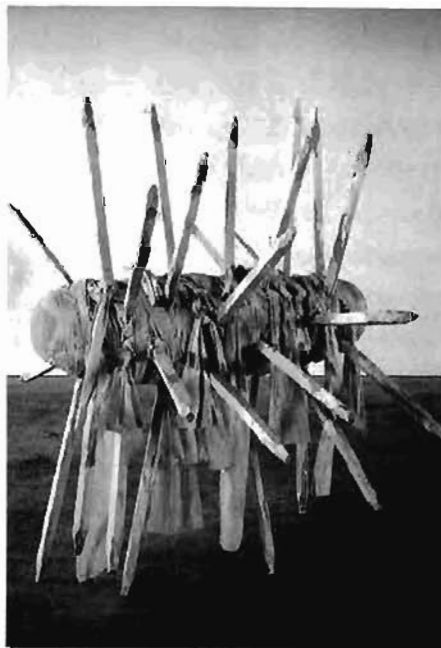


# la locomoción en los vertebrados

Ismael Jiménez Estrada



Seguramente alguna vez nos hemos preguntado cómo los deportistas realizan sus desplazamientos en busca de un balón o corren tras de la meta anhelada. También

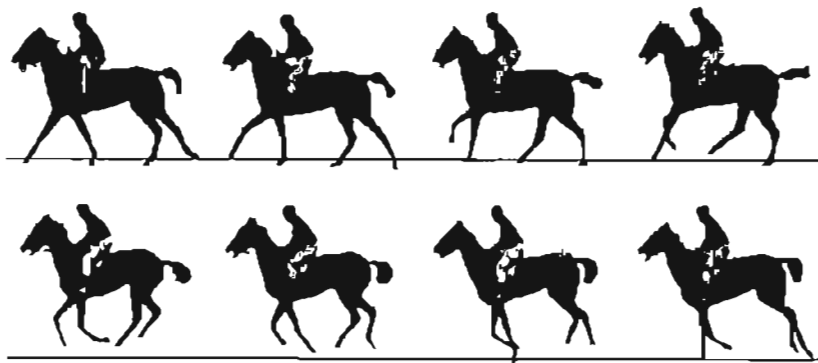
hemos apreciado y en algunos casos disfrutado de

la habilidad que tienen algunos bailarines para ejecutar pasos complicados. ¿Qué origina los movimientos? ¿Cómo se coordinan las piernas y los brazos para realizar un desplazamiento determinado? ¿Qué controla el movimiento? ¿La forma en que se desplazan los hombres guarda similitudes con la de los animales? Afortunadamente algunos hombres de gran curiosidad se plantearon estas mismas preguntas y muchas más y las han tratado de responder desde la óptica de la investigación científica. Gracias a ello, se han podido comprender en detalle algunos de los procesos fisiológicos involucrados en la generación de los movimientos, en particular aquellos relacionados con la locomoción de los animales y del hombre.

## CINEMÁTICA DE LA LOCOMOCIÓN

El análisis sistemático de la locomoción animal comenzó a fines del siglo pasado en una discusión de taberna en la que se argumentaba acerca de si los caballos, al galopar, separaban sus cuatro patas del suelo al mismo tiempo. En un esfuerzo por responder tal cuestión, el norteamericano Eadward Muybridge, en 1872, desarrolló un sistema eléctrico que disparaba en secuencia un grupo de cámaras fotográficas,

Figura 1



colocadas en serie, a lo largo del recorrido de un caballo galopando. Con tal sistema, Muybridge pudo demostrar que, efectivamente, los caballos durante el galope levantan sincrónicamente las cuatro patas del suelo (Figura 1). Posteriormente, Muybridge estudió los movimientos de todo tipo de animales, incluyendo los del hombre.

En tales estudios se hizo evidente que los vertebrados terrestres ejecutan una secuencia estereotipada de movimientos durante la locomoción. Por ejemplo, un gato al caminar desplaza inicialmente una de sus patas traseras, digamos la izquierda (PI de la Figura 2A), a la que le sigue la pata delantera izquierda (DI), posteriormente la pata trasera derecha (PD) y, por último, la pata delantera derecha (DD). Esta secuencia de movimientos se presenta en la mayoría de los cuadrúpedos y se lleva a cabo cada vez que el animal da un paso.

A medida que los animales incrementan la velocidad de su marcha, la pata delantera se posa en el suelo un poco antes de que se eleve la pata posterior. Durante el trote, las extremidades de los animales realizan movimientos alternados. Por ejemplo, la pata posterior izquierda y la pata delantera derecha del animal pisan el suelo al mismo tiempo (Figura 2B) y las otras patas son elevadas sincrónicamente del suelo. En cambio, durante el galope, las

patas delanteras y traseras son elevadas y posadas en el suelo en forma sincrónica y alternada (Figura 2C). Tales secuencias de movimientos también se presentan en las extremidades de los seres humanos.

Estas observaciones han permitido establecer que los movimientos de las extremidades de los vertebrados mantienen una estrecha relación entre sí, ya sea que estén acopladas en sincronía (cuando pisan el suelo al mismo tiempo) o en alternancia.

Cuando un animal da un paso, cada una de sus extremidades realiza una serie de movimientos básicos, los cuales se dividen en dos fases que conforman lo que se denomina un ciclo de paso:

1. Fase de balanceo. Durante esta fase la pata del animal no se encuentra en contacto con el piso en ningún momento y comprende la flexión de la pata para separarla del suelo, el desplazamiento de la misma aún flexionada hacia adelante y su extensión antes de tocar el piso (Figura 3A). Al inicio de la fase de balanceo se flexionan las articulaciones de la cadera, de la rodilla y del tobillo, mientras que al final se extienden las articulaciones de la rodilla y del tobillo, pero la de la cadera se mantiene flexionada (Figura 3B).

2. Fase de soporte. En esta fase la pata del animal está en contacto continuo con el piso, en donde se desplaza en senti-

do contrario a la dirección que lleva el cuerpo y lo impulsa hacia adelante (Figura 3A). Durante la parte inicial de la fase de soporte, el animal extiende la articulación de la cadera y flexiona las articulaciones de la rodilla y del tobillo, para extenderlas en la parte final de esta fase (Figura 3B).

A medida que el animal aumenta la velocidad de su locomoción, mantiene la misma secuencia de movimientos de las articulaciones pero reduce la duración de la fase de soporte e intensifica la fuerza de sus movimientos. Esto es, el animal mantiene extendidas sus extremidades durante menos tiempo y ejecuta flexiones más vigorosas (Figura 2A-C).

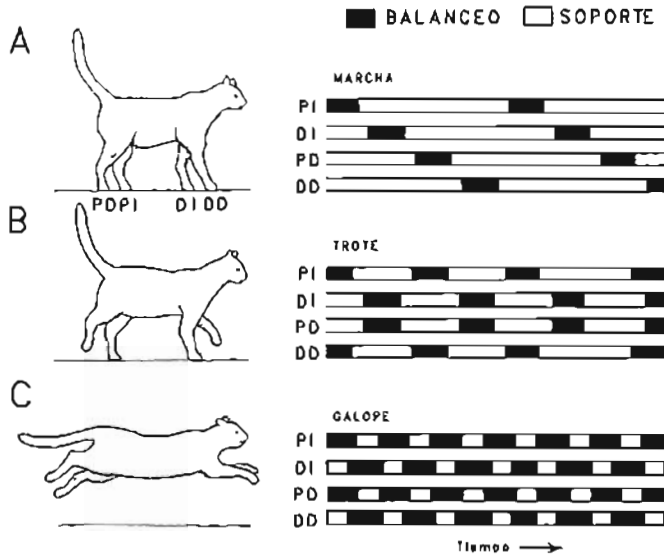
#### LOS MOVIMIENTOS DE LAS EXTREMIDADES

En cada articulación se insertan varios músculos. La contracción de algunos de éstos provoca la flexión de la articulación, en cambio, la contracción del resto de los músculos conduce a la extensión de la misma, por ello a los primeros se les denomina músculos flexores y a los segundos músculos extensores. Puesto que cada una de las articulaciones contiene músculos extensores y flexores, es de capital importancia que la contracción de tales músculos sea coordinada con gran precisión, si esto no fuera así, las articulaciones simplemente no se moverían.

Para que un músculo se contraiga es necesario que se active un grupo de células nerviosas, llamadas motoneuronas, que se localizan en las regiones ventrales de la médula espinal (Figura 4). Las motoneuronas espinales proyectan sus axones nerviosos hacia los músculos, en donde hacen contacto sinápticamente (formando uniones neuromusculares) con una o varias fibras musculares a la vez. La activación de las

PAPEL DEL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL EN LA GENERACIÓN DE LA LOCOMOCIÓN

Figura 2



Dado que las fibras musculares dependen notablemente de la actividad de las motoneuronas espinales, resulta sencillo suponer que la coordinación de los músculos extensores y flexores de una articulación en particular, se lleva a cabo por la actividad sincronizada de las motoneuronas que los inervan. Esta idea permite suponer la existencia de circuitos neuronales en la médula espinal que inducen la activación sincrónica o alternada de los distintos grupos de motoneuronas.

El análisis experimental del papel que desempeña el Sistema Nervioso Central (SNC) en la generación de la actividad locomotora se inicia en los primeros años del presente siglo, con los estudios de los fisiólogos británicos Charles S. Sherrington y Thomas Graham-Brown. En 1907, Sherrington mostró que la aplicación de estímulos sensoriales periféricos (por ejemplo, pellizcar una pata o soplar en la oreja de un animal) genera movimientos alternantes en las extremidades posteriores de animales (galos o perros) con sección total de la médula espinal ("animal espinal"). Dado que tal lesión separa físicamente la médula espinal de los centros nerviosos superiores (cerebro, tallo cerebral, etcétera), Sherrington propuso que en la médula espinal se localizan los mecanismos responsables del ritmo básico de los movimientos de las extremidades.

Posteriormente, Graham-Brown, en 1911, observó que las extremidades de "animales espinales" y con las raíces dorsales seccionadas (las cuales contienen la inmensa mayoría de las fibras nerviosas provenientes de receptores sensoriales localizados en la piel, en las articulaciones o en los

uniones neuromusculares provoca alteraciones de índole eléctrica en la membrana plasmática de las fibras musculares, las que a través de una serie de procesos fisiológicos pondrán en marcha la maquinaria contráctil de las mismas. El arreglo anatómico y funcional conformado por una motoneurona y las fibras musculares que excita se denomina unidad motora.

La actividad eléctrica de una o varias fibras musculares puede registrarse mediante agujas de metal muy finas (electrodos), insertadas en los músculos y conectadas a aparatos electrónicos adecuados. Este tipo de registros o electromiogramas, son utilizados en el análisis de la actividad eléctrica que ocurre en los músculos durante la

ejecución de diversos cambios posturales o durante las distintas fases de la locomoción (Figura 5B).

En la marcha, la actividad eléctrica de los músculos flexores se alterna con la de los extensores, en estrecha relación con la secuencia de movimientos de las extremidades (Figura 5B y C). Los músculos flexores tienen una actividad eléctrica muy breve que se inicia poco antes de la fase de balanceo. Su contracción permite levantar la extremidad del suelo y desplazarla hacia adelante. Los músculos extensores presentan actividad eléctrica en la mayor parte de la fase de soporte y sostienen el peso del cuerpo, desarrollando la fuerza para impulsarlo hacia adelante (Figura 4A).

Figura 3

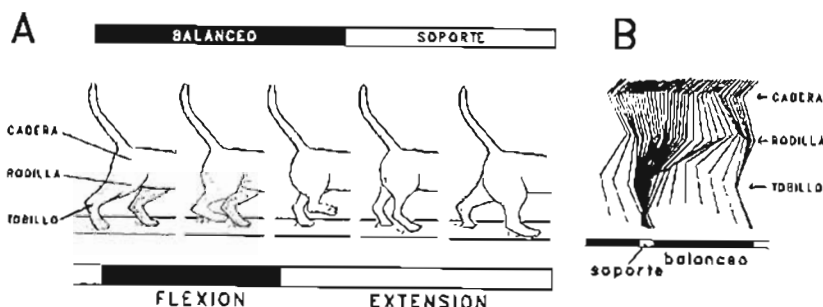
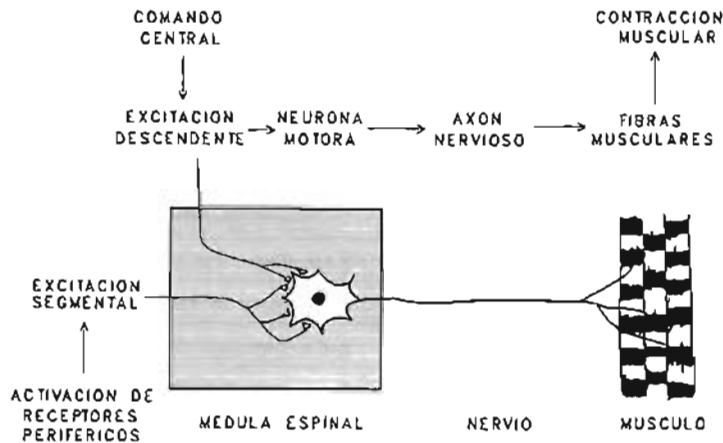


Figura 4



músculos y que ingresan a la médula espinal), son capaces de generar contracciones musculares rítmicas, similares a las que se observan durante la marcha

Las observaciones de Graham-Brown, además de confirmar la proposición original de Sherrington sobre la localización espinal de los mecanismos que generan los movimientos, sugieren que ellos pueden echarse a andar de manera casi automática.

Después de las investigaciones de Sherrington y de Graham-Brown, por casi cuarenta años no hubo avances significativos en el estudio de la forma en que el sistema nervioso coordina la locomoción. La mayoría de los estudios experimentales que se realizaron en ese periodo tuvieron como objetivo caracterizar los elementos neuronales que pudieran controlar la actividad refleja de la médula espinal (Baldissera y colaboradores, 1981).

El interés sobre la locomoción resurgió en la década de los años sesenta, cuando los investigadores suecos Ingemar Engberg y Anders Lundberg (1969) analizaron la actividad electromiográfica de animales en libre movimiento.

El hallazgo fundamental para el estudio experimental de la locomoción fue obtenido por los investigadores rusos Shik,

Severin y Orlovsky en 1966, quienes observaron que la estimulación eléctrica de una pequeña región del tallo cerebral, a la cual denominaron Región Mesencefálica Locomotora (RML; Figura 5A), es capaz de generar locomoción en gatos colocados en una banda móvil, a los que previamente se les había seccionado quirúrgicamente la parte anterior del tallo cerebral (Figura 5A). Conviene señalar que los animales con este tipo de lesión pueden mantenerse de pie, pero no pueden iniciar por sí mismos la marcha o el galope.

Estos investigadores también observaron que al aumentar la velocidad de la banda móvil y la intensidad de los estímulos aplicados a la RML, se incrementa la frecuencia de la marcha y el animal pasa de una marcha lenta a un trote ligero, de éste a un trote vigoroso y finalmente a un galope sostenido.

Debe señalarse que la estimulación de la RML en animales espinales y paralizados (mediante drogas que bloquean la contracción muscular), aún es capaz de generar actividad eléctrica rítmica en los nervios que inervan los músculos de las extremidades. Tal actividad electroneurográfica rítmica, en ausencia de movimientos aparentes, se conoce como locomoción ficticia.

Estudios como los anteriores permiten establecer que algunos centros nerviosos localizados en el tallo cerebral aportan las señales o comandos necesarios para que se activen los mecanismos espinales responsables de generar los movimientos, en tanto que la influencia supraespinal y la entrada sensorial son capaces de alterar su funcionamiento. Esto último, confiere a los animales la capacidad de alterar la dirección de su locomoción o adaptar sus movimientos a las irregularidades del terreno (Rossignol y colaboradores, 1988).

#### GENERADORES CENTRALES DE SECUENCIAS MOTORAS

La suposición de que en la médula espinal se localizan los mecanismos que generan y coordinan la locomoción dio origen a la proposición de la existencia de un Generador Central de Patrones Motores (GCP). En 1981, Grillner definió a un GCP como 'el sistema de neuronas espinales responsables de crear una secuencia motora particular'.

El concepto de GCP ha sido muy útil para explicar una gran variedad de eventos motores que ocurren estereotípicamente en los animales, entre los que se encuentran la respiración, los movimientos oculares, la masticación, el rascado y el vuelo. Diversos grupos de investigadores han propuesto la existencia de GCPs diferentes para cada uno de los eventos motores señalados (Cohen, Rossignol y Grillner, 1988).

¿Por qué los vertebrados terrestres son capaces de mover cada una de sus extremidades por separado? Esta pregunta surgió a Stern Grillner (1985) que la médula espinal contiene GCPs unitarios (denominados más apropiadamente como Generadores Espinales de Movimientos o GEMs), uno para cada extremidad, los cuales po-

drían controlar los movimientos de las mismas en forma independiente. Esta suposición permite explicar por qué cuando una de las extremidades de un animal está lesionada la otra realiza movimientos locomotores relativamente normales

Según Grillner, los GEMs podrían interactuar entre sí para generar las distintas secuencias motoras que se observan en los vertebrados. Por ejemplo, cada uno de los GEMs de las extremidades podrían acoplarse entre sí para generar la secuencia de movimientos necesarios para la marcha, el trote y el galope o bien para caminar hacia atrás.

Grillner (1981, 1985) también propone que el GEM de una extremidad en particular puede fraccionarse en sub-unidades funcionales más pequeñas (sub-GEMs), que controlarían por separado el movimiento de cada una de las articulaciones de las extremidades. Por ejemplo, si un animal desea mover el tobillo de su pata izquierda, sólo necesita activar el grupo de neuronas del sub-GEM correspondiente.

#### ¿QUE ELEMENTOS NEURONALES CONFORMAN LOS GENERADORES ESPINALES DE MOVIMIENTOS?

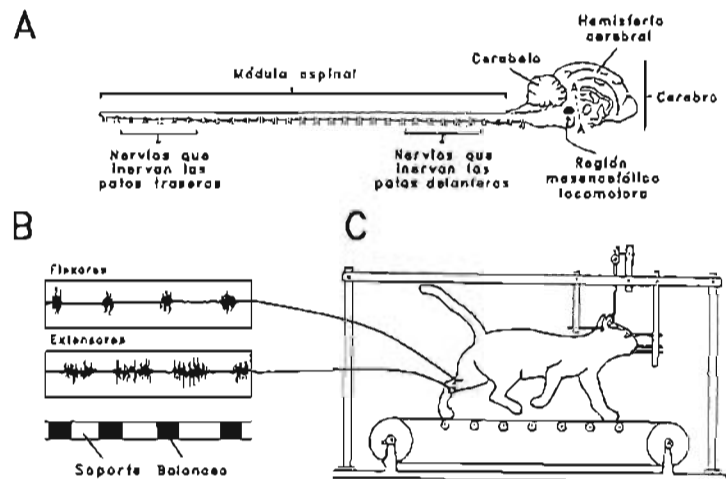
Para saber cómo funciona un generador espinal de movimientos es imprescindible conocer en detalle cada uno de los elementos neuronales que lo constituyen, la forma en que están conectados y cómo sus propiedades funcionales (propiedades de membrana, conectividad sináptica, etcétera) varían durante la locomoción. Sin embargo, el conocimiento que se tiene en la actualidad sobre los posibles elementos del generador espinal de movimientos en los mamíferos es muy escaso, ello aunado a que recientemente se han obtenido eviden-

cias experimentales de la existencia de un grupo de interneuronas espinales que ejercen acciones excitatorias sobre las motoneuronas, las que sólo pueden ser activadas durante la fase de extensión de la locomoción, pero no en la fase de flexión o durante el reposo (Angel, Guerin, Jiménez y McCrea, 1996). A pesar de lo anterior, se han propuesto diversos circuitos neuronales (conformados predominantemente por interneuronas espinales) que al ser modelados electrónicamente o por computadora presentan una actividad rítmica alternante (Grillner, 1981, 1985) que, en la mayoría de los casos, no manifiesta las características temporales de las fases extensoras y flexoras de la locomoción de los vertebrados terrestres.

#### GENERADOR ESPINAL DE MOVIMIENTOS EN LA LAMPREA

En lugar de realizar una descripción muy detallada de los posibles elementos neuronales de los GCPs de vertebrados superiores, Stern Grillner, en 1985, decidió enfocar sus estudios a un sistema nervioso más simple: el de la lamprea.

Figura 5



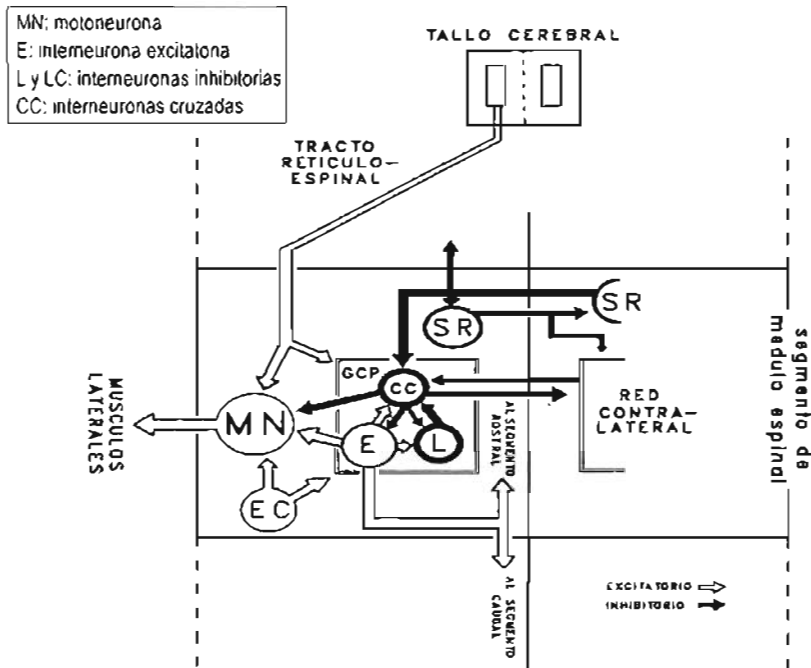
La lamprea es un pez sin mandíbulas, cuyo cuerpo se encuentra integrado por casi cien segmentos. Cada segmento presenta dos paquetes musculares laterales (miotomos) y un ganglio nervioso, que contiene dos grupos de neuronas que controlan cada uno de los miotomos laterales

La lamprea se desplaza por el agua mediante movimientos ondulatorios (a una frecuencia de 0.2 a 10 movimientos por segundo) que se producen por la activación de los miotomos segmentales. Entre la activación de un segmento corporal y la del siguiente, se presenta un retardo temporal (de aproximadamente 1% de la duración total del ciclo de nado) que crea la característica "onda" que se propaga a lo largo del animal, en sentido rostro-caudal, y lo desplaza hacia adelante.

La lamprea posee un sistema nervioso (con tallo cerebral, médula espinal, tractos nerviosos ascendentes y descendentes, núcleos motores, etcétera.) similar en su organización funcional al de otras clases de vertebrados superiores, pero más simple.

Tanto el tallo cerebral como la médula espinal de la lamprea pueden aislarse quirúrgicamente del resto del animal y mante-

Figura 6



nerse *in vitro* por varios días. En esta preparación es posible producir un patrón alternante de actividad eléctrica en las raíces ventrales (por donde surgen las fibras motoras de la médula espinal) semejante al que se observa en el animal intacto. Esto se logra mediante la aplicación de neurotransmisores excitadores (por ejemplo, glutamato o serotonina) en la preparación (Grillner *et al.*, 1981) o por la estimulación eléctrica del tallo cerebral (McLellan y Grillner, 1984). Más aún, si se secciona la médula espinal de la lamprea en pequeñas partes que contengan algunos segmentos, es posible generar en éstos la característica actividad rítmica en las raíces ventrales. Con base en sus observaciones, Grillner y Matsushima (1991) proponen que la capacidad de generar la actividad locomotora en la lamprea está distribuida a todo lo largo de la médula espinal y que en cada segmento existen circuitos neurales que se encargan de generar las secuencias estereotipadas de movimientos.

Según estos autores, en cada segmen-

to de la lamprea se localizan dos arreglos de neuronas, uno a cada lado de la médula. Éstos están constituidos por tres interneuronas (una excitatoria y dos inhibitorias; E, L, LC, ilustradas en la Figura 6) cuya actividad modula la respuesta de las motoneuronas que controlan la contracción de cada miotomo lateral.

Cada arreglo de interneuronas recibe influencias sinápticas excitatorias y/o inhibitorias de distintas estructuras espinales y del tallo cerebral. Esto es, pueden ser activados por vías descendentes provenientes de la formación reticular del tallo cerebral, por circuitos neurales de segmentos vecinos (rostrales y/o caudales) y por axones provenientes de receptores sensoriales de la piel o de los músculos, incluyendo las influencias inhibitorias de los circuitos contralaterales de la médula, de los segmentos vecinos, así como de un tipo especial de neuronas espinales, que son sensibles al estiramiento de la propia médula espinal (Viana di Prisco y colaboradores, 1990; EC en la Figura 6).

Los estudios de Grillner y colaboradores han permitido establecer, sin lugar a dudas, la existencia, en la médula espinal, de circuitos neurales que generan la locomoción de los vertebrados.

#### SECUENCIA DE EVENTOS NERVIOSOS QUE DAN ORIGEN A LA LOCOMOCION DE LOS VERTEBRADOS

Gracias a los estudios de Grillner y colaboradores, fue posible establecer la siguiente secuencia de eventos nerviosos que conducen a la generación de actividad locomotora en la mayoría de los vertebrados:

- Precediendo a la actividad locomotriz, se produce un incremento en la actividad de las neuronas retículo-espinales del tallo cerebral del animal, lo que constituiría el comando u orden descendente para que se inicie la locomoción.
- La actividad supraespinal excita a todas las neuronas de los circuitos generadores de patrones locomotores en la médula espinal.
- Cada arreglo de interneuronas genera las secuencias rítmicas de excitación e inhibición de las motoneuronas que controlan los músculos laterales o de las extremidades, según sea el caso.
- La alternancia en la actividad de los circuitos ségmentales, ipsi y contralateral, surge por una acción inhibitoria reciproca entre tales circuitos, generando movimientos locomotores alternados, característicos de cada tipo de vertebrado.
- Los receptores periféricos de la piel y/o de los músculos, sensibles al estiramiento informan a los circuitos generadores espinales sobre la ejecución de cada uno de los movimientos, confiriendo al animal la capacidad de adaptarlos a las condiciones ambientales.

Esta secuencia de eventos nerviosos ha permitido inferir algunas de las propie-

dades de conectividad de los distintos elementos neuronales que conforman a los GCPs espinales y la forma en que participan en la generación de la locomoción en los vertebrados superiores.

#### COMENTARIOS FINALES Y PERSPECTIVAS

La evidencia experimental obtenida hasta el momento, tanto en el hombre como en el gato, la rata, la lamprea y en algunos peces (Cohen y colaboradores, 1988) ha permitido establecer, con cierta seguridad, que la actividad locomotora de todos los vertebrados, terrestres y acuáticos, se genera por la activación de circuitos neuronales que se localizan en la médula espinal y en el tallo cerebral.

Gracias al estudio experimental de la locomoción, ahora es factible desarrollar algunas terapias ortopédicas que pueden ser aplicadas a pacientes con lesiones o malformaciones del sistema locomotor. Por ejemplo, secuencias apropiadas de estímulos eléctricos aplicadas a través de electrodos implantados crónicamente en todos los músculos de las piernas de pacientes parapléjicos, podrían permitirles ponerse de pie y/o desarrollar un patrón de locomoción parecido al de la marcha.

El conocimiento de los circuitos básicos de neuronas que conforman los GCP podría aplicarse a la construcción de autómatas con libre movimiento o de prótesis con movimiento programado.

A pesar de que en la actualidad se comienzan a vislumbrar los posibles alcances del estudio de los mecanismos íntimos de la locomoción, aún queda un camino muy largo para comprender apropiadamente la organización funcional del sistema locomotor de los vertebrados superiores, entre los que se incluye el del hombre.

#### BIBLIOGRAFÍA

##### REVISIONES

Baldissera, F., Hultborn, H. y Illert, M. "Integration in spinal neuronal systems"; en: Brooks, V.D. (Ed.), *Handbook of Physiology, The Nervous System, Motor Control*, American Physiological Society, Maryland, Waverly Press. Cap. 12, 1981, pp. 509-596.

Cohen, A.H., Rossignol, S. y Grillner, S. (Eds.), "Neural control of rhythmic movements in vertebrates", Wiley, New York, 1988.

Grillner, S., "Control of locomotion in bipeds, tetrapods and fish", en: Brooks, V.D. (Ed.), *Handbook of Physiology, The Nervous System, Motor Control*, American Physiological Society, Waverly Press, Maryland, 1981, pp. 1179-1236.

Grillner, S., "Neurobiological bases of rhythmic motor acts in vertebrates", *Science*, 228, 1985, pp. 143-149.

Grillner, S., Buchanan, J.T., Wallen, P. y Brodin, L., "Neural control of locomotion in lower vertebrates. From behavior to ionic mechanisms", en: Cohen, A.H., Rossignol, S. y Grillner, S. (Eds.); *Neural control of rhythmic movements in vertebrates*, Wiley, New York, 1988, pp. 1-40.

Pearson, K.G., "The control of walking", *Scientific American*, 235, 1976, pp. 72-87.

Pearson, K.G., "Central pattern generation: A concept under scrutiny", en: McLennan, H., Ledson, J.R., McIntosh, C.H.S. y Jones, D.R. (Eds.), *Advances in Physiological Research*, Plenum Press, New York, 1987, pp. 167-185.

##### ARTICULOS ORIGINALES

Angel, M., Guertin, P., Jiménez, I. y McCrea, D., "Group I extensor afferents evoke disinaptic EPSPs in cat hindlimb extensor motoneurons during fictive locomotion", *Journal of Physiology* 496.3, 1996, pp. 851-861.

Engberg, I. y Lundberg, A., "An electromyographic analysis of muscular activity in the hindlimb of the cat during unrestrained locomotion", *Acta*

*Physiologica Scandinavica*, 75, 1969, pp. 614-630.

Feldman, A.G. y Orlovsky, G.N., "Activity of interneurons mediating reciprocal inhibition during locomotion", *Brain Research*, 84, 1975, pp. 181-194.

Grillner, S., McClellan, A.D., Sigvardt, K., Wallen, P. y Wilen, M., "Activation of NMDA receptors elicits 'fictive locomotion' in lamprey spinal cord in vitro", *Acta Physiologica Scandinavica*, 113, 1981, pp. 549-551.

Grillner, S. y Matsushima, T., "The neural network underlying locomotion in Lamprey. synaptic and cellular mechanisms", *Neuron*, 7, 1991, pp. 1-15.

Loeb, J.E., "The distal hindlimb musculature of the cat: interanimal variability of locomotor activity and cutaneous reflexes", *Experimental Brain Research*, 95, 1993, pp. 125-140.

McClellan, A.D. y Grillner, S., "Activation of 'fictive swimming' by electrical microstimulation of brainstem locomotor regions in an in vitro preparation of the lamprey central nervous system", *Brain Research*, 300, 1984, pp. 357-361.

Rossignol, S., Lund, J.P. y Drew, T., "The role of sensory inputs in regulating patterns of rhythmic movements in higher vertebrates", en: Cohen, A., Rossignol, S. y Grillner, S. (Eds.), *Neural Control of rhythmic movements in vertebrates*, Wiley, New York, 1988, pp. 201-283.

Shik, M.L., Severin, F.V. y Orlovsky, G.N., "Control of walking and running by means of electrical stimulation of the mid-brain", *Biophysics* 11, 1966, pp. 756-765.

Viana di Prisco, G., Wallen, P. y Grillner, S., "Synaptic effects of intraspinal stretch receptor neurons mediating movement-related feedback during locomotion", *Brain Research*, 530, 1990, pp. 161-166.

(Ismael Jiménez Estrada es profesor titular del Departamento de Fisiología, Biofísica y Neurociencias del Centro de Investigación y Estudios Avanzados del IPN.)

