

Bases fisiológicas del reclutamiento de motoneuronas

Physiological basis of recruitment of motoneurons

Gustavo Ramón Suárez

Docente investigador vinculado a la Universidad de Antioquia (Colombia). Licenciado en Educación Física, Magister en Fisiología del Ejercicio, Doctor en Educación Física. Correo: gusramon2000@yahoo.es

Resumen

La actividad motora o conducta motora está controlada por una serie de neuronas que van desde la corteza cerebral hasta el músculo. El presente trabajo tiene como objetivo revisar el estado actual de conocimiento que existe sobre este hecho que implica una complejidad creciente de fenómenos. Iniciaremos desde el músculo e iremos acoplando los diferentes mecanismos hasta llegar a la corteza cerebral. Finalmente, plantearemos alternativas teóricas a lo encontrado.

Summary

Motor activity or motor behavior is controlled by a series of neurons from the cerebral cortex to the muscles. This paper has as objective to review the current knowledge state that exists on this fact. This event implies increasing complexity of phenomena. We begin from the muscle and we will go coupling different mechanisms to arrive the cerebral cortex. Finally, we will suggest theoretical alternatives to analyze this subject.

Bases fisiológicas del reclutamiento de motoneuronas

Las células musculares voluntarias están compuestas fundamentalmente por dos tipos de miofilamentos: la actina y la miosina. La actina es un filamento delgado, formado por una doble hélice de actina globular, con otro filamento llamado tropomiosina que las mantiene unidas; dentro de ella también se encuentra otra estructura denominada troponina, la cual a su vez integra tres centros químicamente activos: la troponina C (para unirse con el calcio), la troponina T (para unirse a la tropomiosina), y la troponina I (para inhibir los sitios de unión a la miosina).

La miosina es una molécula más fuerte y gruesa, que en su parte distal posee una cabeza con la particularidad de unirse a la actina y además de flexionarse. Estos miofilamentos están dispuestos de manera tal que generan la contracción muscular. Los filamentos de miosina se juntan por sus colas (Banda M) quedando las cabezas en sus extremos. Los filamentos de actina se colocan entre los de miosina, pero ellos están unidos a una estructura rígida llamada banda Z. Los elementos que se encuentran entre dos bandas Z se llaman sarcómera, que es la unidad anatómica y funcional del músculo. En el momento de la contracción, la miosina se une a los filamentos de actina y hace que este filamento se introduzca entre los de miosina, pero dado que los filamentos de actina se encuentran unidos a la banda Z, esta también es arrastrada hacia los filamentos de miosina (Figura 1).

El mecanismo de la contracción implica varios procesos químicos que se producen como una cascada. En primera instancia, la célula muscular, a semejanza de las neuronas, tiene carga eléctrica negativa en reposo, es decir, está polarizada. Un nervio motor proveniente de la médula espinal libera el neurotransmisor (NT) acetilcolina (ACo) en la unión mioneural (músculo-nervio) la cual se une a sus respectivos neurorreceptores ubicados en la membrana muscular permitiendo que el sodio ingrese al músculo y que el potasio salga del mismo, generando el mismo fenómeno que en las neuronas, conocido como despolarización. Como consecuencia el calcio, que está almacenado en el retículo sarcoplásmico (RS) (figura 2), se libera. Como hemos dicho al inicio, la troponina C está diseñada para unirse temporalmente con el calcio, de manera que una vez liberado el calcio del RS, se une a la troponina C. Esta unión hace que los sitios de la actina, que normalmente están ocultos, se coloquen en disposición para unirse a la miosina. Si en el interior del músculo hay adenosín trifosfato (ATP), entonces la ATPasa del músculo desfosforila el ATP liberando energía para que la cabeza de la miosina se una a la actina y flexione su cabeza, haciendo que la actina se deslice entre los filamentos de miosina (Figura 1, inferior).

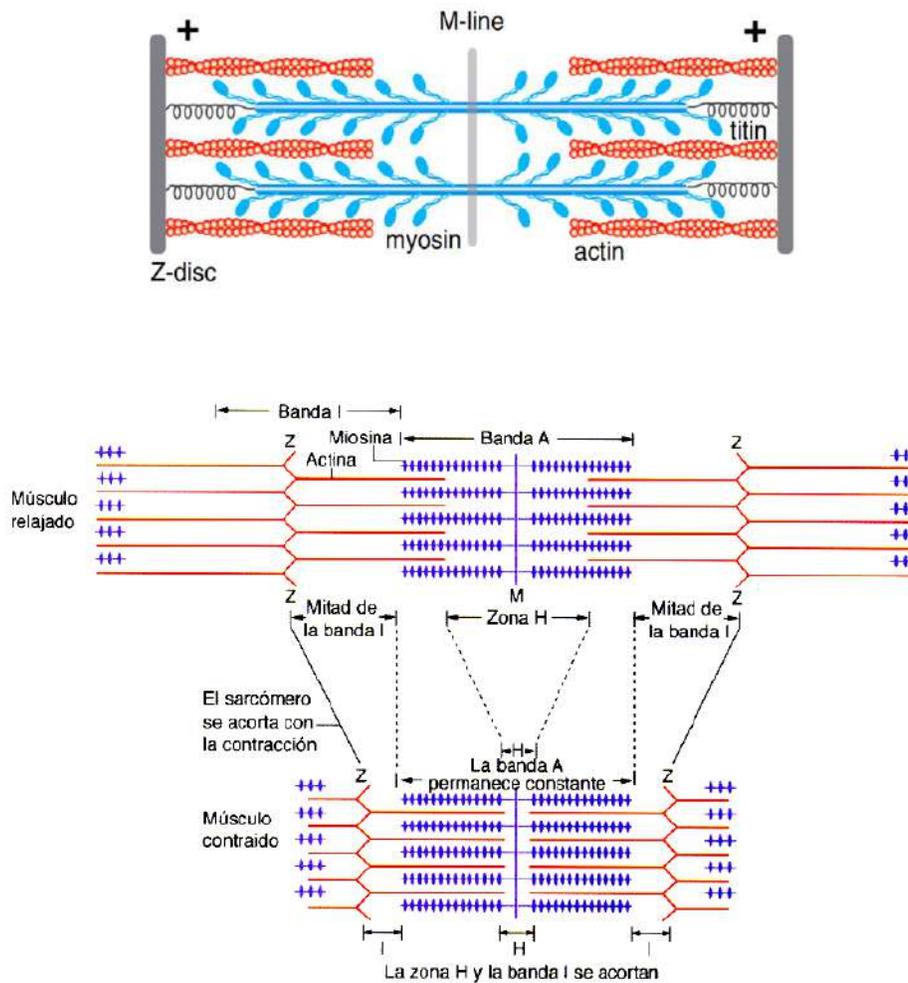


Figura 1. Arriba: Estructura microscópica de la sarcómera (filamento de actina, miosina, banda Z, banda M) (Günter y Kruse, 2007). Abajo: Músculo contraído y sarcómera acortada (González, sf)

Cuando se termina la acción de la ACo, la célula muscular se repolariza (el potasio vuelve al interior y el sodio sale del músculo), el calcio vuelve al RS y la célula se relaja. Toda la secuencia desde que se despolariza hasta que se repolariza integra el potencial de acción (Figura 3). La célula muscular puede ser reestimulada cuando se está repolarizando, dependiendo de la cantidad de impulsos que genere el nervio, generándose una serie de contracciones musculares que se suman, incrementando la tensión o fuerza que puede generar el músculo (Figura 3).

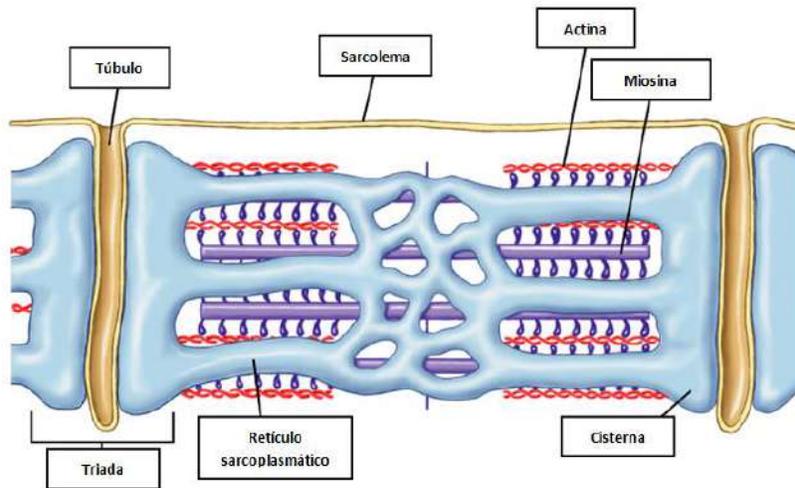


Figura 2. Relación entre el retículo sarcoplasmático y los miofilamentos (Sabbatino y otros, sf)

En primera instancia, el grado de fuerza con que se contrae un músculo depende de la cantidad de neurotransmisores que libere en la estimulación, y en segunda instancia de la frecuencia con la cual lo haga. En la mayoría de los casos esto varía entre 10 y 70 Hz. A mayor frecuencia de liberación de pulsos de NT, mayor contracción muscular.

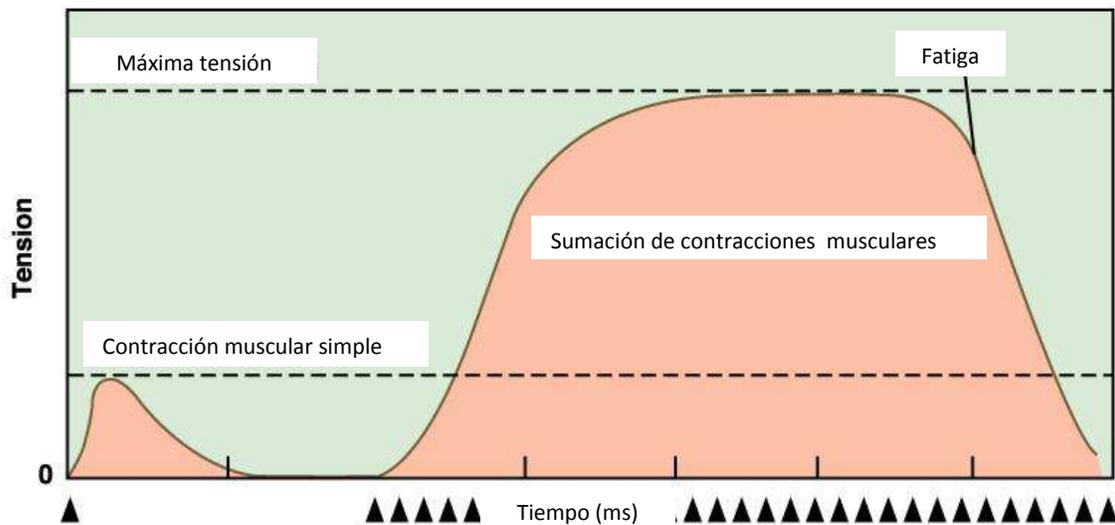


Figura 3. Una contracción muscular simple y sumación de las mismas

Una estructura un poco más compleja la integra la llamada unidad motora (UM), que constituye la unidad medular de activación muscular. Una UM está compuesta por un célula nerviosa de las astas anteriores de la médula espinal (por su acción se denomina motoneurona) y una cantidad variable de fibras musculares; en el caso del cuádriceps, una UM tiene una relación de 1/1500, es decir, una motoneurona activa que inerva a 1500

fibras musculares (que generan mucha fuerza) pero en el caso de los músculos de la mano o del ojo, la relación es de 1/1 – 1/10, (que generan movimientos de mucha precisión). De acuerdo al tipo de acción resultante, las UM se clasifican en tres clases; a) lentas, oxidativas o Tipo I, b) intermedias, oxidativas-glucolíticas o tipo IIa, y c) rápidas, glucolíticas o IIb. En el cuadro 1 se resumen las diferentes características de cada una de ellas.

Las UM tipo IIa, en las cuales predomina el metabolismo glucolítico, son las que generan mayor cantidad de fuerza son las de mayor tamaño en la médula espinal, pero son las que más rápido se fatigan. Por el otro extremo están las fibras tipo I, las cuales son de tamaño pequeño, generan poca cantidad de fuerza pero son resistentes a la fatiga. Es importante destacar que son las unidades motoras las que son rápidas, intermedias o lentas, más no las fibras musculares. En experimentos realizados en animales, se han invertido las innervaciones musculares de grupos musculares que inicialmente eran lentos y rápidos, respectivamente; cuando se invierten las innervaciones, cambian las características metabólicas de los músculos.

Cuadro 1. Características de las unidades motoras

CARACTERÍSTICAS	TIPO DE UNIDADES MOTORAS		
	Lentas, tipo I	Intermedias, tipo II a	Rápidas, tipo II b
Fibras por neurona motora	10-180	300-800	300-800
Tamaño de la neurona motora	Pequeña	Grande	Grande
Excitabilidad por neuronas superiores	Alta	Media	Baja
Velocidad de conducción del nervio	Lenta	Rápida	Rápida
Velocidad de contracción (m/s)	50	110	110
Tipo de miosina ATPasa	Lenta	Rápida	Rápida
Desarrollo del retículo sarcoplasmático	Bajo	Alto	Alto
Fuerza de la unidad motora	Baja	Alta	Alta
Capacidad aeróbica (oxidativa)	Alta	Moderada	Baja
Capacidad anaeróbica (glucolítica)	Baja	Alta	Alta

Un hecho que llama la atención de las motoneuronas es que no están distribuidas en un solo segmento de la médula espinal, sino en varios segmentos (Figura 4). A semejanza de

la organización de la sensibilidad en el área 3-1-2, la organización de las neuronas en la médula espinal es somatotópica, es decir, de acuerdo a su organización anatómica. De la misma manera, las fibras motoras que inerva una UM están distribuidas aleatoriamente dentro del músculo (Figura 4). Este factor anatómico complejiza aún más la activación de estas motoneuronas porque no todos las UM de todos los músculos tienen la misma proporción de los diferentes tipos mencionados. Así, puede ser que el porcentaje de UM tipo I que controlan el cuádriceps sea de 40%, las intermedias el 30% y las rápidas el 30%. En teoría, con este cuádriceps se podrían desarrollar acciones aeróbicas y anaeróbicas. Si la proporción variara, digamos al 70% de UM rápidas, 15% intermedias y 15% lentas, las actividades físicas que mejor se podrían realizar serían las anaeróbicas rápidas, explosivas de gran fuerza. La pregunta subyacente a este tipo de acciones es: ¿cómo hace el sistema nervioso para reclutar o accionar simultáneamente los diferentes tipos de UM que posee un músculo?

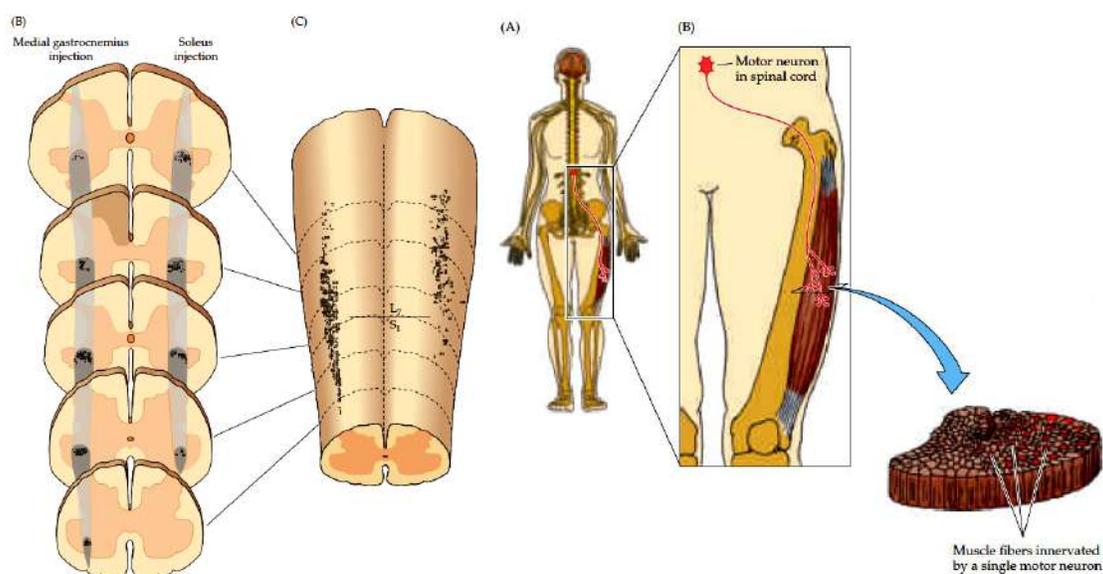


Figura 4. Ubicación medular de las motoneuronas que controlan el gastrocnemio y el sóleo en el gato (Purves y otros, 2004:374-375)

En la década de los 60, Henneman y su grupo estudiaron este fenómeno llamado reclutamiento de UM o reclutamiento muscular. En experimentos con gatos, encontraron que a medida que el animal requería hacer movimientos más rápidos, reclutaba también las unidades motoras de mayor tamaño (Figura 5), fenómeno que se denominó el reclutamiento ordenado. La explicación a este fenómeno lo centraron en el hecho de que las motoneuronas de pequeño tamaño son más fácilmente excitables por las neuronas superiores y las de mayor tamaño menos excitables. En la actualidad aún se acepta como

el mecanismo implicado en las acciones musculares humanas y más específicamente, en deportistas.

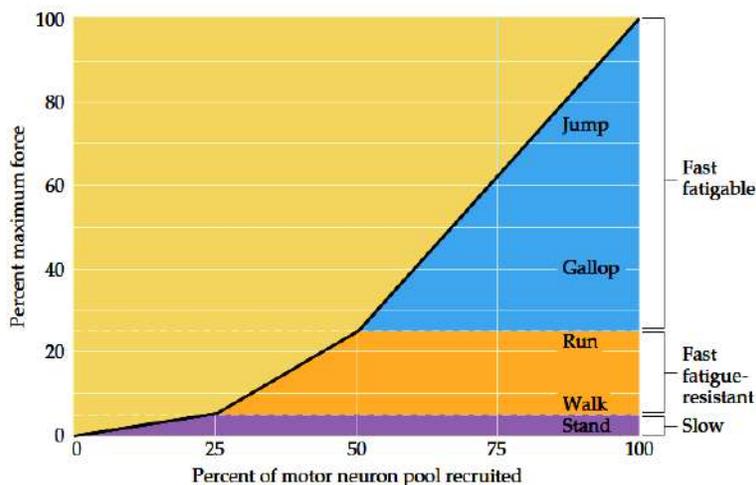


Figura 5. Teoría del reclutamiento ordenado de Henneman (Purves y otros, 2004:378)

En 1977, Kanda y sus colaboradores estudiaron en gatos descerebrados la tesis de Henneman y probaron que en este animal existen dos patrones de organización sináptica en el pool de motoneuronas. Encontraron que, en ocasiones, para activar las neuronas de mayor tamaño, se tienen que inactivar las de menor tamaño, de manera que el reclutamiento ordenado no siempre se cumple. González y Badillo (2003) opinan que el sistema no debe ser así de sencillo puesto que el tiempo para reclutar las neuronas pequeñas demoraría el tiempo para reclutar las grandes, hecho que en el campo deportivo retardaría las acciones musculares.

De hecho, la disposición anatómica en la médula espinal genera otro grado de complicación. En la figura 6 se muestra cómo las motoneuronas que controlan los músculos proximales se ubican más ventralmente, mientras que las que controlan los distales lo están más dorsalmente, obedeciendo a una organización somatotópica.

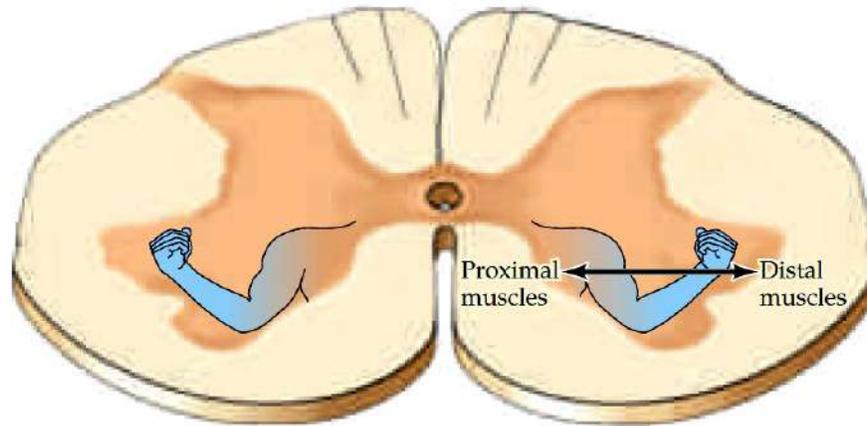


Figura 6. Ubicación de las motoneuronas de los músculos proximales y distales (Purves y otros, 2004:375)

En la figura 7 se presenta un esquema funcional de la médula espinal. Las astas posteriores recogen la información de la periferia (músculo, piel) conformando el sistema sensitivo; este sistema se interconecta fundamentalmente con la segunda neurona sensitiva que conduce los estímulos hasta la corteza cerebral. En las astas anteriores de la médula espinal se ubican las motoneuronas, por lo que el sistema anterior de la médula espinal se denomina sistema motor. Este sistema motor está controlado por neuronas superiores que pueden ser del tallo cerebral o de la corteza cerebral. El sistema intercalar es un sistema de pequeñas neuronas que cumplen funciones excitatorias o inhibitorias, formando la mayor cantidad de neuronas de la médula espinal.

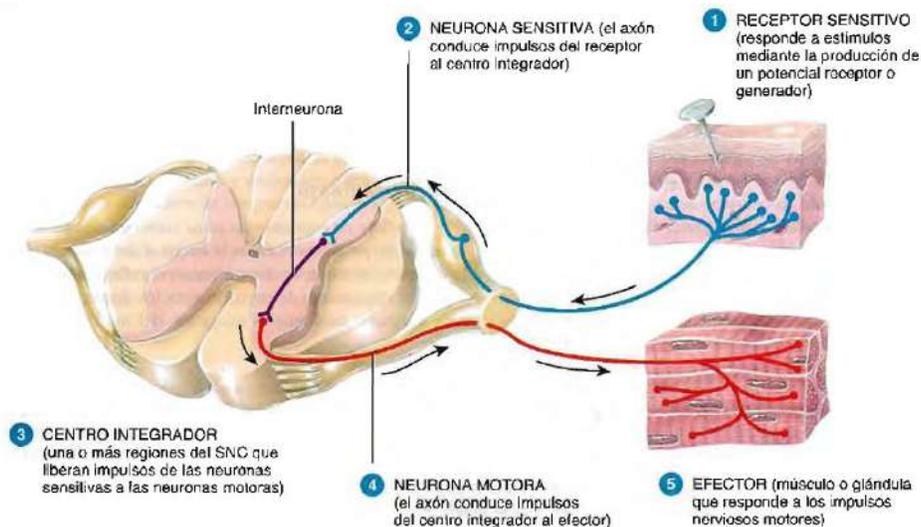


Figura 7. Esquema funcional de la médula espinal (Tortora, 2011:465)

El circuito intercalar puede ser de larga distancia y de corta distancia (figura 8). El de larga distancia es un circuito que: a) puede abarcar toda la médula espinal, b) puede tener ramas que pasan al lado contralateral, y c) inerva solo músculos axiales o proximales. Por su parte, el de corta distancia se caracteriza por: a) no abarcar más de cinco segmentos corporales, b) no pasar de la línea media (es unilateral), c) e inervar músculos distales.

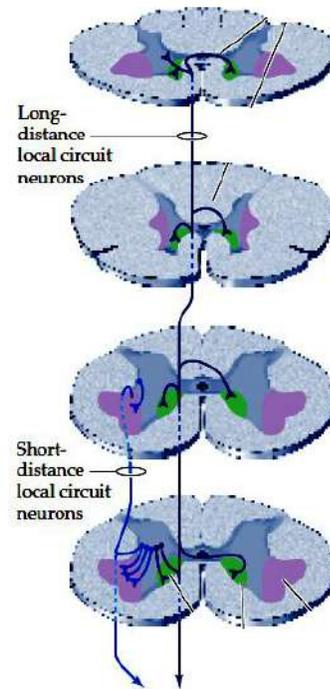


Figura 8. Tipos de interneuronas en la médula espinal (Adaptada de Purves, 2004:394)

Estos dos sistemas de neuronas intercalares son a su vez controlados por seis centros superiores o tractos: a) colículoespinal, b) rubroespinal, c) retículoespinal, d) vestibuloespinal, e) sistema corticoespinal directo, y f) sistema corticoespinal indirecto (Figura 9). De ellos, el sistema rubroespinal y el piramidal directo tienen relación con el sistema lateral de corta distancia, mientras que los demás la tienen con el sistema de larga distancia o proximal.

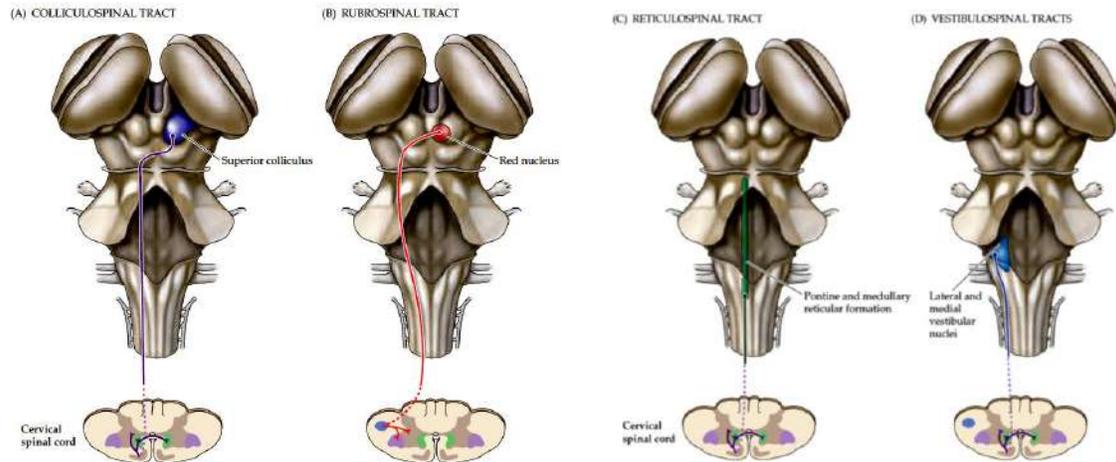
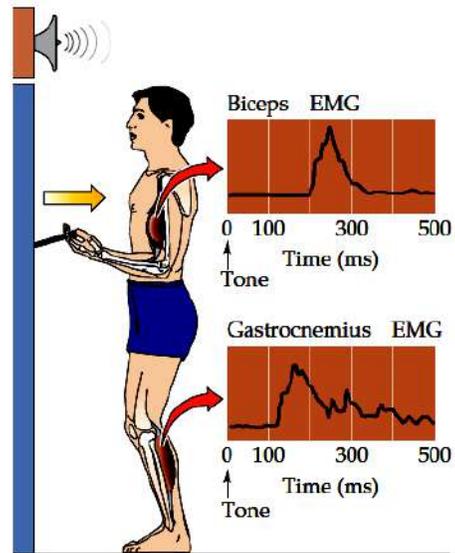


Figura 9. Sistemas superiores que controlan las interneuronas de la médula espinal (Purves, 2004:395)

El sistema colículoespinal, como su nombre lo indica, está situado en los colículos cuadrigéminos superiores del mesencéfalo; sus axones terminan en grupos de motoneuronas a nivel cervical, controlando la musculatura axial del cuello y, por tanto, los movimientos de orientación de la cabeza. El sistema rubroespinal se inicia en el núcleo rojo situado también en el mesencéfalo y termina en la región cervical de la médula; controla la musculatura distal de los brazos, junto con el fascículo corticoespinal directo. El sistema retículoespinal es más complejo; como su nombre lo sugiere, se inicia en el tallo cerebral desde el mesencéfalo hasta el bulbo raquídeo, conformando una red (de ahí su nombre) que termina en la médula espinal, activando motoneuronas proximales de las extremidades. Se le ha atribuido un papel fundamental en la coordinación temporal y espacial de los movimientos. El sistema vestibuloespinal se origina en los núcleos vestibulares de la protuberancia, y termina en interneuronas mediales de la médula. Debido a que los núcleos vestibulares son centros que reciben información de los canales semicirculares, son el soporte para el control del equilibrio del cuerpo humano, siendo por tanto muy importantes en todo este tipo de movimientos que implican control estático y dinámico de los movimientos, sobre todo los que tienen que ver con el control de los músculos proximales de las extremidades.

En la figura 10 se presenta un ejemplo de cómo estos sistemas de control postural intervienen en un movimiento tan sencillo como es la contracción de los flexores del codo al tirar de una polea. En el recuadro del tiempo se aprecia como la contracción del gastrocnemio antecede a la del bíceps braquial.

Figura 10. Flexores del codo y activación de gastrocnemios (Purves, 2004:401)



Finalmente, en el lóbulo frontal del cerebro existen tres áreas que controlan la activación de motoneuronas: el área primaria (Area 4 de Brodman), el área premotora (Area 6 de Brodman) y el área suplementaria (Area 8 de Brodman). El área primaria está estructurada de manera somatotópica, es decir, por áreas similares a las del cuerpo, razón por la cual también se conoce como homúnculo motor. En la figura 11 se puede observar que la representación de las manos y de la cara tiene una mayor proporción que el resto del cuerpo. El área 4 controla movimientos más que músculos en particular. Cada columna vertical de ésta área estimula dos tipos de células piramidales: a) dinámicas y b) estáticas.

Las neuronas dinámicas se excitan de forma excesiva durante un corto período al inicio de la contracción muscular, generando la activación inicial y rapidez de la fuerza. Después las neuronas estáticas descargan con una frecuencia más lenta que mantiene la fuerza lograda. El área premotora, situada de manera adyacente a la primaria, genera patrones de movimientos mucho más concretos que la primaria. Esta área tiene una estrecha relación con los ganglios basales, el tálamo y la corteza primaria, constituyendo un sistema global complejo para el control de muchos de los patrones complejos de actividad muscular. Por su parte, el área suplementaria tiene particularidades como que los movimientos que se producen por su estimulación son bilaterales, tienen que ver con el control postural y de fijación de segmentos del cuerpo, así como también con los movimientos posicionales de la cabeza y de los ojos. Es un área que trabaja en asocio con las otras dos áreas.

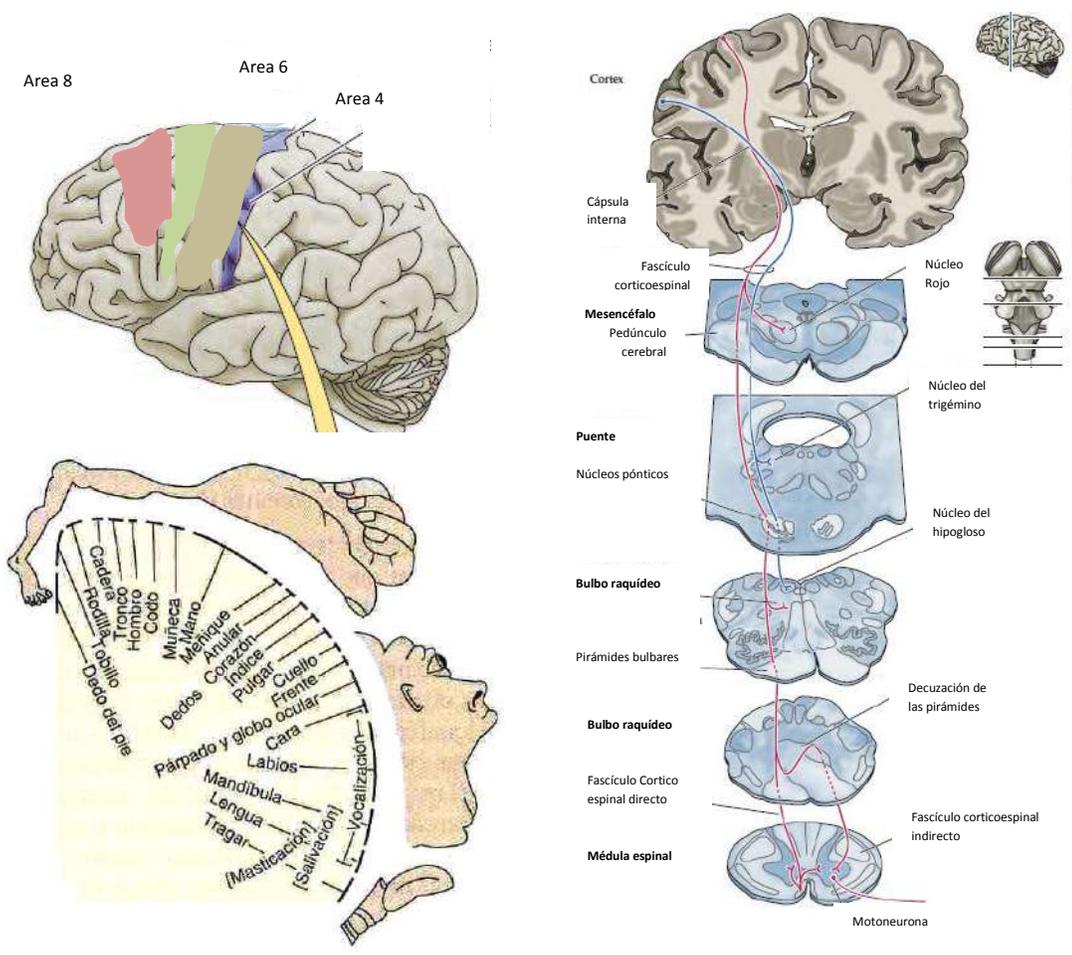


Figura 11. Esquema del sistema corticoespinal bulbar y espinal, directo e indirecto (Purves, 2008:444-48)

El sistema corticoespinal (SCE) es un sistema de alrededor de dos millones (uno por cada hemisferio) de neuronas que llevan estímulos desde la corteza hasta la médula espinal. El 3% de ellas (30.000-35.000 neuronas-fibras) está conformado por células piramidales gigantes o células de Betz, con axones de 60 micras de diámetro y 70m/s de velocidad de conducción; el 97% restante está constituido por axones con 4 micras de diámetro cuya función es conducir señales tónicas o señales de retroalimentación para controlar la intensidad de las señales que llegan al cerebro. El SCE se origina en un 30% en la corteza primaria, un 30% en el área premotora y suplementaria y un 40% del área 3-1-2 del lóbulo parietal (área sensitiva primaria). Como se puede apreciar en la figura 11, el SCE baja desde la corteza hasta la médula, pero en su recorrido algunas fibras hacen contacto con el núcleo rojo, (fascículo corticorubral); otras hacen conexiones con el núcleo caudado y el putamen; otras con el sistema reticular y los núcleos vestibulares; un gran número de ellas se interconectan con los núcleos del puente y, desde allí, con el cerebelo; otras con los núcleos olivares que posteriormente se interconectan con el cerebelo; y finalmente, el

resto de ellas continúa hacia el bulbo raquídeo, donde un alto porcentaje de fibra se decusa al lado contrario (decusación de las pirámides) conformando el haz corticoespinal indirecto, lateral o dorsal y las fibras restantes continúan de manera directa hacia la médula conformando el fascículo corticoespinal directo o ventral. El fascículo corticoespinal dorsal termina en el sistema de interneuronas laterales que, como hemos visto, controla la motoneuronas de los músculos distales de las extremidades. El ventral termina en el sistema de interneuronas ventrales que controlan la musculatura proximal de las extremidades.

El núcleo rojo tiene una muy estrecha relación con el SCE. Posee neuronas grandes similares a las de Betz del área primaria y posee una representación somatotópica similar a la de la corteza primaria, no siendo tan precisa. De acuerdo a los estudios clínicos, esta vía puede suplantar la vía corticoespinal, aunque no recupera los movimientos finos de las manos. Constituyen, junto con el SCE, el sistema motor lateral de la médula, en contraposición a los otros sistemas que constituyen el sistema motor medial de la médula.

En la figura 12 se resume lo explicado anteriormente acerca de la manera como se controlan las motoneuronas de la médula espinal.

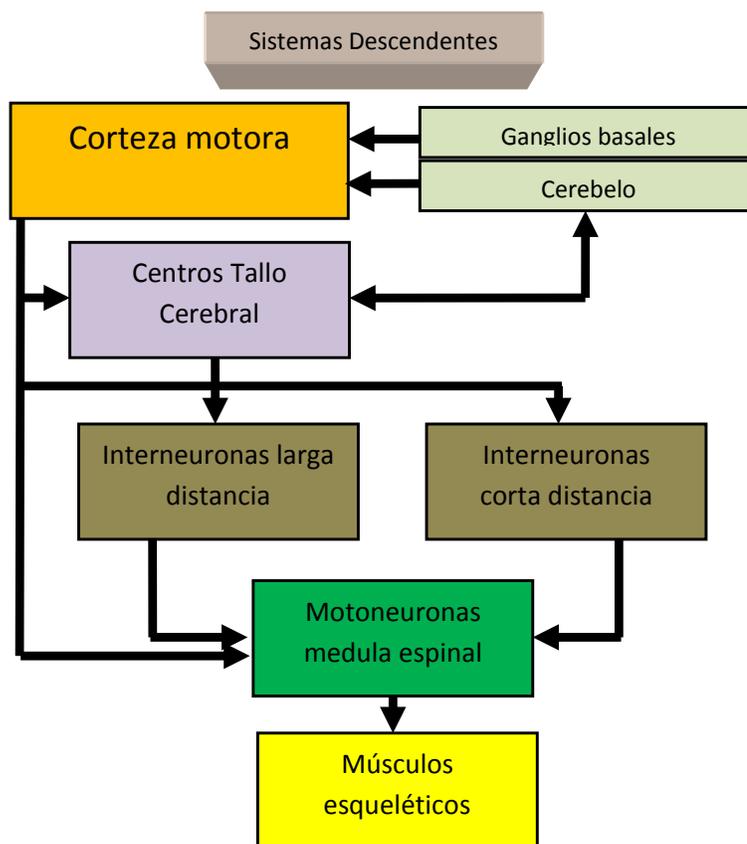


Figura 12. Esquema de control de las motoneuronas de la médula espinal

Las motoneuronas de la médula espinal no tienen un solo sistema de interconexión sino, por el contrario, existe toda la serie de fascículos provenientes del tallo y de la corteza que interactúan con ella (Figura 13).

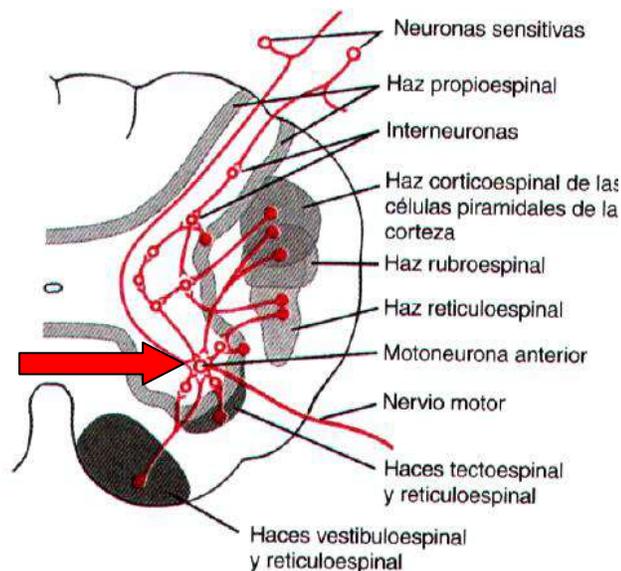


Figura 13. Sistemas de interacción entre la motoneurona espinal (señalada con la flecha gruesa) y los sistemas motores superiores (Guyton, 2005)

De acuerdo con lo anterior, no nos parece adecuada la explicación del reclutamiento ordenado de Henneman, pues las motoneuronas se encuentran ubicadas a diferente nivel medular y la hipótesis no plantea si las motoneuronas se encuentran agrupadas por tamaño en una distribución anatómica cercana dependiendo del tamaño y/o si en los distintos segmentos medulares se encuentran en la misma posición; tampoco es claro si las motoneuronas de un mismo segmento controlan una parte del músculo y entre todos los segmentos, todas las fibras musculares; si las neuronas de los sistemas suprasegmentarios inervan motoneuronas a diferentes niveles o solo un determinado segmento (Figura 14).

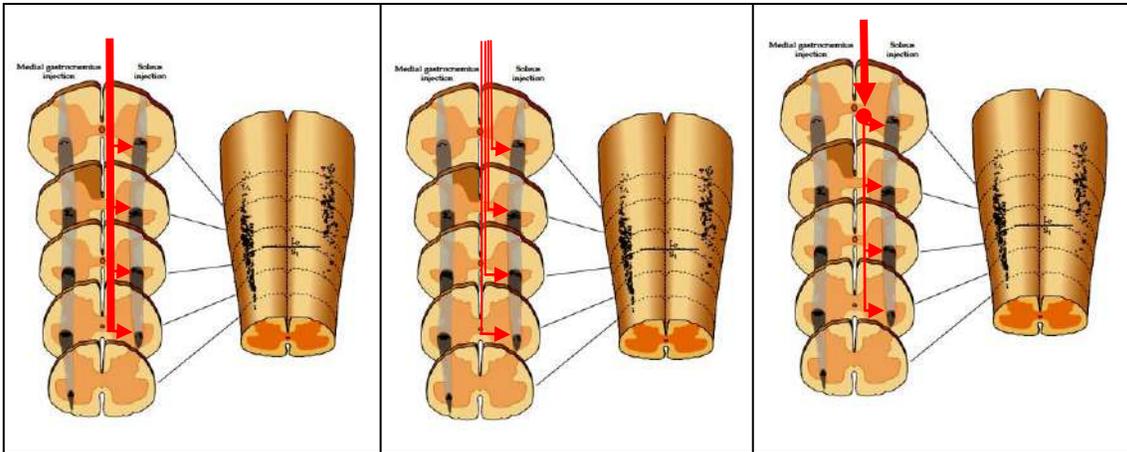


Figura 14. Probabilidades de reclutamiento de neuronas. Izquierdo: una fibra corticoespinal para diferentes segmentos. Centro: una fibra corticoespinal para cada segmento. Derecho: una fibra corticoespinal con una interneurona para diferentes segmentos. (Adaptado de Purves y otros, 2004:374)

En los estudios llevados a cabo por Kandel (2007) sobre la *Aplysia* (un caracol marino) encontró que la estructura medular es la misma en todos estos animales. Gracias a técnicas con microelectrodos pudo establecer el mapa de conexiones sinápticas de un ganglio de este animal, llegando a la conclusión de que la estructura era la misma en todos los animales y que las funciones eran también exactas. Estimulando una por una las neuronas motoras encontró una que, al ser estimulada, producía un único reflejo. Posteriormente ligaron el comportamiento de estas neuronas a las neuronas sensoriales y a interneuronas. Establecieron que de 24 neuronas sensoriales, seis de ellas siempre transmitían un estímulo externo que se conectaba siempre con 6 neuronas motoras (Figura 15).

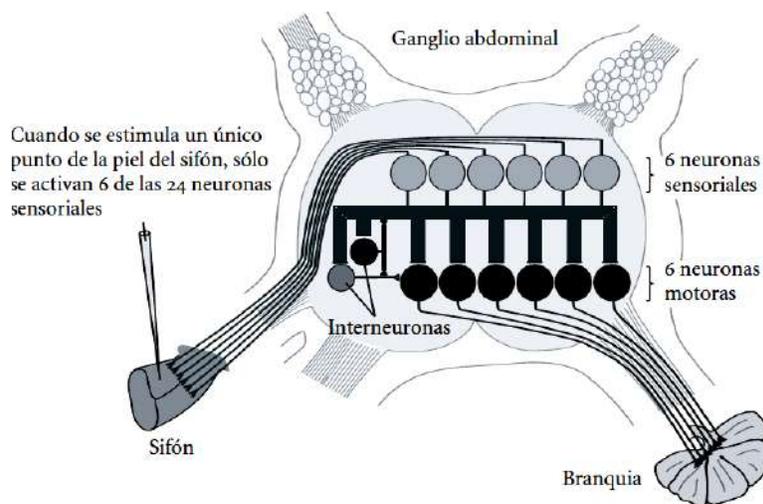


Figura 15. Arquitectura del reflejo de retracción en la branquia de la *Aplysia* (Kandel, 2003:232)

Estos hallazgos de Kandel pueden ser similares en el ser humano. Es posible que las respuestas específicas sean producidas por mecanismos específicos y no por mecanismos generales. En la figura 16 se ilustra la posibilidad de que sea en la corteza motora donde se encuentre la selección del tipo de unidad motora y que la activación de las neuronas sea dependiente de la información proveniente de los husos musculares (HM) y de los órganos tendinosos de Golgi (OTG). A mayor información de estos sensores se seleccionan las UM respectivas.

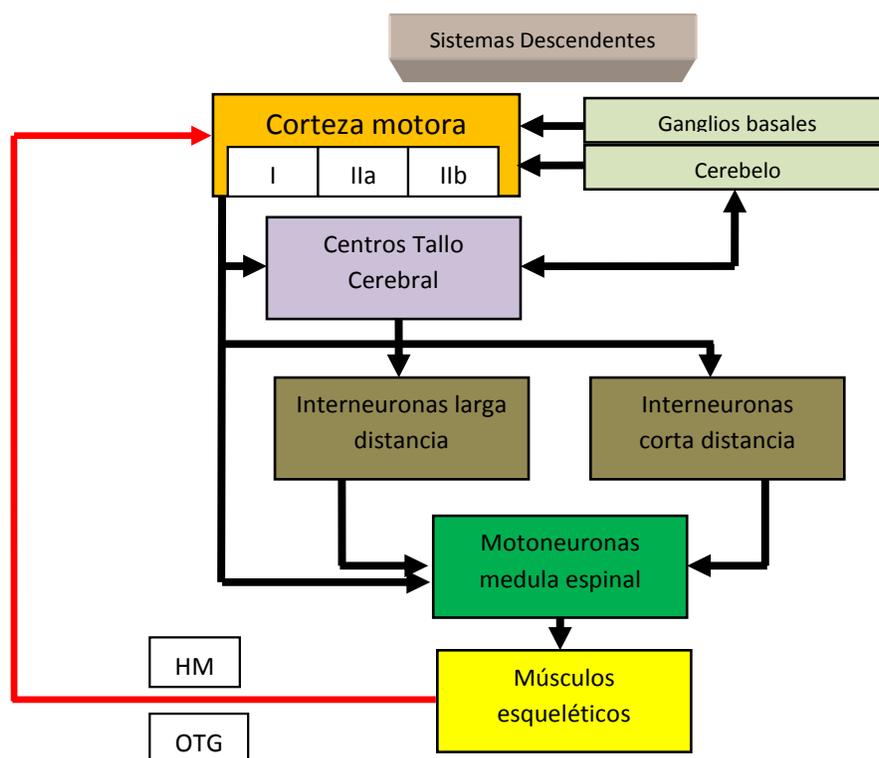


Figura 16. Esquema de un control cortical de las motoneuronas. (HM= huso muscular. OTG= órgano tendinoso de Golgi)

Otra posibilidad es que el control esté en la médula espinal, en las interneuronas que activan las motoneuronas, como se ilustra en la figura 16.

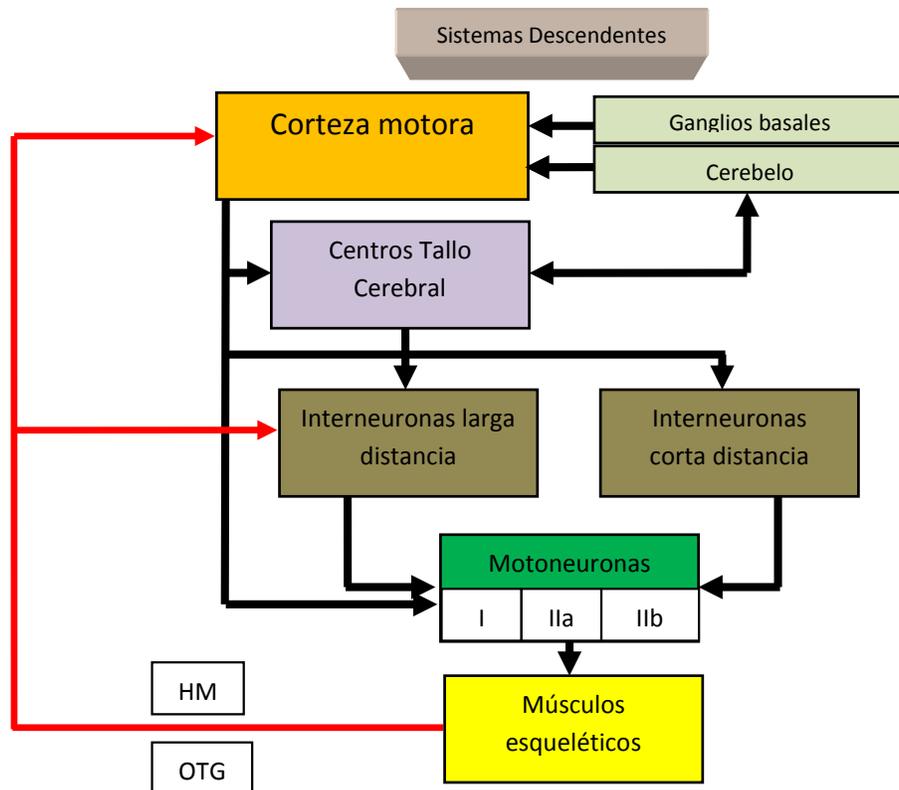


Figura 17. Esquema de un control medular de las motoneuronas por intermedio de interneuronas de corta o larga distancia. (HM= huso muscular. OTG= órgano tendinoso de Golgi)

En resumen, el reclutamiento de motoneuronas en la médula espinal por parte del sistema nervioso central es aún un fenómeno no muy evidente. Los métodos tradicionales de investigación en neuroanatomía y neurofisiología son aún muy rudimentarios para abordar un modelo que trabaja a escala nanométrica. Llama la atención que en el pool de investigaciones acerca de este tema, tan solo Henneman en 1966 y Kanda en 1977 hayan intentado resolver el problema. Los fisiólogos del ejercicio debemos implementar proyectos de investigación que nos permitan resolver el problema de la teoría del entrenamiento y del ejercicio físico. En el caso en particular, se ha estudiado el músculo como la última verdad del sistema; luego se ha estudiado el sistema medular y hasta supramedular. Se nos ha olvidado que las órdenes proceden del sistema cortical y que cuando se hacen experimentos de activación desde la médula espinal no se está estudiando el sistema como realmente funciona. El estudio desde la corteza cerebral será un trabajo duro pero será el que nos aclare el camino.

Referencias

González Badillo, Juan José; Ribas Serna, Juan (2002). *Bases de la programación del entrenamiento de Fuerza*. Barcelona, España: Inde.

González Sandoval Clemente (sf). Fisiología del músculo (Apunte de clase). [\[Internet\]](#)

Günther, Stefan; Kruse, Karsten (2007). *New Journal of Physics*, 9 (417).

Guyton, Arthur C.; Hall, John E. (2006). *Tratado de fisiología médica*. Madrid, España: Elsevier.

Henneman, Elwood; Somjen, George; Carpenter, David O. (1965). Excitability and inhibibility of motoneurons of different sizes. *Journal of Neurophysiology*, 28:599-620.

Kanda, K., Burke, R.E., y Walmsley, B. (1977). Differential control of fast and slow twitch motor units in the decerebrate cat. *Experimental Brain Research*, 29:57-74.

Kandel, Eric (2007). *En busca de la memoria: nacimiento de una nueva ciencia de la mente*. Buenos Aires: Katz.

PB Proyecto Biosfera (sf). El sistema nervioso en humanos. España: Ministerio de Educación y Ciencia.

Purves, Dale; Augustine, George J; Fitzpatrick, David; Hall, William C; Lamantia, Anthony Samuel; McNamara, James O; Williams, S. Mark (2004). *Neuroscience*, 3rd ed. Sunderland, Massachusetts USA: Sinauer Associates, Inc.

Purves, Dale; Augustine, George J; Fitzpatrick, David; Hall, William C; Lamantia, Anthony Samuel; McNamara, James O; Williams, S. Mark (2008). *Neurociencia*. Buenos Aires, Argentina: Editorial Médica Panamericana.

Sabbatino, Viviana E.; Lassalle, Andrea N.; Máquez, Silvia G. (sf). Sistema locomotor, Bloque IV Capítulo 10. En: Biología celular y humana. [\[Internet\]](#)