

TÍTULO DEL PROYECTO:

Bases Neurofisiológicas del Equilibrio Postural.

ESTUDIANTE:

Ana María Martín Nogueras.

TUTOR:

Prof. Dr. D. Manuel Rubio Sánchez

DOCTORADO NEUROCIENCIAS

Dpto. de Biología Celular y Patología

Bienio 2002-2004

Universidad de Salamanca

El presente proyecto se enmarca dentro de las actividades formativas incluidas en el segundo curso (periodo de investigación) del Doctorado Neurociencias del Departamento de Biología Celular y Patología de la Universidad de Salamanca y el Instituto Interuniversitario de Neurociencias de Castilla y León, en el bienio 2002-2004.

Con él se pretende conseguir la calificación oportuna para poder optar al grado de suficiencia investigadora.

Ha sido dirigido y tutorizado por el Prof. Dr. D. Manuel Rubio Sánchez del Dpto. de Histología y Anatomía Humanas de la Universidad de Salamanca, dentro de su línea de investigación: "Regulación del Sistema Hipotálamo-Hipofisario"

JUSTIFICACIÓN DEL PROYECTO

Este proyecto surge a partir de las preferencias de investigación y la trayectoria de trabajo en las valoraciones clínicas del equilibrio postural de la alumna del doctorado Ana M^a Martín Nogueras, Diplomada en Fisioterapia, Licenciada en Comunicación Audiovisual y Profesora Titular de Escuela Universitaria de la Universidad de Salamanca.

Su interés en el campo de investigación del equilibrio postural y su relación con las caídas, justifican la realización de un trabajo encaminado a sentar las bases teóricas o marco teórico sobre el que se diseñarán y se justificarán los siguientes proyectos de investigación encaminados a obtener el grado de doctor.

OBJETIVOS DE TRABAJO

Los objetivos de trabajo son establecer las bases anatómicas, neurológicas y fisiológicas del equilibrio postural, a partir de la revisión bibliográfica del estado actual de la investigación básica, en todos los aspectos relacionados con los sistemas de recogida de información, vías de transmisión y centros de integración de las señales sensoriales que intervienen en la regulación del equilibrio postural.

METODOLOGÍA

Se lleva a cabo una exhaustiva revisión bibliográfica del estado actual de la investigación básica en temas de regulación de equilibrio postural. Se utilizan todas las fuentes del saber al alcance de la doctorando, tanto en forma de documentos primarios como secundarios.

Los documentos primarios revisados son artículos contenidos en revistas nacionales e internacionales, cuyas referencias se obtienen a partir de las distintas bases de datos (Medline, Embase, Sciserarch, Cochrane Library) y a los que se accede a través de los diferentes repertorios bibliográficos (Index Medicus, Experta Médica, Current Contents, Índice Médico Español e Índice Médico Latinoamericano), todo ello vía Internet.

Los documentos secundarios revisados han sido libros, tanto enciclopedias, como tratados, manuales, monográficos y compilaciones, todos ellos recogidos en las diferentes bibliotecas y departamentos de la Universidad de Salamanca.

Los datos son recogidos, ordenados y estructurados.

RESULTADOS

Los resultados de la investigación se presentan a continuación en forma de ensayo cuya estructura es la que a nuestro juicio parecía más oportuna para ver de una forma secuenciada y global la regulación de la postura o equilibrio postural.

**BASES NEUROFISIOLÓGICAS
DEL EQUILIBRIO POSTURAL**

ÍNDICE

	Pág
1.- La postura.....	7
• Definición	
2.- Control de la postura.	9
3.- Bases neurofisiológicas del control postural.....	14
• Centros	
• Aferencias periféricas	
• Efectores musculares	
4.- Sistema vestibular.....	20
• Órganos receptores del laberinto vestibular	
• Patrón de estimulación vestibular	
• Nervio vestibular	
• Núcleos vestibulares	
5.- Sistema propioceptivo.....	28
• Receptores de la propiocepción	
• Vías sensitivas de la propiocepción	
6.- Sistema visual.....	33
7.- Cerebelo.....	35
• Corteza cerebelosa	
• Aferencias y eferencias del cerebelo	
• Funciones motoras del cerebelo	
8.- Sistemas de integración y regulación.....	42
• Formación reticular	
• Núcleo de la oliva inferior	
• Ganglios basales	
• Tálamo	
9.-Corteza cerebral.....	46
• Áreas sensitivas primarias	
• Áreas premotoras	
• Área motora primaria	
10. Estrategias posturales.....	51
• Ajuste postural reaccional	
• Ajuste postural anticipado	
• Estrategias posturales en bipedestación	
•	
11. Figuras	61
12. Bibliografía.....	68

LA POSTURA

La postura, definida desde múltiples campos y perspectivas, ha sido objeto de numerosos estudios dentro de las disciplinas más diversas: biomecánica, teología, antropología, patología, etc. Desde cada uno de ellos se ha intentado dar significado a la posición que el ser humano adoptó, en herencia de sus antecesores los homínidos, hace varios millones de años.

La postura bípeda se ha relacionado con modelos de dignidad, elevación integral, señal de orgullo, superioridad, etc. En cualquier caso somos conscientes que la postura bípeda, que caracteriza al hombre al igual que el lenguaje y el pensamiento, permitió, en su momento, desarrollar tanto las capacidades manipulativas como las intelectuales que actualmente identifican al ser humano.

Desde el punto de vista neurofisiológico, se sabe que cuando el ser humano se mueve, acontecen en él una serie de complejos procesos que controlan la postura, dicho control postural sólo parece obvio en las caídas o en aquellas enfermedades que privan del mismo.

La finalidad del control postural es el orientar las distintas partes del cuerpo sin pérdida de equilibrio, tanto en su relación entre sí, como con relación al mundo externo, y mientras el cuerpo está estático o en movimiento.

El sistema postural se enfrenta a tres retos principales:

- Mantener una posición constante (equilibrio) en presencia de la gravedad.
- Generar respuestas que anticipen los movimientos voluntarios en la dirección deseada.
- Ser adaptativo.

DEFINICIÓN DE POSTURA

El concepto de postura o actitud es puramente descriptivo y podría definirse como la posición relativa de las diferentes partes del cuerpo con respecto a sí mismas (el sistema coordinado egocéntrico), al ambiente (el sistema coordinado exocéntrico) o al campo gravitatorio (el sistema coordinado geocéntrico) (Paillard 1974, 1987, 1991). La orientación de una parte del cuerpo puede describirse en relación con cada uno de estos marcos de referencia, según cual sea el contexto funcional. Por ejemplo, el conocimiento de la posición de la cabeza con respecto al medio ambiente es importante para estabilizar la visión, mientras que el de su posición con respecto al resto del cuerpo es importante para mantener la postura erecta (Paillard 1974, 1987, 1991; Ohlmann 1988, Berthoz 1991).

Ahora bien, la postura puede caracterizarse según dos propiedades: la orientación y la estabilización (Amblard 1985). La orientación postural se define como la habilidad para mantener una relación apropiada entre los segmentos del cuerpo y entre el cuerpo y el entorno, así como para mantener una actividad determinada; y para las cuales se utilizan las múltiples referencias sensoriales de las que se dispone (la gravedad, la superficie de soporte, la relación del cuerpo con los objetos del entorno, etc. Por otro lado, la estabilidad postural se define como la habilidad para mantener la posición del cuerpo, y específicamente el centro de masa corporal, dentro de unos límites de estabilidad.

La postura del cuerpo humano exige en todo momento una adecuada distribución del tono muscular, hecho que precisa de una síntesis compleja de múltiples informaciones sensoriales (propioceptivas, exteroceptivas plantares, vestibulares o laberínticas y visuales), las cuales no sólo están en función del entorno sino de los movimientos voluntarios o automáticos llevados a cabo.

CONTROL POSTURAL-EQUILIBRIO POSTURAL

La regulación de la postura con respecto a la gravedad es importante para mantener el **equilibrio postural**, que puede definirse como aquel estado en el que todas las fuerzas que actúan sobre el cuerpo están equilibradas de tal forma que el cuerpo mantiene la posición deseada (equilibrio estático) o es capaz de avanzar según un movimiento deseado sin perder el equilibrio (equilibrio dinámico), es decir, la suma de las fuerzas ejercidas y de sus momentos es cero.

La forma en que el sistema nervioso regula el aparato locomotor para asegurar el **control postural** de la bipedestación exige la producción y coordinación de un conjunto de fuerzas que permiten controlar la posición del cuerpo en el espacio (Shumway 1995) y que son la alineación del cuerpo, el tono muscular y el tono postural. El tono muscular es la fuerza con que el músculo resiste al estiramiento y es necesario para evitar el colapso en respuesta al estiramiento producido por la gravedad. El tono postural, en cambio, es la actividad tónica que tienen los llamados músculos gravitatorios (tríceps sural, tibial anterior, glúteo medio, tensor de la fascia lata, psoas iliaco, paravertebrales) con el objetivo de mantener el cuerpo en una posición vertical durante la bipedestación (Basmajian 1985).

Para el mantenimiento del equilibrio es necesario que la proyección al suelo del centro de gravedad (Borelli 1679, Horack 1994) se mantenga en el interior de la superficie de apoyo (base de sustentación), que en el caso de la postura bípeda es el polígono en el que se incluyen los pies (Thomas 1940, Frank 1990). Para reducir al mínimo el efecto de la gravedad y el gasto energético, en el equilibrio en bipedestación, el cuerpo se mantiene alineado, de tal manera que la línea vertical de la gravedad, en un plano sagital, baja por el centro de la zona mastoidea y un poco por delante de las articulaciones del hombro, la cabeza y el tobillo.

Las estrategias posturales utilizadas para conseguir una posición estable frente a la gravedad dependen de la especie, mientras que los elefantes, por ejemplo, bloquean mecánicamente sus patas alineadas, otros como el perro o el gato, mantienen flexionadas sus patas mediante la tensión de la musculatura.

El ser humano utiliza ambas estrategias, de tal manera que bloquea las rodillas en extensión para mantener el equilibrio estático, y flexiona las extremidades inferiores como preparación para un movimiento intencionado, como cuando se inicia la carrera. Esto es, cada especie presenta una postura determinada que viene establecida genéticamente, y cuyo mantenimiento y adaptación al entorno se fundamentan en la existencia del tono postural y de una cadena de reflejos que nacen en receptores localizados en los diferentes segmentos corporales.

Ahora bien, el control postural, cuyo objetivo final es mantener el equilibrio ortoestático, para permitir la utilización libre de las extremidades superiores y de la atención, dispone de distintas tácticas para mantener la estabilidad, las cuales están en función del tipo de aferencias disponibles (Normes 85, Guidetti 1989), las condiciones externas o ambientales y la edad de los sujetos (Nasher 1985, 1981).

Para mantener el equilibrio durante los distintos movimientos del tronco o de las extremidades, es necesario que el movimiento voluntario vaya precedido de un movimiento contrario y anticipado que traslade la proyección al suelo del centro de gravedad dentro de la nueva base de sustentación que pretende utilizar (Babinski 1899, Horack 1994).

Esto es por ejemplo, cuando pasamos de un apoyo con ambos pies al único apoyo de un solo pie, se produce una considerable reducción de la base de sustentación, de tal manera que el lugar donde se proyecta el centro de gravedad durante el apoyo bipodal queda fuera de

la nueva base de sustentación, por lo que es necesario un conjunto de respuestas interactivas que aseguren el traslado del centro de gravedad de una base de sustentación a otra, las cuales incluyen movimientos articulares a distintos niveles junto a una acción anticipadora, con una gran capacidad de adaptación y que varía según la demanda funcional.

La orden central para un movimiento voluntario de una parte del cuerpo se asocia con una orden simultánea de acción anticipadora que prevé la perturbación postural esperada (Gufinkel 1968, Roland 1980, Marsden 1981, Cordo 1982, Deecke 1990, Massion 1992), y aunque los elementos básicos del control postural son innatos, es posible modificarlos de manera considerable mediante el aprendizaje. Si bien, los ajustes ante las alteraciones no esperadas dependen de la retroacción. Algunos de estos ajustes pueden ser relativamente rápidos y sencillos, como el reflejo miotático, pero por lo general son el producto de complejas reacciones motoras que se aprenden y se liberan como un todo. La magnitud y el tiempo de esos ajustes están relacionados con el contexto y con el movimiento realizado (Cordo 1982, Horak 1984, Brown 1987, Lee 1987, Nardone 1988, Aruin 1988, Toussaint 1998).

La organización central del control del equilibrio se basa en cuatro elementos:

- Valor de referencia estabilizado (Lacquaniti 1992): aquel lugar de proyección al suelo del centro de gravedad en condiciones estáticas (Borelli 1679).
- Señales detectoras de error: aquella información aferente proveniente del sistema laberíntico, visual, propioceptivo y cutáneo respecto a los desequilibrios.
- Esquema corporal postural (Clement 1984, Gurfinkel 1988): aquel que informa sobre la orientación del cuerpo con respecto a la vertical gravitatoria

(receptores vestibulares, graviceptores somáticos) (Mittelstaedt 1983, Riccio 1992, Dietz 1997), sobre la posición de los segmentos corporales unos respecto a otros (aferencias Ia de los husos musculares) y sobre sus propiedades dinámicas (sobre todo de las condiciones de apoyo) (Clement 1984).

- Reacciones posturales: aquellas que mantienen la posición de referencia y que se organizan a partir de los mensajes de error mediante dos tipos de bucles: uno continuo ante los cambios lentos de posición, y otro discontinuo y fásico que asegura una rápida corrección.

Las sinergias musculares (entendidas como el conjunto de músculos que se contraen como una única unidad para llevar a cabo una acción o función) (Van Sant 1997) que se observan cuando se producen reacciones posturales podrían tener tres orígenes:

- Las sinergias fijas estarían organizadas mediante redes nerviosas genéticamente determinadas.
- Las sinergias flexibles estarían organizadas mediante redes nerviosas construidas a través del aprendizaje.
- Las sinergias “computacionales” resultarían de la operación de redes que calcularían en cada instante el estado del sistema interno y el del mundo exterior.

Es por ello que se dice que el control postural es adaptativo, el cual precisa de un control por parte del cerebelo, lo que ha sido demostrado en aquellos estudios en los que pacientes con lesiones cerebelosas eran incapaces de realizar cambios adaptativos (Nashner 1971).

Dicho control postural adaptativo se aprende durante la locomoción, de tal manera que cuando alguno de los componentes posturales se expone a un estímulo adaptativo, dichos componentes aprenden un determinado esquema postural. Por ejemplo, si una persona, capaz de caminar en línea recta con los ojos vendados, la colocásemos sobre un disco que girase a una velocidad constante durante una hora, posteriormente se mostraría incapaz de caminar en línea recta, lo haría describiendo una trayectoria curva, lo que demuestra la capacidad adaptativa del sistema postural, ahora bien, sólo de las extremidades inferiores, ya que si a esta misma persona, tras haber caminado sobre el disco, se desplazase en silla de ruedas, si que sería capaz de hacerlo en línea recta.

BASES NEUROFISIOLÓGICAS DEL CONTROL POSTURAL

La concepción inicial proveniente de los trabajos de Sherrington (1910), que explicaba el control postural como una sucesión de actividades reflejas ha sido sustituida por el concepto del control central regulado a partir de aferencias periféricas y en el que intervienen todos los niveles del sistema nervioso de una forma compleja y dependiente del contexto (Pompeiano 1994) (**Figura 1**).

Los resultados experimentales precedentes muestran claramente una variedad tanto en las aferencias periféricas como en las expresiones motoras.

El control del equilibrio en posición de pie y apoyo bipodal fue modelizado, en un principio, a partir de estudios que recurrían a las plataformas de fuerzas estáticas, como un péndulo invertido (Gurfinkel 1973, Winter 1997) cuyo eje de rotación sería el tobillo. Aunque en algunas circunstancias parece como si el cuerpo se comportara como un bloque rígido que oscilara alrededor del tobillo, el desarrollo del análisis cinesiológico, a partir de la electromiografía de superficie, y el análisis cinemático, a partir de los dispositivos optoelectrónicos, ha permitido evidenciar una organización mucho más sofisticada a partir de la superposición de una serie de módulos superpuestos desde los pies a la cabeza (extremidades inferiores, tronco, cabeza), de forma que cada uno de ellos se encuentra unido al módulo subyacente mediante un conjunto de músculos que disponen de su propia regulación central y periférica (**Figura 2**).

El control postural se organiza, por lo tanto, de un modo segmentario, en forma de actividades reflejas y frecuentemente inconscientes; existe de este modo una regulación de la posición de la cabeza sobre el cuello, de los diferentes segmentos del raquis entre sí y de las extremidades entre sí y en relación con el tronco (Roberts 1978). En lo que concierne al

control de la cabeza conviene resaltar que ésta es el soporte de tres familias de receptores: la retina, los receptores laberínticos sensibles a la gravedad y los propioceptores musculares del cuello. Por consiguiente, la cabeza se puede estabilizar a partir de distintos marcos de referencia y sensores (Isableu 1997): con relación al eje de la mirada (Berthoz 1988, Gresty 1992, Kanaya 1995, Perennou 1997), con relación a la vertical gravitatoria (Bronstein 1988, Pozzo 1991, Assaiante 1993) o con relación al eje del tronco (Amblard 1990). Junto a esta organización segmentaria, existe una coordinación intersegmentaria responsable de la función general de mantenimiento del equilibrio (Massion 1992) (**Figura 3**).

Coordinación segmentaria e intersegmentaria del control de la postura y del equilibrio	
<i>Regulación segmentaria</i>	<i>Regulación intersegmentaria</i>
Reflejo vestibuloocular Reflejo optocinético Reflejo vestibulocervical Reflejo cervicoocular Reflejo monosináptico de estiramiento Reflejo cervicocervical	Reflejos vestibuloespinales Reflejos de estiramiento de larga latencia Reflejos de punto de partida cutáneo o articular

Ahora bien, conviene además señalar que existen variabilidades personales a la hora de utilizar un determinado marco de referencia o una estrategia intersegmental y por tanto, una determinada información aferente (Isableu 2003).

CENTROS

En el control postural intervienen múltiples estructuras del sistema nervioso central (SNC) (Pompeiano 1994), aunque los centros principales son el tronco cerebral, el cerebelo, los ganglios de la base y los hemisferios cerebrales a nivel del área motora suplementaria y del lóbulo parietal derecho (**Figuras 4 y 5**).

Los ganglios de la base y el tronco cerebral son los centros reguladores de los ajustes posturales, actúan de forma anticipada (*feedforward*) y en el bucle de retroacción (*feedback*).

Las estructuras hemisféricas desempeñarían un papel especial en la representación corporal, que fija el sistema de referencia egocéntrico, y en la elaboración de la respuesta motora.

El cerebelo desempeña un papel importante en la regulación del movimiento al nivel de las sinergias musculares. Desde hace unos años se insiste en su papel clave en la adquisición y aprendizaje de los movimientos.

AFERENCIAS PERIFÉRICAS

El control postural exige de un conjunto de entradas o aferencias que incluyen toda aquella información, que procedente tanto del exterior como el interior (Gagey 1994), es imprescindible para la regulación de la postura: aferencias propioceptivas (articulares y musculares), cutáneas, vestibulares y visuales (**Figura 6**)

Aferencias musculares

Las aferencias musculares están controladas por los husos neuromusculares, los cuales incluyen una terminación primaria, conectada a una fibra de tipo Ia, la cuál posee una mayor

sensibilidad al estiramiento pasivo del músculo, sobre todo ante estiramientos rápidos de baja amplitud (del orden de 0,1 mm), y un número variable de terminaciones secundarias que, conectadas a fibras II, tienen un umbral más elevado y una mayor sensibilidad a la posición (Matthews 1981).

Aferencias cutáneas

El grupo de las aferencias cutáneas es heterogéneo, tanto por la naturaleza de los receptores cutáneos como por la de las fibras nerviosas aferentes. Se diferencian, por una parte, los mecanorreceptores, sensibles a la presión y las vibraciones, caracterizados por un umbral bajo de activación y una forma de adaptación variable (fásica o tónica), y cuya inervación está asegurada por fibras de velocidad de conducción rápida; por otra parte, se diferencian los nociceptores, sensibles al dolor, de umbral de estimulación elevado e inervados por fibras de velocidad de conducción lenta.

Aferencias articulares

Los receptores articulares (corpúsculos de Ruffini y corpúsculos de Pacini) se localizan en la cápsula de la articulación y son sensibles a la presión y a la tensión capsular. Su activación se detecta preferentemente en posiciones articulares extremas.

Aferencias vestibulares

El sistema vestibular está situado en el oído interno e incluye dos tipos de receptores: los otolitos, sensibles a la posición de la cabeza y su aceleración lineal, y los canales semicirculares, que se ponen en juego con la rotación de la cabeza y son sensibles a la aceleración angular.

Las aferencias vestibulares se distribuyen hacia los núcleos vestibulares del tronco del encéfalo y el cerebelo donde convergen con información visual. Los núcleos vestibulares dan lugar en la rotación de la cabeza a los reflejos vestibulooculares encargados de estabilizar el entorno visual y durante el desplazamiento lineal a los reflejos vestibulocervicales que regulan el tono muscular y los movimientos de la cabeza y de las extremidades en el desequilibrio (Vitte 1993).

Aferencias visuales

La visión contribuye a mejorar el control postural asegurado en primer lugar por las aferencias propioceptivas y vestibulares. Su papel se vuelve fundamental cuando existe una disminución de las aferencias de otros orígenes (signo de Romberg) y en el control del programa motor durante la marcha para adaptarlo a las condiciones externas (Nashner 1978). En la visión interviene, no solamente la visión consciente (macular y periférica) sino también, la percepción automática del movimiento.

EFFECTORES MUSCULARES

Repartidos en el conjunto de la musculatura tanto axial como periférica se reparten el conjunto de músculos que aseguran la parte activa del control postural y del equilibrio, oponiéndose a la acción de la gravedad. Su distribución se explica fácilmente a partir de la noción de proyección del centro de gravedad y de la cinemática articular. Desde un punto de vista biomecánico, se oponen en cada articulación al momento del centro de gravedad de los segmentos corporales subyacentes (Clement 1984, Nardone 1988, Diener 1990). De este modo es como ejercen la fuerza, bien de un modo pasivo, por la intervención de su componente viscoelástico (tono muscular), o bien de una forma activa mediante su reclutamiento automático (tono postural) (**Figura 7**).

En el esqueleto axial, los músculos extensores del raquis poseen una actividad antigraavitatoria predominante en los niveles cervical y dorsal. En el raquis lumbar y en la cadera, el centro de gravedad se proyecta por detrás de la articulación coxofemoral y cerca de las vértebras lumbares, de tal forma que pone en juego a los músculos del plano anterior, en particular, el psoas iliaco.

En las extremidades inferiores, la proyección del centro de gravedad por delante del centro de rotación de las rodillas permite el mantenimiento de la posición de pie sin activación, mediante la sola puesta en tensión de los elementos capsuloligamentosos posteriores. Por otra parte la activación del cuádriceps asegura el bloqueo de la rodilla a partir del momento en que ésta se aparta de la posición de extensión. En el tobillo, la proyección del centro de gravedad pasa un poco por delante del eje de la articulación tibiotarsiana, lo que implica una activación predominante del músculo tríceps sural en el control del bloqueo del pie en el suelo.

SISTEMA VESTIBULAR

El sistema vestibular está diseñado para obtener información sobre la postura y el movimiento, para lo cual es capaz de medir la aceleración lineal y angular de la cabeza a través de un dispositivo formado por cinco órganos sensoriales presentes en el oído interno (laberinto membranoso o vestibular). Aunque las acciones de los órganos vestibulares se puedan separar conceptual y experimentalmente, los movimientos reales del ser humano producen un patrón complejo de excitación e inhibición en los diversos órganos receptores en ambos lados del cuerpo, que es interpretado adecuadamente por el cerebro, de tal manera que cualquier pequeña alteración en el sistema vestibular provoca importantes desorientaciones y/o vértigos.

La información relativa a la aceleración de la cabeza es transmitida por el nervio vestibular principalmente a los núcleos vestibulares del bulbo raquídeo desde donde se proyecta a los núcleos ventroposterior y ventrolateral del tálamo que a su vez lo hace en las dos áreas corticales 2 y 3 de la corteza somatosensitiva primaria, la cual es la responsable de generar una medida subjetiva de automovimiento y de percepción del mundo externo. Parte de la información vestibular se transmite directa e indirectamente (por conexión con los núcleos vestibulares) al cerebelo, donde converge en la región del mismo conocida funcionalmente como vestibulocerebelo (**Figura 8**).

Las distintas conexiones entre los núcleos vestibulares y los diferentes centros son responsables de la puesta en marcha de una serie de reflejos o reacciones que el cuerpo utiliza para compensar los movimientos de la cabeza y del cuerpo. Estos reflejos son los reflejos vestibulooculares, que mantienen fijos los ojos cuando se mueve la cabeza, y los reflejos

vestibuloespinales, que permiten al sistema motor esquelético compensar el movimiento de la cabeza.

ÓRGANOS RECEPTORES DEL LABERINTO VESTIBULAR

Los laberintos vestibulares son estructuras en espejo que se localizan en los oídos internos y proceden del ectodermo de superficie embrionario. Cada uno de ellos comprende cinco órganos receptores, capaces de medir la aceleración lineal (utrículo y sáculo) y la angular en cualquier eje (conductos semicirculares), una membrana de tejido conjuntivo, que constituye el laberinto membranoso y una capa de hueso laminar, que constituye el laberinto óseo y que separa el laberinto membranoso del hueso esponjoso del cráneo.

Cada órgano está revestido de una lámina de células epiteliales, algunas de ellas producen la endolinfa, líquido extracelular abundante en potasio y rico en sodio y calcio, que baña las superficies celulares apicales. Dentro de estas células epiteliales hay cinco grupos de células ciliadas o pilosas (uno en cada órgano receptor) las cuales se encargan de la transducción mecanoeléctrica. Dichas células presentan en su zona apical un haz piloso con unos 50-70 estereocilios o microvellosidades y un cinocilio, que no es más que un cilio de mayor longitud que los demás. Durante el reposo la mayoría de estas células liberan neurotransmisor manteniendo una señal continua de posición, mientras que durante el movimiento la inclinación del haz piloso hacia el cinocilio induce a una despolarización de la célula, responsable del incremento en la liberación del transmisor sináptico, mientras que la inclinación contraria hiperpolariza la célula ciliada y reduce la liberación de neurotransmisor.

El conjunto de células hiperpolarizadas e hipopolarizadas en cada uno de los órganos receptores y durante cada movimiento provoca un patrón de estimulación que, transmitido por

del nervio vestibular a los núcleos vestibulares de tronco del encéfalo, informa sobre la posición de la cabeza con respecto a la gravedad.

Utrículo y Sáculo (aceleración lineal)

El utrículo y el sáculo son los órganos más sencillos, presentan una estructura saquiforme ovoidea de unos 3 mm de longitud. Las células ciliadas se localizan en una placa elipsoide denominada mácula, de tal forma que, cuando la cabeza está en posición normal, la del utrículo es horizontal mientras que la del sáculo es vertical.

El haz piloso de cada célula ciliada se extiende hacia el espacio endolinfático en cuya parte superior está adherida una lámina gelatinosa, llamada membrana otolítica. Sobre ella, e incluidas en su interior, hay unas partículas densas denominadas otoconias (“polvo auditivo”), de 0,5-1 μm de longitud y constituidos por carbonato cálcico en forma de calcita mineral; es por ello que ambos órganos reciban el nombre de órganos otolíticos.

Ante una aceleración lineal, el laberinto membranoso se desplaza y en él la masa otoconial que arrastra a la membrana otolítica, deslizándose ésta sobre el epitelio subyacente provocando una inclinación de los haces pilosos e iniciándose una respuesta eléctrica en las células ciliadas.

Aunque la aceleración lineal puede ser de cualquier magnitud y estar orientada en cualquier dirección, los órganos otolíticos están diseñados para proporcionar al SNC un único patrón de señales por cada aceleración dentro del intervalo fisiológico. De tal manera que cualquier aceleración sustancial en los planos horizontal y vertical provoca la inclinación de algunos haces pilosos, despolarizando a un grupo de células ciliadas e inhibiendo al grupo complementario. Los utrículos informan sobre la aceleración horizontal mientras que los sáculos lo hacen sobre la vertical.

Los conductos semicirculares (aceleración angular)

Las aceleraciones angulares se producen siempre que un objeto modifica su velocidad de rotación alrededor de un eje, por tanto, la cabeza experimenta una aceleración angular durante los movimientos de rotación o inclinación de la misma, durante los movimientos de rotación del tronco y durante los movimientos de giro en la locución activa o pasiva.

Los tres conductos semicirculares de cada laberinto vestibular detectan estas tres aceleraciones angulares e informan de su magnitud y orientación al cerebro. Se encuentran situados casi perpendiculares entre sí, de manera que representan aceleraciones alrededor de los tres ejes mutuamente ortogonales, si bien, estos no coinciden con los planos anatómicos de la cabeza.

Cada conducto horizontal está situado casi horizontalmente, cuando la cabeza se encuentra en posición anatómica, y es sensible a las rotaciones alrededor de un eje vertical, por ejemplo al rotar la cabeza. Los conductos verticales se encuentran inclinados aproximadamente 45° con respecto al plano frontal, cada uno de ellos en dirección opuesta. Debido a la disposición simétrica de los laberintos vestibulares, ambos conductos horizontales están situados en un plano común y funcionan en conjunto, mientras que cada conducto vertical anterior está situado en el mismo plano que el conducto vertical posterior contralateral.

Desde el punto de vista macroscópico cada conducto semicircular es un tubo cerrado de unos 8 mm de diámetro y relleno de endolinfa. Ahora bien, el líquido (endolinfa) no se puede mover libremente alrededor de la totalidad del conducto semicircular ya que el espacio endolinfático de cada conducto está interrumpido por un diafragma gelatinoso, llamado cúpula, que se extiende a través del conducto en su región más ancha, una dilatación

denominada ampolla. La cúpula está adherida al revestimiento epitelial del conducto, presentando un anclaje más débil en la zona de contacto de la cresta ampular, lugar este donde la cúpula es atravesada por haces pilosos que se extienden desde un grupo de casi 7000 células ciliadas.

Al igual que los órganos otolíticos, los conductos semicirculares detectan aceleraciones debido a la inercia de su contenido, si bien en este caso es la propia masa de endolinfa la que responde a las aceleraciones. Cuando la endolinfa empieza a moverse por una aceleración, presiona contra la superficie de la cúpula arqueándola y estimulando a las células ciliadas.

Al igual que en los demás órganos receptores del oído interno, la estimulación en una dirección despolariza a las células de un lado e hiperpolariza a las del contrario, de igual modo, la magnitud de la respuesta está en relación con la magnitud del estímulo.

PATRÓN DE ESTIMULACIÓN VESTIBULAR

Aunque las acciones de los órganos vestibulares se puedan separar conceptual y experimentalmente, los movimientos reales del ser humano producen un patrón complejo de excitación e inhibición en los diversos órganos receptores en ambos lados del cuerpo, que es interpretado adecuadamente por el cerebro, de tal manera que cualquier pequeña alteración en el sistema vestibular provoca importantes desorientaciones y/o vértigos.

Las neuronas vestibulares se activan de manera tónica en estado de reposo y de manera fásica en respuesta al movimiento de cabeza.

Algunas neuronas que inervan los otolitos responden de forma tónica a la aceleración proporcionada por la gravedad, indicando el grado de inclinación de la cabeza. La respuesta

fásica de las neuronas que inervan los conductos semicirculares y los órganos otolíticos se correlaciona con la velocidad de la cabeza en movimiento. El movimiento de la cabeza al lado contralateral incrementa la descarga neuronal mientras que el movimiento de la cabeza hacia el lado homolateral la disminuye.

Ahora bien, distintos autores han investigado el umbral absoluto de estímulo necesario para que los canales semicirculares respondan ante una aceleración angular (Groen 1948, Hilding 1953, Meiry 1966, Clark 1969, Nasher 1971), situándolos entre $0,05^{\circ}/\text{sg}^2 \pm 0,02^{\circ}/\text{sg}^2$ (Nasher 1971) y $0,67^{\circ}/\text{sg}^2$ (Clark 1969).

NERVIO VESTIBULAR

Las células ciliadas del laberinto vestibular envían sus señales principalmente a los núcleos vestibulares del tronco del encéfalo a través de 20000 axones mielínicos que constituyen el componente vestibular del VIII para craneal.

Los cuerpos celulares de las neuronas vestibulares están agrupados en el ganglio vestibular, localizado dentro del conducto auditivo interno.

Además las células ciliadas del sistema vestibular reciben eferencias del tronco de encéfalo, responsables tanto de incrementar como de reducir la excitabilidad.

No todas las fibras del nervio vestibular terminan en los núcleos vestibulares del tronco del encéfalo (localizados en la unión entre el bulbo y la protuberancia), sino que algunas fibras se dirigen sin hacer sinapsis hacia los núcleos fatigio, úvula y lóbulos floculonodulares del cerebelo a través del pedúnculo cerebeloso inferior.

NÚCLEOS VESTIBULARES

El nervio vestibular se proyecta desde el ganglio vestibular hasta el complejo vestibular homolateral constituido por cuatro núcleos principales (medial, lateral, superior y descendente), y localizados en la parte dorsal de la protuberancia y el bulbo raquídeo, en el suelo del IV ventrículo. Los núcleos vestibulares integran las señales procedentes de la médula espinal, el cerebelo y el sistema visual, y se proyectan a diferentes centros: los núcleos oculomotores, los centros reticulares y medulares dedicados al movimiento esquelético, las regiones vestibulares del cerebelo (flóculo, nódulo, paraflóculo ventral y úvula) y el tálamo. Además cada núcleo vestibular se proyecta a otros núcleos vestibulares homolaterales y contralaterales.

Los núcleos vestibulares se diferencian por su citoestructura en función de una segregación funcional. Los núcleos superior y medial reciben fibras, predominantemente, de los conductos semicirculares, y envían fibras, a través del fascículo longitudinal medial, rostralmente hasta los centros oculomotores y caudalmente hasta la médula espinal. Las neuronas del núcleo medial son predominantemente excitadoras, mientras que las del núcleo superior son inhibitorias. Estos núcleos están implicados principalmente en los reflejos que controlan la mirada.

El núcleo lateral (núcleo de Deiters) recibe fibras procedentes de los conductos semicirculares y de los órganos otolíticos, y se proyecta, principalmente en el fascículo vestibuloespinal lateral, hacia la médula espinal; este núcleo está implicado principalmente en los reflejos posturales.

El núcleo descendente recibe sobre todo aferencias de los otolitos y se proyecta en el cerebelo y la formación reticular, así como en los núcleos vestibulares contralaterales y en la

médula espinal. Este núcleo está, probablemente, más implicado en la integración de señales vestibulares y motoras centrales.

Los tres pares de conductos semicirculares, perpendiculares entre sí, se encuentran situados aproximadamente en la dirección de estiramiento de cada uno de los dos pares de músculos extraoculares complementarios: los conductos horizontales izquierdo y derecho en el plano de los rectos internos y externos, los conductos anterior izquierdo y posterior derecho en un plano próximo al de los rectos superior e inferior y al de los oblicuos derechos superior e inferior; y los conductos anterior derecho y posterior izquierdo en la proximidad del plano de los rectos verticales derechos y de los oblicuos izquierdos.

Las conexiones anatómicas de los nervios vestibulares reflejan en espejo la disposición geométrica, por tanto, las señales procedentes de cada conducto se proyectan en los núcleos motores, de forma que cada conducto excita el par de músculos cuya dirección se opone a la dirección de rotación de la cabeza, mientras que cada conducto inhibe el par de músculos cuya acción tiene la misma dirección.

Las señales motoras correspondientes a los reflejos vestibulooculares se distribuyen a los músculos a través de una complicada red de interneuronas. Dichas señales tienen dos componentes, uno de velocidad y otro de posición, ambos necesarios para que los ojos no volviesen a su posición inicial una vez que la cabeza interrumpe su movimiento. El procesamiento de esta información la llevan a cabo las neuronas del núcleo hipogloso principal y el núcleo vestibular medial en lo relativo al reflejo vestibuloocular horizontal.

SISTEMA PROPIOCEPTIVO

Las aferencias propioceptivas son imprescindibles dentro del control de la postura y del equilibrio, ya que proporcionan información sobre la posición de las distintas articulaciones entre sí y el grado de tensión de la musculatura que las mantiene.

El término propiocepción fue acuñado por Sherrington (1906) al denominar como propioceptivas aquellas señales sensitivas generadas por los propios movimientos del cuerpo al activar los receptores localizados en músculos, tendones, articulaciones y piel. Además esos receptores no sólo informan de los movimientos en sí, sino de la tensión muscular y la posición u orientación de las distintas articulaciones y segmentos corporales. La propiocepción forma parte de una de las cuatro modalidades de la sensibilidad somática (Adrian 1926, 1928), todas ellas mediadas por un sistema de receptores y unas vías de transmisión al cerebro.

Las señales propioceptivas contribuyen a la generación de la actividad motora durante el movimiento, desempeñando un importante papel en la regulación de los movimientos voluntarios y automáticos a partir del estado biomecánico del cuerpo y de las extremidades. Dicha regulación se lleva a cabo a través de los llamados reflejos propioceptivos.

En el mantenimiento de la postura cabe destacar los receptores propioceptivos del cuello que intervienen en el control de la orientación de la cabeza, tanto los articulares (Richmond 1979) como los de la musculatura (músculos angulares de la escápula y fibras superiores de los trapecios), comportándose como situadores espaciales del referencial otolítico (Toupet 1982) y visual (Biguer 1988) (intermediarios entre sistema laberíntico y el oculomotor). Habrá que tener en cuenta, por tanto, que cualquier alteración en la tensión de

dicha musculatura puede ser responsable de generar un disturbio en el funcionamiento del control postural (Baron 1974, Bles 1982, Vidal 1984).

RECEPTORES DE LA PROPIOCEPCIÓN

Los receptores de la propiocepción están formados por distintos tipos de terminaciones nerviosas diferenciadas entre los que destacan: los husos musculares, los órganos tendinosos de Golgi y los receptores cinésicos articulares. Todos ellos se caracterizan por la escasa capacidad de adaptación, lo que facilita una información constante al encéfalo sobre el estado de las distintas partes del cuerpo a fin de garantizar la postura y el equilibrio.

Los husos musculares son grupos especializados de fibras musculares (fibras intrafusales) que se entremezclan paralelamente con las fibras esqueléticas habituales (fibras extrafusales); la diferencia entre ellas radica en la poca capacidad de las primeras para contraerse ya que prácticamente carecen de filamentos de actina y de miosina, si bien, presentan dos tipos de fibras aferentes, una de ellas de conducción rápida (fibras tipo Ia) y otra de conducción lenta (fibras tipo II) (Matthews 1981), las cuales responden a cambios de tensión en la zona media de la fibra intrafusar informando sobre los cambios de longitud en el músculo y de la velocidad de estiramiento.

Los órganos tendinosos de Golgi son propioceptores situados en la unión entre los músculos y los tendones y están formados por una fina cápsula de fibras de colágeno que contiene las terminaciones de fibras tipo Ib activadas ante los cambios de tensión del tendón y que informan sobre la fuerza muscular desarrollada.

Los distintos tipos de receptores cinestésicos articulares (receptores encapsulados, corpúsculos laminares de Pacini, receptores ligamentosos) se localizan en el interior y alrededor de las cápsulas y ligamentos articulares de las articulaciones sinoviales, y responden

a la presión, a la aceleración de desaceleración de movimiento articular, así como a los cambios de tensión en los ligamentos articulares.

A estos tres tipos de receptores habría que añadirles los receptores de la piel, sensibles al estiramiento, como son las terminaciones de Ruffini, las células de Merkel o los receptores de campo, que también envían señales de información postural.

VÍAS SENSITIVAS DE LA PROPIOCEPCIÓN

La información recogida y trasducida por los receptores propioceptivos es transmitida por distintas neuronas sensitivas (las neuronas ganglionares de la raíz dorsal) que al entrar en la médula espinal siguen distintos caminos: el de los cordones posteriores (fascículos de Goll y de Burdach) o el de los fascículos espinocerebelosos (Figura 9).

La información (propioceptiva consciente) transmitida por las neuronas que forman parte de los cordones posteriores asciende directamente, a través de la médula espinal, para hacer su primera sinapsis directamente en el bulbo raquídeo. A lo largo de la médula espinal se mantiene una organización somatotópica de la información de tal manera que los axones que entran en la región sacra se encuentran en la línea media de las columnas dorsales, mientras que los que se incorporan a niveles superiores lo van haciendo por fuera de éstos. En los niveles medulares altos, las columnas dorsales se dividen en dos haces: el fascículo grácil (localizado en la parte interna y contienen las fibras procedentes de los segmentos sacro, lumbar y dorsal inferior del mismo lado) y el fascículo cuneiforme de Burdach (localizado en la parte externa y contiene las fibras procedentes de los segmentos dorsal alto y cervical). Los axones de ambos haces terminan en la parte inferior del bulbo raquídeo, en el núcleo grácil o delgado y en el núcleo cuneiforme, respectivamente.

Por otro lado, la información mecanosensitiva procedente de la cara y el cuello es transmitida por el nervio trigémino al núcleo del trigémino, situado en la protuberancia por delante de los núcleos de la columna dorsal.

Los axones procedentes de los núcleos grácil, cuneiforme y del trigémino cruzan al lado contralateral a nivel del bulbo y de la protuberancia, respectivamente, y ascienden, formando el haz bulbo-talámico (parte del haz lemnisco interno o medial), hasta los núcleos ventrales (postero-interno y postero-externo) del tálamo.

Desde el tálamo la información propioceptiva se proyecta al área somatosensitiva de la corteza cerebral (áreas 1, 2 y 3 de Broadmann). La organización somatotópica de los axones, que se había mantenido a lo largo de toda la vía somatosensitiva ascendente (cordones posteriores-lemnisco medial), se mantiene hasta dichas áreas, creando unos mapas sensitivos del cuerpo donde cada parte del mismo está representada con un mayor o menor área, en función del número de receptores sensitivos especializados presentes en cada una de ellas. Desde éstas zonas sensitivas somáticas de la corteza parten eferencias hacia la corteza motora encargadas de regular, a través de un mecanismo de retroalimentación positiva, la contracción muscular.

El otro camino que seguía la información propioceptiva (propioceptiva inconsciente), era el de los fascículos espinocerebelosos posterior y anterior. La característica de esta vía que la distingue de la anterior, es que el primer nivel de relevo es la propia médula espinal, desde donde parte la segunda neurona de la vía que se proyecta hasta la corteza cerebelosa (en el espinocerebelo). El fascículo espinocerebeloso posterior contiene información del lado homolateral y penetra en el cerebelo a través de los pedúnculos cerebelosos inferiores del bulbo, mientras que el fascículo espinocerebeloso anterior contiene información tanto

homolateral como ipsilateral y penetra en el cerebelo por los pedúnculos cerebelosos superiores de la protuberancia.

SISTEMA VISUAL

La aportación de las aferencias visuales al control del equilibrio no se produce de una forma directa en la transmisión de la vía visual, como sucedía en los dos sistemas aferentes anteriores, sino que se hace a través de múltiples vías accesorias o secundarias que ponen en relación la vía visual con multitud de centros cerebrales.

La vía directa de transmisión de la información visual se produce desde las células retinianas, a través del nervio óptico primero y las cintillas ópticas después, hasta el núcleo geniculado lateral del tálamo y desde éste a la corteza visual primaria (área de 17 de Brodmann).

Ahora bien, como se mencionaba anteriormente, la información visual además tiene otros múltiples lugares de proyección, ya que es necesaria para múltiples funciones como es control postural, los movimientos oculares, el reflejo fotomotor, los ritmos circadianos, algunas funciones conductuales, etc.

Con relación al control postural son de interés las conexiones que se establecen entre los tractos ópticos y los núcleos vestibulares, así como con los tubérculos cuadrigéminos superiores.

La conexión entre el sistema vestibular y el visual se produce a través de la proyección de neuronas retinianas directamente sobre los núcleos vestibulares, donde convergen ambos tipos de aferencias, de tal manera que en ocasiones, las neuronas de los dichos núcleos no son capaces de discernir entre información visual y vestibular, respondiendo de la misma manera.

La interacción entre los sistemas vestibular y motor ocular se pone de manifiesto en los fenómenos de estabilización del ojo (reflejos vestibulooculares y optocinéticos) que

permiten distinguir los objetos están fijos en el espacio visual de los que están en movimiento. Ahora bien, es de sobra conocido que la información visual, en ocasiones, puede resultar engañosa, como por ejemplo en la sensación de movimiento que se tiene cuando toda la escena visual se mueve respecto a un sujeto estacionario, como sucede cuando un tren adyacente al que estamos sentados sale de la estación.

El otro punto de convergencia de la información visual con el sistema regulador de la postura y el equilibrio se establece por las conexiones entre los tubérculos cuadrigéminos superiores y el cerebelo (vestibulocerebelo).

Se dice que el sistema postural utiliza tácticas distintas en función de las aferencias visuales, esto se entiende cuando se compara la estabilidad postural mantenida con los ojos abiertos y con los ojos cerrados.

La repercusión de las aferencias visuales sobre la regulación de la postura ha sido objeto de numerosos estudios, los cuales hablan individualidad respecto a la dependencia o independencia del campo visual (Isableu 1997, 1998, 2003), es decir, los sujetos normales pueden ser visualmente dependientes, aquellos que confían en su campo de referencia visual (aferencias visuales) para el mantenimiento de su equilibrio ortoestático, o visualmente independientes, aquellos que confían en su campo gravitacional (aferencias vestibulares y propioceptivas). Este hecho supondría el registro de un mayor número de oscilaciones posturales, cuando el individuo mantiene la postura con los ojos cerrados, en los sujetos visualmente dependientes que en los propiamente independientes. Aproximadamente el 50% de la población es visualmente dependiente (Amblard 1976, Dichgans 1976, Mauritz 1977, Cremieux 1994, Collins 1995, Lacour 1997, Rougier 1997), porcentaje que se mantiene similar entre los sujetos que presentan deficiencias vestibulares unilaterales (Lacour 1997).

CEREBELO

El cerebelo forma el techo del cuarto ventrículo, localizándose en la cara dorsal del tronco del encéfalo al que queda unido por los pedúnculos cerebelosos (superior, medio e inferior), a través de los que recibe las aferencias y envía las eferencias a distintas partes del cerebro y de la médula espinal, siendo el número de axones que entran en él 40 veces mayor que el número de axones que salen.

Consta de una porción central o vermis y dos porciones laterales o hemisferios cerebelosos, separadas entre sí por cisuras longitudinales. Trasversalmente aparecen otros dos surcos profundos o cisuras que dividen al cerebelo en tres lóbulos: anterior, medio y flocculonodular. Por otra parte, el cerebelo está constituido de una capa externa de sustancia gris (corteza cerebelosa), una capa interna de sustancia blanca y tres pares de núcleos profundos: el fastigio, el interpuesto (comprende el globoso y el emboliforme) y el dentado.

Funcionalmente en el cerebelo se distinguen tres áreas: vestibulocerebelo, espinocerebelo y cerebrocerebelo, las cuales toman su nombre a partir de las aferencias que reciben desde los distintos centros nerviosos.

CORTEZA CEREBELOSA

La corteza cerebelosa está compuesta de tres capas en las que se distinguen cinco tipos diferentes de neuronas. La capa más externa o capa molecular contiene los cuerpos celulares de dos tipos de células inhibitorias (células estrelladas y en cestillo) dispersas entre los axones excitadores de las células granulares y las dendritas de las células de Purkinje, cuyos cuerpos se localizan en capas más profundas. Por debajo de la capa molecular, se encuentra la capa de Purkinje, cuyas células presentan unos grandes cuerpos celulares y unas arborizaciones

dendríticas en abanico que se extienden a la capa superior; sus axones se dirigen hasta los núcleos cerebelosos y vestibulares profundos, formando parte de las eferencias de la corteza cerebelosa; estas señales son inhibitorias en su totalidad y están mediadas por el neurotransmisor GABA. La capa más interna es la capa granular, que contiene los núcleos de las células granulares, unas pocas interneuronas de Golgi, las cuales hacen sinapsis, en los llamados glomérulos cerebelosos, con las fibras musgosas, principal fuente de aferencias del cerebelo.

AFERENCIAS Y EFERENCIAS DEL CEREBELO

El cerebelo recibe dos tipos de aferencias a través de las fibras musgosas y las fibras trepadoras, las cuales establecen sinapsis excitadoras con las neuronas cerebelosas.

Las fibras musgosas se originan en los núcleos de la médula espinal y del tronco del encéfalo y llevan información sensitiva de la periferia, junto a información procedente de la corteza cerebral. Dichas fibras terminan en sinapsis excitadoras en las dendritas de las células granulares, cuyos axones (fibras paralelas) recorren grandes distancias a lo largo de todas las capas cerebelosas excitando durante el trayecto a un gran número de células de Purkinje. En los seres humanos cada célula de Purkinje recibe información hasta de un millón de células granulares, de las que cada una a su vez recoge información de muchas fibras musgosas.

Las fibras trepadoras se originan en el núcleo de la oliva inferior y transportan información somatosensitiva, visual y de la corteza cerebral. Establecen múltiples sinapsis con las células de Purkinje a las que se enrollan a manera de enredadera; cada neurona de Purkinje recibe información de una sola fibra trepadora, mientras que cada fibra entra en contacto con 1-10 neuronas de Purkinje.

Este grado importante de conexiones específica del sistema de fibras trepadoras contrasta notablemente con la convergencia y la divergencia masiva de las fibras musgosas y paralelas. También son diferentes los efectos sinápticos de ambos tipos de fibras; cada fibra trepadora es capaz de producir una prolongada despolarización de una neurona de Purkinje, produciendo lo que se denomina un pico complejo (un pico inicial de gran amplitud seguido de un estallido de gran frecuencia de potenciales de acción de menor amplitud). En contraste las fibras paralelas producen un breve potencial postsináptico o pico sencillo, de tal manera que es necesario la suma espacial y temporal de las señales procedentes de varias fibras paralelas antes de que la célula de Purkinje se active.

Hay que señalar que la actividad de las neuronas de Purkinje es inhibida por las interneuronas estrelladas, en cestillo y las de Golgi.

Las fibras musgosas y trepadoras responden de forma muy diferente a la estimulación sensitiva durante la actividad motora. La actividad espontánea de las fibras musgosas produce una corriente constante de picos sencillos en las células de Purkinje, cuya frecuencia se ve aumentada ante los estímulos (somatosensitivos, vestibulares...), de tal manera que es justamente la frecuencia de los picos la que codifica la magnitud y la duración de los estímulos periféricos o de los comportamientos generados por vía central. En contraste, las fibras trepadoras se activan de forma espontánea a ritmos muy bajos, los cuales solo cambian ligeramente mediante los estímulos sensitivos o el movimiento activo; estas bajas frecuencias no son suficientes para trasportar por si mismas una información importante sobre la magnitud del estímulo, ahora bien, aún se desconoce que es codificado exactamente por los picos complejos; una posibilidad sería que enviasen señales sobre el momento en que se producen los fenómenos periféricos o actuar como desencadenantes funcionales.

Ahora bien, las fibras trepadoras regulan el efecto sináptico de las fibras musgosas-fibras paralelas a las células de Purkinje de dos maneras distintas; una consiste en reducir la intensidad de las aferencias, es decir, la frecuencia de los picos sencillos y otra en producir una depresión selectiva a largo plazo como consecuencia de la despolarización prolongada, de especial interés en los procesos de aprendizaje motor (Marr 1969).

Desde el punto de vista anatomofuncional puede decirse que el *vestibulocerebelo* (anatómicamente equivale al lóbulo floculonodular) recibe información vestibular y visual. La información vestibular, referente a los movimientos de cabeza y a su posición con relación a la gravedad y procedente de los conductos semicirculares y de los órganos otolíticos, llega a través de las fibras musgosas. En cambio la información visual, si bien lo hace igualmente a través de las fibras musgosas, procede de los tubérculos cuadrigéminos superiores y de la corteza visual (Figura 10).

Las neuronas de Purkinje del vestibulocerebelo envían sus eferencias inhibitorias, a los núcleos vestibulares laterales y mediales. A través del núcleo vestibular lateral regula los fascículos vestibuloespinales lateral y medial, encargados de controlar los músculos axiales y los extensores de las extremidades implicados en el equilibrio de la posición erecta y durante la marcha; mientras que a través del núcleo medial regula el fascículo longitudinal medial encargado de controlar los movimientos del ojo y coordina los de la cabeza y los ojos.

Por otro lado el *espinocerebelo* (anatómicamente correspondería al vermis y a la parte intermedia de los hemisferios cerebelosos) recibe información somatosensitiva procedente de la médula espinal a través de varias vías directas e indirectas. Las vías directas están formadas por los fascículos espinocerebelosos ventral y dorsal que proceden de las interneuronas de la sustancia gris de la médula y que terminan en forma de fibras musgosas en el vermis o la corteza intermedia. Estas vías proporcionan información somatosensitiva de las extremidades

inferiores, sobre todo de los propioceptores de los músculos y las articulaciones. Las vías indirectas de la médula espinal al cerebelo establecen sinapsis en primer lugar con las neuronas de varios núcleos de la sustancia reticular. A través de esta vía el cerebelo recibe información sobre el estado cambiante del organismo y su medio ambiente.

A partir de los estudios de Adrian (1943) y Snider (1944) se estableció la presencia de dos mapas somatotópicos invertidos en el cerebelo, de tal manera, que al igual que sucede en la corteza cerebral, la información procedente de cada una de las regiones corporales se proyecta en un determinado lugar de la corteza cerebelosa.

Las neuronas de Purkinje del espinocerebelo se proyecta somatotópicamente a los diferentes núcleos profundos del cerebelo desde donde se controlan diversos componentes de las vías motoras descendentes. Las neuronas del vermis se proyectan al núcleo fastigio desde donde parten neuronas bilateralmente a la formación reticular, a los núcleos vestibulares laterales y al núcleo ventrolateral del tálamo; dichas neuronas intervienen en el control de la cabeza y cuello y de las porciones proximales de las extremidades. Las neuronas de Purkinje de la parte intermedia del hemisferio cerebeloso envían sus proyecciones al núcleo interpuesto, desde el que los axones se proyectan contralateralmente hacia el núcleo rojo y al núcleo ventrolateral del tálamo; estas neuronas intervienen en la precisión de los movimientos imprimidos por la musculatura axial y de las extremidades (es más algunos estudios demuestran la intervención de esta zona en la creación de respuestas anticipadas Vilis 1977, 1980).

En tercer lugar, el *cerebrocerebelo* (anatómicamente las regiones laterales de los hemisferios cerebelosos), está implicado en el ensayo mental de los movimientos y en el aprendizaje motor (Marr 1969), interviniendo también en funciones cognitivas superiores

(Strick 1983, Ivry 1988, 1989). Los hemisferios cerebelosos solo reciben información sensitiva indirecta desde la corteza cerebral a través de las fibras musgosas.

Las células de Purkinje de la corteza cerebelosa envían prolongaciones al núcleo dentado desde donde se proyectan al tálamo ventrolateral y al núcleo rojo contralaterales. Las fibras que se proyectan al núcleo rojo forman parte un circuito de retroalimentación que vía el núcleo de la oliva inferior vuelve al cerebelo a través de fibras trepadoras.

FUNCIONES MOTORAS DEL CEREBELO

El cerebelo interviene tanto en la planificación, el control y el ajuste correctivo de las actividades motoras desencadenadas en otras partes del sistema nervioso, como son la médula espinal, la formación reticular, los ganglios basales o en la corteza cerebral; interviniendo tanto en el control de los movimientos posturales y el equilibrio como en el control de los movimientos voluntarios. Y esto es posible gracias a la información que continuamente recibe de las distintas aferencias y partes del cuerpo.

La función que se le atribuye al cerebelo en el control de los movimientos posturales y el equilibrio está relacionada con el control de los músculos agonistas y antagonistas durante los cambios rápidos en las posiciones del cuerpo. Ahora bien, parece ser que uno de los principales problemas en el control de este equilibrio es el tiempo requerido para transmitir señales de posición y señales cinestésicas desde las diferentes partes del cuerpo y el cerebelo, inclusive utilizando las vías sensitivas de conducción rápida (100m/seg) como son las del sistema espinocerebeloso, ya que una señal desde los pies tarda en llegar al cerebro entre 15 y 20 mseg. Esto supondría, por ejemplo, que en una persona que está corriendo rápido, los pies pueden avanzar hasta 25 cm en el tiempo que tarda en transmitirse la señal, lo cual significaría

que sería imposible que el cerebro supiese la posición exacta de cada parte del cuerpo durante un movimiento rápido.

Para suplir este problema, el sistema nervioso dispone de una serie de circuitos neuronales que permiten predecir donde y como están cada una de las partes del cuerpo en un movimiento dado, por rápido que este sea. Esta es la función del cerebelo, la de almacenar información de recuerdo sobre movimientos aprendidos que permitan desencadenar respuestas programadas para mantener el equilibrio y que son activadas casi instantáneamente a partir de la información procedente de las diferentes aferencias, principalmente del aparato vestibular.

SISTEMAS DE INTEGRACIÓN Y REGULACIÓN

Dentro de este apartado queremos incluir otras estructuras cerebrales, que a parte del cerebelo, intervienen en la regulación, integración y/o transmisión de las diferentes aferencias sensoriales hacia el tálamo y la corteza cerebral. Especial mención requiere, por su relevancia en el control de la postura, la formación reticular y el núcleo de la oliva, a nivel del tronco del encéfalo, o de los ganglios basales a nivel del diencefalo.

También incluiremos en este apartado al tálamo como estación de relevo precedente a la corteza cerebral, y donde se producen de nuevo fenómenos de control y regulación de la información sensorial.

FORMACIÓN RETICULAR

Las neuronas de la sustancia reticular están implicadas en el movimiento, la postura, el dolor, las funciones autónomas y la estimulación, y lo hacen a partir de la integración de la información procedente del aparato vestibular, la médula espinal, el cerebelo, los ganglios basales y la corteza cerebral, centros éstos a los que a su vez la sustancia reticular envía sus proyecciones. Junto con los núcleos vestibulares se le asignan funciones en la regulación del tono muscular de la musculatura antigravitatoria (11).

NÚCLEO DE LA OLIVA INFERIOR

En el núcleo de la oliva inferior o bulbar se produce una convergencia e integración de información somatosensitiva, visual y de la corteza cerebral. En ella, se originan las fibras trepadoras que trasportarán dicha información al cerebelo, donde harán sinapsis con las células de Purkinje, formando parte de un circuito de retroalimentación en el control y regulación de la actividad cerebelosa (Figura 11).

GANGLIOS BASALES

Los ganglios basales forman un conjunto de núcleos subcorticales, particularmente importantes para la organización de la postura y de los movimientos, constituyendo un complejo sistema de circuitos que entrelazan el tálamo con diferentes regiones de la corteza cerebral. Los cuatro núcleos principales de los ganglios basales son el cuerpo estriado (que comprende al núcleo putamen y al núcleo caudado), el globo pálido, la sustancia negra y el núcleo subtalámico.

Existen una gran complejidad en las interconexiones entre los diferentes ganglios basales, así como entre éstos y el tronco del encéfalo, el tálamo y la corteza cerebral (Figura 11). Hay que tener en cuenta que los ganglios basales no tienen conexiones directas de entrada y salida con la médula espinal de tal manera que su intervención en el control motor es a través del resto de los componentes del sistema motor. Las aferencias principales de los ganglios basales proceden de la corteza cerebral y el tálamo, mientras que sus eferencias se dirigen de nuevo a la corteza (a través del tálamo) y al tronco del encéfalo. Casi la totalidad de las eferencias de los ganglios basales son inhibitorias y gabaérgicas.

Aunque en la actualidad existan aún lagunas en la explicación del funcionamiento de los ganglios basales, parece indiscutible su intervención en las funciones esquelomotoras (Marsden 1980), oculomotoras e incluso cognitivas (Hallett 1990) y emocionales. En un principio se asoció la actividad de los ganglios basales unida a la del sistema extrapiramidal, independiente del piramidal, pero desde que se demostró la relación estrecha entre ambas vías, se aceptó la intervención de los ganglios basales en el funcionamiento de ambos sistemas.

Dentro de los circuitos subcorticales en los que intervienen los ganglios basales, interesa, por su relación en el control de la postura y del movimiento, los sistemas esquelomotor y oculomotor. Estos circuitos están muy separados unos de otros tanto estructural como funcionalmente, de tal forma que cada uno de ellos se origina en un área específica de la corteza cerebral e implica a diferentes partes de los ganglios basales y del tálamo.

De esta forma, el circuito esquelomotor comienza y termina en las zonas motoras precentrales (la corteza premotora, el área motora suplementaria y la corteza motora) e implica tanto a las áreas somatosensitivas poscentrales de la corteza cerebral como al tálamo y a los ganglios basales, concretamente al núcleo putamen (núcleo de entrada), al globo pálido y la sustancia negra (núcleos de salida). Señalar que la información transmitida por la corteza mantiene su organización somatotópica en el tálamo y en los núcleos basales.

La conexión entre los ganglios basales y el tálamo se hace a través de vías directas e indirectas. Las vías directas funcionan por retroalimentación positiva, es decir, la ausencia de señal es lo que permite que se activen las neuronas talámicas aumentando su actividad talamo-cortical y por tanto facilitando el movimiento. Por el contrario, las vías indirectas funcionan por una retroalimentación negativa, esto es, las eferencias de los ganglios basales inhiben a las neuronas del tálamo y por lo tanto el movimiento.

Luego en la regulación y control del movimiento por parte de los ganglios basales debe existir un equilibrio en el funcionamiento de ambas vías (directa e indirecta) ya que un aumento de la actividad en la vía indirecta tendría como resultados trastornos hipocinéticos (acinesia, bradicinesia, hipertonía, temblor de reposo... como sucede por ejemplo en la enfermedad de Parkinson), mientras que una disminución en la actividad de dicha vía

ocasionaria trastornos hiperkinéticos (discinesia, hipotonía, atetosis, posturas anormales mantenidas... como sucede en la corea o el balismo).

Otra cosa que parece clara es que los ganglios basales intervienen tanto regulando el movimiento propiamente dicho, es decir, una vez que éste se ha iniciado, como en la preparación del mismo.

Otro circuito en el que participan los ganglios basales es en el circuito oculomotor, originado en los campos motores frontales y suplementario y que se proyecta al núcleo caudado desde el que parten proyecciones a la sustancia negra regresando a los campos oculares frontales y al tubérculo cuadrigémino superior con señales inhibitorias.

TÁLAMO

El tálamo es el asiento de la tercera neurona de la vía sensitiva, constituyendo un eslabón esencial en la transferencia de la información sensitiva desde los receptores periféricos a las regiones de procesamiento sensitivo de los hemisferios cerebrales. En un principio se pensaba que el tálamo era una simple estación de relevo, pero actualmente está claro que desempeña un importante papel en el control y en la modulación de la transmisión sensitiva, de tal forma que, el tálamo determina si la información sensitiva alcanza o no la consciencia en la neocorteza.

Además el tálamo (concretamente los núcleos ventrolaterales del mismo) participa en la integración de la información motora del cerebelo y los ganglios basales y trasmite dicha información a las regiones de los hemisferios cerebrales que se ocupan del movimiento.

Al igual que otras zonas del cerebro el tálamo presenta su propio sistema de regulación o retroacción inhibitorias para regular su actividad y función.

CORTEZA CEREBRAL

La corteza cerebral es el destino final de muchas de las aferencias procedentes de los distintos centros del sistema nervioso central (Figura 12).

Las regiones corticales que intervienen en la regulación y control de la postura, del equilibrio y del movimiento son principalmente las áreas premotoras, motoras y somatoestésicas.

ÁREAS SENSITIVAS PRIMARIAS

Las áreas sensitivas primarias (áreas 1, 2 y 3 de Brodmann) son el destino final de la mayor parte de la información somatosensitiva procedente de los diferentes receptores y centros del sistema nervioso central, principalmente desde el tálamo. En ellas se mantiene la misma disposición somatotópica, a la que se venía haciendo referencia anteriormente, de tal manera que la información procedente de cada parte del cuerpo se proyecta en un determinado lugar de la corteza sensitiva. En la integración de la información sensorial en dichas áreas intervienen otras áreas de asociación (áreas 5 y 7 de Brodmann) que completan el procesamiento de la información y envían sus eferencias a distintos lugares de la corteza cerebral, entre los que se encuentra la corteza motora primaria, responsable de la respuesta motora.

ÁREAS PREMOTORAS

Las áreas premotoras (área premotora propiamente dicha y área motora suplementaria), están situadas por delante del área motora primaria y constituyen, junto con los ganglios basales, el cerebelo y la corteza primaria un complejo sistema en el control del movimiento y de la postura.

El área premotora (áreas 6 y 8 de Brodmann) es el lugar de proyección de aferencias cerebelosas, mientras que el área motora suplementaria lo es de los ganglios basales, ambas vía núcleo ventrolateral del tálamo. Ambas regiones presentan conexiones densas y recíprocas entre sí y con el área motora primaria (Strick 1983). A esto habría que añadir las proyecciones que llegan desde cinco regiones del área somatoestésica.

El destino final de las eferencias del área premotora es fundamentalmente el área motora primaria, si bien, este área proyecta directamente sobre los núcleos neuromusculares del tronco del encéfalo y de la médula llevando a cabo una función independientemente de las zonas motoras primarias, interviniendo en la organización de los movimientos visuodirigidos y en las actividades vinculadas a la prensión de alimento y de la manipulación, características estas que se encontraban también en el neocerebelo (Massion 1993). Entre las proyecciones del área premotora a la corteza motora, unas son directas (conexiones subcorticales) mientras que otras son a través de conexiones e interconexiones entre el tálamo, los ganglios basales y el cerebelo.

El área motora suplementaria está implicada en los movimientos autoiniciados en las tareas bimanuales y en las secuencias de actos motores (Passingham 1989, Deecke 1990, Deiber 1991, Viallet 1992, Halsband 1993). Sus vínculos con el área parietal 5 (área cinestésica), explican su probable función en la elección y estabilización de los segmentos corporales utilizados como referencia egocéntrica para el acto motor (Viallet 1992).

ÁREA MOTORA PRIMARIA

El área motora primaria (área 4 de Brodmann) constituye (junto con las áreas premotoras) la integración final de la información y el inicio de la respuesta motora tras el oportuno procesamiento de la información sensitiva. Contiene neuronas motoras piramidales,

muy grandes, que envían sus fibras hasta la médula espinal a través del tracto corticoespinal, manteniendo un contacto directo con las motoneuronas anteriores de la médula espinal interviniendo en el control del movimiento sobre todo de los músculos individuales o pequeños grupos musculares.

A la corteza motora llegan diferentes aferencias de los distintos centros de integración y relevo del sistema nervioso central:

- Fibras subcorticales provenientes de regiones adyacentes a la corteza (áreas sensitivas somáticas y áreas frontales), así como de las cortezas visuales y auditivas.
- Fibras subcorticales procedentes del hemisferio cerebral contralateral.
- Fibras sensitivas somáticas derivadas directamente del complejo ventrobasal del tálamo y que transmiten principalmente información táctil, articular y muscular.
- Tractos procedentes de los núcleos ventrolateral y ventroanterior del tálamo, los cuales recibían aferencias desde el cerebelo y los ganglios basales, y proporcionan señales necesarias para la coordinación estos centros y la corteza cerebral.
- Fibras provenientes de los núcleos no específicos del tálamo, las cuales controlan probablemente el nivel general de excitabilidad de la corteza motora, de la misma forma que lo hacen en la mayor parte del resto de las regiones de la corteza cerebral.

Una vez procesada la información, la corteza cerebral motora envía sus eferencias por medio de diferentes tractos nerviosos, prácticamente todos ellos formando parte de la vía piramidal. Algunas de dichas eferencias están en relación directa con la respuesta motora,

mientras que otras se dirigirán a los distintos centros del sistema nervioso que, como se ha descrito en los capítulos precedentes, forman parte de esos circuitos de regulación, modulación y control de la información:

- Tracto piramidal o corticoespinal propiamente dicho: es la vía de salida más importante de la corteza. Se origina aproximadamente en un 60% en el área motora primaria, en un 20% en la corteza premotora y en un 20% en las áreas sensitivas somáticas posteriores. Desciende hacia el tronco del encéfalo donde la mayoría de las fibras se decusan al lado contrario descendiendo en los tractos corticoespinales laterales de la médula espinal terminando sobre las motoneuronas anteriores e interneuronas de las regiones intermedias de la sustancia gris medular. Las fibras que no cruzan descienden ipsilateralmente formando los tractos corticoespinales ventrales, las cuales cruzarán al lado contrario posteriormente a nivel del cuello o de la zona dorsal. La vía piramidal contienen tanto fibras mielinizadas de gran diámetro (originadas en las células piramidales gigantes o células de Betz) como fibras amilínicas de menor diámetro.
- Fibras corticonucleares que llegan a los núcleos neuromusculares de los pares craneales motores.
- Tracto de fibras formado por colaterales de los axones de las células gigantes que se introducen de nuevo en la corteza y cuya función es regular la excitabilidad de la misma.
- Fibras que se dirigen a los núcleos ganglios basales, desde donde después partirán fibras hacia el tronco del encéfalo.
- Fibras hacia los núcleos rojos, desde donde parten fibras hacia la médula espinal a través del tracto rubroespinal.

- Fibras hacia la sustancia reticular del mesencéfalo, desde donde se propaga la señal hacia la médula espinal a través de los tractos reticuloespinales y hacia el cerebelo a través de los tractos reticulocerebelosos.
- Fibras hacia los núcleos protuberanciales que dan lugar a las fibras pontocerebelosas que llegan a los hemisferios cerebelosos.
- Fibras colaterales hacia los núcleos de la oliva inferior, desde donde parten señales hacia distintas áreas del cerebelo.

Finalmente la información motora se organiza en dos sistemas de control que, formando parte de diferentes vías descendentes, actúan sobre la musculatura periférica (Kuypers 1981). Uno de ellos es el sistema lateral (vía piramidal, vía rubrospinal), que actúa sobre la musculatura distal y otro, el sistema medio (vía piramidal, vía vestibuloespinal, vía reticuloespinal), que actúa sobre la musculatura proximal y axial. Este tipo de organización tiene como finalidad asegurar una tensión suficiente a los segmentos axiales y proximales para permitir el soporte de los segmentos distales y su orientación en el espacio pericorporal con vistas a tareas de prensión y manipulación.

El sistema axioproximodistal está estrechamente coordinado con el sistema postural antigraavitatorio, el primero tendría como soporte anatómico las vías reticuloespinales, mientras que el segundo ejercería su control a través de la vía vestibuloespinal; en ambos casos actuando sobre las motoneuronas, las interneuronas y las neuronas propioespinales.

ESTRATEGIAS POSTURALES

Como ya se mencionó al principio de este ensayo, el control postural tiene como finalidad mantener la postura en equilibrio para lo cual, la integración de toda la información sensorial en el SNC, da como resultado el desarrollo de un conjunto de respuestas posturales que se conocen con el nombre de **estrategias de estabilización o ajustes posturales**.

Para compensar el efecto perturbador del movimiento y con la finalidad de prevenir o reducir al máximo el desplazamiento del centro de gravedad, el cerebro utiliza dos procedimientos. Uno de ellos implicaría un **ajuste postural reaccional** (reflejos), con el inconveniente de sobrevenir un cierto retraso ya que requieren información sensorial (*feedback*), mientras que el otro consistiría en una serie de **ajustes posturales anticipados**, que a través de redes nerviosas adaptativas, se liberarían como un todo antes de iniciarse la perturbación (Cordo 1982, Clement 1984, Gahery 1981, 1987, Bouisset 1991, Massion 1992), están generadas centralmente (*feedforward*) y no requieren aferencias sensoriales (Badke 1997).

En la mayor parte de los actos motores hay que desplazar algunos segmentos corporales para efectuar un movimiento y, al mismo tiempo, se ha de estabilizar la posición o la orientación de otros segmentos como la cabeza o el tronco, que sirven de valor de referencia (referencial egocéntrico) (Paillard 1974, 1987, 1991). Esto supone que el movimiento en sí mismo es una fuente de perturbación de la postura, ya que modifica la proyección al suelo del centro de gravedad, y genera un conjunto de fuerzas de reacción sobre los distintos segmentos que contribuyen al desequilibrio.

AJUSTE POSTURAL REACCIONAL

Los ajustes posturales reaccionales comprenden un conjunto de reflejos que, requiriendo información sensorial, contribuyen a mantener la postura:

- Reflejos vestibuloespinales.
- Reflejos vestibulocervicales.
- Reflejos cervicocervicales.
- Reflejos cervicoespinales.
- Reflejos vestibulooculares.
- Reflejos optocinéticos.

La finalidad de los reflejos posturales es mantener la postura de referencia o adaptarla al entorno, de tal manera que estos estabilizan en primer lugar la cabeza con respecto al espacio (vestibulocervicales y cervicocervicales), después el tronco en relación con la cabeza (vestibuloespinales, y cervicoespinales) y, finalmente, los miembros con relación al tronco (Roberts 1978, Nacer 1988, Berthoz 1988, Grossman 1988, Grossmann 1988, Assaiante 1993, Amblard 1997, Perennou 1997).

El **reflejo vestibulocervical** es de gran importancia para estabilizar la cabeza con relación al espacio. Ante un movimiento cefálico la señal vestibular generada desencadena el reflejo vestibulocervical que actúa provocando una respuesta motora sobre los músculos del cuello para estabilizar la cabeza con relación al espacio oponiéndose al movimiento perturbador, lo que necesariamente tiende a anular la señal vestibular en su origen, es decir, este sistema funciona por retroacción negativa activado por el error.

El **reflejo cervicocervical**, por el contrario, responde a las señales propioceptivas del estiramiento de los músculos y de las articulaciones del cuello y genera una respuesta encargada de estabilizar la cabeza con relación al tronco (más que al espacio).

En consecuencia, cuando el tronco está estacionario los reflejos vestibulocervicales y cervicocervicales colaboran en la estabilización de la cabeza (Grossmann 1989). Pero cuando el tronco gira en relación con la cabeza, como cuando se mira a un objeto fijo al tiempo que se gira en una esquina el reflejo cervicocervical tiene que ser suprimido, de forma que el reflejo vestibulocervical estabiliza por sí solo la cabeza (Spinelli 1995).

La estabilidad postural se completa gracias a los reflejos **vestibuloespinales y cervicoespinales**, que funcionando de forma similar a los anteriores se complementan y se retroalimentan entre sí.

Estos reflejos son los responsables, por ejemplo, de que en un cuadrúpedo cuando se le inclina la cabeza y el tronco hacia un lado, las respuestas vestibuloespinales son las responsables de extender las extremidades de dicho lado y flexionar las del lado contrario para oponerse a la perturbación. Ahora bien, si únicamente se inclina el tronco mientras que la cabeza permanece estacionaria respecto a éste, la respuesta cervicoespinal se opone a la inclinación. Sin embargo, si se hace girar la cabeza mientras el tronco permanece inmóvil, estos dos reflejos se oponen entre sí.

Otra respuesta vestibuloespinal innata es la que se produce en las caídas repentinas, en las que el ser humano ofrece inesperadamente una respuesta extensora

esteriotipada de los músculos antigravitatorios de las extremidades inferiores que sirven para evitar la caída, ahora bien, teniendo en cuenta que la latencia de la respuesta fija es inferior a 100 ms, la respuesta sólo es útil en caso de caídas desde alturas suficientemente grandes como para permitir que la respuesta tenga tiempo de presentarse.

La contribución vestibular al control postural depende del tipo de perturbación impuesta y del lugar en el que se produce (pie, cabeza...).

Todos estos reflejos, aún siendo innatos, pueden ser sometidos voluntariamente a un control superior para ajustarse al patrón intencional del movimiento voluntario con el fin de adaptarse al contexto funcional.

Por otro lado los **reflejos vestibulooculares** son los responsables de mantener quietos los ojos cuando la cabeza se mueve con el fin de mantener sin movimiento las imágenes en la retina. Existen tres reflejos vestibulares diferentes, originados en los tres componentes principales del laberinto:

1. El reflejo vestibular de rotación, el cual compensa la rotación de la cabeza y recibe su aferencia predominantemente de los conductos semicirculares.
2. El reflejo vestibular de traslación, que compensa el movimiento lineal de la cabeza.
3. La respuesta ocular de contrarrotación, que compensa la inclinación de la cabeza en el plano vertical. Este reflejo, junto al anterior, reciben sus aferencias predominantemente desde los órganos otolíticos.

Cuando los conductos semicirculares perciben una rotación de cabeza en una dirección, los ojos rotan lentamente en la dirección opuesta para que la visión sea clara, si bien, posteriormente los ojos realizan un movimiento retrógrado a través del centro de la mirada originando un patrón repetitivo que recibe el nombre de nistagmo (combinación de fase lenta y rápido del movimiento ocular).

El movimiento lineal es percibido por los órganos otolíticos y es más complejo que el movimiento de rotación, ya que cuando la cabeza se mueve la imagen de un objeto próximo se desplaza más rápidamente en la retina que la de un objeto distante, de tal manera que el reflejo vestibular de traslación debe tener en cuenta la distancia a la que se encuentra el objeto visualizado, ya que cuanto mayor sea la distancia menor es el movimiento ocular. Los órganos otolíticos también perciben la aceleración lineal constante que la gravedad ejerce sobre la cabeza.

Ahora bien, los reflejos vestibulares precisan de la información del sistema optocinético para completar su función de estabilización de los ojos ya que en determinadas situaciones como es a la oscuridad o a los movimientos muy lentos, los órganos vestibulares no responden muy bien y precisan de los reflejos optocinéticos para completar su función.

Por tanto, los **reflejos optocinéticos** proporcionan información al sistema vestibular, que éste utiliza para estabilizar los ojos. El hecho de que tanto el movimiento de imágenes en la retina, como el movimiento de cabeza induzcan al nistagmo y la percepción de movimiento, se debe a que las neuronas relacionadas con la visión (neuronas retinianas) se proyectan en los núcleos vestibulares en el mismo lugar al que llegan las señales vestibulares. Las neuronas que reciben aferencias no pueden distinguir entre señales visuales y vestibulares de manera que responden idénticamente al

movimiento de una imagen en la retina, y probablemente esta es la razón por la que las personas no puedan distinguir en ocasiones entre ambos tipos de movimientos.

Las células del núcleo de la cintilla óptica (neuronas retinianas) responden preferentemente a los estímulos que se mueven a través de la retina en una dirección temporal-nasal y a los estímulos cuya velocidad de movimiento es baja. Si bien, en los primates el reflejo optocinético está completado por un sistema cortical, que responde además a estímulos que se mueven a velocidades mayores o en una dirección nasal-temporal.

AJUSTES POSTURALES ANTICIPADOS

Los ajustes posturales anticipados, como su nombre indica, son acompañamientos posturales que prevén el efecto del movimiento con el fin de reducir al mínimo la alteración postural producida por este. Estos ajustes posturales aparecen ante la ejecución de los movimientos voluntarios, estabilizan la postura y se caracterizan por la contracción de ciertos grupos musculares que no intervienen directamente en el movimiento voluntario propiamente dicho.

Como es fácil de entender estos ajustes posturales requieren la adquisición de información, por medio de la experiencia, y el aprendizaje y almacenaje de esas reacciones o sinergias que, de una forma prácticamente automática e inconsciente, se liberan como un todo.

Dentro de los ajustes posturales tiene especial relevancia en el mantenimiento de la postura bípeda el **aprendizaje motor del control vestibuloocular**, en el que interviene de una manera muy importante, al igual que en el resto de los ajustes posturales, el cerebelo.

El aprendizaje motor del sistema vestibuloocular es adaptativo, ya que es capaz de ajustarse a la nueva demanda funcional, y plástico, ya que una vez establecido un cambio este se mantiene. Este cambio o ajuste en la eficacia sináptica recibe el nombre de ganancia nerviosa en la vía refleja.

Se sabe que el cerebelo interviene en la adaptación del control vestibuloocular, y por lo tanto en el del control postural, aunque la forma en la que participa sigue siendo hoy en día un motivo de controversia entre los investigadores. Lo que no está aclarado es si el cerebelo es el que almacena e integra la señal adaptativa del control postural (Ito 1984) o en cambio es el que la integra y la dirige hacia el lugar de su almacenaje en el tronco del encéfalo (Miles 1980, Luebke 1994). En cualquier caso es indiscutible el papel primordial y esencial del cerebelo en el proceso de adaptación del control vestibuloocular.

Las células de Purkinje de los lóbulos floculonodulares del cerebelo reciben señales de las neuronas sensitivas del laberinto vestibular a través de una vía formada por fibras en musgo y paralelas (Ito 1984), las cuales a su vez transmiten una señal inhibitoria a los núcleos vestibulares del tronco del encéfalo, los cuales recibían a su vez una señal excitatoria por parte de dichas neuronas del laberinto, de forma que la ganancia del reflejo vestibuloocular podía ser regulada de forma adaptativa mediante la alteración de las fuerzas relativas de las vías excitatoria directa e inhibitoria refleja (Ito 1984); ahora bien, la forma concreta sobre como se controla esta regulación aún está pendiente de estudio.

Algunos autores sostienen que son las señales transmitidas por las fibras trepadoras las responsables de la regulación de la ganancia (Marr 1969, Ito 1984), es decir, la señal transmitida por la vía óptica accesoria de la retina al núcleo de la oliva

inferior y de éste a las vías de las fibras trepadoras, que se dirigen al cerebelo vestibular, son las responsables de esa línea de “enseñanza” que establece los parámetros para la adaptación en la sinapsis fibra paralela-célula de Purkinje. Compatible con esta idea es el hecho de que en las lesiones cerebelosas el potencial de aprendizaje se encuentre suprimido.

Ahora bien, conviene reflejar los experimentos de Miles (1980) y Luebke (1994) que reflejan el hecho de que las señales de salida de las células de Purkinje solo eran reguladas durante el proceso de aprendizaje adaptativo, volviendo a su estado original tras completarse la adaptación, sin dejar, aparentemente, ningún “rastros de memoria” en la corteza cerebelosa, lo cual sugiere que es la señal de salida de la célula de Purkinje la que representa la línea de enseñanza más que la señal de entrada en la fibra trepadora. Este autor (Luebke 1990) concluye además que los lugares de aprendizaje adaptativo son las neuronas del tronco del encéfalo donde las células de Purkinje envían sus proyecciones, siendo el cerebelo el que forma la señal que dirige la adaptación.

ESTRATEGIAS POSTURALES EN BIPEDESTACIÓN

Ahora bien, en el mantenimiento del equilibrio los ajustes posturales o las estrategias de estabilización, ya sean reaccionales o anticipadas, se producen de un modo prácticamente simultáneo y resulta imposible en la práctica separar unos de otros. Consideradas de forma global las estrategias posturales en bipedestación se caracterizan por patrones de sinergias musculares que permiten mantener el equilibrio y/o recobrar la estabilidad en múltiples circunstancias y situaciones. Las más estudiadas y conocidas

son las que se producen en el plano anteroposterior y que se clasifican como estrategia de tobillo, de cadera y de suspensión (Cordo 1982).

En la **estrategia de tobillo** (Nashner 1985) el punto de partida se sitúa en la articulación del tobillo. Se caracteriza por la activación de los músculos anteriores o posteriores del tobillo (principalmente el músculo tibial anterior y el tríceps), del muslo (músculos isquiotibiales) y del tronco (músculos paravertebrales), en una secuencia de distal a proximal (Nashner 1981). En esta estrategia el individuo oscila como un péndulo invertido y consigue un cambio de la posición del centro de gravedad del cuerpo por rotación en torno a la articulación del tobillo con un movimiento mínimo de caderas o rodillas.

Este tipo de estrategia se observa ante perturbaciones ligeras, lentas y cuando la superficie de apoyo es amplia y firme, pero para que sea eficaz requiere una amplitud de movimiento intacta en los tobillos. Se cree que estas respuestas son activadas como reacción ante los estímulos visuales y vestibulares y como respuestas de reflejo de estiramiento monosináptico (respuestas M2).

En la **estrategia de cadera** el punto de partida es la articulación de la cadera y se caracteriza por la activación de la musculatura anterior o posterior, pero en una secuencia de proximal a distal (Nashner 1981), consiguiendo una reubicación del centro de gravedad por flexión o extensión de la cadera. La actividad muscular empieza alrededor de los 90-100 ms en los músculos abdominales y luego en el cuádriceps. Estos patrones musculares están asociados con las correcciones de los balanceos hacia atrás evitando la caída en dicha dirección.

La estrategia de cadera se usa para restaurar el equilibrio como reacción frente a perturbaciones rápidas y largas o cuando la superficie de soporte es pequeña. También es la estrategia utilizada normalmente por los ancianos (Wollacott 1986), lo cual viene a justificar las posibles alteraciones en el control postural provocadas por el envejecimiento (Toupet 1992).

Por último **la estrategia suspensoria o de paso** se da cuando las perturbaciones son lo suficientemente fuertes como para desplazar el centro de gravedad fuera de la base de soporte de los pies. El cuerpo responde flexionando las extremidades inferiores, con lo que el centro de gravedad desciende, y desplazando un pie hacia delante para hacer una nueva base de soporte, acercando el centro de gravedad hacia ésta.

Esta estrategia se utiliza normalmente cuando las estrategias de tobillo y de cadera son ineficaces y cuando las perturbaciones son muy largas o rápidas.

FIGURAS

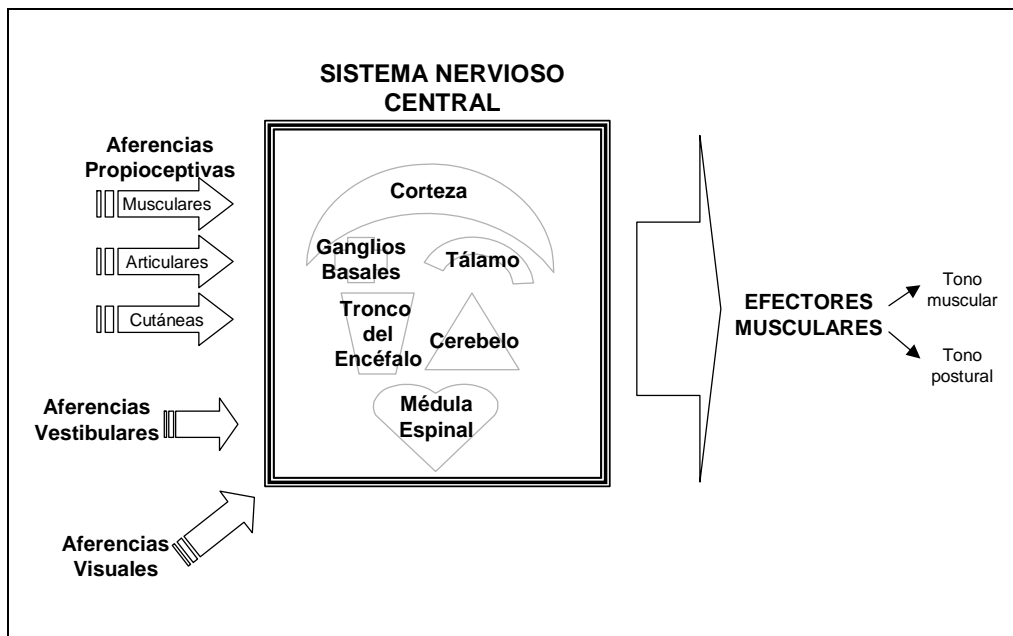


Figura 1

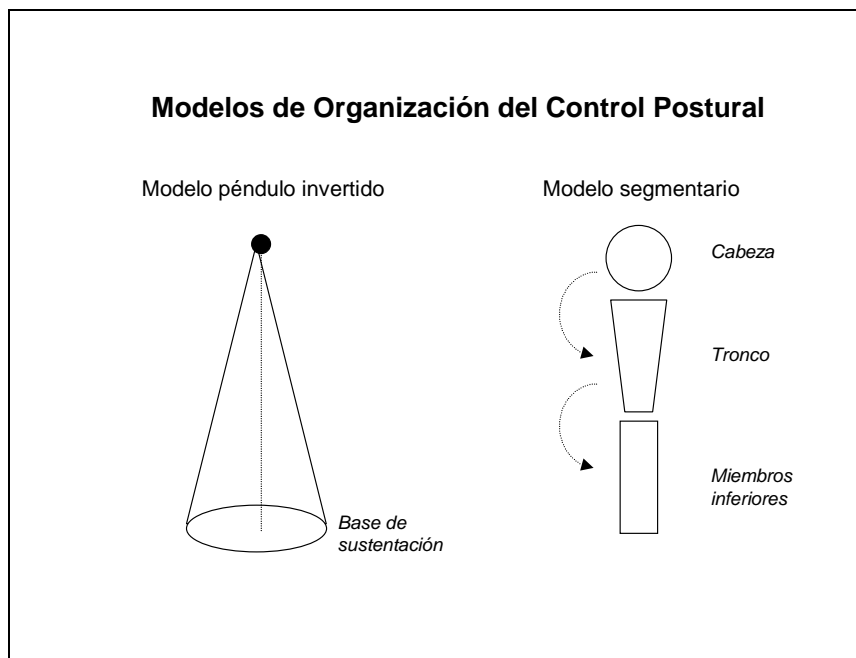


Figura 2

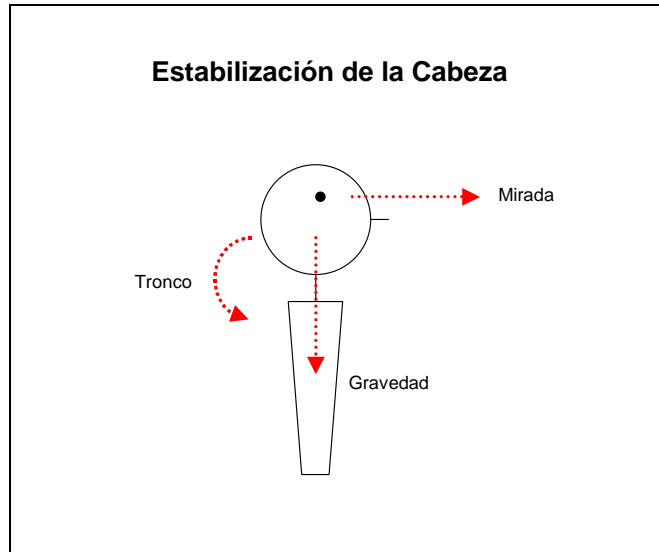


Figura 3

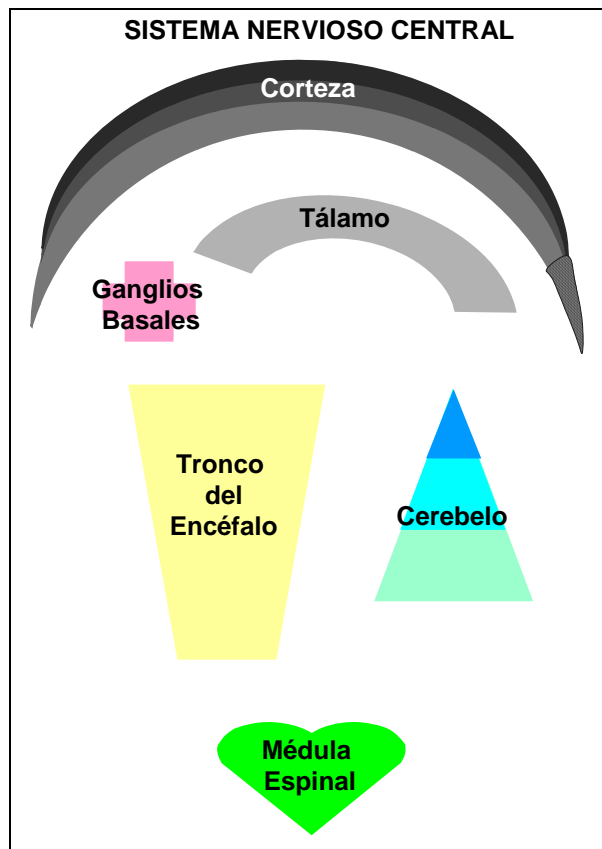


Figura 4

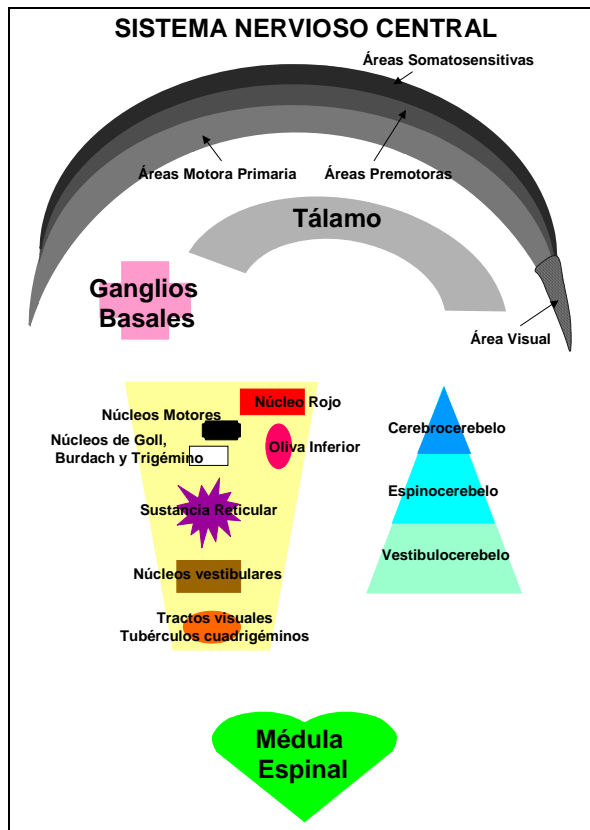


Figura 5

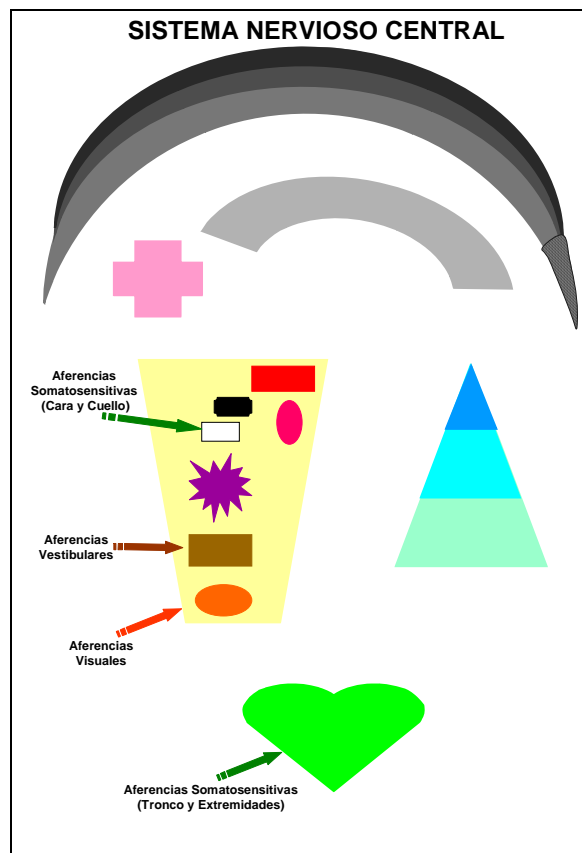


Figura 6

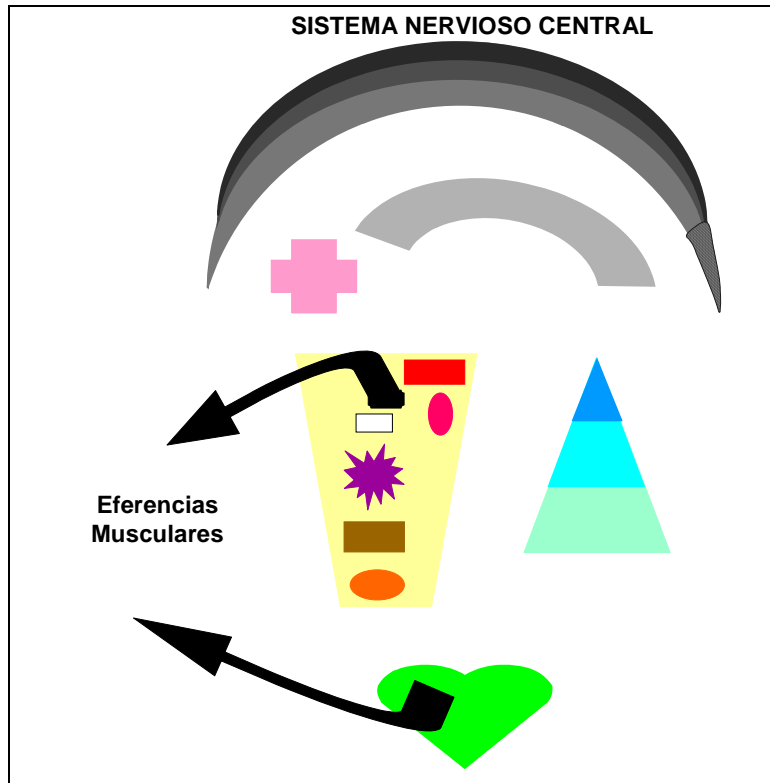


Figura 7

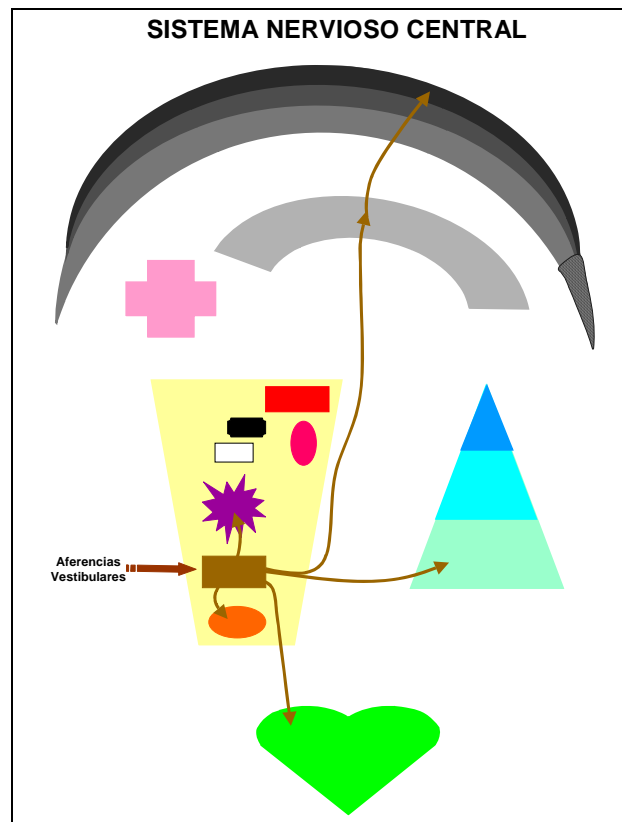


Figura 8

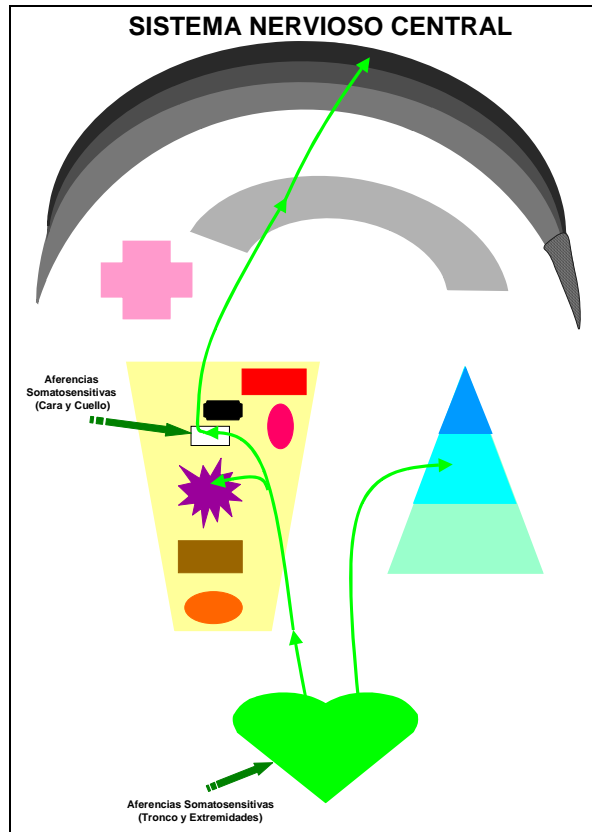


Figura 9

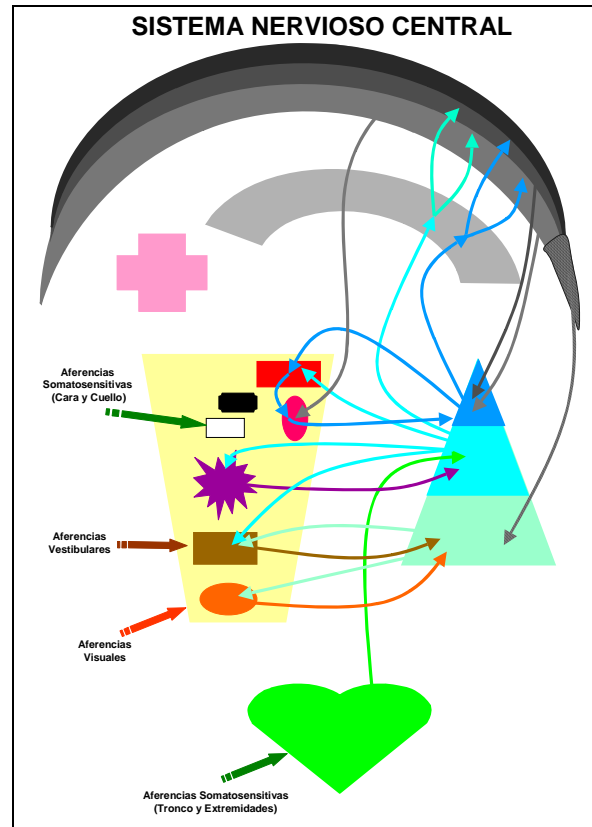


Figura 10

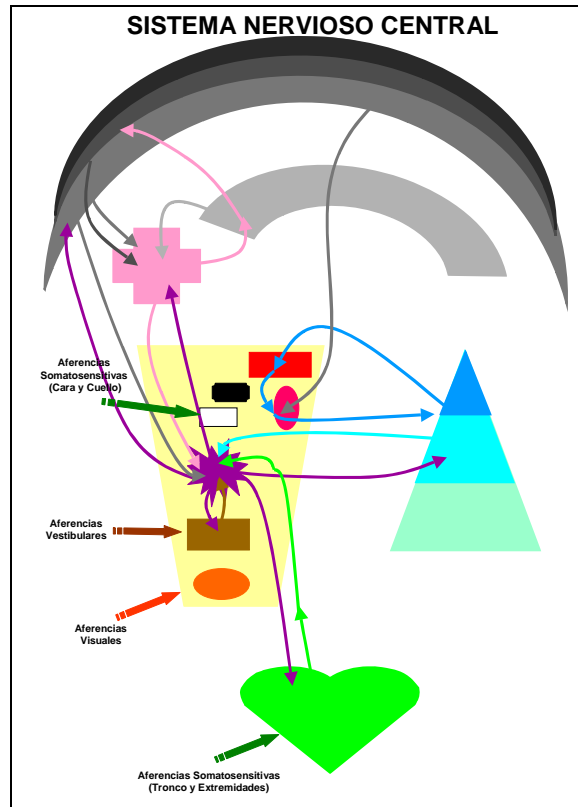


Figura 11

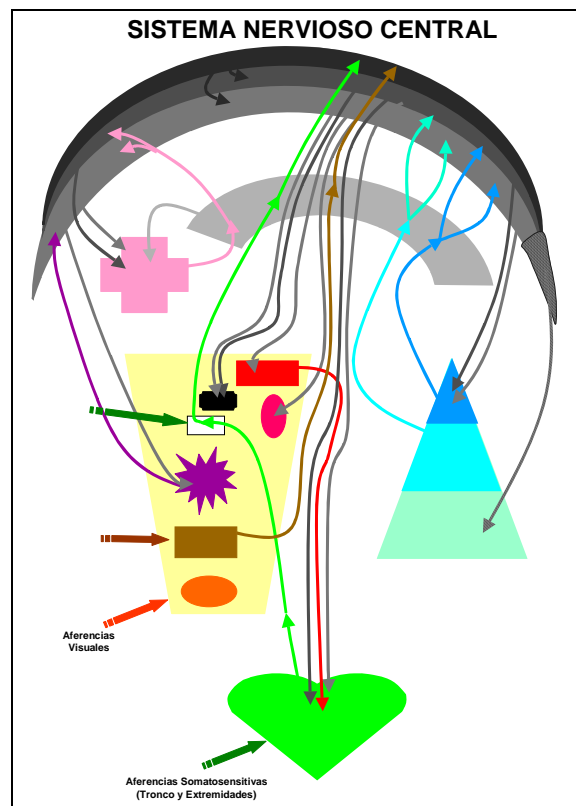


Figura 12

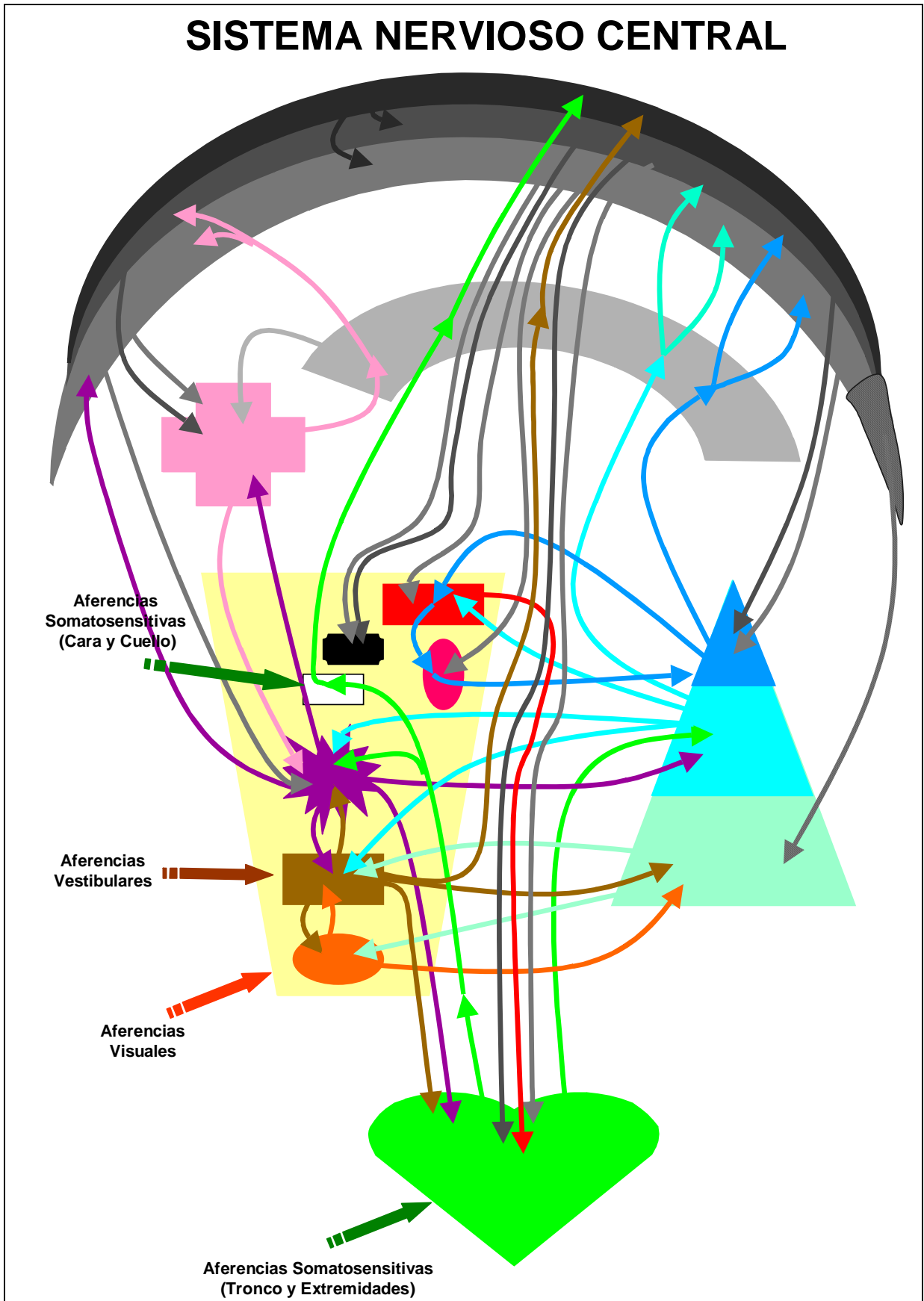


Figura 13

BIBLIOGRAFÍA

Adrian ED. Afferent areas in the cerebellum connected with the limbs. *Brain* 1943; 66: 289-315.

Amblard B, Assaiante C, Fabre JC, Mouchnino L, Massion J. Voluntary head stabilization in space during oscillatory trunk movements in the frontal plane performed in weightlessness. *Exp Brain Res* 1997; 114: 214-225.

Amblard B, Cremieux J, Marchand AR, Carblanc A. Lateral orientation and stabilization of human stance: static versus dynamic cues. *Exp Brain Res* 1985; 61: 21-37.

Amblard B, Cremieux J. Role of visual information concerning movement in the maintenance of postural equilibrium in man. *Agressologie* 1976; 17: 25-36.

Amblard B, Assaiante C, Cremieux J, Marchand AR. From posture to gait: which sensory input for which function? In: Brandt T, Paulus W, Bles W, Dieterich M, Krafczyk S, Straube A. Disorders of posture and gait. Stuttgart, New York: Georg Thieme Verlag, 1990; 168-176.

Aruin AS, Latash ML. Anticipatory postural adjustments during self-initiated perturbations of different magnitude triggered by a standard motor action. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1988; 101: 497-503.

Assaiante C, Amblard B. Ontogenesis of head stabilization in space during locomotion in children: influence of visual cues. *Exp Brain Res* 1993; 93: 499-515.

Babinski J. De l'asynergie cérébelleuse. *Rev Neurol* 1899; 7: 806-816.

Badke MB, Di Fabio RP. Sensory information and movement: implications for intervention. In: Montgomery C, Connolly BH. Motor control and physical therapy. Theoretical Framework-Practical Application. Cattanooga Group, 1997.

Barber AM, Ponz F. Neurofisiología. Madrid : Síntesis, 1989.

Barker RA, Barasi S. Neurociencia en esquemas. Barcelona: Arts Medica, 2002.

Baron JB, Ushio N, Noto R. Oculo-nuco-vestibulospinal system regulating tonic postural activity: statokinesimetric study. *Agressologie* 1974; 15: 395-400.

Basmajian JV, De Luca C. Muscles alive. Baltimore: Williams and Wilkins, 1985.

Bear MF, Connors BW, Paradiso MA. Neurociencia : explorando el cerebro. Barcelona: Masson-William & Wilkins, 2002.

- Berthoz A, Pozzo T. Intermittent head stabilization during postural and locomotory tasks in humans. In : Amblard B, Berthoz A, Clarac F. Posture and gait. Amsterdam: Expeta Medica 1988; 189-198.
- Berthoz A. Reference frames for the perception and control of movement. In: Paillard J. Brain and space. Oxford University Press, Oxford, 1991: 82-111.
- Biguer B., Donaldson IM, Hein A, Jeannerod M. Neck muscle vibration modifies the representation of visual motion and direction in man. Brain 1988; 111: 1405-1424.
- Bles W, Dejoño JM. Cervico-vestibular and visuovestibular interaction. Self motion perception, nystagmus and gaze shift. Acta Otolaryngol (Stockh) 1982; 94: 62-72.
- Borelli N. De motu animalium., Rome: Bernardo, 1679.
- Botella J, Mora F. ¿Cómo funciona el cerebro? : I Encuentro sobre Fronteras de la Ciencia, Valladolid, 24 y 25 de octubre de 1996. Valladolid : Secretariado de Publicaciones e Intercambio Científico, Universidad de Valladolid; Soria : Fundación Duques de Soria, 1998.
- Bouisset S. Relation between support postural et movement intentional: approaches biomecanique. Arch Int Physiol Biochim Biophys 1991; 99: A77-A92.
- Braillon MG. El sistema nervioso central. Madrid: Alhambra, 1980
- Bronstein AM. Evidence for a vestibular input contributing to dynamic head stabilization in man. Acta Otolaryngol (Stockh) 1988; 105:1-6.
- Brown JE, Frank JS. Influence of event anticipation on postural actions accompanying voluntary movement. Exp Brain Res 1987; 67:645-650.
- Carpenter MB. Neuroanatomía : fundamentos. Buenos Aires: Panamericana, 1999.
- Clark B, Steward JD. Effects of angular acceleration in man: Threshold for the perception of rotation and oculogyral ilusion.. Aerospace Med 1969; 40, 952-973.
- Clement G, Gurfinkel V, Lestiennef. Adaptation of postural control to weightlessness. Exp. Brain Res 1984; 57, 61-72.
- Collins JJ, De Luca CJ. The effects of visual input on open-loop and closed-loop postural control mechanisms. Exp Brain Res 1995; 103: 151-163.
- Cordo PJ, Nashner LM. Properties of postural adjustments associated with rapid arm movements. J Neurophysiol 1982; 47: 287-302.

- Cremieux J, Mesure S. Differential sensitivity to static visual cues in the control of postural equilibrium in man. *Percept Mot Skills* 1994; 78: 67-74.
- CrossmanAR, Neary D. *Neuroanatomía : texto y atlas en color* Barcelona: Masson, 2002.
- Crossmann AR, Neary. *Neuroanatomía*. Barcelona: Masson, 2000.
- Deecke L. Electrophysiological correlates of movement initiation. *Rev Neurol Paris* 1990; 146: 612-619.
- Delgado JM. *Manual de neurociencia*. Madrid: Síntesis, 1998.
- Dichgans J, Mauritz KH, Allum JH, Brandt T. Postural sway in normals and ataxic patients: analysis of the stabilising and destabilizing effects of vision. *Agressologie* 1976; 17: 15-24.
- Diener HC, Dichgans J. On the role of vestibular, visual and somatosensory information for dynamic postural control in humans. In: Pompeiano O, Allum JHJ. *Progress in brain research*. London: Elsevier, 1988; 76: 253-262.
- Dietz V. Neurophysiology of gait disorders: present and future applications. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology* 1997; 103: 333-355.
- Esplugues J. *Sistema nervioso central*. Valencia, 1981.
- Fermoso J, Alonso D, Pino J. *Sistema nervioso*. Salamanca, 1983.
- Frank JS, Earl M. Coordination of posture and movement. *Physical Therapy* 1990; 70: 855-863.
- Gagey PM, Bonnier L, Gentaz R, Guillaume P, Marucchi C, Villeneuve P. *Huit lecons de posturologie*. París: Editées par l'Association Francaise de Posturologie, 1994.
- Gahery Y, Massion J. Coordination between posture and movement. *Tins*, 1981; 4: 199-202.
- Gahery Y. Associated movements. postural adjustments and synergies: some comments about the history and significance of three motor concepts. *Arch Ital Biol* 1987; 125: 345-360.
- Gandevia SC, Burke D. Does the nervous system depend on kinesthetic information to control natural limb movements?. *Behav Brain Sci* 1992; 15: 614-632.
- Gresty MA, Bronstein AM. Visually controlled spatial stabilisation of the human head: compensation for the eye's limited ability to roll. *Neurosci Lett* 1992; 140: 63-66.
- Groen JJ, Jongkees LBW: The threshold of angular acceleration perception. *J Physiol (London)* 1948;107: 1-8.

Grossman GE, Leigh RJ, Bruce EN, Huebner WP, Lanska DJ. Performance of the human vestibuloocular reflex during locomotion. *J Neurophysiol* 1989; 62: 264-272.

Guidetty G. *Stabilometria clinica*. Istituto di clínica Otorinolaringoiatrica dell'universita di Modena, 1989.

Gurfinkel V, Levik Y, Popov K. Body scheme in the control of posture actively. In: Gurfinkel V, Loffé M, Massion J, Roll J. *Stance and Motion: facts and concepts*. New York: Plenum Press, 1988: 185-193.

Gurfinkel VS, Elner AM. The relation of stability in a vertical posture to respiration in focal cerebral lesions of different etiology. *Neuropathol. Psych* 1968; 58: 1014-1018.

Gurfinkel VS. Physical foundations of stabilography. *Agresology* 1973; 14C: 9-14.

Guyton AC. *Anatomía y fisiología del sistema nervioso*. Neurociencia básica. Madrid: Panamericana, 1994.

Hallett M. Clinical neurophysiology of akinesia. *Rev Neurol* 1990; 146: 585-590.

Halsband U, Ito N, Tanji J, Freund HJ. The role of premotor cortex and the supplementary motor area in the temporal control of movement in man. *Brain* 1993; 116: 243-266.

Hilding AC. Studies on the otic labyrinth. III. On the threshold of minimum perceptible angular acceleration. *Ann Otol*, 1953; 62: 5-12.

Hislop HJ, Montgomeri J. *Técnicas de Balance Muscular*. Daniels & Worthingham. Madrid: Elsevier-Saunders, 2003.

Horak FB, Esselman P, Anderson ME, Lynch MK. The effects of movement velocity, mass displaced, and task certainty on associated postural adjustments made by normal and hemiplegic individuals. *J Neurol Neurosurg Psychiatry*, 1984; 47: 1020-1028.

Horak FB, Shupert CL, Dietz V. Vestibular and somatosensory contributions to responses to head and body displacements in stance. *Exp Brain Res* 1994; 100: 93-106.

Isableu B, Ohlmann T, Crémieux J, Amblard B. Differential approach to strategies of segmental stabilisation in postural control. *Exp Brain Res* 2003; 150(2): 208-221.

Isableu B, Ohlmann T, Crémieux J, Amblard B. How dynamic visual field dependence-independence interacts with the visual contribution to postural control. *Hum Mov Sci* 1998; 17: 367-391.

Isableu B, Ohlmann T, Crémieux J, Amblard B. Selection of spatial frame of reference and postural control variability. *Exp Brain Res*, 1997; 114: 584-589.

Ivry RB, Keele SW, Diener HC. Dissociation of the lateral and medial cerebellum in movement timing and

movement execution. *Exp Brain Res* 1988; 73: 167-180.

Kanaya T, Gresty MA, Bronstein AM, Buckwell D, Day B. Control of the head in response to tilt of the body in normal and labyrinthine-defective human subjects. *J Physiol* 1995; 489: 895-910.

Kandel ER, Schwartz JH, Jessel TM. *Principios de Neurociencia*. Madrid: McGraw-Hill Interamericana, 2001.

Kendal ER, Schwartz JH, Jessel TM. *Principios de neurociencia*. Madrid: Mc Graw-Hill-Interamericana, 2001.

Kiernan J. *El sistema nervioso humano : un punto de vista anatómico*. Mexico, Madrid: McGraw-Hill Interamericana, 1999.

Kuypers HG. Anatomy of the descending pathways. In: Brooks VB. *Handbook of physiology. Section 1: The Nervous System (vol II). Motor Control. Part 1*. Bethesda- Maryland: Amer Physiol Soc 1981: 597-666.

Lacour M, Barthelemy J, Borel L, Magnan J, Xerri C, Chays A, Ouaknine M. Sensory strategies in human postural control before and after unilateral vestibular neurotomy. *Exp Brain Res*, 1997; 115: 300-310.

Lacquantini F. Automatic control of limb movement and posture. *Curr Opin Neurobiol* 1992; 2: 807-814.

Laporte Y. Innervation of cat muscle spindles by fast conducting skeleto-fusimotor axons. In: Asanuma H, Wilson VJ. *Integration in the nervous system*. Tokyo, New York: Igaku Shoin, 1979; 3-12.

Macias L, Fagoaga J. *Fisioterapia en pediatría*. Madrid: McGraw-Hill Interamericana, 2002.

Marr D. A theory of cerebellar cortex. *J Physiol* 1969; 202:437-470.

Marsden CD, Merton PA, Morton HB. Human postural responses. *Brain*, 1981;104:513-534.

Marsden CD. The enigma of basal ganglia and movement. *Trends Neurosci* 1980; 3: 284-287.

Martín JH. *Neuroanatomía*. Madrid: Prentice Hall, 1998.

Massion J. Grandes relations anatomo-fonctionnelles dans le cervelet. *Rev Neurol, París* 1993; 149:600-606

Massion J. Movement, posture and equilibrium: interaction and coordination. *Prog Neurobiol* 1992; 38: 35-56

- Matthews PB. Muscle spindles: their messages and their fusimotor supply. In: Brooks VB. Handbook of Physiology. Section 1: The Nervous System (vol II). Motor Control, part 1. Bethesda. Maryland : Amer Physiol Soc, 1981: 189-228
- Mauritz KH, Dichgans J, Hufschmidt A. The angle of visual roll motion determines displacement of subjective visual vertical. *Percept Psychophys*, 1977; 22: 557-562.
- Meiry JL. The Vestibular System and Human Dynamic Space Orientation. NASA-CR-628, 1966.
- Mittelstaedt J. A new solution to the problem of the subjective vertical. *Naturwissenschaften*, 1983; 70: 272-281.
- Nardone A, Schieppati M. Postural adjustments associated with voluntary contraction of leg muscles in standing man. *Exp Brain Res* 1988; 69: 469-480.
- Nashner LM, Berthoz A. Visual contribution to rapid motor responses during postural control. *Brain Res* 1978; 150: 403-407.
- Nashner LM, Collum G. The organization of human postural movements: a formal basis and experimental synthesis. *Behav Brain Sci* 1985; 8: 135-167.
- Nashner LM, Cordo PJ. Relation of automatic postural responses and reaction-time voluntary movements of human leg muscles. *Exp Brain Res* 1981; 43: 395-405.
- Nashner LM. A model describing vestibular detection of body sway. *Acta Otolaryngol (Stockh.)* 1971; 72: 429-436.
- NORMES 85. Editées par l'Association Française de Posturologie, 4, avenue de Corbéra. 75012 Paris, France, 1985.
- Ohlmann T. La perception de la verticale. Variabilité interindividuelle dans la dépendance à l'égard des référentiels spatiaux. Thesis. University of Paris, 1988.
- Pailiard J. Motor and representational framing of space. In: Pailiard J ed. *Brain and space*. Oxford: Oxford University Press, 1991; 163-182
- Paillard J Le traitement des informations spatiales. In: Association de Psychologie de Langue Française. *De l'espace corporel à l'espace Ecologique*. Paris: Presses Universitaires de France, 1974: 7-54.
- Paillard J. Cognitive versus sensorimotor encoding of spatial information. In: Ellen P, Thinus-Blanc C. *Cognitive processes and spatial orientation in animal and man, vol II.*, Dordrecht: Nijhoff, 1987: 43-77.

Passingham R, Thaler D, Chen Y. Supplementary motor cortex and self-initiated movement. In: Karger, Basel, Ito M. Neural programming, 1989: 13-24.

Perennou DA, Amblard B, Laassel M, Pelissier. Hemispheric asymmetry in the visual contribution to postural control in healthy adults. *Neuroreport J* 1997; 8: 3137-3141.

Pompeiano O. Neural mechanisms of postural control. In: Taguchi K. Igarashi M.. Mori S. Vestibular and neural front. Amsterdam: Elsevier, 1994: 423-436.

Pozzo T, Berthoz A, Lefort L, Vitte E. Head stabilization during various locomotor tasks in humans. II. Patients with bilateral peripheral vestibular deficits. *Exp Brain Res* 1991; 85: 208-217.

Prochazka A. Sensorimotor gain control: a basic strategy of motor system?. *Progr Neurobiol* 1989; 33: 281-307.

Puerta Fonolla AJ. Neuroanatomía. Madrid : Luzán 5, 1986

Reid C. Neuroanatomía. México : Interamericana, 1981.

Riccio G, Martin E, Stoffregen T. The role of balance dynamics in the active perception of orientation. *J. Exp. Psychol. (HPP)*, 1992; 18: 624-644.

Richmond FJR, Abrahams VC. What are the proprioceptors of the neck? *Prog. Brain Res* 1979; 50: 245-254.

Roberts TD. Neurophysiology of postural mechanisms (2° ed). London: Butterworths, 1978.

Roland PE, Larsen B. Lassen NA. Skinhoj E. Supplementary motor area and other cortical areas in organization of voluntary movements in man. *J Neurophysiol* 1980; 43: 118-136.

Rougier P, Caron O Effect des informations visuelles et plantaires sur le controle postural orthostatique. In: Lacour M, Gagey PM, Weber B (eds). *Posture et environnement*. Montpellier: Sauramps Médical 1997: 125-139.

Sherrington CS. Flexion-reflex of the limb, crossed extension reflex and reflex stepping and standing. *J Physiology* 1910; 40: 28-121.

Shumway-Cook A, Woollacott M. Motor control. Theory and practical applications. Willians and Wilkins, 1995.

Snider RS, Stowell A. Receiving areas of the tactile, auditory, and visual systems in the cerebellum. *J Neurophysiol* 1944; 7: 331-357.

Sobrino JA, Martín J S. Neurofisiología. Madrid: Luzán 5, 1986.

- Spinelli D, Antonucci G, Daini R, Fanzon D, Zoccolotti P. Modulation of the rod and frame illusion by additional external stimuli. *Perception* 1995; 24: 1105-1118.
- Strick PL. The influence of motor preparation on the response of cerebellar neurons to limb displacements. *J Neurosci* 1983; 3: 2007-2020.
- Tadmor R. *Neuroanatomía*. Madrid: Interamericana, 1987
- Testut L, Latarjet A. *Tratado de anatomía humana*. Vol. 2, Angiología ; Sistema nervioso central. Barcelona : Salvat, 1988
- Thomas A, Ajuriaguerra J. *L'axe corporel musculature et innervation*. Paris: Masson, 1948.
- Toupet M, Gagey PM, Heuschen S. Vestibular patients and aging subjects lose use of visual input and expend more energy in static postural control. In: Vellas B, Toupet M, Rubenstein L, Albarède JL, Christen Y. *Falls, balance and gait disorders in the elderly*. Paris: Elsevier, 1992: 183-198.
- Toupet M. Les convergences visuelles et proprioceptives cervicales sur l'arc reflexe vestibulo-oculaire et le vestibulo-cerebellum. *Ann Otolaryng. (Paris)* 1982; 99: 119-128.
- Toussaint HM, Michies YM, Faber MN, Commissaris DA, Dieen JH. Scaling anticipatory postural adjustments dependent on confidence of load estimation in a bi-manual whole-body lifting task. *Exp Brain Res* 1998; 120: 85-94.
- Van Sant A. Motor control, motor learning and motor development. In: Montgomery C, Conolly BH. *Motor Control and Physical Therapy Theoretical Framework-Practical Application*. Cattanooga Group, 1997.
- Viallet F, Massion J, Massarino R, Khalil R. Coordination between posture and movement in a bimanual load lifting task: putative role of a medial frontal region including the supplementary motor area. *Exp Brain Res* 1992; 88: 674-684.
- Vidal PP, Berthoz A. Étude du couplage oculo-céphalique. *Rev. Oto-neuro-opht* 1984; 56: 243-251.
- Vilis T, Hore J. Central neural mechanisms contributing to cerebellar tremor produced by limb perturbations. *J Neurophysiol* 1980; 43: 279-291.
- Vilis T, Hore J. Effects of changes in mechanical state of limb on cerebellar intention tremor. *J Neurophysiol* 1977; 40:1214-1224.
- Vitte E, Borel L, LacourM, Freyss G. *Voies vestibulaires centrales*. París: Elsevier. *Encycl Med Chir Otorhinolaryngologie* 1993; 20-038-A-10: 1-16.

Vojta V, Peters A. El principio de Vojta. Juegos musculares en la locomoción refleja y en la ontogénesis motora. Barcelona: Springer-Verlag Ibérica, 1995.

Winter DA, Prince F, Patla A. Validity of the inverted pendulum model of balance in quiet standing. *Gait and Posture* 1997; 5: 153-154.

Woollacott MH. Gait and postural control in the aging adult, In: Bles W, Brandt Th. Disorders of posture and gait. Amsterdam: Elsevier, 1986: 325-336.

Zigmond MJ. Fundamental neuroscience. San Diego: Academic Press, 1999.

CONCLUSIONES

1. El mantenimiento del equilibrio postural, o de la postura bípeda, estática exige un complejo sistema de regulación, denominado Sistema de Control Postural.
2. El control postural se regula a partir de un conjunto de aferencias periféricas (propioceptivas, vestibulares y visuales), y en él intervienen todos los niveles del Sistema Nervioso (Médula Espinal, Tronco del Encéfalo, Cerebelo, Ganglios Basales, Tálamo y Corteza Cerebral) de una forma compleja y dependiente del contexto. Lo cual exige un detallado conocimiento de todo el Sistema Nervioso Central, así como de las vías aferentes y eferentes del mismo.
3. La finalidad del control postural es orientar las distintas partes del cuerpo sin pérdida de equilibrio con relación al mundo externo y frente a la fuerza de la gravedad.
4. El sistema nervioso, responsable de organizar el sistema motor para asegurar el equilibrio postural, produce y coordina el conjunto de fuerzas que controlan la posición del cuerpo en el espacio, y que son la

alineación de los segmentos corporales, el tono muscular y el tono postural.

5. El control postural desarrolla y establece un conjunto de estrategias que, dependientes de las aferencias disponibles, las condiciones externas ambientales y la edad de los sujetos, aseguran el mantenimiento de la proyección al suelo del centro de gravedad dentro de la base de sustentación.

6. Los mecanismos de control postural, pese a ser innatos y venir predeterminados genéticamente, precisan de un proceso de maduración o aprendizaje (la ontogénesis postural) y en cualquier caso es posible modificarlos mediante aprendizaje, esto es, el control postural es adaptativo.

7. La comprensión del funcionamiento del sistema regulador del control postural permitirá a la Fisioterapia detectar aquellas alteraciones o síndromes de deficiencia postural susceptibles de tratamiento fisioterápico, consistente en la reeducación de la postura a partir de instrumentos que ofrecen retroalimentación o *biofeedback*.