulbo y ejercen funciones diferentes a las de las fibras que alcanzan la médula espinal. Ambos tractos, el corticobulbar y el corticoespinal, constituyen el sistema piramidal.

A las células corticales que emiten axones descendentes y que forman el sistema piramidal se les ha atribuido una función motriz desde tiempos remotos, debido, probablemente, a que es fácil observar que ciertas lesiones corticales producen defectos motores en el lado contralateral del cuerpo. Sin embargo, el sistema piramidal no es homogéneo y tiene otras funciones tales como la coordinación de las actividades de los demás sistemas descendentes y ascendentes para generar las sinergias más adecuadas encargadas de llevar a cabo cada acto motriz; al mismo tiempo, modula la selección de la información ascendente generada por el propio movimiento. En esta revisión se recopilan diversas evidencias que fundamentan la heterogeneidad funcional del sistema piramidal. Se pretende dar una visión integrada y funcional, por lo que no se hace una recopilación de la ingente literatura disponible y que se puede encontrar en diferentes monografías y revisiones que se citan en la bibliografía [1-18].

CORTEZA MOTORA PRIMARIA

En la corteza cerebral o neocorteza se pueden distinguir tres grandes regiones:

1. La coniocorteza o corteza granular, típica de las áreas senso-

riales. Muestra pequeñas células densamente empaquetadas en las capas medias, sobre todo en la capa IV.

2. La corteza agranular de las áreas motoras y premotoras, en la que la capa IV está ausente o muy poco desarrollada.
3. La corteza eulaminada (homotípica), con diferentes poblaciones de células granulares en la capa IV y que incluye las áreas de asociación.

La función de cada zona cortical no viene determinada por su circuitería intrínseca, sino por sus conexiones externas, tanto de entrada como de salida. En general, las capas superiores (I y II) tienen como función la recepción de mensajes procedentes de otras zonas corticales; la capa III sirve, sobre todo, para interconectar las neuronas de las demás capas de una región cortical en particular, así como zonas homólogas de ambos hemisferios; la capa IV es, en las áreas corticales sensoriales primarias, la zona de recepción de señales procedentes de regiones del tálamo específicas para cada una de ellas (el núcleo ventroposterolateral para la corteza somatosensitiva primaria, la parte dorsal del núcleo geniculado lateral para la corteza visual primaria, el núcleo geniculado medial para la corteza auditiva primaria, etc.).

Todas las regiones corticales poseen la característica de que las neuronas de las capas V y VI emiten axones de salida, mientras que las demás emiten axones intracorticales y/o axones que se dirigen al hemisferio contralateral. Por ello, se puede considerar que las capas corticales profundas ejercen una función eferente motora (bien directa o indirectamente) en todas las regiones corticales, mientras que las capas I-IV realizan una función integradora y de coordinación, tanto entre las diferentes capas como entre distintas zonas corticales. De hecho, las ramas colaterales axónicas recurrentes intracorticales de las neuronas de las capas V y VI establecen contactos sinápticos en las capas V y VI únicamente, mientras que las colaterales recurrentes de las células de la capa III lo hacen en todas las capas.

En lo que se refiere a la corteza motora primaria (área 4), se considera como una estructura ejecutora bajo la influencia de una gran variedad de señales, incluyendo las periféricas. Las células de las capas V y VI del área 4 emiten axones que terminan en estructuras subcorticales; pero, mientras que las neuronas de la capa V emiten axones largos y con múltiples ramificaciones a lo largo de su recorrido, algunos de los cuales alcanzan la médula espinal como axones corticoespinales, las de la capa VI envían sus axones de forma preferente al tálamo y emiten pocas ramificaciones. Excepto porque la corteza motora tiene muy poco desarrollada la capa IV, todas las regiones de la corteza cerebral tienen la misma estructura general. No obstante, existen algunas diferencias específicas que caracterizan a la corteza motora primaria: es más gruesa y contiene menos células que el resto, lo que indica que posee un mayor volumen de tejido para la distribución dendrítica e interacción sináptica entre sus neuronas.

Tipos neuronales

Ramón y Cajal [1] identificó dos tipos histológicos generales de neuronas en la neocorteza: células piramidales y no piramidales. La diversidad de estos dos tipos celulares es mucho mayor en la corteza motora que en el resto de las áreas corticales. En el ser humano, las células piramidales gigantes (o de Betz) pueden alcanzar diámetros de hasta 120 μm , los mayores encontrados en el sistema nervioso central. Lo que caracteriza a la corteza motora es que las células con forma piramidal se encuentran en las capas II, III, V y VI, aunque la mayoría se localizan en las capas III y V.

Sin embargo, la capa V contiene el menor número total de células, junto con la capa I. Cerca del 20% de las células piramidales de la capa V del área 4 envían sus axones a las pirámides bulbares, aunque sólo alrededor del 10% del total de dichos axones alcanzan la médula espinal como fibras corticoespinales. Las dendritas apicales y proximales de las células piramidales están cubiertas de espinas encargadas de establecer la mayoría de los contactos sinápticos, tanto los asimétricos (probablemente excitatorios) como los simétricos (probablemente inhibitorios).

A diferencia de las demás regiones corticales, en las que existen pequeñas células estrelladas con espinas dendríticas en la capa IV (granular), que está bien diferenciada, en la corteza agranular motora las células estrelladas con espinas son muy poco numerosas. En cambio, son muy abundantes las células estrelladas grandes sin espinas o células en cesto. Las células en cesto emiten axones que no salen de la corteza —son interneuronas—, emplean ácido γ -aminobutírico (GABA) como neurotransmisor (son gabérgicas), establecen sinapsis con neuronas piramidales y reciben sinapsis de las ramas colaterales recurrentes de los axones largos de salida de las células de la capa V. Otras interneuronas sin espinas dendríticas son específicas de diferentes capas, como, por ejemplo, las neuronas de Cajal-Retzius, que se encuentran únicamente en la capa I, o las células de Martinotti, cuyos somas se encuentran en la capa VI. Una interneurona especial es la célula en candelabro, inhibitoria, que sinapta directamente con el segmento inicial del axón de las células piramidales de la capa V. Estos contactos sinápticos tienen una indudable importancia funcional, ya que es en esta parte del axón en donde normalmente se genera el potencial de acción. Por último, existe una capa formada por interneuronas sin espinas dendríticas en el límite entre las sustancias blanca y gris. Estas interneuronas utilizan el gas monóxido de nitrógeno como neurotransmisor y, aunque son poco abundantes, se ramifican de manera muy profusa y establecen contactos sinápticos con las neuronas de todas las capas corticales. En la figura 1 se resumen algunas de las conexiones excitadoras (izquierda) e inhibitorias (derecha) sobre una célula hipotética de la capa V del área 4 (centro).

Aferencias a la corteza motora

El control de la postura y del movimiento se consigue de una única manera: ajustando el grado de contracción de la musculatura esquelética. Este control requiere que los sistemas motores estén continuamente informados de lo que ocurre en la periferia. Dado que todos los movimientos ocurren en un contexto postural, la corteza cerebral ha de poseer, para realizar una actividad motora, información acerca de la posición previa de la parte que se va a mover con respecto al resto del cuerpo. La corteza motora recibe información sobre el estado de los músculos y la posición de las diferentes partes del cuerpo, de tal forma que se puedan producir variaciones coordinadas en movimiento y postura. La actividad motriz, a su vez, altera la postura, por lo que la actividad muscular ha de estar regulada constantemente para mantener la cabeza alineada con el cuerpo.

En general, cada parte de la corteza motora recibe información de las zonas periféricas sobre las que influye. Se ha discutido mucho acerca de la posibilidad de que la corteza motora reciba información de forma directa desde el sector talámico somatosensorial (el núcleo ventroposterolateral, VPL), en base a que mediante el registro de potenciales evocados se constata que la estimulación somatosensorial ascendente alcanza el área 4 con latencias similares a las que se observan en el área somatosensorial primaria (SI: áreas 1, 2 y 3 de Brodman). Sin embargo, las rutas anatómicas responsables

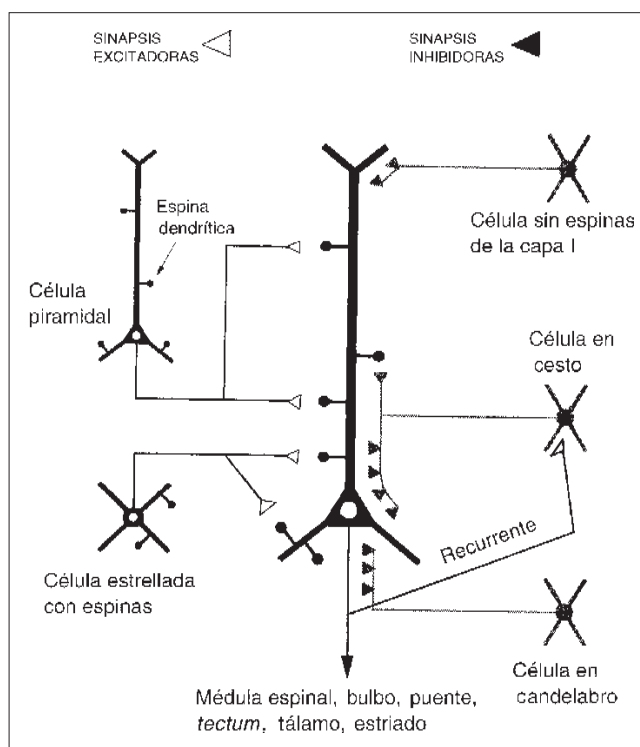


Fig. 1. Representación esquemática de las conexiones intracorticales sobre una célula hipotética de la capa V (centro) de la corteza motora primaria (área 4).

de esta comunicación rápida entre la periferia y la corteza motora no se han esclarecido. Parte de la información que alcanza la corteza motora lo hace a través de las áreas somatosensoriales primarias: la propioceptiva, a través del área 3a, y la táctil, sobre todo, a través del área 3b. Además, el área 4 recibe información visual, vestibular y auditiva, así como información procedente de los ganglios basales, del cerebelo y de otras zonas de la corteza cerebral. Las señales procedentes de los ganglios basales y del cerebelo se segregan en el tálamo afectando a células diferentes. La información procedente de los ganglios basales sufre un segundo relevo en la corteza motora suplementaria antes de alcanzar el área 4, mientras que la procedente del cerebelo lo hace directamente desde el núcleo ventrolateral (VL)- talámico.

La ausencia de una capa IV bien delimitada no quiere decir que las neuronas de la corteza motora no reciban entradas talámicas. Se encuentran terminales talámocorticales en todas las capas del área 4, aunque con mayor densidad en las capas III y V. La mayoría de las aferencias talámocorticales terminan sobre espinas dendríticas donde establecen contactos sinápticos asimétricos (tipo I) considerados excitatorios. Las aferencias talámocorticales a la corteza motora primaria proceden del complejo ventrobasal (núcleo ventrolateral caudal —VLC— y del núcleo ventroposterolateral oral —VPLo—), que reciben información ascendente por el tracto espinotalámico e información interna procedente del cerebelo contralateral. La parte oral del núcleo ventrolateral (VLo) y el núcleo ventral anterior (VA) reciben información procedente de los ganglios basales a través de sus dos núcleos de salida, el globo pálido interno y la parte reticulada de la sustancia negra. Las células talámocorticales que reciben señales de los ganglios basales envían sus axones a las cortezas premotora y motora suplementaria, cuyas células contactan monosinápticamente con

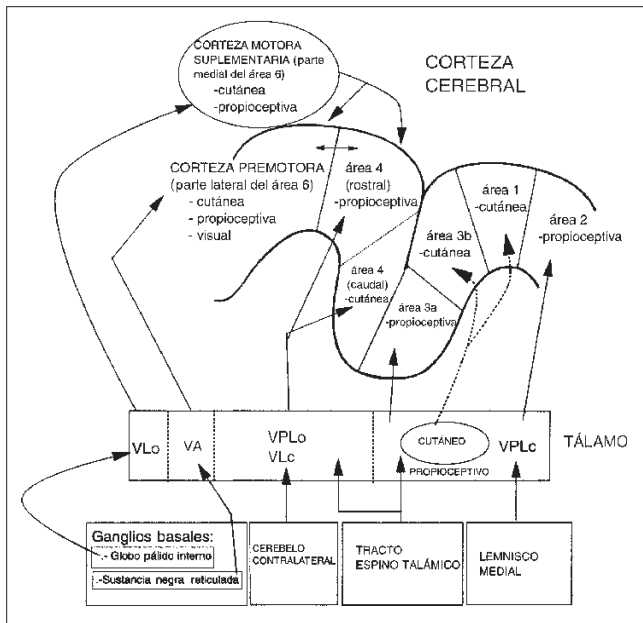


Figura 2. Resumen de las conexiones aferentes a la corteza motora suplementaria, premotora, motora primaria y somatosensitiva primaria (áreas 1, 2, 3). VLo: parte oral del núcleo ventrolateral; VA: núcleo ventral anterior; VPLo: núcleo ventroposterolateral oral; VPLc: núcleo ventrolateral caudal; VPLc: núcleo ventroposterolateral caudal.

las de la corteza motora primaria. Estas relaciones se muestran esquemáticamente en la figura 2.

Las diferentes entradas sensoriales informan sobre distintos parámetros: las procedentes de los exteroceptores informan acerca de las coordenadas espaciales de los objetos del entorno, mientras que las procedentes de los propioceptores musculares informan sobre la posición del cuerpo en el espacio, los ángulos de las articulaciones y la longitud y tensión de los músculos. La información propioceptiva es necesaria para que la corteza cerebral pueda programar un acto motor concreto y decidir qué músculos y articulaciones se han de utilizar para ello. La corteza motora necesita también información sobre las consecuencias de los actos motores realizados. Esta información la proporcionan los exteroceptores y los propioceptores y se utiliza para calibrar futuras series de órdenes motoras. De esta forma, los mecanismos motrices se relacionan íntimamente con la información sensorial y dependen de ella para su correcto funcionamiento.

Eferencias de la corteza motora

Las células de la corteza motora envían axones a otras zonas corticales y a estructuras subcorticales. En general, las células de la capa VI envían axones al tálamo y las de la capa V emiten fibras de mayor recorrido. Por otra parte, las células de largo recorrido procedentes de la capa V emiten ramas colaterales múltiples a lo largo de su trayecto hacia las pirámides bulbares y, eventualmente, la médula espinal. Las de la capa III establecen conexiones a través del cuerpo calloso con zonas homólogas de la corteza contralateral y, además, junto con las de las capa II, conectan con células de otras partes de la corteza homolateral (Figs. 2 y 3).

EL SISTEMA PIRAMIDAL: TRACTOS CORTICOBULBAR Y CORTICOESPIINAL

El sistema piramidal está formado por el conjunto de las células

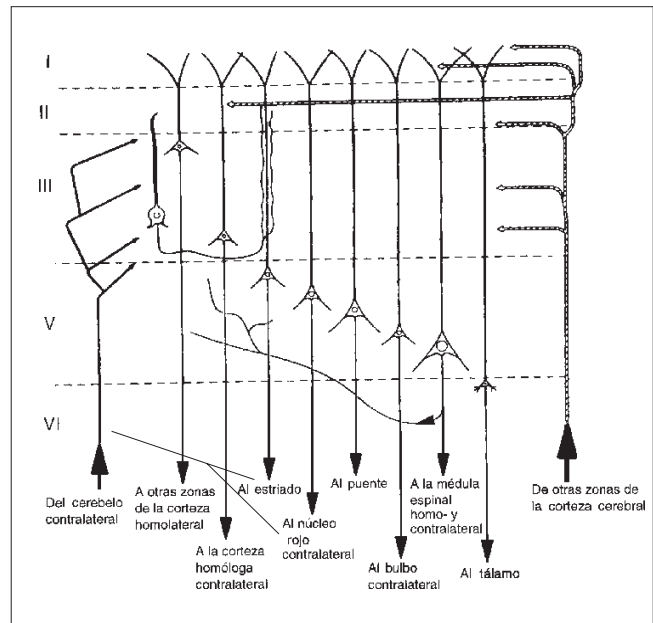


Figura 3. Resumen de las principales conexiones anatómicas de las células de las diferentes capas de la corteza motora primaria.

de la capa V de la corteza cerebral que envían fibras a las pirámides bulbares y sus terminales axónicas, incluyendo los de las ramas colaterales. Por tanto, el vocablo piramidal no hace referencia a la morfología de las células que originan las fibras del tracto, sino a los axones que alcanzan el bulbo homolateral a nivel de la parte intermedia de la oliva inferior.

Aproximadamente del 70 al 90% de los axones corticales que alcanzan las pirámides bulbares se decusan, y cerca del 50% de los axones decusados descienden a la médula espinal formando el tracto corticoespinal cruzado. El 50% restante de los axones decusados se distribuye por la formación reticular del bulbo y forma el componente corticobulbar del sistema piramidal. Por tanto, 'sistema piramidal' y 'tracto corticoespinal' no son términos equivalentes, ya que el segundo forma parte del primero. El sistema piramidal incluye, por tanto, el tracto corticobulbar (también denominado corticoreticular), y el tracto corticoespinal. El término 'tracto piramidal' o 'sistema piramidal' se suele utilizar, de una manera equívoca, para referirse únicamente al tracto corticoespinal, lo que no es correcto. La demostración de la existencia de un sistema piramidal ha llevado a acuñar, en clínica, un término complementario, el de 'sistema extrapiramidal', que se utiliza de forma confusa. En la mayoría de los casos, este término se usa para referirse a los ganglios basales. Si bien es cierto que los ganglios de la base no pertenecen al sistema piramidal, también se podría decir lo mismo de la mayor parte de las estructuras que forman el sistema nervioso central. El vocablo 'extrapiramidal' es un término utilizado para diferenciar los síndromes motores extrapiramidales que se observan cuando se dañan los ganglios de la base, del síndrome piramidal, que consiste en una combinación de paresia (parálisis parcial o incompleta) y espasticidad (tono muscular incrementado, con exageración de los reflejos), síntomas que se creía que eran debidos a la destrucción de las fibras corticoespinales. Sabemos, sin embargo, que la mayoría de las influencias de los ganglios de la base sobre la actividad motriz se ejercen a través del sistema piramidal. Por tanto, el término extrapiramidal debería eliminarse, ya que genera confusión. También sabemos que la destrucción de las fibras cor-

ticoespinales, e incluso la destrucción completa del sistema piramidal, no produce espasticidad, que en clínica se viene asociando, generalmente, con el síndrome piramidal.

En los carnívoros y los primates la mayoría de las fibras corticoespinales cruzan la línea media en la unión bulboespinal y descienden por los cordones dorsolaterales, desde donde entran lateralmente en la sustancia gris. El resto desciende homolateralmente por las columnas ventrales y forma el tracto corticoespinal directo, muchas de cuyas fibras emiten ramas colaterales que cruzan la línea media en la comisura blanca anterior para inervar los grupos celulares mediales de ambas hemimédulas (Fig. 4b). El destino de las fibras directas y cruzadas no es homogéneo, ya que las primeras terminan, sobre todo, en los segmentos cervicales. El tracto corticoespinal cruzado desciende hasta la médula lumbar en roedores, felinos y primates. Por otra parte, un pequeño porcentaje (5-10%) de las fibras corticoespinales cruzadas de ratas, primates y humanos terminan en la lámina medular IX, donde establecen contactos monosinápticos con las motoneuronas.

Filogenia y ontogenia

Contrariamente a la opinión general de que no existe más que en mamíferos, el sistema piramidal apareció hace al menos trescientos millones de años. De hecho, se ha descrito que el periquito y el loro no sólo poseen un sistema piramidal, sino también un fascículo de Bagley. En algunos ungulados (oveja, caballo, cerdo) y aves (periquito, loro, paloma), existe un contingente de fibras que abandona el pedúnculo cerebral y desciende a través del tegmento mesencefálico y pontino (el tegmento ponto-mesencefálico incluye la formación reticular y los tractos y núcleos de la parte dorsal del mesencéfalo y del puente). Este tracto corticotegmental, o fascículo de Bagley, tiene el mismo origen cortical que el sistema piramidal y sus fibras terminan en la parte lateral del tegmento ponto-bulbar, en el núcleo espinal del trigémino y en los núcleos de las columnas dorsales (núcleo *gracilis* o de Goll y núcleo *cuneatus* o de Burdach). Las especies animales que poseen este fascículo también poseen un sistema piramidal, pero sus fibras no terminan ni en el tegmento lateral ni en el núcleo espinal del trigémino ni en los núcleos de las columnas dorsales, como ocurre en las especies que carecen del fascículo de Bagley. Así, la combinación del sistema piramidal y del fascículo de Bagley en aves y ungulados comienza a parecerse al sistema piramidal de otras especies, como los felinos. La rata y la zarigüeya, a pesar de poseer un sistema piramidal bien desarrollado, todavía conservan algunas fibras que siguen el curso del fascículo de Bagley.

El sistema piramidal de los mamíferos se desarrolla en paralelo con la corteza cerebral y el neocerebelo. En algunos animales, las fibras pertenecientes al sistema piramidal terminan antes del engrosamiento cervical (C5-C8) (insectívoros, artiodáctilos) o en el propio engrosamiento (marsupiales, edentados), lo que lleva a pensar que el sistema piramidal está formado por diferentes subsistemas con distintas funciones. El componente corticobulbar (corticoreticular), formado por fibras con velocidades de conducción inferiores a 20 m/s, se encarga de comunicar las salidas motoras corticales con los sistemas descendentes mediales del tronco, con los núcleos del trigémino y de las columnas dorsales, con los núcleos hipogloso, facial, ambiguo y espinal accesorio, y con neuronas preoculomotoras. Tiene una función moduladora, pues selecciona las sinergias más adecuadas para cada tarea motora. El componente corticocervical, formado por fibras con velocidades de conducción comprendidas entre 20 y 35 m/s, se encarga de comunicar las órdenes mo-

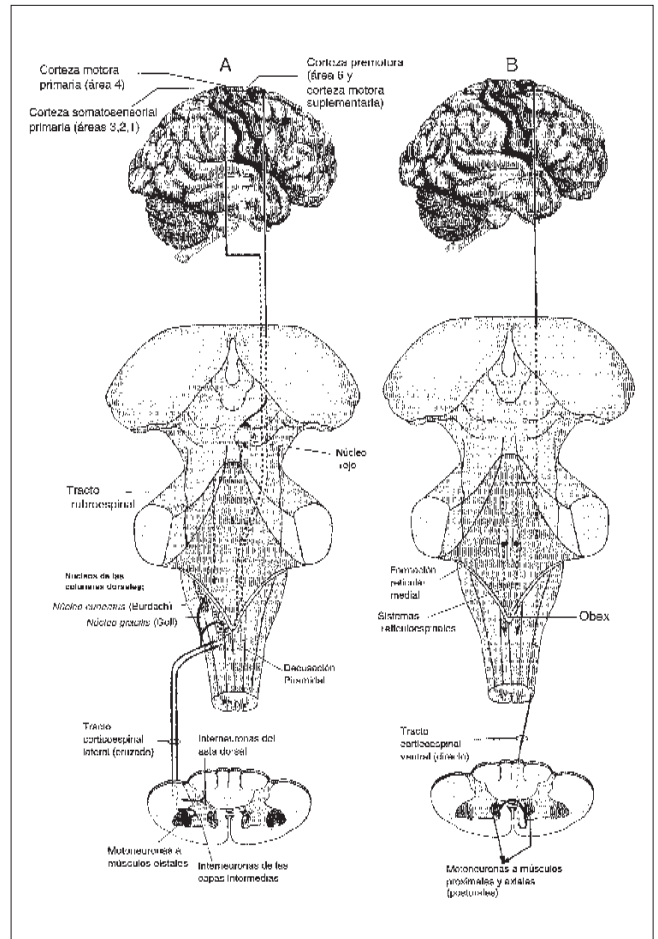


Figura 4. Proyecciones de la corteza sensoriomotora a las neuronas laterales (A) y mediales (B) de la médula espinal. Las zonas de la corteza cerebral en donde se originan las fibras que constituyen el tracto corticoespinal lateral (cruzado) también envían fibras al otro sistema descendente lateral, el rubroespinal (A). Las zonas donde se origina el tracto corticoespinal directo (homolateral) también envían fibras a los sistemas reticuloespinales (B). Por tanto, la corteza cerebral actúa sobre las neuronas de la médula espinal a través de los tractos corticoespinales (homolateral y cruzado) e, indirectamente, a través de los sistemas rubroespinal y reticuloespinales.

toras corticales a las neuronas propioespinales cervicales de axón corto, localizadas en C3 y C4, y a las motoneuronas que inervan la musculatura distal de los miembros superiores. El componente corticolumbar, formado por fibras con las mayores velocidades de conducción (más de 35 m/s), ejerce la misma función sobre las neuronas propioespinales lumbares de axón corto, localizadas en L3-L5, y sobre las motoneuronas que inervan la musculatura distal de los miembros inferiores. Las diferentes velocidades de conducción de las fibras que constituyen los distintos componentes aseguran que la información cortical alcance todos los destinos simultáneamente. El componente corticoespinal directo (no decusado) tiene como función ayudar al ajuste postural bilateral que se necesita cuando se mueven los miembros. Se debe a que dichas fibras corticoespinales contactan con neuronas espinales mediales que inervan músculos posturales (axiales y proximales). Tal vez incluso existan otros componentes, como un hipotético componente corticovegetativo que se encargaría de los ajustes involuntarios necesarios que acompañan a la actividad motriz (p. ej., la regulación de la ventilación y del riego muscular), aunque este aspecto se ha ignorado, hasta ahora, en el estudio experimental del sistema piramidal.

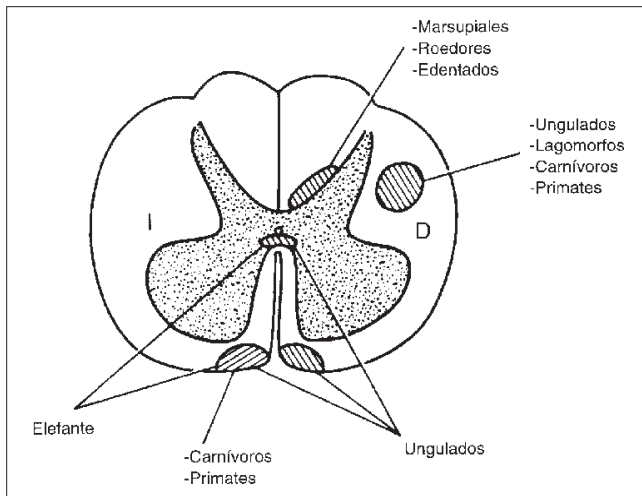


Figura 5. Sección de la médula espinal a nivel cervical señalando las distintas regiones por las que discurren los axones corticoespirales con origen en el hemisferio cerebral izquierdo en diferentes animales. I: izquierda; D: derecha.

La mayor parte de los datos que se poseen acerca del sistema piramidal proceden de felinos, una pequeña parte de primates y muy pocos de otras especies. El componente corticoespinal del sistema piramidal difiere en las distintas especies de mamíferos no sólo en el número de fibras que lo forman, sino también en el lugar de terminación en la médula y en la trayectoria de sus axones. Así, las fibras corticoespirales de los monotremas, de los insectívoros y del elefante descienden por los cordones anteriores, mientras que en los ungulados lo hacen por el fascículo dorsolateral cruzado, así como por los fascículos intercomisurales y ventrales (tanto cruzados como directos), para terminar en los segmentos cervicales (Fig. 5).

Como norma general, el tracto corticoespinal cruzado es característico de los mamíferos con un comportamiento dominado por las señales visuales, de tal forma que los hemiespacios visual y somatosensorial de un lado del cuerpo se proyectan hasta la corteza cerebral del lado opuesto, cuyas salidas motoras proyectan de forma predominante al tronco cerebral y a la médula espinal contralaterales. De esta forma, las señales táctiles y visuales y las salidas motoras se procesan e integran en el mismo hemisferio cerebral. En otros mamíferos (p. ej., la cabra) el olfato puede ser más importante que la vista para la exploración del medio. Las entradas olfativas de cada lado de la nariz, así como las táctiles procedentes de cada lado de la boca, proyectan hasta la corteza cerebral del mismo lado, y las salidas motoras relacionadas con la exploración y los labios prensiles se relacionan con los lugares donde se originan las señales entrantes. Así, estas actividades táctiles, olfativas y motoras se integran en el mismo hemisferio.

En los segmentos espinales, los axones corticoespirales cruzados muestran una distribución similar a la que presentan los axones piramidales en el tronco cerebral. En la parte dorsal de la médula contactan, a través de interneuronas, con las fibras aferentes primarias y con las neuronas de segundo orden, de modo que modulan las señales somestésicas procedentes del tronco y de las extremidades antes de que éstas señales alcancen tanto las motoneuronas para producir movimientos reflejos, como el cerebelo, el tálamo y la corteza cerebral. Esta distribución es equivalente a la que presentan los axones piramidales en relación con los núcleos del trigémino y de las columnas dorsales. En posición más ventral (en la región

medular intermedia) —en la rata, primates y humanos en el asta ventral— se relacionan más directamente con las salidas segmentarias, en especial con las dirigidas a las extremidades.

Las fibras corticoespirales cruzadas que establecen contactos monosinápticos con las motoneuronas (fibras corticomotoneuronales) se relacionan con la capacidad de mover los dedos de forma independiente, así como con la destreza motora, de tal forma que, a mayor número de fibras corticomotoneuronales, mayor destreza y repertorio de movimientos. El incremento de las conexiones corticomotoneuronales va acompañado de un incremento en el número de receptores táctiles, en el número de fibras aferentes que discurren por el sistema de las columnas dorsales-lemnisco medial, en un incremento en la masa del neocerebelo y en un incremento en el número de células del núcleo rojo parvocelular. Por tanto, el movimiento independiente de los dedos, que incrementa la capacidad exploratoria, es dependiente de una mayor densidad de receptores periféricos, lo que aumenta la capacidad para discriminar las propiedades del medio explorado. El número de fibras corticomotoneuronales va aumentando a medida que se asciende en la filogenia desde los prosimios al ser humano, en el que alcanza su máxima expresión. En los primates y los humanos, la corteza motora también controla los movimientos faciales —que indican el estado emocional del individuo— y la vocalización. La capacidad de discriminación sensorial aumenta en paralelo al incremento del control por el sistema piramidal de la actividad motoneuronal y de las señales sensoriales ascendentes. Esta modulación se ejerce en diferentes ámbitos: en la médula espinal, en los núcleos del trigémino y de las columnas dorsales, en el tálamo, en el cerebelo, en los ganglios de la base y en la propia corteza cerebral.

En lo que se refiere a la ontogenia, existen diferencias marcadas entre las distintas especies, ya que mientras que en el gato las fibras piramidales alcanzan la decusación piramidal 20 días antes del nacimiento, en la rata la decusación coincide con el parto y en el hámster tiene lugar 3 días después. En el gato recién nacido, las fibras corticoespirales ya alcanzan la médula lumbar, mientras que en la rata lo hacen 15 días después y en el mono recién nacido sólo alcanzan la médula cervical. En el ser humano, las fibras del sistema piramidal alcanzan la parte alta del bulbo a las 10 semanas de gestación y la decusación tiene lugar entre las semanas 16 y 17. A las 29 semanas de gestación las fibras corticoespirales alcanzan los segmentos más caudales de la médula espinal [2] (Fig. 6).

La mielinización de las fibras que forman los tractos espinales, exceptuando el tracto corticoespinal, ocurre en torno al nacimiento o un poco más tarde. Las fibras de mayor diámetro del sistema piramidal son las primeras en completar su mielinización, aproximadamente dos años después del nacimiento, cuando se intentan dar los primeros pasos. Las de menor diámetro pueden no terminar su proceso de mielinización hasta los 5-7 años de edad, período que coincide con el establecimiento de las sinapsis adecuadas en la médula espinal, lo que determina la posibilidad de ejecutar movimientos voluntarios precisos, tales como escribir.

Origen y calibre de las fibras

Las fibras que forman el sistema piramidal tienen un origen cortical disperso que varía entre los diferentes órdenes, familias y especies animales. En el gato y en el mono las áreas 4 y 6 generan alrededor del 60% del número total de fibras corticofugales que alcanzan las pirámides bulbares; el 40% restante se origina en las áreas 3, 2, 1, y 5. En humanos, las áreas 4 y 6 contribuyen en una mayor proporción (80%) y el 20% restante tiene el mismo origen

(áreas 3, 2, 1 y 5). Por tanto, el sistema piramidal se origina en la corteza sensoriomotora e incluye células de la corteza premotora (parte lateral del área 6), de la corteza motora suplementaria (parte medial del área 6), de la corteza motora primaria (área 4), de la corteza somatosensorial primaria (áreas 3, 2, 1) y de la corteza parietal (área 5).

El fascículo piramidal humano de cada hemisferio posee aproximadamente un millón de fibras a nivel de la oliva inferior, de las cuales el 90-95% son mielínicas. Sin embargo, la gran mayoría son fibras finas, ya que sólo cerca del 10% tienen diámetros comprendidos entre 3 y 20 μm ; las restantes poseen menor calibre. Existe una proporcionalidad directa entre el calibre, la velocidad de conducción y el lugar de terminación de los axones. Los más gruesos conducen a mayor velocidad y alcanzan las partes más caudales del tracto, mientras que los más finos y lentos terminan a niveles más rostrales. Se asegura así la llegada sincrónica de las mismas señales a lugares no equidistantes.

Aunque sólo existen datos acerca de la proporción de fibras piramidales que bajan a la médula espinal (55%) respecto a las que terminan en el bulbo (45%) en el gato, si la proporción se mantiene en humanos, entonces del millón de fibras que alcanzan las pirámides, dado que decusa un 75% de ellas, bajarían a la médula para formar el tracto corticoespinal cruzado poco más de 410.000 fibras que, junto con las 250.000 que no se han decusado y que forman el tracto corticoespinal directo, formarían los dos contingentes de fibras corticoespinales. Terminarían en el bulbo contralateral unas 340.000 fibras piramidales (llamadas así porque forman parte del sistema piramidal). Se desconoce si parte de las que no se decusan terminan o no a nivel bulbar. Es de esperar, sin embargo, que la proporción de fibras corticoespinales cruzadas sea mayor en primates y humanos que en el gato, dada la ganancia tanto en repertorio motor como en destreza que se observa en estos últimos con respecto a los felinos. Es también digno de mención que, aunque el sistema piramidal es una de las partes más estudiadas del sistema nervioso central, el componente directo ha recibido muy poca atención experimental.

En el esquema de la figura 7 se puede observar que las fibras que abandonan la corteza cerebral por la cápsula interna tienen diferentes destinos: el tálamo (1), el núcleo rojo (2), los núcleos del puente (3), la formación reticular (4), y las pirámides bulbares. De estas últimas se separan el tracto corticoespinal ventral –o directo– (7), el tracto corticobulbar cruzado (5) y el tracto corticoespinal lateral –o cruzado– que baja por el cordón dorsolateral de la médula espinal (6). En las pirámides bulbares, la disposición de las fibras está ordenada de manera somatotópica: las que provienen de la zona cortical de representación del miembro superior se encuentran en posición dorsal (posterior) respecto a las que se originan en la zona de representación cortical del tronco. Las fibras que provienen de la zona cortical de representación del miembro inferior son las más ventrales (anteriores). Esta disposición se mantiene a lo largo del recorrido descendente, de manera que las fibras que alcanzan la médula lumbar se encuentran posicionadas ventralmente respecto a las que alcanzan la médula torácica, y éstas en una posición intermedia entre las que terminan en la región cervical en la lumbar. De forma similar, es posible que las fibras piramidales no corticoespinales que terminan en el bulbo contralateral tengan destinos precisos.

En general, las fibras corticoespinales procedentes de las áreas corticales 4 y 6 terminan en la zona intermedia del asta ventral de la médula espinal. Por el contrario, las que se originan en la corteza somatosensorial terminan en el asta dorsal (Fig. 4).

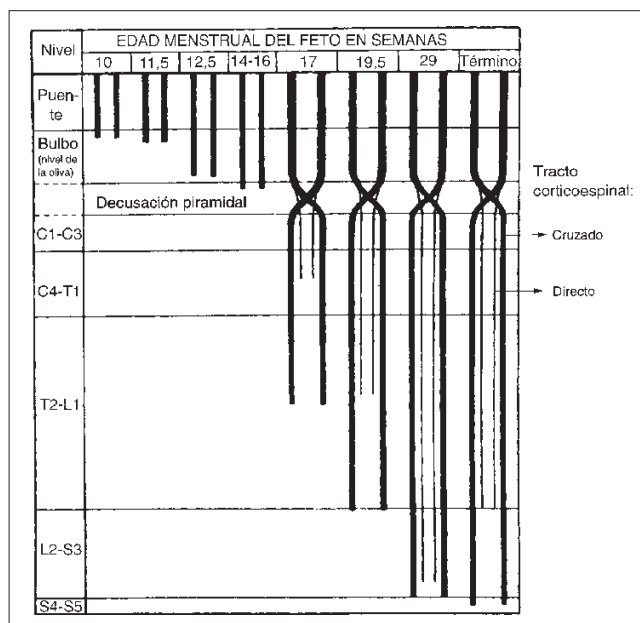


Figura 6. Desarrollo del sistema piramidal en el feto humano de acuerdo con Humphrey [2]. Las fibras corticoespinales directas se desarrollan más tardíamente que las cruzadas.

La mayoría de los axones corticoespinales cruzados se originan en las partes de la corteza motora que representan las extremidades y tienen preferencia por los grupos neuronales de las capas intermedias y ventrales de la médula espinal (Fig. 4a). Los axones corticoespinales que no se decusan se originan, sobre todo, en las zonas de representación cortical del cuello, el hombro y el tronco y tienen preferencia por los grupos celulares mediales de las capas intermedias y ventrales (Fig. 4b). Tal como puede también observarse en los esquemas de la figura 4, las células de la corteza motora que forman parte del sistema piramidal emiten axones de proyección a dos zonas esenciales para el control motor: el núcleo rojo (Fig. 4a) y la formación reticular medial bulbopontina (Fig. 4b). Sin embargo, estas proyecciones están también segregadas, ya que las zonas corticales de representación de las extremidades que envían fibras al tracto corticoespinal cruzado son las que también envían axones a las células del núcleo rojo que, a su vez, originan el tracto rubroespinal (Fig. 4a). Por el contrario, la mayoría de las fibras corticofugales que alcanzan la formación reticular medial del bulbo y del puente proceden de las zonas corticales de representación de la musculatura postural y contactan con células de origen de los sistemas reticuloespinales (Fig. 4b).

De lo que antecede se concluye que la corteza motora utiliza rutas independientes para influir sobre las células espinales: una ruta a través de los tractos corticoespinales y otras dos rutas que incluyen relevos sinápticos supraespinalmente: en la parte magnocelular del núcleo rojo (origen del sistema rubroespinal), y en la formación reticular bulbopontina (origen de los sistemas reticuloespinales). El sistema piramidal, por tanto, comunica con el sistema descendente medial más primitivo filogenéticamente, el reticuloespinal, y con el otro sistema descendente lateral también filogenéticamente más primitivo, el rubroespinal. Esto indica que la actividad de los sistemas descendentes encargados de la modulación de la actividad de la musculatura postural y distal está regulada por el sistema descendente más moderno filogenéticamente, el piramidal.

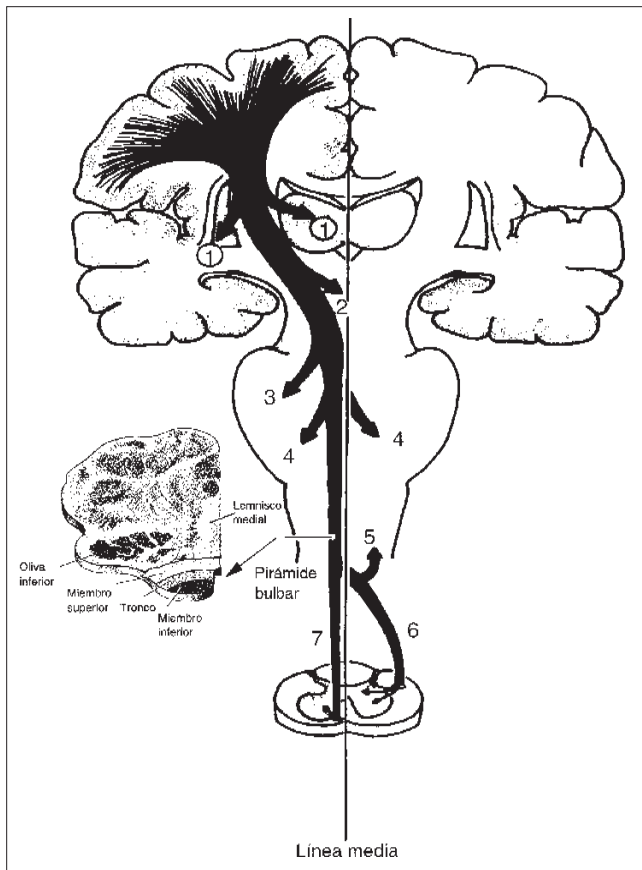


Figura 7. Diagrama que ilustra los distintos componentes del sistema piramidal (5-7) y otros sistemas corticofugales (1-4). En la ampliación de la izquierda se muestra la disposición de las fibras piramidales en la zona de su decusación en un corte frontal.

La sección bilateral del sistema piramidal en el lugar donde ocurre su decusación permite el estudio de las funciones que permanecen y de las que desaparecen, lo que ofrece una indicación de las funciones fisiológicas de las fibras piramidales, incluyendo los tractos corticoespinales, en relación con el resto de las fibras corticofugales que descienden por la cápsula interna y el pedúnculo cerebral y que inervan otras estructuras por encima de la lesión (Fig. 7). Cuando se lesionan ambas pirámides en monos, los animales son capaces de caminar, correr y saltar inmediatamente después de la lesión, pero tienen una gran dificultad en el uso independiente de las extremidades, particularmente de las manos. Por ejemplo, entran sin dificultad en su jaula, pero no son capaces de recoger la comida con las manos. Después de algunas semanas recobran el uso de las manos, pero utilizan los dedos de forma conjunta. Por ejemplo, son incapaces de usar los dedos de forma independiente para recoger la comida y deben flexionarlos todos a la vez para recoger el alimento y llevárselo a la boca. La capacidad de mover los dedos de forma independiente no se recupera. Además, los movimientos se entrecen y los animales se fatigan con mayor rapidez después de la lesión. Estos hechos indican que los sistemas descendentes que no han sido lesionados (rubroespinal, reticuloespinal, tectoespinal y vestibuloespinal) son capaces de llevar a cabo una serie de movimientos voluntarios, pero la presencia de un sistema piramidal intacto permite una mayor velocidad y agilidad, además de una mayor precisión motora.

En conclusión, el sistema piramidal es esencial para el uso de

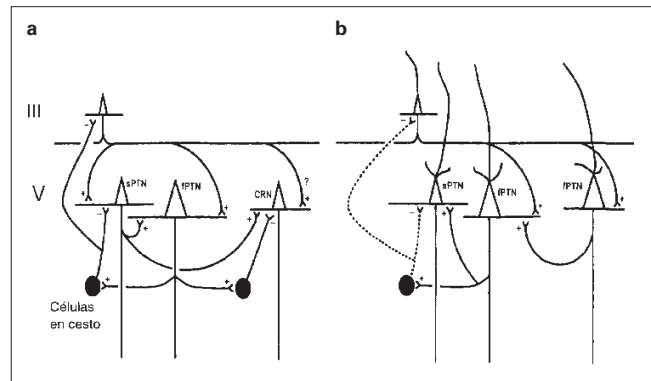


Figura 8. Diagrama que resume las conexiones de las colaterales recurrentes intracorticales de las células piramidales rápidas (fPTN) y lentas (sPTN) en el gato (a) y el mono (b). CRN: neurona córtico-rúbrica; signo +: sinapsis excitatoria; signo -: sinapsis inhibitoria.

los músculos distales en tareas que requieren velocidad y precisión; pero cuando los mismos músculos se utilizan para movimientos menos precisos y más automáticos, su actividad está bajo el control de estructuras más ancestrales, como el núcleo rojo y la formación reticular medial bulbo-pontina.

Los movimientos fraccionados (p. ej., el uso independiente de los dedos) dependen de la presencia de conexiones directas entre la corteza motora y las motoneuronas espinales laterales que inervan los músculos distales. Si se comparan los lugares de terminación medular de las fibras corticoespinales en diferentes especies animales, se observa que las conexiones corticomotoneuronales aparecen muy tarde filogenéticamente. Así, la mayoría terminan en las láminas dorsales e intermedias en roedores y carnívoros. Se encuentran, sin embargo, algunas excepciones, como la rata y el mapache, que poseen conexiones corticomotoneuronales que explican su gran destreza motora manual. Por otra parte, la capacidad para llevar a cabo movimientos independientes de los dedos en primates y humanos aparece mucho después del nacimiento. Se debe a que en los recién nacidos el tracto corticoespinal cruzado termina, sobre todo, en las láminas medulares dorsales e intermedias, pero no inerva aún las neuronas ventrales. En los monos, los movimientos fraccionados comienzan a producirse de forma gradual y se completan a los 7-8 meses de edad, al mismo tiempo que tiene lugar la inervación corticoespinal de la lámina medular IX.

Emisión de colaterales

Las fibras que forman el sistema piramidal emiten múltiples ramas colaterales, tanto intracorticales (recurrentes) como a lo largo de su recorrido hacia las pirámides bulbares, como en la propia médula espinal. Ningún otro sistema presenta un grado de colateralización tan profuso. Sin embargo, no todas las fibras que forman el sistema emiten el mismo número de colaterales ni a los mismos lugares. En general, se ha demostrado que las fibras piramidales no corticoespinales emiten un mayor número de colaterales que las que alcanzan la médula. De estas últimas, las que terminan en la médula cervical colateralizan en mayor proporción que las que alcanzan la médula torácica, que, a su vez, lo hacen más que las que llegan a la médula lumbar. La colateralización permite que una misma señal de salida de la corteza cerebral alcance múltiples destinos. En general, las ramas colaterales que se van emitiendo son más finas que los axones principales que siguen descendiendo, lo que permite que el mensaje cortical alcance diferentes destinos de forma simultánea.

Colaterales recurrentes.

La estimulación eléctrica de las fibras piramidales genera potenciales de acción que se conducen antidrómicamente hacia el soma celular en la corteza cerebral. Estos potenciales invaden las terminales de las ramas colaterales recurrentes (también lo hacen en otras colaterales que terminan a niveles subcorticales, pero aquí nos referimos a las colaterales intracorticales) y ejercen efectos sinápticos excitatorios sobre las neuronas de las capas V y VI. Sin embargo, las recurrentes son también capaces de inhibir las células eferentes de la corteza. Este segundo efecto ha de producirse, obligatoriamente, a través de una o más interneuronas inhibitorias intercaladas en la vía de las recurrentes, ya que éstas son excitatorias. El hecho de que las recurrentes puedan excitar a unas neuronas e inhibir a otras indica que las células del sistema piramidal que se activan en un momento determinado reclutan unas células de salida al mismo tiempo que inhiben otras. Esto, junto con el hecho de que se puede generar el mismo tipo de movimiento cuando se estimulan diferentes zonas de la corteza motora sugiere que existe una intraconectividad específica de las diferentes partes de la corteza que se encargan de generar las sinergias adecuadas para el movimiento de las articulaciones, sobre todo de los miembros superiores. Las fibras corticocorticales con origen en la capa III y las colaterales recurrentes de las células de salida de la capa V constituyen la base morfológica que explica el fenómeno.

Los axones horizontales de las células de la capa III, junto con las colaterales recurrentes, se encargan de acoplar la actividad de las neuronas de distintas partes de la corteza motora (Fig. 8), de forma que la microestimulación eléctrica de estas zonas, aunque separadas, produce el mismo tipo de movimiento. Dado que en la corteza motora las poblaciones de células del sistema piramidal que alcanzan la médula espinal se encuentran físicamente separadas por zonas que no las contienen, las señales aferentes que convergen sobre las neuronas de cada población con origen periférico común, junto con los efectos recurrentes, tienden a sincronizar la actividad de grupos concretos de neuronas de salida y, por tanto, grupos motoneuronales precisos. Se seleccionan así las sinergias adecuadas para cada acto motor.

Colaterales a zonas subcorticales y medulares

Se pueden distinguir tres grupos de fibras del sistema piramidal que envían ramas colaterales a lugares con diferentes funciones. Un primer grupo envía colaterales a células de origen de otros sistemas descendentes, un segundo grupo lo hace a poblaciones celulares relacionadas directamente con los ganglios basales y con el cerebelo, y un tercer grupo emite colaterales que terminan en poblaciones de células implicadas en la integración y transmisión de señales somatosensoriales ascendentes. De acuerdo con lo anterior, el sistema piramidal está relacionado no sólo con los demás sistemas descendentes, sino también con los dos principales sistemas internos de control de los sistemas motores (ganglios de la base y cerebelo) y con el procesamiento de las señales sensoriales ascendentes. Esto quiere decir que las salidas de la corteza sensoriomotora coordinan la actividad motora y modulan las señales sensoriales producidas por el propio movimiento.

Las estructuras que pertenecen al primer grupo incluyen a la propia corteza cerebral, ya que las células de salida de la corteza motora pueden activar o inhibir otras células de salida del sistema piramidal, las células corticorúbricas, el núcleo rojo magnocelular (origen del tracto rubroespinal; véase la figura 9), la formación reticular medial bulbopontina (origen de los tractos reticuloespinales), las capas intermedias e inferiores del colículo o tubérculo

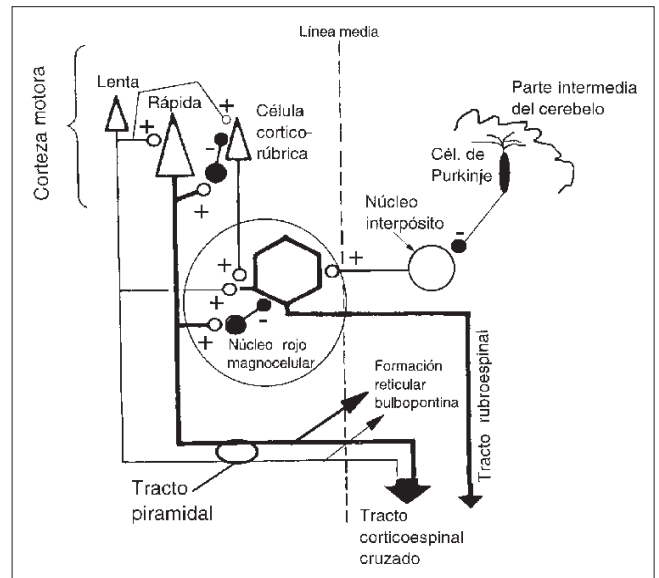


Figura 9. Esquema que resume las relaciones sinápticas entre las células del sistema piramidal, las corticorúbricas y las rubroespinales en el gato. Signo +: excitación; signo -: inhibición.

cuadrigémino superior (origen del tracto tectoespinal) y los núcleos motores de los nervios craneales (trigémino, facial, ambiguo, espinal accesorio, hipogloso). El sistema piramidal no contacta, sin embargo, con las células que originan los sistemas vestibuloespinales. Las relaciones sinápticas entre las neuronas de los sistemas piramidal y rubroespinal son particularmente bien conocidas y se esquematizan en la figura 9. Las células lentas del sistema piramidal activan a las corticorúbricas y a las piramidales rápidas que, a su vez, inhiben a las corticorúbricas. Por tanto, las células corticorúbricas y las piramidales rápidas son mutuamente excluyentes, no sólo porque las últimas inhiben a las primeras a nivel cortical, sino porque también lo hacen en el propio núcleo rojo magnocelular a través de interneuronas inhibitorias locales. Ello indica que la actividad iniciada y controlada por las células piramidales rápidas tiene lugar en ausencia de actividad rubroespinal. Esto ocurre, por ejemplo, en los movimientos más rápidos o balísticos, que tienen la característica de que, una vez iniciados, no pueden ser corregidos hasta su terminación. Dado que el sistema rubroespinal está particularmente implicado en la corrección de los movimientos en curso, no interviene en los movimientos rápidos, pero sí en los más lentos y precisos, iniciados y controlados por las células piramidales lentas de la corteza motora que reclutan a las células rubroespinales activando las células corticorúbricas (Fig. 9) y las rubroespinales. Los axones rubroespinales conducen a una velocidad similar a los de las células piramidales rápidas (trazos gruesos en la figura 9) y las células piramidales lentas terminan en mayor proporción a nivel bulbar (la mayoría no son corticoespinales) que las rápidas. Las relaciones sinápticas de ambos tipos de células piramidales con las neuronas reticuloespinales y tectoespinales son exclusivamente excitatorias.

Las estructuras directamente relacionadas con el cerebelo y que reciben ramas colaterales de las células del sistema piramidal son los núcleos del puente, origen de fibras musgosas al cerebelo contralateral. La existencia de colaterales piramidales a la oliva inferior y al núcleo reticular lateral, fuentes de fibras trepadoras y musgosas respectivamente, es controvertida. Las salidas de la corteza motora influyen preferentemente sobre la actividad de las

células de los núcleos del puente que emiten fibras musgosas a la corteza cerebelosa contralateral y que constituye la vía principal de comunicación cerebro-cerebelosa (en el hombre supera los 20 millones de fibras por cada hemisferio). A su vez, las salidas cerebelosas alcanzan la corteza motora contralateral a través de los núcleos cerebelosos y del tálamo ventral-lateral. Se establece así un circuito interno: corteza cerebral-cerebelo-corteza cerebral, de gran importancia en la programación y ejecución motora.

Las fibras piramidales también envían colaterales al estriado e influyen sobre la actividad de las neuronas de los ganglios basales, que devuelven información a la corteza a través del tálamo, tanto inhibiendo unas células talamocorticales por medio de las salidas gabérgicas directas desde el globo pálido interno y la sustancia negra reticulada, como desinhibiendo otras mediante la inhibición de las neuronas inhibitorias del núcleo reticular talámico por las entradas gabérgicas procedentes de la sustancia negra reticulada. La sustancia negra reticulada también envía fibras gabérgicas a las capas inferiores del colículo superior, con un efecto inhibitorio sobre las células tectoreticuloespinales (se denominan así porque prácticamente todas las neuronas tectoespinales envían contralateralmente ramas colaterales a las células reticuloespinales). El colículo superior es una estructura en donde se produce la transformación visuomotora, para la coordinación de los movimientos de la cabeza y de los ojos. La corteza motora tiene acceso a las neuronas coliculares que, a su vez, contactan con células precolomotoras y reticuloespinales. Por tanto, la corteza motora coordina la actividad de las neuronas tectales y reticulares para producir los ajustes posturales y los movimientos oculares asociados a las sinergias motoras necesarias para llevar a cabo actos motores complejos, tales como los de orientación.

El tercer grupo de ramas colaterales procedentes de axones del sistema piramidal se dirige a zonas implicadas en el procesamiento de las señales somatosensoriales ascendentes, incluyendo el asta dorsal de la médula espinal, los núcleos del trigémino y los núcleos de las columnas dorsales. En el tálamo, sin embargo, las fibras procedentes de la capa V de la corteza motora no emiten colaterales al núcleo ventroposterolateral, aunque sí lo hacen al ventrolateral. Aunque a estas zonas sensoriales envían colaterales tanto neuronas piramidales no corticoespinales como corticoespinales, la mayoría provienen de axones no corticoespinales que, tal como ya se ha comentado, tienen velocidades de conducción lentas (inferiores a 20 m/s). Una de las características de las células piramidales lentas es que presentan una actividad tónica que aumenta durante el sueño (por el contrario, las rápidas tienden a presentar un comportamiento fásico y su actividad disminuye durante el sueño). Dado que los efectos sinápticos de las fibras piramidales lentas sobre las neuronas sensoriales son, en su gran mayoría producidos a través de interneuronas inhibitorias, se explica que la información sensorial ascendente no alcance la corteza cerebral –y, por tanto, el nivel consciente– durante el sueño. En la médula espinal, la mayoría de las fibras corticoespinales que envían colaterales tanto a los demás sistemas descendentes como a los núcleos sensoriales terminan en la médula cervical, lo que indica que están principalmente implicadas en la regulación de los movimientos de las extremidades superiores y en la modulación de las señales propioceptivas y cutáneas con origen en la parte superior del cuerpo.

Las colaterales de las fibras corticoespinales que proceden de las áreas somatosensoriales primarias establecen contactos sinápticos con interneuronas del asta dorsal. Muchas de estas interneuronas son gabérgicas y, a su vez, establecen contactos axo-axónicos despolarizantes (aunque el GABA abre canales de cloro en las termina-

les, éste sale al exterior por estar más concentrado en el interior de la terminal que en el líquido extracelular) con las terminales de las fibras aferentes primarias propioceptivas y cutáneas, lo cual produce inhibición presináptica. Este mecanismo permite un primer filtrado de las señales aferentes dirigidas al control reflejo de las motoneuronas así como a las neuronas sensoriales de los núcleos de las columnas dorsales, de tal forma que únicamente las señales más relevantes, que superan la inhibición, alcanzan sus destinos.

En cuanto a las colaterales que se dirigen al VL talámico, sus efectos sinápticos consisten en la activación e inhibición de diferentes neuronas talamocorticales que reciben señales aferentes de los ganglios basales y del cerebelo. La función es la ‘focalización’ de los efectos que se van a transmitir a la corteza motora. Así, las células talamocorticales activadas envían señales a la corteza que, a su vez, las potencia al mismo tiempo que inhibe otras células talamocorticales vecinas menos activas. La corteza contribuye así a producir un centro activado rodeado por una periferia inhibida, lo que es de indudable valor para una adecuada discriminación. Lo mismo sucede a nivel de los núcleos del trigémino y de los núcleos de las columnas dorsales.

Colaterales comunes a sistemas descendentes y ascendentes

Existen muy pocos estudios anatómicos o electrofisiológicos acerca de la colateralización múltiple de las fibras del sistema piramidal. Los resultados disponibles demuestran que son preferentemente las fibras piramidales lentas no corticoespinales las que emiten ramas colaterales, procedentes de una misma fibra principal, tanto al núcleo rojo magnocelular como al núcleo reticular gigantocelular del bulbo (origen de fibras reticuloespinales) y a los núcleos de las columnas dorsales. Aunque algunas fibras corticoespinales también se ramifican a las mismas estructuras, más del 90% de las que lo hacen terminan en la médula cervical. Estos datos indican, por tanto, que la colateralización múltiple va dirigida a la coordinación de las actividades neuronales de los sistemas descendentes y al filtrado de la información somatosensorial ascendente en los procesos relacionados, sobre todo, con la musculatura del cuello, de los miembros superiores y de la parte superior del tronco. Por otra parte, la gran mayoría de las fibras corticoespinales que alcanzan la médula torácica se ramifican en la médula cervical y las que alcanzan la médula lumbar emiten colaterales tanto a nivel cervical como torácico. La colateralización de las fibras que alcanzan niveles caudales en segmentos medulares más rostrales permite, junto con las neuronas propioespinales, la comunicación intersegmental necesaria para la coordinación de las extremidades inferiores y superiores durante el movimiento.

En resumen, se puede concluir que las fibras del sistema piramidal son las que emiten un mayor número de ramas colaterales tanto a nivel supraespinal como intraespinal y que muchas de las fibras, sobre todo las corticobulbares, colateralizan a diferentes estructuras relacionadas tanto con la actividad motora descendente como con la somatosensorial ascendente.

PROPIEDADES ELECTROFISIOLÓGICAS DE LAS NEURONAS DEL SISTEMA PIRAMIDAL

Tal como ya se ha comentado, las células de salida de la capa V de la corteza sensoriomotora que envían axones a las pirámides bulbares se agrupan en dos poblaciones diferentes de acuerdo con su velocidad de conducción. Las lentas se encuentran en la parte superior de la capa V, y las rápidas se localizan en la parte inferior de la misma capa. Las células lentas, más pequeñas, tienen una mayor

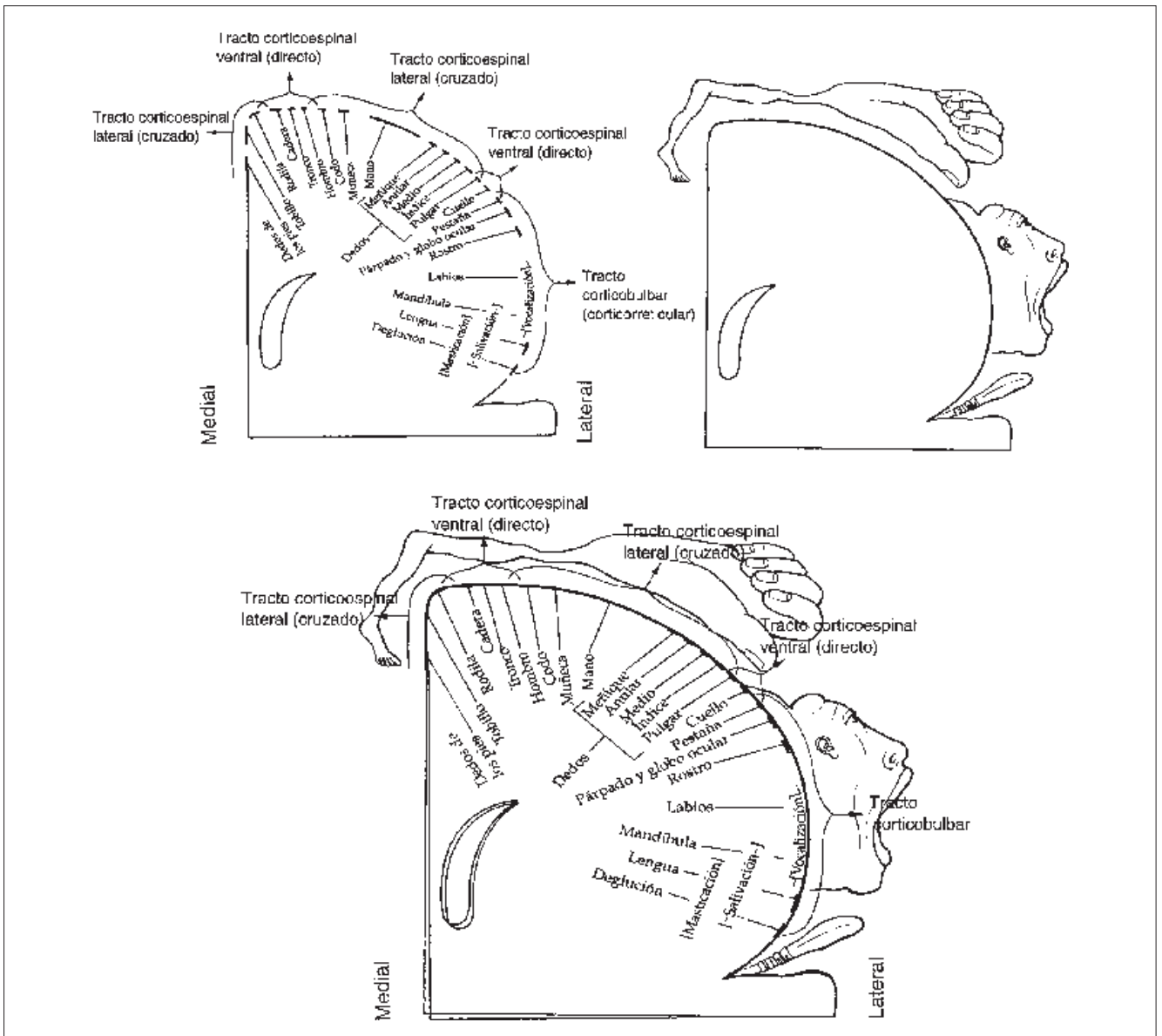


Figura 10. Corteza motora primaria: distribución de las células que originan el sistema piramidal. El componente corticoespinal cruzado se relaciona con el control de la musculatura de los miembros, mientras que el directo se relaciona con los grupos musculares axiales y proximales (posturales). El componente corticobulbar (corticorreticular) es responsable del control de la actividad de las neuronas de los nervios craneales que inervan los músculos de la cabeza y del cuello. Los dos esquemas de la parte superior se han superpuesto en la parte inferior.

resistencia de entrada, dada su menor superficie de membrana con respecto a las de mayor tamaño. Esto indica que una misma corriente sináptica en ambos tipos celulares producirá una mayor variación en el potencial de membrana en las células de menor tamaño. Esto explica, por ejemplo, que exista un ‘principio del tamaño’ que indica que las neuronas pequeñas se activan antes que las mayores para las mismas corrientes sinápticas. Por otra parte, tanto la amplitud del potencial de acción como la constante de tiempo son mayores en las células pequeñas ya que, para una misma corriente de entrada, el potencial es proporcional a la resistencia (Ley de Ohm: $E = R \cdot I$), y, para igual capacidad eléctrica por unidad de superficie, la constante de tiempo (t) es proporcional a la resistencia de entrada ($t = R \cdot C$). Por ello, los potenciales de acción de las células piramidales lentas tienen una mayor amplitud y son más duraderos que los de las rápidas. Las propiedades intrínsecas de

membrana son también distintas en ambos tipos celulares, ya que la inyección intracelular de corriente despolarizante supraumbral produce actividad tónica en las lentas, y fásica (ráfagas poco duraderas de potenciales de acción a alta frecuencia) en las rápidas. El carácter tónico o fásico tiene una importancia funcional determinante, dado que las células piramidales lentas afectan de forma tónica a sus dianas, mientras que las rápidas y fásicas sólo lo hacen de forma transitoria, pero son mucho más eficaces sinápticamente dadas sus altas frecuencias de disparo. Esto lleva a una mayor potenciación postsináptica debido al fenómeno de la suma temporal. Además, las lentas tienden a establecer sus contactos sinápticos más lejos del cono axónico (lugar de producción del potencial de acción en condiciones normales) que las rápidas, por lo que su papel funcional es el de modular la excitabilidad celular por discretas variaciones del potencial de membrana. Las rápidas

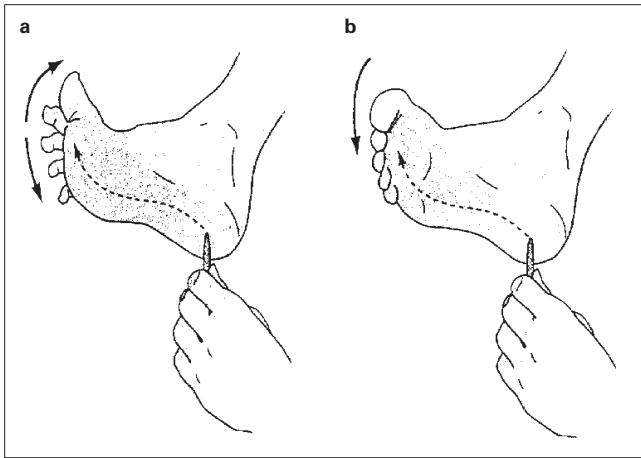


Figura 11. a) Signo de Babinski: la estimulación de la planta del pie produce una respuesta extensora después de la lesión de las fibras corticoespinales. b) La respuesta normal es la flexión de los dedos.

establecen sus contactos sinápticos más cerca del cono axónico, en las dendritas proximales, y pueden generar potenciales de acción no sólo por el lugar de su terminación, sino también por la mayor eficacia sináptica derivada de sus altas frecuencias de disparo.

EFFECTOS INDUCIDOS POR LAS FIBRAS CORTICOESPINALES SOBRE LAS NEURONAS ESPINALES

La gran mayoría de las neuronas corticoespinales son rápidas y fásicas y terminan sobre interneuronas espinales. Las procedentes de la corteza somatosensorial lo hacen en las capas dorsales y las procedentes de la corteza motora en las capas intermedias y algunas –en roedores, primates y humanos– en la lámina IX, donde establecen contactos monosinápticos con las motoneuronas que inervan la musculatura más distal de los miembros. Es necesario, por tanto, tener en cuenta la especie animal de procedencia de los datos experimentales para interpretar su papel funcional. Los datos disponibles se han obtenido en su mayor parte en la rata, el gato y el mono. Las dos primeras especies se han utilizado, sobre todo, para estimular eléctricamente el tracto y observar las variaciones que se producen en el potencial de membrana de las motoneuronas que inervan los músculos flexores y extensores. Los primates se han utilizado preferentemente para el estudio de la actividad unitaria de las células supraespinales mientras los animales llevan a cabo una tarea motora aprendida (p. ej., mover una palanca desde una posición de partida hacia uno u otro lado flexionando y extendiendo las articulaciones de la muñeca, el codo o el hombro). Es necesario señalar que por necesidades técnicas, estos últimos estudios se llevaron a cabo en animales con la cabeza sujeta, lo que impone la restricción comportamental de que el sistema vestibular no está fisiológicamente operativo.

El estudio pionero acerca de los efectos que la estimulación del sistema piramidal produce sobre las motoneuronas lo llevó a cabo Lloyd [3] en gatos anestesiados con sección completa del bulbo exceptuando las pirámides bulbares (preparado piramidal) y con sección completa a nivel intercolicular (preparado descerebrado). El aislamiento de las fibras piramidales a nivel de la oliva inferior y su estimulación eléctrica le permitió evaluar los efectos inducidos sobre las motoneuronas. En este tipo de preparados la actividad tónica motoneuronal está muy incrementada, ya que las influencias

inhibitorias descendentes han sido seccionadas. El resultado más significativo que obtuvo Lloyd consistió en que la estimulación eléctrica de las fibras corticoespinales, incluso con trenes de estímulos de alta frecuencia, no produjo respuestas motoneuronales detectables, pero redujo mucho el umbral para las respuestas reflejas producidas por estimulación de las fibras aferentes primarias. En monos se obtuvieron posteriormente resultados similares. En los años sesenta se modificó la aproximación experimental para intentar poner de manifiesto el papel funcional de las fibras piramidales. Se separó del sistema piramidal un contingente de fibras a nivel de la decusación, se seccionó rostralmente y la parte caudal a la sección se colocó sobre un electrodo metálico para su estimulación eléctrica. Se observó que la estimulación eléctrica de las fibras seccionadas indujo la activación de los músculos flexores y la inhibición de los extensores. Estos efectos se producen por la activación de las motoneuronas α (inervan la musculatura extrafusil) y las motoneuronas γ (inervan las fibras contráctiles intrafusales).

En resumen, el sistema piramidal disminuye el umbral para las repuestas reflejas y produce la contracción de los músculos flexores y la inhibición de los extensores. Sin embargo, estos efectos se producen principalmente sobre las interneuronas intercaladas entre las motoneuronas y las fibras aferentes primarias responsables de las respuestas reflejas. Las interneuronas inhibitorias Ia y Ib, así como las neuronas propioespinales, son lugares de convergencia para la integración de señales aferentes tanto procedentes de la periferia como descendentes. Es de destacar, en relación a las respuestas reflejas, que pueden ser inhibidas de forma voluntaria, incluyendo las nociceptivas (reflejo flexor o de retirada). Esto indica que las influencias descendentes juegan un papel predominante en la actividad motriz tanto para la selección de las diferentes sinergias como para la selección de la información aferente que alcanza las motoneuronas. Los efectos inhibitorios se producen, obligatoriamente, a través de interneuronas espinales inhibitorias, dado que las fibras descendentes son excitadoras.

La lesión del sistema piramidal, tanto en la corteza cerebral como a lo largo de su recorrido, lleva a lo que se conoce clínicamente como síndrome de la neurona motora superior. Sin embargo, la magnitud del déficit motor depende del lugar en el que se produzca la lesión. Así, las lesiones en la corteza motora o en la cápsula interna producen una parálisis flácida inicial (pérdida de tono muscular) en el lado contralateral del cuerpo y de la cara. Dada la topografía del sistema motor (Fig. 10), la observación de las partes afectadas del cuerpo o de la cara dan una idea de la zona lesionada. Las deficiencias suelen ser más acusadas en los miembros. Si se eleva y se libera uno de los miembros contralaterales a la lesión, el miembro (brazo o pierna) cae pasivamente y desaparece toda la actividad refleja en el lado afectado. Se preserva, generalmente, el control de la musculatura del tronco, debido bien a que la lesión únicamente implica al sistema piramidal mientras que los demás sistemas descendentes no han sido afectados, bien a que el sistema corticoespinal directo del otro hemisferio produce un efecto compensatorio mediante sus proyecciones bilaterales en la médula espinal (Fig. 4b), o bien debido a ambas cosas. Después de varios días, al período hipotónico inicial le siguen una serie de signos característicos:

1. *Signo de Babinski*. Al estimular cutáneamente la planta del pie, el dedo gordo se extiende y se dispone en abanico, mientras que la respuesta normal es la flexión de todos los dedos del pie (Fig. 11). Una respuesta similar tiene lugar en los niños antes de la mielinización completa del componente corticoespinal del sistema piramidal. El signo de Babinski es una

respuesta plantar extensora que se produce en condiciones normales ante estímulos nocivos en la planta del pie. En condiciones fisiológicas existe un equilibrio entre los sistemas descendentes que activan los flexores y los extensores y un sujeto normal puede, voluntariamente, flexionar o extender los dedos de los pies. Dado que las fibras que forman el tracto corticoespinal afectan, sobre todo, a la actividad de los músculos flexores, su lesión hace que predomine la actividad extensora, generada, principalmente, por el sistema vestibuloespinal lateral. De ahí que se hable de que la respuesta extensora se genera por la 'liberación' producida por lesiones piramidales.

2. *Espasticidad*. Es una consecuencia secundaria de la lesión de las fibras del sistema piramidal. Probablemente se produce por la actividad anormal de las células reticuloespinales como consecuencia de la eliminación de la influencia que el sistema piramidal ejerce sobre ellas. Incluye un incremento en el tono muscular, reflejos de estiramiento exagerados y clono (contracciones y relajaciones musculares rítmicas). Las lesiones más graves se acompañan de rigidez de los músculos extensores del miembro inferior y de los flexores del miembro superior del lado opuesto.
3. *Disminución de los reflejos superficiales (hiporreflexia)*. Se debe a una disminución de la capacidad de contracción de los músculos flexores, producida por la lesión de las fibras corticoespinales. Ejemplos típicos son los reflejos corneal y abdominal.

En general, cuanto más caudal es la lesión menores son las deficiencias observadas, pues permanecen operativas tanto las fibras rostrales a la zona lesionada que abandonan el tracto, como las colaterales de las fibras del tracto que se dirigen a estructuras situadas por encima de la lesión. Por ejemplo, el aumento del tono muscular extensor que se produce como consecuencia de la lesión de las fibras corticoespinales a nivel de la médula espinal es menor que el que aparece después de una lesión cortical o de la cápsula interna. El tono extensor no depende únicamente de la operatividad de los músculos flexores que se oponen a la extensión de las articulaciones. El grado de activación de los músculos extensores depende, sobre todo, de la actividad de las fibras que descienden por el tracto vestibuloespinal lateral. Por tanto, la sección intercolicular (por encima de los núcleos vestibulares y por debajo del núcleo rojo), por una parte, disminuye la inhibición descendente sobre el núcleo vestibular lateral –por lo que las células vestibuloespinales están más activas de lo normal y los músculos extensores también–; por otra parte, impide que se produzca el efecto compensador a través de las fibras rubroespinales, pues han sido seccionadas. Ambos efectos producen rigidez extensora por descerebración, típica en estos preparados experimentales. Algunos pacientes comatosos con lesiones en la región del puente muestran rigidez extensora por esta misma razón. La rigidez extensora se produce también si se lesiona el lóbulo anterior del cerebelo, ya que es una fuente de fibras de Purkinje (inhibidoras) que se dirigen al núcleo vestibular lateral. La eliminación de la inhibición cerebelosa sobre las células vestibuloespinales produce un incremento del tono extensor. El aumento del tono muscular que se produce cuando se lesiona el sistema piramidal, sea cual sea el lugar de la lesión, es el resultado de un incremento en la ganancia de las respuestas reflejas espinales, ya que la sección de las raíces dorsales elimina la rigidez por descerebración.

ACTIVIDAD NEURONAL DURANTE EL MOVIMIENTO

La relación entre la actividad de las células del sistema piramidal y la actividad muscular la comenzó a estudiar E. Evarts [4] en

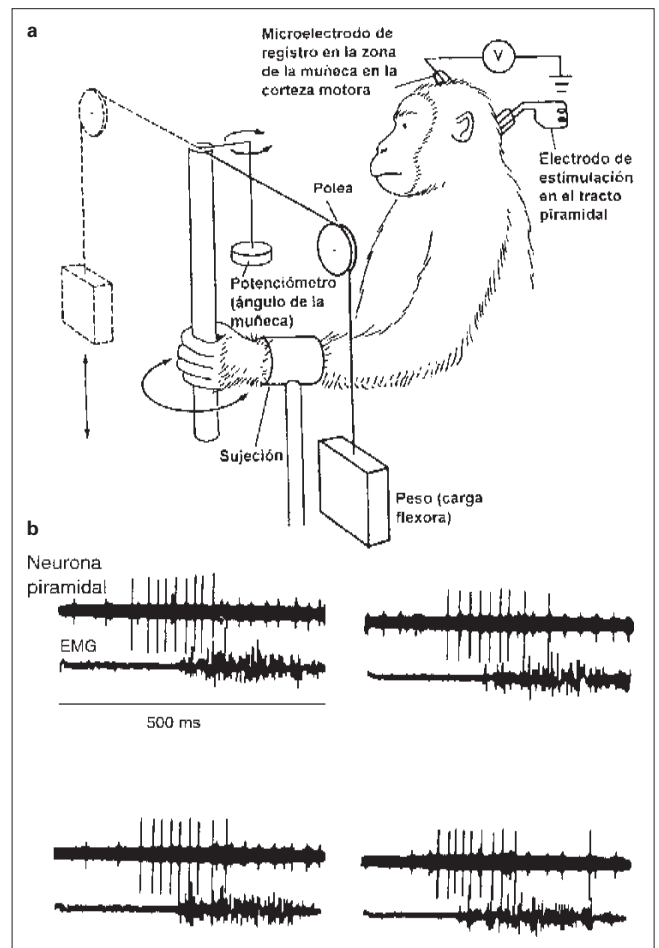


Figura 12. Esquema del preparado experimental utilizado por Evarts [4] (a), y la actividad unitaria de una neurona del sistema piramidal relacionada con la actividad electromiográfica (EMG) de los músculos de la muñeca (b). La actividad neuronal precede a la electromiográfica.

monos mientras realizaban una tarea motora previamente aprendida. Evarts utilizó la técnica de registro extracelular en animales despiertos introducida por H. H. Jasper en 1958 [5]. Para determinar si las células registradas en la corteza precentral pertenecían o no al sistema piramidal, Evarts introdujo un electrodo en las pirámides bulbares para estimular eléctricamente las fibras piramidales y registrar la actividad antidrómica en la corteza motora. Clasificó así las células como piramidales o no piramidales (se debe tener en cuenta que, tanto en estos estudios como en otros posteriores realizados en animales despiertos, las células corticales se identifican como piramidales o no piramidales, pero no se tiene ninguna indicación de que puedan pertenecer al componente corticoespinal del sistema piramidal ya que lo que se estimula es la pirámide bulbar) y las relacionó con la actividad electromiográfica de los músculos implicados en tareas de flexión-extensión del antebrazo y de la muñeca. En esencia, los resultados de Evarts indican que las células del sistema piramidal de la corteza motora se activan con anterioridad al inicio de la actividad electromiográfica en los músculos relacionados con la tarea realizada (Fig. 12). Tomando como base estos datos, se ha extendido la idea de que la corteza motora está preferentemente implicada en la programación e iniciación de la actividad motora, dado que se activa antes del inicio de la actividad electromiográfica.

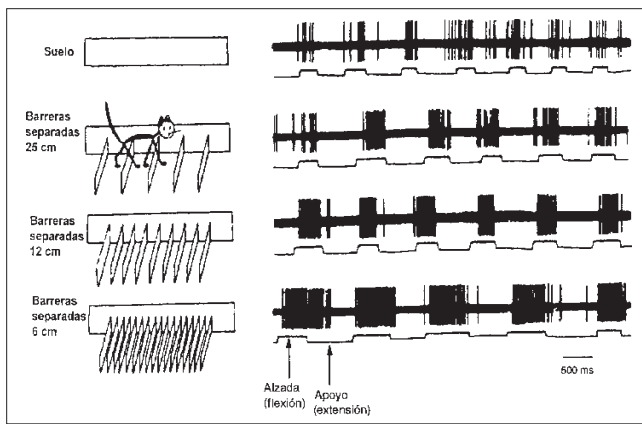


Figura 13. Actividad de una neurona del sistema piramidal en relación con la locomoción en diferentes situaciones experimentales. La actividad neuronal se relaciona con la destreza motora que incluye mayores demandas en los ajustes posturales. Dado que la locomoción en las circunstancias impuestas (ver texto) es dependiente tanto de la actividad de los propioceptores como de los receptores cutáneos, articulares, vestibulares y visuales, la actividad piramidal es altamente dependiente de la actividad sensorial. Modificado de Beloozerova y Sirota [7].

Sin embargo, hay que tener en cuenta que en estos experimentos el animal no puede mover la cabeza (ha sido fijada para garantizar la estabilidad del registro neuronal), por lo que no es posible la actividad vestibuloocular ni la postural de los músculos del cuello. De acuerdo con lo anterior, si la función del sistema piramidal está relacionada con la regulación y modulación de las actividades cinéticas (sinergias motoras) para llevar a cabo un acto comportamental, los experimentos diseñados por Evarts no serían los más adecuados para poner de manifiesto tal función.

En los años 40 ya se había descrito que la sección de las pirámides bulbares en felinos elimina la capacidad del animal para caminar por los peldaños de una escalera suspendida entre sus extremos [6]. Este hecho indica que el sistema piramidal está implicado en la precisión motriz y los ajustes posturales asociados. No fue, sin embargo, hasta 1993 cuando se diseñó un experimento con el animal caminando libremente y se pudo establecer una relación directa entre la actividad del sistema piramidal y la precisión motora en actividades locomotoras dependientes de la información sensorial, sobre todo visual.

Que se encuentren neuronas que aumentan sus frecuencias de disparo precediendo a la actividad electromiográfica de los músculos implicados en un movimiento en curso no demuestra que estas neuronas sean la causa del movimiento. Beloozerova y Sirota [7] estudiaron las relaciones entre la actividad de las células de la corteza motora del gato y tres tipos diferentes de locomoción: 1) sobre una superficie plana, 2) colocando sobre la superficie barreras equidistantes que el animal tuvo que superar, y 3) suspendiendo una escalera de tal manera que el animal tuvo que caminar utilizando los peldaños como puntos de apoyo. La gran diferencia entre estos experimentos y los hechos por Evarts radica en que en este caso los animales caminan libremente y pueden llevar a cabo los ajustes posturales pertinentes durante la locomoción. Al igual que había hecho Evarts en monos, colocaron un electrodo fijo en las pirámides bulbares para la identificación antidrómica de las células que envían axones a las pirámides bulbares. Por tanto, clasificaron las células como pertenecientes o no al sistema piramidal, aunque se desconoce si las células corticoespinales presentan o no un comportamiento diferencial, dado que en este tipo de

estudios no se estimula la médula espinal para determinar las células que envían axones a este nivel. Los resultados obtenidos en estas condiciones dan mucha más información que la obtenida hasta entonces acerca del papel funcional del sistema piramidal. Tal como puede observarse en el ejemplo de la figura 13, la actividad de las células piramidales no sólo está relacionada con la locomoción como tal, sino que incrementa de forma drástica cuando se aumentan gradualmente las exigencias locomotoras colocando las barreras cada vez más cercanas. Este tipo de actividad motora depende de la información visual, como la mayoría de la actividad cotidiana de los sujetos videntes, y si se apaga la luz de la habitación el gato permanece inmóvil. Esto demuestra, por una parte, que los movimientos ordinarios guiados por la información sensorial dependen de forma crítica de esta información, y, por otra, que la actividad de la corteza motora está íntimamente relacionada con la precisión del movimiento a realizar. Teniendo en cuenta que las células piramidales envían ramas colaterales a otros sistemas, tanto motores como sensoriales, su papel predominante es el de modular y coordinar la actividad de estas estructuras para su actuación conjunta en un mismo acto comportamental.

Observando la figura 13 es difícil distinguir si la actividad de la célula piramidal del ejemplo está relacionada con la flexión (separación de la extremidad anterior del suelo) o con la extensión (apoyo sobre el suelo). No se puede tampoco concluir que la actividad de la célula es anterior al movimiento y que, por tanto, está relacionada con su inicio, ya que, a medida que se exige mayor precisión motora, la célula no sólo no se activa antes del inicio del movimiento, sino que lo hace con posterioridad. Lo único claro de este comportamiento es que la célula incrementa enormemente su frecuencia de disparo a medida que se exige una locomoción más precisa. A medida que se acercan las barreras entre sí, las demandas posturales y la coordinación entre el movimiento de los miembros anteriores y posteriores aumentan. Dado que este tipo de acto motor es dependiente de la visión, parece claro que la información visual ha de alcanzar la corteza motora antes del inicio del acto. La corteza cerebral integra esta información (posición relativa de los obstáculos con respecto al cuerpo y en el espacio) junto con la procedente de los propioceptores y de los receptores cutáneos, la corteza motora recibe esta información integrada y decide qué tipo de actividad genera. Por otra parte, los movimientos que requieren precisión son lentos y pueden variarse o corregirse durante su desarrollo (p. ej., si el animal tropieza con una barrera, puede ejecutar una flexión adicional del miembro para superarla), ya que las aferencias sensoriales activadas en los músculos y articulaciones durante el movimiento alcanzan la corteza motora y el núcleo rojo, que ajustan la dirección (flexión o extensión) y magnitud del movimiento en cada articulación. En este ejemplo no sólo es necesario que el animal realice movimientos de flexión y extensión de sus extremidades para superar los obstáculos y avanzar, sino que también es preciso que dirija la vista hacia ellos activando la musculatura del cuello, que ajuste su postura para no caerse cuando separa las extremidades del suelo, etc. El movimiento de las extremidades (actividad de la musculatura distal) y el control postural (actividad de la musculatura proximal y axial) no son actos independientes, sino que han de estar coordinados. Para ello se necesitan neuronas capaces de hacerlo y de ello se encarga el sistema piramidal.

En el ejemplo de la figura 13, como en cualquier otra actividad que requiera precisión (p. ej., la escritura), se necesita un componente adicional, la atención. La atención permite que las fibras del sistema piramidal seleccionen la información somatosensorial de entrada que es relevante para la actividad que se está desarrollando

y eliminen otra información que pueda interferir. Es de común conocimiento que podemos, a voluntad, seleccionar ciertas informaciones en detrimento de otras. Si, por ejemplo, deseamos sentir el roce del calcetín sobre el dedo gordo de uno de los pies podemos hacerlo, aunque en condiciones normales esta información está filtrada porque otras requieren nuestra atención. Sin embargo, la mayoría de la gente, para adquirir conciencia del roce del calcetín lo que hace es mover el dedo del pie; es decir, el movimiento incrementa la capacidad de discriminación sensorial, sobre todo en las zonas corporales con un número limitado de receptores periféricos.

En conclusión, el sistema piramidal está particularmente implicado en las actividades motrices que requieren precisión. Los

mismos músculos están controlados por los sistemas filogenéticamente más antiguos, el rubroespinal y los reticuloespinales, cuando intervienen en actos motores menos precisos y más automáticos. Debido a su profusa colateralización, el sistema piramidal tiene acceso a estructuras relacionadas con el procesamiento somatosensorial y motor y coordina las actividades de los sistemas descendentes y ascendentes relacionados con los procesos de integración sensoriomotora. De particular relevancia es la función que desempeña el sistema piramidal regulando cooperativamente los sistemas descendentes para la adecuada selección, grado de contracción y secuencia de activación de los músculos distales y posturales implicados en las diferentes sinergias motoras.

BIBLIOGRAFIA

- Ramón y Cajal S. Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. Vols. I y II. Paris: Maloine; 1909-1911.
- Humphrey T. The development of the pyramidal tracts in human fetuses, correlated with cortical differentiation. In Tower DB, Schadé JP, eds. Structure and function of the cerebral cortex. Amsterdam: Elsevier; 1960.
- Lloyd DPC. The spinal mechanism of the pyramidal system in cats. J Neurophysiol 1941; 4: 525-46.
- Evarts EV. Pyramidal tract activity associated with a conditioned hand movement in the monkey. J Neurophysiol 1966; 29: 1011-27.
- Jasper HH. Recent advances in our understanding of ascending activities of the reticular system. In Jasper HH, Proctor LD, Knighton RS, Noshay WC, Costello RT, eds. Reticular formation of the brain. Boston: Little Brown; 1958. p. 423-34.
- Liddell EGT, Phillips CG. Pyramidal section in the cat. Brain 1944; 67: 1-9.
- Beloozerova IN, Sirota MG. The role of the motor cortex in the control of accuracy of locomotor movements in the cat. J Physiol (Lond) 1993; 461: 1-25.
- Asanuma H. The motor cortex. New York: Raven Press; 1989.
- Brooks VB. The neural basis of motor control. New York: Oxford University Press; 1986.
- Phillips CG, Porter R. Corticospinal neurons, their role in movement. London: Academic Press; 1977.
- Porter R, Lemon R. Corticospinal function & voluntary movement. Oxford: Clarendon Press; 1995.
- Armand J. The origin, course and terminations of corticospinal fibers in various mammals. Prog Brain Res 1982; 57: 329-60.
- Armstrong DM. The supraspinal control of mammalian locomotion. J Physiol (Lond) 1988; 405: 1-37.
- Canedo A. Primary motor cortex influences on the descending and ascending systems. Prog Neurobiol 1997; 51: 287-335.
- Grillner S. Control of locomotion in bipeds, tetrapods and fish. In Brooks VB, ed. Handbook of physiology. Section 1. Vol. II: Motor control. Bethesda: American Physiological Society; 1981. p. 1179-236.
- Kuypers HGJM. Anatomy of the descending pathways. In Brooks VB, ed. Handbook of physiology. Section 1. Vol. II: Motor control. Bethesda: American Physiological Society; 1981. p. 597-666.
- Porter R. Functions of the mammalian cerebral cortex in movement. Prog Neurobiol 1973; 1: 1-51.
- Wiesendanger M. The pyramidal tract. Its structure and function. In Towe AL, Luschei ES, eds. Handbook of behavioural neurobiology, Vol. 5. New York: Plenum Press; 1981. p. 401-90.

HETEROGENEIDAD FUNCIONAL DEL SISTEMA PIRAMIDAL: TRACTOS CORTICOBULBAR Y CORTICOESPINAL

Resumen. Introducción y objetivo. *El sistema piramidal está formado por los axones corticales que alcanzan las pirámides bulbares cerca de la oliva inferior. Cerca del 75% de dichas fibras se decusan, de modo que terminan en el bulbo aproximadamente la mitad, mientras que la otra mitad forma el tracto corticoespinal cruzado. La mayoría de las fibras que no se decusan forman el tracto corticoespinal directo. En esta revisión se presentan evidencias que demuestran la heterogeneidad funcional del sistema piramidal.* Desarrollo. *Las fibras corticobulbares son más lentas y presentan un mayor grado de colateralización que las corticoespinales. La velocidad de conducción de estas últimas es tanto mayor cuanto más caudal es su lugar de terminación en la médula espinal. Así, las diferentes señales que modulan la actividad intersegmentaria alcanzan simultáneamente sus destinos. Las procedentes de la corteza somatosensitiva terminan en el asta dorsal y las de la corteza motora primaria lo hacen mayoritariamente sobre las interneuronas de las vías reflejas que controlan la musculatura distal de los miembros, aunque alrededor del 10% lo hace directamente sobre las motoneuronas en ratas, primatas y humanos.* Conclusiones. *El componente corticobulbar del sistema piramidal selecciona las sinergias adecuadas para cada acto motriz y modula la actividad de otros sistemas descendentes para coordinar la actividad de la musculatura distal y los ajustes posturales asociados. El componente corticoespinal está relacionado con las actividades motrices que requieren precisión y con el reclutamiento de motoneuronas para ajustar la fuerza contráctil. Ambos subsistemas modulan el procesamiento y la integración de la información somatosensorial ascendente producida por el movimiento en curso.* [REV NEUROL 2003; 36: 438-52]

Palabras clave. Colateralización. Coordinación sensoriomotora. Corteza cerebral. Filogenia. Ontogenia. Sistema piramidal. Tractos corticobulbar y corticoespinal.

HETEROGENEIDADE FUNCIONAL DO SISTEMA PIRAMIDAL: TRACTOS CÓRTICO-BULBAR E CÓRTICO-ESPINAL

Resumo. Introdução e objetivo. *O sistema piramidal é formado pelos axónios corticais que alcançam as pirâmides bulbares próximo da oliva inferior. Cerca de 75% das referidas fibras decussam, de modo a aproximadamente metade terminar no bulbo, e a outra metade formar o tracto córtico-espinal cruzado. A maioria das fibras que não se decussam formam o tracto córtico-espinal directo. Nesta revisão apresentam-se evidências que demonstram a heterogeneidade funcional do sistema piramidal.* Desenvolvimento. *As fibras córtico-bulbares são mais lentas e apresentam maior grau de colateralização do que as córtico-espinais. A velocidade de condução destas últimas é tanto maior quanto mais distal for o seu lugar de terminação na medula espinal. Assim, os diferentes sinais que modulam a actividade intersegmentária alcançam simultaneamente os seus destinos. Os procedentes do córtex somatosensitivo terminam na haste dorsal e os do córtex motor primário terminam na sua maioria sobre os interneurónios das vias reflexas que controlam a musculatura distal dos membros, embora cerca de 10% o faça directamente sobre os neurónios motores em ratos, primatas e humanos.* Conclusões. *A componente córtico-bulbar do sistema piramidal selecciona as sinergias adequadas para cada acto motor e modula a actividade de outros sistemas descendentes para coordenar a actividade da musculatura distal e os ajustes posturais associados. A componente córtico-espinal está relacionada com as actividades motoras que requerem precisão e com o recrutamento de neurónios motores para ajustar a força contráctil. Ambos os subsistemas modulam o processamento e a integração da informação somatosensorial ascendente produzida pelo movimento em curso.* [REV NEUROL 2003; 36: 438-52]

Palavras chave. Colateralização. Coordenação sensoriomotora. Córtex cerebral. Filogenia. Ontogenia. Sistema piramidal. Tractos córtico-bulbar e córtico-espinal.