

Conferencias de Rudolph Magnus (1873-1927)

Profesor de Farmacología de la Universidad de Utrecht

y un artículo sobre él

La importancia del tronco encefálico en el tono muscular y el sentido de la posición, 1923

Postura animal, 1925

Algunos resultados de estudios sobre la fisiología de la postura, 1926

Traducido por Conchita Forn Donat, ©2017

Nota de la traductora: Las referencias de los libros y artículos se han incluido en el texto entre paréntesis.

Capítulo 1. La importancia del tronco encefálico en el tono muscular y en el sentido de la posición

Artículo anónimo en el *British Medical Journal*, nº 3282, 24 de noviembre de 1923, páginas 1001 y 1002.

Este artículo es probablemente lo primero que F. M. Alexander supo sobre la investigación de Rudolph Magnus. Este artículo está incluido en el mismo ejemplar del *BMJ* que contenía un informe sobre el “Nervous Child” con una contribución del Dr. Peter Macdonald que menciona la Técnica Alexander. El original del *BMJ*, que estaba en posesión de Alexander, contiene anotaciones en lápiz en ambos artículos.

Se sabe comparativamente poco de las funciones y relaciones del encéfalo medio y sus núcleos con la médula oblonga y la médula espinal, en lo relativo a las acciones reflejas y en particular, con el tono muscular. La tendencia de algunos clínicos ha sido relacionar ciertos síntomas neurológicos con ganglios basales específicos basándose en consideraciones hipotéticas en lugar de basarse en descubrimientos experimentales reales y *post mortem*. En los últimos, se ha vuelto una costumbre descuidar de algún modo el tronco encefálico y la médula espinal superior, y prestar demasiada atención a las partes por encima de esto.

R. Magnus y sus colegas de Utrecht han intentado elucidar las funciones del encéfalo medio y su influencia sobre el cuerpo como una unidad. Los experimentos clásicos de Sherrington y Goltz demostraron que la médula espinal transmite a la totalidad de la musculatura reflejos extraordinariamente complejos, esenciales para la posición de pie, aunque como se sabe bien, si se impide a los impulsos eferentes desde los centros superiores del cerebro llegar a la médula, como seccionando bien arriba en la zona cervical, el animal es incapaz de estar de pie. Según Magnus, si se sostiene en el aire a tal animal espinal, efectúa movimientos rítmicos con sus extremidades posteriores enteramente similares a los movimientos normales del avance, el reflejo de rascar está presente y en la defecación efectúa movimientos complicados que involucran a las extremidades posteriores, la cola y otros grupos de músculos situados a más distancia; con todo, el animal es incapaz de estar de pie. Esto sólo es posible cuando la médula espinal está conectada directamente con ciertas partes de la médula oblonga.

Sherrington ha demostrado que en los mamíferos, la rigidez descerebrada sigue a la sección transversal del tronco encefálico al nivel de los pedúnculos cerebelosos. Aquí los músculos extensores del cuello, los erectores de la columna, y su continuación en la cola y los extensores de las extremidades están en una condición de hipertonicidad, mientras que el tono de los músculos antagonistas está casi o enteramente ausente. Tal animal colocado sobre los pies sigue en una posición de hiperextensión muscular. La rigidez descerebrada depende de los impulsos aferentes con origen en los músculos y articulaciones que llegan a los centros respectivos en la parte caudal de la médula oblonga. La condición podría ser producida mediante la sección transversal del tronco encefálico justo anterior al nivel del nervio VIII, sólo desapareciendo cuando la sección es efectuada en la zona del *calamus scriptorius*. Aún no se ha averiguado la posición exacta de los centros en cuestión que producen la rigidez, debido a las muchas dificultades encontradas. Tal animal, si se le empuja encima, es incapaz de levantarse de nuevo.

Magnus ha demostrado (*Deut. med. Woch.*, 20 de abril de 1923) que en los animales descerebrados la actitud del cuerpo como una totalidad (es decir, el tono como una unidad) puede ser controlada mediante posiciones o actitudes particulares de la cabeza, un movimiento complementario del cuerpo que aparece al mover la cabeza. El análisis de esta interesante relación ha demostrado que es el resultado de dos grupos de reflejos actuando continuamente de manera diferente, llamados por Magnus “reflejos tónicos laberínticos” y “reflejos tónicos del cuello”, dependiendo de la posición particular de la cabeza en el espacio, más especialmente respecto a la horizontal, y de la cabeza respecto al tronco respectivamente. Para estudiar el reflejo laberíntico es necesario eliminar el reflejo del cuello impidiendo los movimientos de la cabeza respecto al tronco, ya sea aplicando un cuello de yeso o bien cortando las raíces nerviosas posteriores en el cuello. En tal animal, el reflejo extensor en las extremidades está en el máximo con la cabeza ligeramente apuntando hacia arriba, disminuyendo gradualmente hasta el mínimo al bajarla hasta un ángulo de 180°. Este reflejo surge en las máculas de los utrículos por la estimulación que hacen los otolitos y está relacionado bilateralmente con el tronco, pero homolateralmente con los músculos del cuello. Se ha demostrado experimentalmente que los centros para el reflejo están en la médula oblonga justo caudal al nervio VIII.

La importancia del tronco encefálico en el tono muscular y en el sentido de la posición

Para investigar los reflejos del cuello, se anulan primero los reflejos laberínticos mediante la extirpación bilateral de los laberintos. Entonces se encuentra que alterando la posición de la cabeza, las extremidades se inervan recíprocamente, por ejemplo, el doblado ventral de la cabeza da como resultado tonicidad disminuida de las extremidades anteriores y tonicidad aumentada de las extremidades posteriores. Estos dos grupos de reflejos actúan juntos y de manera complementaria en proporciones variables y tienen lugar de una manera exactamente similar en el animal intacto, no sólo en la vasta mayoría de animales inferiores, sino también en los mamíferos; no obstante, en el mono y en el hombre se encuentra alguna dificultad para demostrar esto, pero puede demostrarse que existen en el hombre bajo anestesia o cuando están presentes ciertas enfermedades del sistema nervioso. Simons ha demostrado esto muy recientemente en enfermedades espásticas después de una lesión del cerebro o en enfermedades del cerebro.

La rigidez descerebrada desaparece gradualmente al efectuar la sección transversal más anteriormente, y en animales llamados por Magnus animales de “encéfalo medio” y animales “de tálamo”, se hace evidente una distribución más equilibrada del tono entre los músculos extensores y flexores, exactamente similar a la obtenida en el animal normal. No obstante, a diferencia de la preparación descerebrada, si se hace caer a tales animales de tálamo, en seguida se levantan sobre las patas gracias a la acción de un reflejo llamado reflejo “postural”. El análisis del último reflejo ha demostrado que lo producen dos impulsos aferentes distintos, uno laberíntico, el otro cutáneo. El factor laberíntico queda demostrado por el hecho de que un animal de tálamo o de encéfalo medio sostenido en el aire girará reflexivamente la cabeza hasta una actitud normal en el espacio, cualquiera que sea la posición que se haga adoptar al cuerpo. No obstante, la extirpación del laberinto anula esto completamente, de modo que el animal sostiene la cabeza en la misma posición en el espacio que el resto del cuerpo. Estos reflejos laberínticos que controlan la postura de la cabeza surgen en las máculas de los sáculos y posiblemente en las de los utrículos. El otro factor consiste en impulsos aferentes de las terminaciones nerviosas táctiles por toda la superficie corporal y queda demostrado por el hecho de que un animal de tálamo, con la cabeza alineada con el cuerpo, al ser colocado sobre la mesa en cualquier posición, inmediatamente gira la cabeza hasta la actitud normal; este reflejo puede ser neutralizado ejerciendo una presión igual sobre el costado contrario del cuerpo. Si el cuerpo está en tal posición que induce un intento de llevar la cabeza reflexivamente a la posición normal, pero se impide mediante una posición anormal del cuerpo, se pone en acción una tercera cadena de reflejos, de modo que la totalidad del cuerpo, primero la parte anterior y luego la posterior, se alinea con la cabeza. No obstante, el reflejo desde los órganos terminales del tronco, llevará también el tronco a la postura normal, incluso si se mantiene por la fuerza a la cabeza en una posición anormal.

Así que hay cuatro reflejos distintos presentes, de modo que cada movimiento está doblemente controlado. El reflejo laberíntico y el reflejo postural del cuerpo sobre la cabeza llevan la cabeza a una posición normal; el cuerpo está controlado similarmente por los reflejos posturales que aparecen en el cuerpo y en el cuello. La estimulación asimétrica de los órganos terminales cutáneos da como resultado la asunción de la actitud normal del cuerpo y la cabeza. En algunos animales un quinto reflejo “óptico” está presente. Así el mono sin laberintos es incapaz de llevar la cabeza a la posición normal con los ojos vendados, pero puede hacerlo si puede ver.

Como Magnus demostró experimentalmente, los centros para los reflejos del cuello están en la parte anterior de la médula oblonga, cerca del puente de Varolio, los laberínticos y de la postura del tronco en la porción más anterior del encéfalo medio; él ha demostrado también definitivamente que una gran proporción de vías aferentes y eferentes hasta la cabeza están en el tronco encefálico, pero para el cuerpo lo más probable es que corran a través del cerebelo. Aún no se ha descubierto en su totalidad la localización exacta de algunos de estos centros, pero Magnus ha establecido definitivamente que los centros para los reflejos posturales y del tono normal han de encontrarse entre un punto en la parte más anterior del cuerpos cuadrigéminos y otro inmediatamente anterior a la salida del nervio motor ocular desde el encéfalo medio, una zona de un milímetro y medio de longitud en la zona de la sustancia negra, que abarca al núcleo rojo y a una porción del encéfalo medio ventral a este. La sección del tracto rubrospinal (eferente), que cruza principalmente por la decusación de Forel, muestra que es absolutamente esencial para la transmisión de estos dos reflejos. La destrucción del núcleo rojo da como resultado la rigidez descerebrada y la pérdida del reflejo

La importancia del tronco encefálico en el tono muscular y en el sentido de la posición

postural. Por lo tanto, podría llegarse a la conclusión de que el núcleo rojo (1) controla la rigidez descerebrada, (2) controla el tono normal, (3) es el centro para los reflejos laberínticos para la cabeza y probablemente trasmite aquellos para el cuerpo, (4) es importante para el reflejo postural. En cambio, el haz longitudinal anterior y posterior, la decusación de los pedúnculos superiores del cerebelo y la sustancia negra casi con certeza no tienen ninguna influencia en estas funciones.

Según Winkler, el tracto rubrospinal no tiene salidas colaterales en la médula, de ahí que sea probable que termine en los diferentes centros de la propia médula, con lo cual controla directamente la hipertonicidad de los músculos; además, el tracto piramidal influye más especialmente en los músculos flexores, como se demuestra en la estimulación cerebral.

Vale la pena observar que cuando se desconecta el cuerpo estriado de la médula mediante una sección justo anterior al núcleo rojo, no hay contracciones, rigidez, pérdida de movimiento, temblores, atetosis o movimientos tipo corea usualmente asociados a afecciones extrapiramidales, síntomas que los clínicos usualmente asignan a la interferencia con las funciones o al corte de estas desde la médula espinal.

Capítulo 2. Postura animal

Conferencia de Croonian, 11 de junio de 1925; publicada en *Proceedings of the Royal Society of London*, serie B que contiene artículos de Biología, volumen 98, nº 690, 1 de agosto de 1925, páginas 339 a 353.

2.1 Introducción

Todo movimiento empieza a partir de alguna postura y termina en alguna postura, así que pienso que la discusión de “postura animal” encaja bien en el ámbito de la intención del Dr. William Croone, cuando fundó estas Conferencias anuales para promover el estudio del “movimiento muscular”. Antes de empezar deseo destacar lo mucho que valoro el honor de exponer ante ustedes esta Conferencia y cuánto disfruto especialmente el placer de hacerlo así con Sir Charles Sherrington como presidente, quien hace mucho tiempo se tomó el trabajo de explicarme sus hermosos métodos de investigación del sistema nervioso central y me permitió comprender bien sus fructíferas opiniones sobre la función de los centros nerviosos.

Como es imposible considerar la totalidad del problema de la postura en una conferencia corta, me propongo hablarles hoy de cuatro problemas parciales, los cuales están íntimamente relacionados entre sí y que proporcionan los puntos de partida para investigaciones que se han llevado a cabo en mi laboratorio de Utrecht, con la ayuda de gran número de hábiles colaboradores. Estos problemas parciales son:

1. *Estar de pie reflejo*. Para soportar el peso del cuerpo contra la acción de la gravedad, es necesario que cierto conjunto de músculos, los “músculos de estar de pie” tengan por acción refleja cierto grado de tono duradero, para impedir que el cuerpo caiga al suelo.
2. *Distribución normal del tono*. En el animal vivo, no sólo estos músculos de estar de pie poseen tono, sino también los otros músculos del cuerpo, especialmente sus antagonistas, es decir, los flexores. Entre estos dos conjuntos de músculos existe un cierto equilibrio de tono, de manera que ninguno de los conjuntos de músculos tiene demasiado o demasiado poco tono.
3. *Actitud*. La posición de las diferentes partes del cuerpo deben armonizar con las demás; si una parte del cuerpo se desplaza, las demás partes también cambian de postura, dando como resultando actitudes bien adaptadas diferentes, educadas por el primer desplazamiento.
4. *Función de enderezamiento*. Si por los propios movimientos activos del animal o por alguna fuerza exterior, se aparta al cuerpo del animal de la postura de reposo normal, entonces se educen una serie de reflejos mediante los cuales se alcanza de nuevo la posición normal.

Los *centros* principales para estas cuatro funciones están situados en vecindad íntima subcorticalmente en el tronco encefálico. Su función es combinar la actividad de la totalidad de la musculatura corporal en lo que llamamos “*postura*”. Los centros inferiores para los músculos de las diferentes partes del cuerpo están colocados segmentalmente en la médula espinal; los centros superiores del tronco encefálico los ponen en acción combinada y de este modo gobiernan la postura del animal como una totalidad. He aquí un ejemplo muy bueno de lo que Sherrington ha llamado la “acción integradora del sistema nervioso”. Y la integración es particularmente necesaria en el caso de la postura, porque las excitaciones nerviosas que surgen de órganos sensoriales muy diferentes, fluyen a través de los centros posturales del tronco encefálico y deben combinarse de manera que el resultado sea un efecto armonizador.

Los impulsos nerviosos, que pueden influir en la postura, surgen de:

1. los laberintos, un órgano sensorial doble: los otolitos reaccionan a los cambios de posición, las ampollas de los canales semicirculares a las aceleraciones;
2. los órganos sensoriales propioceptivos en los músculos, articulaciones y tendones;

Introducción

3. las terminaciones nerviosas exteroceptivas de la superficie corporal, principalmente de los órganos sensoriales de la presión, que se estimulan si el cuerpo toca el suelo;
4. los teleceptores, que reaccionan a los estímulos de distancia tales como el ojo, oído, nariz. De hecho, se necesita un aparato central muy finamente elaborado para combinar y distribuir todos estos impulsos aferentes, dependiendo de las circunstancias siempre cambiantes del entorno y adaptándose a ellas.

2.2 Estar de pie reflejo

Tras estas observaciones introductorias, podemos volver a nuestro propio tema y discutir primero el “*estar de pie reflejo*”. No es necesario entrar en detalles sobre ese problema ante esta Sociedad, pues debemos a nuestro Presidente las investigaciones fundamentales que forman la sólida base para todo trabajo sobre esta cuestión. Así que unas pocas observaciones serán suficientes.

2.2.1 Animal o preparación espinal

Si intentamos poner el cuerpo de un animal muerto sobre sus pies, la carcasa inmediatamente cae al suelo, porque los músculos relajados no pueden sostener el peso del cuerpo contra la acción de la gravedad. Lo mismo ocurre con *un animal vivo tras la extirpación total del encéfalo*, ya que sólo la médula espinal está en conexión funcional con los músculos. Un tal “animal espinal” puede, naturalmente, efectuar movimientos con un alto grado de perfección. Tras pellizcar un pie, vemos retraerse la extremidad alejándose del estímulo; una preparación espinal, suspendida en el aire, efectuará con su pata trasera movimientos alternados regulares muy parecidos a los movimientos de correr del animal intacto; frotando la piel suavemente se educa un reflejo de rascar de aspecto y frecuencia aparentemente normales; la distensión de la parte inferior del intestino causa todos los movimientos complicados que acompañan la defecación normal. Los centros de la médula espinal pueden ciertamente causar y regular combinaciones muy complicadas de movimientos, pero son incapaces de dar a los músculos aquel tono estable y duradero que es necesario para el sencillo estar de pie.

2.2.2 Preparación descerebrada

Sherrington ha demostrado que este estado de cosas cambia fundamentalmente si la médula espinal puede estar en conexión funcional con la parte posterior del bulbo raquídeo. Cortando de través el tronco encefálico en algún lugar entre la mitad posterior de la médula oblonga y la parte más anterior del encéfalo medio, aparece la “rigidez descerebrada”, en la que los músculos de estar de pie adquieren un grado anormalmente alto de tono. Estos músculos antigravitatorios son los extensores de las extremidades, los extensores de la espalda, los elevadores de cuello y cola, y los músculos que cierran la mandíbula. Los antagonistas de estos músculos, es decir, los flexores, en cambio no tienen nada de tono o tienen un grado anormalmente bajo de tono. La consecuencia es que la preparación descerebrada *estará de pie* si se la coloca sobre los pies, pero está de pie *en una postura anormal*, con exagerada extensión de las extremidades, cuello y cola. La distribución del tono es anormal. Los estímulos que inducen el tono duradero de los músculos de estar de pie en la rigidez descerebrada provienen de diferentes fuentes, desempeñando el papel más destacado los órganos sensoriales propioceptivos en los propios músculos contraídos.

2.3 Distribución normal del tono: Animal de encéfalo medio y animal de tálamo

Para tener una *distribución normal del tono*, es necesaria la presencia de la parte más anterior del encéfalo medio. Cortando el tronco encefálico por algún lugar por delante del encéfalo medio o extirpando el encéfalo anterior, de manera que resulte un “animal de encéfalo medio” o un “animal de tálamo”, se obtienen preparaciones en las que los músculos de estar de pie aún tienen tono, pero no un tono exagerado como tras la descerebración, sino un tono normal como en los

Distribución normal del tono: Animal de encéfalo medio y animal de tálamo

animales intactos. En cambio, los flexores ya no carecen de tono, sino que tienen tanto tono como el que tiene un animal normal.

Por lo tanto, un animal de tálamo estará de pie en una postura “normal” y no en la postura hiperextendida de la preparación descerebrada.

El Dr. Rademaker ha encontrado en experimentos cuidadosos en Utrecht que la presencia del “núcleo rojo” es esencial para el cambio de la rigidez descerebrada a la distribución normal del tono y que el tracto rubrospinal porta los impulsos bajando hasta la médula espinal, por lo cual se requiere la presencia de esta diferencia. En el animal de tálamo, los extensores de las extremidades tienen justo la tensión suficiente para equilibrar el peso corporal contra la gravedad, de modo que cada fuerza tendente a levantar o bajar el cuerpo puede desplazarlo fácilmente en una u otra dirección.

Los centros motores de la corteza cerebral tienen una influencia similar pero en ningún modo tan fuerte, la cual es ejercida a través del tracto piramidal. También tienden a disminuir la rigidez descerebrada, pero son mucho menos importantes para esta función que el sistema del núcleo rojo.

2.4 Actitud

He discutido el problema de estar de pie hasta aquí de una manera más general, hablando del cuerpo como una totalidad. Más interesante aún es la investigación del papel que las diferentes partes del cuerpo, cada una por sí sola, desempeña en la función articular de estar de pie. La relación de la posición de todas las partes del cuerpo respecto a las demás forma la base de la *actitud*. En los animales y el hombre normales, las posiciones de los diferentes segmentos y partes están siempre en armonía y es fácil incluso para un profano en la materia detectar lo que es una postura “normal”, “patológica” o “caricaturesca”. En cuanto la posición de una parte cambia, las demás partes corporales también adquieren una nueva posición; el resultado es una nueva actitud, la cual en un individuo normal es de nuevo armoniosa.

2.4.1 Preparación descerebrada

Los reflejos actitudinales más fundamentales pueden estudiarse mejor en la preparación descerebrada. Ponemos a tal animal sobre sus pies y le pellizcamos un pie trasero; la extremidad estimulada se retrae del suelo y la parte trasera del cuerpo ya no está soportada por dos, sino sólo por una extremidad. Con todo, el animal no se cae porque junto con el reflejo de flexión homolateral se evoca un reflejo de extensión cruzado de la extremidad opuesta, por el cual la extremidad se estira fuertemente y es capaz de soportar bien el peso sola. Esto es lo que podría llamarse un reflejo actitudinal “segmental”, en el cual sólo está implicado un segmento del cuerpo. Se han estudiado bastantes reflejos segmentales de ese tipo. Pero son más importantes los reflejos actitudinales generales, con los cuales se influye en la totalidad del cuerpo.

Vale la pena observar que se educa más fácilmente estos reflejos desde la parte más anterior del cuerpo, desde la cabeza, en la cual están situados los órganos sensoriales teleceptivos, de modo que los estímulos de distancia que influyen en la posición de la cabeza pueden de esta manera imprimir también actitudes diferentes sobre la totalidad del cuerpo. De hecho, en el animal descerebrado se puede, simplemente cambiando la posición de la cabeza, dar al cuerpo un gran número de actitudes, pareciéndose mucho a las actitudes armoniosas normales del animal intacto. El análisis de estas reacciones, que yo tuve la oportunidad de efectuar en cooperación con el Dr. A. De Kleyn, demostró que son el resultado de la acción combinada de dos conjuntos de reflejos, *los reflejos tónicos laberínticos y los reflejos tónicos del cuello actuando sobre los músculos corporales*. Eso era de esperar ya que al cambiar la posición de la cabeza se efectúan dos cosas separadas: (1) cambio de la posición de la cabeza en el *espacio* y por lo tanto la estimulación del aparato de los otolitos; (2) cambio de la posición de la cabeza *respecto al cuerpo* y por lo tanto la flexión o torsión del cuello y la estimulación de los propioceptores de las estructuras profundas del cuello.

Para estudiar los reflejos tónicos laberínticos se han de excluir los reflejos del cuello, ya sea cortando las tres primeras raíces sensoriales posteriores o sujetando la

Actitud

cabeza, cuello y tórax con vendajes, de manera que los movimientos del cuello no sean posibles. Si se coloca a un animal así en diferentes posiciones en el espacio, sólo se encuentra una posición de la cabeza en la que el tono de los músculos de estar de pie es máximo: la posición supina de la cabeza, con el hocico un poco por encima del plano horizontal. Hay otra posición de la cabeza, que difiere de la primera en 180°, en la que el tono de los músculos de estar de pie alcanza un mínimo relativo, de manera que aún hay algo de tono presente pero menos que con la cabeza en cualquier otra posición. En todas las demás posiciones de la cabeza en el espacio, el tono de los músculos de estar de pie asume valores entre esos dos extremos. Bajo la influencia de los reflejos tónicos laberínticos, el tono de todos los músculos de estar de pie siempre cambia en la misma dirección. Se influye a los flexores en la dirección opuesta. Con el tono máximo de los extensores, los flexores (en la preparación descerebrada) están relajados; con el tono mínimo de los extensores, puede que adquieran alguna tensión.

Para estudiar los reflejos tónicos del cuello solos, se ha de excluir los reflejos del laberinto mediante la extirpación de los laberintos. Bajo estas condiciones, flexionar, doblar, torcer el cuello educa reflejos tónicos, en los cuales usualmente una mitad del cuerpo reacciona de una manera opuesta a la otra mitad, es decir, las extremidades anteriores se extienden, las extremidades posteriores se relajan y viceversa. Pero hay también reflejos del cuello, con los que las cuatro extremidades reaccionan en el mismo sentido.

Si ambos conjuntos de reflejos están presentes, el resultado es muy complicado, porque el mismo movimiento de la cabeza respecto al cuerpo dará lugar, con diferentes posiciones del cuerpo en el espacio, a diferentes reflejos laberínticos; por lo tanto, se ha de estudiar los efectos de todos los diferentes movimientos de la cabeza en todas las diferentes posiciones del cuerpo. Ha sido posible referir todas las reacciones actitudinales, observadas en muy numerosos experimentos, para la cooperación de los reflejos laberínticos y del cuello. La regla general es que cada grupo de músculos reacciona a la suma algebraica de estímulos procedentes de los receptores laberínticos y del cuello, de manera que si, por ejemplo, los extensores de una extremidad tienen un aumento de tono de ambos, el cuello y los laberintos, la extremidad se estirará fuertemente, mientras que si tiene un aumento de tono de los laberintos y un descenso de tono del cuello, puede que siga sin ningún cambio.

Los centros para estos reflejos actitudinales son los situados más caudalmente de todos los centros posturales: los de los reflejos tónicos del cuello en los dos segmentos cervicales más altos, los de los reflejos tónicos laberínticos en la parte posterior del bulbo raquídeo, detrás del plano de entrada de los nervios craneales VIII. Estos reflejos se llaman tónicos porque duran todo el tiempo que la cabeza mantenga cierta posición; y eso no sólo durante minutos u horas, sino durante días, meses e incluso años. Tras la extirpación unilateral de un laberinto en el conejo, el resultado es el giro del cuello, lo cual educa el reflejo tónico normal del cuello, extendiéndose una extremidad delantera, flexionándose la otra. Si no se extirpa el otro laberinto en una segunda operación, para poner la cabeza recta de nuevo, el giro de la cabeza durará todo el tiempo que viva el animal y el reflejo tónico del cuello al menos varios meses. Estamos acostumbrados a creer que la acción muscular está sujeta a la fatiga y esto, naturalmente, es cierto para los movimientos y especialmente para movimientos efectuados contra una resistencia. Pero la acción muscular involucrada en mantener alguna parte del cuerpo en una posición constante e inalterable, da lugar a mucha menos fatiga y los reflejos tónicos actitudinales educidos desde la cabeza parecen ser prácticamente infatigables.

2.4.2 Animal no descerebrado

Ahora surge la cuestión de qué uso hace el animal normal no descerebrado de estos reflejos. Un conejo normal se sienta usualmente en una postura en cuclillas con la cabeza abajo, las extremidades delanteras flexionadas y las posteriores curvadas. Cogiéndole la cabeza y flexionándola dorsalmente, de manera que el hocico se levante, se educa un reflejo combinado de cuello y laberintos, por el cual ambas extremidades delanteras se estiran fuertemente, la parte delantera del cuerpo se eleva y la trasera se extiende. Ni siquiera es necesario iniciar esta reacción mediante un movimiento pasivo de la cabeza. Puede hacerse que la última se mueva activamente mediante los receptores de distancia. Si un gato está sentado en una caja y se sostiene un trozo de comida muy abajo, cerca del suelo, el animal fija los

Actitud

ojos en la comida, dobla la cabeza en dirección ventral, educe reflejos de laberintos y cuello, los cuales tienden a flexionar las extremidades delanteras y de esta manera se dirige la totalidad del cuerpo del animal hacia la comida. Desplazando la comida hacia arriba, se hace que el animal siga la comida con los ojos, flexione el cuello dorsalmente y dé lugar a reflejos laberínticos y del cuello, por los cuales se extienden fuertemente las extremidades delanteras, la parte delantera del cuerpo se eleva; mientras que en las extremidades posteriores, los reflejos laberínticos del cuello justo se compensan entre sí, de manera que no ocurre ningún cambio de postura. El resultado es una actitud algo “monumental”, por la cual se dirige de nuevo el cuerpo del animal hacia la comida y al mismo tiempo se le lleva a una postura que le permite saltar y cazar su presa.

Imaginen un gato de pie en medio de la habitación y un ratón corriendo por su lado derecho a lo largo de la pared. Los estímulos óptico y acústico actúan sobre los telereceptores de la cabeza del gato y le hacen girar la pesada cabeza hacia la derecha. Debido a esto, el centro de gravedad de la parte delantera del cuerpo se desplaza hacia la derecha. Al mismo tiempo se educen los reflejos tónicos del cuello, por los cuales la columna vertebral se curva y la extremidad delantera derecha se extiende fuertemente, de manera que ella sola sostiene el peso del cuerpo y le impide caerse. La extremidad delantera izquierda no tiene nada que soportar y en armonía con esto la extremidad se relaja bajo la influencia del reflejo tónico del cuello. Al mismo tiempo, la distribución de la excitabilidad en los centros motores de la médula espinal se reordena por el giro de la cabeza, de manera que, si por alguna razón los movimientos de correr empiezan, la extremidad que no tiene función estática siempre dará el primer paso. De esta manera el ratón en movimiento imprime en el gato, por mediación de los reflejos tónicos del cuello, una actitud mediante la cual el gato se centra en el ratón y se prepara para el movimiento. Lo único que el gato ha de hacer es decidir: saltar o no saltar; todo lo demás se ha preparado de antemano reflexivamente (por reflejo) bajo la influencia del ratón, el cual será el objetivo del salto resultante.

Estos ejemplos podrían dar una impresión de las diferentes maneras en que se usan los reflejos de laberintos y cuello durante la vida normal de los animales intactos. Pueden fácilmente extenderse observando a varios tipos de animales. Sólo en el mono no pueden ser fácilmente detectados porque con el desarrollo más alto del encéfalo anterior y una complicación más grande de los movimientos, estos reflejos posturales inferiores son suprimidos en parte. Es necesario descerebrar o narcotizar a un mono para mostrar que tiene los reflejos actitudinales, obedeciendo las mismas leyes, como se muestran en otros animales.

2.4.3 El humano

Tampoco en el hombre durante la vida corriente, puede detectarse fácilmente los reflejos actitudinales. En el niño pequeño muchos de ellos están presentes. En los adultos, las fotografías instantáneas muestran a veces posturas de acuerdo con las leyes de la actividad actitudinal de los centros del tronco encefálico. Debo al Dr. Wolf la familiaridad con la fotos del cine rápido de jugadores de golf, mostrando que en la cima del tiro los hombros están girados 180° respecto a la cabeza, la cual se mantiene fija en el espacio tan firmemente como sea posible. De esta manera, se educa una tendencia a extender el brazo izquierdo y a girar el cuerpo hacia la izquierda, movimientos que ciertamente parecen ser efectuados por las fotografías consiguientes y los cuales parecen estar facilitados y fortalecidos por la postura de partida preliminar de la cabeza y el cuerpo. Es este fijar la cabeza en la línea de visión de la pelota, en lo que se insiste como esencial para la ejecución de un tiro correcto.

Muchas obras de arte de pintura o escultura que representan a seres humanos son consistentes con las leyes de los reflejos actitudinales. Pero en condiciones patológicas, especialmente si la función de partes del cerebro está alterada, están omitidas y ahora las usan frecuentemente los neurólogos con propósitos de diagnóstico. Así, en algunos casos de hidrocefalia crónica, girar la cabeza hace que el brazo (o la pierna) del lado hacia el que se gira la cara, esté extendido mientras la cabeza mantiene esta posición, pero se relaja en cuanto la cabeza gira hacia el otro lado. No hay tantos casos en los que los reflejos tónicos laberínticos se hayan demostrado con certeza; uno de estos fue un paciente con idiocia amaurótica, quien exhibía flacidez en una posición de la cabeza en el espacio, en otra fuerte extensión tónica de ambos brazos y piernas, excluyéndose los reflejos del cuello mediante firme sujeción de la cabeza, cuello y tórax con vendajes, de

Actitud

manera que los movimientos del cuello no fueran posibles.

Cada cambio de actitud, con sus diferentes posiciones de todas las partes del cuerpo, cambia la excitabilidad refleja de estas partes y en algunos casos cambia también el sentido del reflejo educido, convirtiendo excitaciones en inhibiciones, extensiones reflejas en flexiones, etc. Un mismo estímulo aplicado a un mismo lugar del cuerpo puede dar lugar a reacciones muy diferentes como consecuencia de diferentes actitudes que se han impuesto a (sobre) el cuerpo antes de aplicar el estímulo. Las leyes que gobiernan tales cambios de reacción han sido elucidadas en gran medida, pero los resultados son algo complicados, de manera que no pueden ser resumidos en una corta conferencia. Sólo podría mencionarse un caso. A veces ocurre que como consecuencia de una conmoción o inhibición, cierto movimiento de la cabeza no educirá el reflejo tónico del cuello que deberíamos esperar. En este caso un estímulo indiferente, el cual bajo condiciones ordinarias nunca educiría reacciones posturales, puede inducir el reflejo tónico que el movimiento de la cabeza no era capaz de provocar.

Es interesante que dos observadores independientes, el D. Simons de Berlín y el Dr. Walshe de Londres, han descubierto el mismo fenómeno en pacientes humanos. Tras heridas de bala en el cerebro, con la parálisis unilateral consiguiente, los movimientos fuertes de la mano en el lado no paralizado normal, educen movimientos asociados involuntarios del brazo y la pierna paralizados. En muchos de estos pacientes, girarles la cabeza no da lugar a reflejos tónicos del cuello directos que afectan a las extremidades paralizadas, sino que influye en la dirección de los movimientos asociados. Si se les gira la cara hacia el lado paralizado, el movimiento asociado será la extensión, mientras que resulta la flexión si se les gira la cara hacia el lado sano. De esta manera, la posición de la cabeza determina el sentido de los movimientos causados por estímulos indiferentes.

Los ejemplos precedentes son suficientes para dar una impresión de la importancia de los reflejos actitudinales en animales y seres humanos bajo condiciones normales y patológicas.

2.5 Función de enderezamiento

El animal descerebrado no tiene *función de enderezamiento*. Colocado sobre sus pies se queda de pie, pero si recibe un golpecito, se cae de lado y es incapaz de volver a la posición de pie normal. El animal de encéfalo medio se comporta de manera muy diferente. No sólo la distribución del tono es normal, sino que también la función de enderezamiento está plenamente desarrollada y el animal es capaz de regresar reflexivamente a la posición normal desde todas las posiciones anormales. Los reflejos que cooperan en la consecución de este resultado son los “reflejos de enderezamiento”. Puede ser estudiados mejor en el animal de encéfalo medio, o animal de tálamo, al que se ha quitado el encéfalo anterior, de modo que no son posibles las correcciones voluntarias de sensaciones anormales. Hemos de tratar con una maquinaria puramente refleja de un grado muy alto de perfección.

2.5.1 Reflejos de enderezamiento laberínticos

El primer grupo a describir es el de los *reflejos de enderezamiento laberínticos*, educidos por el aparato de los otolitos y tendente a poner la cabeza y mantenerla en la posición normal. Para dar una demostración asilada, se ha de sostener el cuerpo de un animal de tálamo (por ejemplo, un conejo) libremente en el aire, de manera que no toque el suelo. Suponiendo que se sostiene al animal por la pelvis, se puede girar al animal de una posición lateral a otra y aún la cabeza se mantiene en posición normal. Lo mismo vale si el animal está colgado cabeza abajo o si se gira la pelvis a la posición supina, etc. Cualquiera que sea la posición en que se le coloque la parte posterior del cuerpo, la cabeza se mantiene como por arte de magia, en la posición espacial normal. Esta fuerza mágica la proporcionan los estímulos que surgen del aparato de los otolitos. Mediante la extirpación del laberinto o eliminando mediante centrifugado las membranas de la mácula del aparato de los otolitos, se anulan estos reflejos de enderezamiento, la cabeza está ahora absolutamente desorientada en el aire y permanecerá en cualquier posición (lateral, supina, etc.) según la posición de la parte trasera del cuerpo.

Función de enderezamiento

2.5.2 Reflejos exteroceptivos

Supongan que sostengo en el aire la pelvis de un animal de tálamo deslabyrinthizado en posición lateral, entonces la cabeza seguirá también en posición lateral. El cuerpo se coloca ahora (siempre en posición lateral) sobre el suelo. En el momento en que el cuerpo toca el suelo, se ve enderezarse la cabeza a la posición normal. Esta reacción la evoca la estimulación asimétrica de los órganos sensoriales de presión exteroceptiva de la superficie del cuerpo, como lo demuestra el hecho de que la cabeza inmediatamente regresa a la posición a la posición lateral si se coloca un tablero pesado sobre el costado más alto del cuerpo y se compensa así la estimulación asimétrica del suelo. Tras quitar el tablero, la cabeza se endereza de nuevo; si se separa al animal del suelo y se le sujeta libremente en el aire, la cabeza vuelve a caer en posición lateral. De esta manera, el contacto con el suelo endereza la cabeza (*reflejos de enderezamiento corporales actuando sobre la cabeza*).

2.5.3 Reflejos de enderezamiento del cuello

Los estímulos laberínticos y exteroceptivos colaboran llevando a la cabeza a la posición normal respecto al espacio y al entorno. Si la cabeza ha sido enderezada por ambas o por una de estas influencias, mientras que el cuerpo sigue en una posición anormal (por ejemplo, lateral), entonces el cuello gira. Esto da lugar a la excitación de los órganos sensoriales propioceptivos de los músculos (articulaciones, tendones) del cuello, de modo que se educen los “*reflejos de enderezamiento del cuello*”, los cuales hacen primero que el tórax siga a la cabeza y la enderezan a la posición normal. Ahora se girará la zona lumbar del tronco, se causará un reflejo nuevo, y finalmente la totalidad del cuerpo estará de pie en posición normal, siguiendo a la cabeza.

Nuestra propia experiencia y observaciones en animales nos demuestra que estos reflejos de enderezamiento del cuello no pueden ser los únicos que garantizan la posición normal del cuerpo. El último puede estar de pie y enderezarse solo, incluso cuando *no* mantiene la cabeza en posición normal. Así que debe haber algunos reflejos capaces de enderezar el cuerpo si la cabeza no ha sido enderezada por adelantado. Estos reflejos existen y pueden ser demostrados fácilmente. Sujeten a un animal libremente en el aire y fijen la cabeza firmemente en posición lateral. Entonces sin resistencia, podría mantenerse el cuerpo fácilmente en posición lateral. Si se coloca ahora al cuerpo sobre la mesa, se endereza en cuanto toca la superficie, a pesar de mantenerse la cabeza en situación lateral y a pesar de que los reflejos de enderezamiento del cuello tienden a mantener el cuerpo en posición lateral. El estímulo activo vuelve a ser la presión asimétrica sobre los exteroceptores de la superficie corporal, como puede demostrarse fácilmente mediante el uso de un tablero pesado (*reflejos de enderezamiento corporales actuando sobre el cuerpo*).

En el caso de esta función tan importante, todo está doblemente asegurado. La cabeza es enderezada por los reflejos laberínticos y exteroceptivos; el cuerpo por los reflejos propioceptivos y exteroceptivos; estímulos exteroceptivos controlan la posición normal de la cabeza y el cuerpo; así que si uno de estos aparatos se paraliza, otros aún estarán funcionando.

2.5.4 Reflejos de enderezamiento ópticos

Estos cuatro grupos de reflejos de enderezamiento son los únicos que pueden demostrarse en el animal de tálamo. Los conejos y conejillos de indias normales no tienen otros reflejos de enderezamiento. Pero los mamíferos superiores tales como el gato, el perro o el mono, con el cerebro intacto están en posesión de un quinto conjunto de reflejos: los *reflejos de enderezamiento ópticos*. Para demostrarlos, se ha de sostener libremente en el aire a un perro o mono deslabyrinthizado; si algo de alrededor atrae la atención del animal y por lo tanto el último fija la mirada en ello, lleva inmediatamente la cabeza a la posición normal y la mantiene así todo el tiempo que la atención óptica se centra en el objeto. Así que un telorreceptor ha ganado ascendente sobre el aparato de enderezamiento. Este es el único reflejo de enderezamiento que no tiene su centro en el tronco encefálico sino más arriba en la corteza cerebral.

Función de enderezamiento

La multiplicidad de reflejos que causan y mantienen la posición erecta, hace inteligible cómo los sordomudos sin laberintos pueden estar de pie y andar sin alteración aparente. Sólo si se les coloca bajo el agua, donde no puede usarse las impresiones ópticas ni educirse reflejos de enderezamiento, están completamente desorientados y se ahogarán si no se les ayuda a salir del agua.

Parece ser de la mayor importancia que la totalidad del aparato central para la función de enderezamiento (con la única excepción para eso de los reflejos de enderezamiento ópticos) está situado subcorticalmente en el tronco encefálico y gracias a esto está privado de toda acción voluntaria. La corteza cerebral educa durante la vida corriente una serie de movimientos periódicos, que tienden una y otra vez a alterar la postura de reposo normal. Los centros del tronco encefálico restaurarán entretanto la alteración y devolverán el cuerpo a la postura normal, de modo que el siguiente impulso cortical encontrará al cuerpo preparado para empezar de nuevo. También es condición esencial para la interpretación correcta de todas las impresiones *sensoriales* que llegan a la corteza, que el cuerpo siempre sea llevado a la posición normal mediante un arreglo subcortical puramente automático, el cual controla la relación espacial del cuerpo respecto a su entorno. En su último discurso de aniversario, su presidente llamó la atención sobre la importancia que posee este arreglo desde un punto de vista psicológico.

El conocimiento de los reflejos de enderezamiento permite una mejor comprensión de muchas condiciones patológicas y farmacológicas. Las convulsiones de la asfixia representan un buen ejemplo. La asfixia estimula los centros motores de la médula espinal y el bulbo raquídeo. Sin embargo, el efecto de excitación de estos centros varía según el estado de excitabilidad de los centros de enderezamiento. Si los últimos están en buena condición de funcionamiento, entonces el animal correrá y saltará; si están semiparalizados, el animal rodará, colocándose sobre la espalda o la barriga; si están completamente paralizados, se acostará de costado y mostrará ataques convulsivos tónicos y clónicos. Tenemos aquí el paralelo farmacológico al hecho mencionado anteriormente, de que las actividades posturales pueden modificar las reacciones del cuerpo a los estímulos indiferentes consiguientes.

El Sr. Versteegh de Utrecht, ha estudiado la alteración de la coordinación motora que sigue a la ingestión de alcohol en los conejos. En el momento en que aparecen los primeros signos de intoxicación, los reflejos de enderezamiento que actúan sobre la cabeza son normales y también los reflejos de enderezamiento corporales actuando sobre el cuerpo. Así que la cabeza se mantiene en posición normal y el cuerpo es capaz de enderezarse solo. Pero los reflejos de enderezamiento del cuello están paralizados, de modo que si la cabeza gira en una u otra dirección, el cuerpo no la sigue, sino que va a su aire. El resultado es la postura inestable característica del intoxicado.

El tiempo disponible no me permite entrar en detalles sobre el funcionamiento de otro aparato central extremadamente bien ajustado que gobierna las posiciones de los ojos.

La posición de reposo de los ojos no es fija, sino que cambia según las diferentes posiciones de la cabeza. Por lo tanto, se hace necesaria una regulación fina mediante los músculos oculares, que han de ser controlados por impulsos sensoriales. En el hombre y en los animales con ojos situados frontalmente, los dos campos visuales se superponen y por lo tanto, un ojo puede controlar la posición del otro mediante impulsos ópticos. Esto es imposible en los animales con ojos laterales, cuyos campos visuales están separados o sólo se superponen ligeramente. Aquí un reflejo no-óptico especial se ha desarrollado, el cual asegura que en la posición diferente de la cabeza, el mundo óptico no esté desplazado de manera irregular, sino que mantenga una cierta relación con el animal y que las mitades derecha e izquierda del mundo visual no diverjan.

Esto se consigue, como ha demostrado De Kleyn, mediante la acción combinada de los reflejos otolíticos y del cuello, que influyen en los músculos oculares. Si un conejo está sentado en la posición normal y luego mediante movimientos que no exceden la amplitud normal, lleva la cabeza a otra posición, entonces los ojos se mueven en la órbita de modo que el movimiento de la cabeza queda enteramente compensado y los ojos mantienen su posición relativa respecto al espacio. Así, a pesar de los movimientos de la cabeza, el mundo visual no se mueve y las dos mitades del entorno visual del animal no divergen. Esta reacción la inicia otro

Función de enderezamiento

reflejo. Si el animal lleva la cabeza a una nueva *posición*, esta hace un *movimiento* y al hacer esto, estimula las ampollas de los canales semicirculares, lo cual da lugar a reflejos motores de corta duración que actúan sobre los músculos oculares. Si el animal está en la posición normal, los movimientos de los globos oculares educidos por estos reflejos, siempre se llevan a cabo en una dirección tal que lleva al globo ocular justo a aquella posición en la que entonces se fijará por los reflejos estáticos compensadores que acabamos de describir. Los canales empiezan, los otolitos y los receptores del cuello completan y fijan la reacción: un mecanismo muy finamente adaptado ciertamente. También se ha encontrado la misma conexión entre las actividades motoras y estáticas en muchas otras reacciones posturales, como recientemente en los reflejos miotáticos de Liddell y Sherrington.

En este caso también como en el caso de los reflejos de enderezamiento, un mecanismo subcortical inconsciente lleva los ojos a la posición correcta, de modo que las impresiones ópticas a transmitir a los centros corticales llevan con ellas la base espacial correcta, preparada para ellos por adelantado y, en el caso del conejo, casi independiente de los estímulos ópticos.

2.6 Centros para las funciones posturales

Los centros que regulan las funciones posturales descritos están colocados en el tronco encefálico en tres grupos funcionales:

1. los centros de los reflejos actitudinales detrás del plano de entrada de los nervios VIII;
2. los centros de las reacciones oculares entre la entrada de los nervios sensoriales implicados y los núcleos del músculo ocular;
3. los centros de los reflejos de enderezamiento (con la única excepción de los centros de enderezamiento ópticos en la corteza) en el encéfalo medio.

De los últimos, los centros de enderezamiento del cuello se extienden tan abajo como hasta el puente de Varolio y la parte superior del bulbo raquídeo, mientras que los otros centros de enderezamiento están al nivel del núcleo rojo. Como ha demostrado Rademaker, el núcleo rojo es ciertamente para los reflejos de enderezamiento laberínticos y para los reflejos de enderezamiento corporales que actúan sobre el cuerpo, pero no para los reflejos de enderezamiento corporales que actúan sobre la cabeza. La vía eferente de los dos reflejos nombrados primero es el haz rubrospinal; los tractos aferentes aún se han de encontrar. Así se ha hecho un primer comienzo hacia la traducción de los hechos fisiológicos a lenguaje anatómico y esperamos que aún será posible progresar más en esta dirección.

Se ha encontrado que todas las reacciones descritas en esta conferencia, con la excepción de los reflejos de enderezamiento ópticos, están presentes en todas las especies de mamíferos investigadas (conejiillo de indias, conejo, gato, perro, mono) y muchas de ellas también en otros vertebrados. Pero el uso que los diferentes tipos de animales hacen de estos reflejos es muy diferente y la importancia relativa de uno u otro grupo de reflejos posturales para varias especies también varía ampliamente. Esto parece evidente por si mismo si se compara, por ejemplo, la forma y movimientos sencillos de un conejiillo de indias con los movimientos muy complicados de un animal de tan elegante saltar y trepar como el mono. Hablando en general, la importancia relativa de los reflejos laberínticos decrece al aumentar el desarrollo, de modo que los conejiillos de indias y conejos tienen reacciones laberínticas muy fuertes, monos y hombre menos predominantes, mientras que en el mono las reacciones educidas por medio de los ojos y por el tacto y la presión a los nervios exteroceptivos desempeña un papel muy predominante.

La corta revisión que he sido capaz de darles del presente estado de algunas partes de fisiología postural muestra que la acción de los centros bulbares y del encéfalo medio pueden ahora entenderse en sus líneas principales y que se conocen los puntos que se quieren investigar aún en más detalle. Pero esta imagen sería defectuosa si les diera la impresión de que se ha resuelto la totalidad del problema de la postura animal. De ningún modo es ese el caso. Junto a la médula oblonga y el encéfalo medio hay otras partes del cerebro que también influyen probablemente en la postura corporal. Su fisiología está desgraciadamente más o menos inexplorada. En primer lugar, el *estriado* y el *pálido* podrían mencionarse en relación con esto. Los neurólogos están actualmente grandemente interesados en estas

Centros para las funciones posturales

partes del tronco encefálico, porque en muchas enfermedades, tales como la enfermedad de Parkinson y de Wilson y en ciertas formas de encefalitis, usualmente se encuentran lesiones severas *post mortem* en los ganglios basales. En estas enfermedades, las alteraciones posturales desempeñan un papel destacado.

Consecuentemente, en la literatura neurológica se encuentra la creencia general en las funciones posturales de estos centros. Desgraciadamente, en la mayoría de casos también se encuentran involucradas otras partes del cerebro. Junto a eso, ni la extirpación ni la estimulación de los ganglios basales ha proporcionado ninguna evidencia de las influencias posturales procedentes del estriado y del pálido. Por lo tanto, nuestro conocimiento del papel que estos centros podrían desempeñar quizá en el mantenimiento de la postura es a lo sumo muy restringido.

Quizá es peor aún la situación relativa a otra parte muy importante del cerebro, el cerebelo. Los experimentos han demostrado que todos los reflejos posturales discutidos en esta conferencia están presentes y perfectamente inalterados tras la extirpación total del cerebelo. Por lo tanto, sus centros así como sus tractos aferentes y eferentes son extracerebelares. Mediante las brillantes investigaciones de Luciani y otros, sabemos que la pérdida del cerebelo va seguida de severas alteraciones motoras y posturales. Sin embargo, estos síntomas no pueden depender del cerebelo, el cual ha sido extraído, sino que son educidos por el resto del sistema nervioso central, del que se ha prescindido. Desgraciadamente, no conocemos ninguna función o reflejo sueltos positivamente conectados con el cerebelo, de tal manera que esté ausente tras la extirpación del cerebelo y presente tras la ablación de otras partes del cerebro, siempre y cuando el cerebelo siga intacto. Nuestra evidencia de la actividad postural del cerebelo es puramente negativa. La gran ventaja durante la investigación de las funciones posturales del bulbo raquídeo y del encéfalo medio fue que pudimos tratar ahí con reflejos positivos (de enderezamiento y actitudinales) que están presentes mientras la parte posterior del tronco encefálico está intacta. Estoy convencido de que en cuanto logremos descubrir reflejos positivos relacionados con el cerebelo, será posible elucidar el misterio de esta parte indudablemente muy importante del sistema nervioso central. Sólo entonces puede plantearse la cuestión de la importancia de los diferentes centros *corticales* para la postura.

Por lo tanto, en el estudio de la postura es lo mismo que en otras partes de la ciencia. Cada paso de avance hace posible formular nuevas preguntas y delimitar de nuevo los límites de lo desconocido. Al proseguir, se llega a cimas que no hacen más que abrir nuevas expectativas sobre vastos campos aún por explorar.

Capítulo 3. Algunos resultados de estudios sobre la fisiología de la postura

Conferencias de Cameron Prize dadas en la Universidad de Edimburgo el 19 y 20 de mayo de 1926; publicadas en *The Lancet*, 11 de septiembre de 1926, páginas 531 a 536, y 18 de septiembre de 1926, páginas 585 a 588.

3.1 Primera parte

3.1.1 Introducción

El estudio de la fisiología del movimiento tiene un origen antiguo. El movimiento suministra muchos puntos de ataque para la investigación porque mediante el movimiento ocurren cambios en la condición del cuerpo o de sus partes, los cuales atraen la atención del observador y pueden ser registrados y medidos. Este no es el caso cuando se estudia la postura. Aquí tenemos que tratar con una condición constante sin cambios visibles, de manera que no se estimula nuestro deseo de causalidad y por lo tanto no suponemos inmediatamente que haya procesos activos funcionando. Como consecuencia de esto, la fisiología de la postura es de fecha relativamente reciente y muchos hechos a describir en estas conferencias han sido descubiertos durante los pasados 40 años por fisiólogos que aún viven, entre los cuales Sherrington debe ser nombrado en primer lugar. El resultado principal de estas investigaciones es que la postura es un proceso activo y es el resultado de la cooperación de un gran número de reflejos, muchos de los cuales tienen un carácter tónico. Muchas partes del sistema nervioso central contribuyen a la función de la postura; entendemos la importancia de la médula espinal y del tronco encefálico hasta cierto límite, mientras que las actividades de otras partes, especialmente del cerebelo y de los ganglios basales aún están oscuras.

Para el propósito de estas conferencias, clasifico las actividades posturales bajo los siguientes títulos:

1. *Reacciones estáticas locales*, en las que sólo está implicada una parte del cuerpo (por ejemplo, una extremidad).
2. *Reacciones estáticas segmentales*, que implican a un segmento del cuerpo (por ejemplo, ambas extremidades posteriores, ambas extremidades anteriores o el cuello).
3. *Reacciones estáticas generales*, en las que más de un segmento o incluso la totalidad del cuerpo entra en acción.

Los aspectos de estas reacciones estáticas generales varían considerablemente de acuerdo con la parte del sistema nervioso central que gobierna la postura implicada en los diferentes experimentos. Así que podemos distinguir: (a) reacciones estáticas del animal oblongado (preparación descerebrada), en las que la médula espinal está en conexión funcional sólo con la médula oblonga; (b) reacciones estáticas del animal de encéfalo medio y del animal de tálamo, en las que además del bulbo, los centros del encéfalo medio toman también una parte activa, (c) reacciones estáticas del animal intacto, en las que los centros corticales cooperan.

La importancia del cerebelo y de los ganglios basales no será discutida en estas conferencias.

3.1.2 Reacciones estáticas locales

Las extremidades de los mamíferos, como las de los demás vertebrados, están hechas de segmentos óseos unidos mediante una complicada disposición de ligamentos y movidos y sujetos por músculos; la fascia también desempeña un papel. La totalidad del sistema se puede mover fácilmente en diferentes direcciones. Nuestro problema es explicar cómo tal extremidad móvil se usa a veces como un *instrumento* para propósitos muy diferentes (tales como arañar, rascar, pelear, etc.) y se mueve libremente en todas las articulaciones, mientras que otras veces se transforma en un *pilar* inflexible y fuerte, que da la impresión de ser una

Primera parte

columna sólida, capaz de sostener el peso del cuerpo. Se muestran experimentos de que esto se logra mediante una serie de reflejos estáticos locales.

Nos enfrentamos en el laboratorio con este problema durante la investigación de animales descerebelados, los cuales habían sido operados por el Dr. G. G. J. Rademaker y de los cuales la condición del tono muscular tenía que ser seguida durante el curso de muchos meses. Pronto se hizo evidente que esta no era una tarea sencilla y que el estado del tono de una extremidad en cualquier momento dado dependía en gran manera de la manera de investigar el tono. Por ejemplo, si un perro está acostado en posición lateral y la resistencia de una extremidad delantera contra la flexión pasiva se mide con la mano y los dedos flexionados, a menudo no puede sentirse ninguna resistencia. Pero si los últimos están extendidos y se ejerce presión contra las plantas de los patas, entonces las extremidades delanteras se extienden fuertemente y difícilmente pueden ser flexionadas nada de nada. La misma diferencia puede demostrarse también en animales intactos. Por lo tanto, decidimos hacer una investigación más detallada de estas reacciones. Además del Dr. Rademaker, tomaron parte en esta investigación el Dr. Schoen (de Würzburg) y el Dr. E. A. Blake Pritchard (de Londres), experimentando el Dr. Schoen sobre las condiciones generales para estos reflejos y sobre un análisis gráfico de los músculos de las extremidades anteriores (R. SCHOEN, "Die Stützreaktion, I. u. II", Mitt., *Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1926), mientras el Dr. Pritchard investigaba la extremidad posterior de la misma manera (E. A. BLAKE PRITCHARD, "Die Stützreaktion", III. Mitt., *Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1926).

La mejor manera de educir este reflejo estático es presionar contra la planta de los dedos y dorsiflexionar la mano o el pie. Entonces la extremidad se pone más o menos inflexible y es capaz de sostener el peso del cuerpo en la posición prona del animal.

Dos estímulos diferentes cooperan en educir este reflejo:

1. El estímulo *propioceptivo* educido por la dorsiflexión de las partes distales de las extremidades (dedos, mano y pie). Estas influencias propioceptivas pueden aislarse cortando los nervios sensoriales locales para la piel de mano y pie. Desaparecen tras cortar los tendones de todos los músculos flexores plantares y palmares hasta la parte distal de la extremidad.
2. El estímulo *exteroceptivo* educido por el contacto de las plantas de los pies con el suelo. Si se coloca a un perro descerebelado en posición supina con la cabeza ventroflexionada 90°, entonces las extremidades traseras están usualmente flexionadas en todas las articulaciones. Un toque muy ligero en las plantas de los pies es suficiente para educir una extensión tónica fuerte de la totalidad de la extremidad posterior, incluso si se evita cuidadosamente la dorsiflexión del pie y de los dedos manteniendo los dedos del investigador sólo en contacto con el pie del animal. Parece como si el pie extendido lentamente estuviera siendo atraído por el dedo que se aleja por alguna fuerza magnética. Por lo tanto, se ha llamado al reflejo "reacción magnética". En cuando se quita el dedo, la extremidad vuelve a flexionarse. Puede aislarse el estímulo exteroceptivo cortando todos los tendones del pie o mano y sólo desaparece tras cortar los nervios cutáneos sensoriales del pie.

La respuesta estática termina y la totalidad de la extremidad se suelta y se vuelve libre de moverse al quitar los dos estímulos antes citados, lo cual tiene lugar en cuanto se levanta del suelo la extremidad en el animal de pie; pero, como es habitual en funciones muy importantes, un proceso activo coopera. En cuanto se flexiona la parte distal de la extremidad en dirección palmar o plantar, la extremidad se suelta reflexivamente y se prepara para el movimiento.

Llamamos a la totalidad del proceso *reacciones de soporte*. El paso de la condición flexible a la rígida de un soporte se llama *reacción de soporte positiva*, mientras que el soltar la extremidad se llama *reacción de soporte negativa*.

3.1.2.1 Reacción de soporte positiva

Este reflejo puede estudiarse en el animal intacto así como tras la extirpación de la totalidad del encéfalo o del cerebelo. También está presente en ciertas etapas de

Primera parte

narcosis general. La siguiente descripción se basa especialmente en los descubrimientos en las extremidades anteriores de los gatos. Los resultados en las extremidades posteriores sólo serán mencionados en caso necesario. El estímulo efectivo para este reflejo es el estiramiento de los músculos flexores de dedos y mano. El músculo flexor profundo de los dedos solo es suficiente para educir el reflejo. Pero también otros músculos flexores pueden servir para este propósito. Los estímulos exteroceptivos de las plantas de los dedos de los pies cooperan en el mismo efecto.

3.1.2.1.1 Disposición anatómica

La *disposición anatómica* sólo desempeña un papel de importancia secundaria para el establecimiento de la reacción de soporte. Inicialmente había la creencia general en la importancia de los ligamentos para la fijación de las articulaciones, pero actualmente hay la tendencia a creer que la actividad tónica de los músculos es el factor más importante.

Que la disposición de los ligamentos no puede explicar el reflejo de soporte es consecuencia del hecho de que en gatos y perros durante el estar de pie ordinario las tres articulaciones principales de las extremidades traseras están todas semiflexionadas y pueden moverse desde la posición de reposo en ambas direcciones. También en el hombre cómodamente de pie, los ligamentos de la pierna sólo son de importancia secundaria. Los músculos tienen la función de soportar cada parte de la extremidad y el cuerpo como una totalidad. Para este propósito se les pone en contracción tónica por impulsos desde el sistema nervioso central. La reacción de soporte es refleja. Esto ya está demostrado por el hecho de que la simple presión contra las plantas de los pies es a veces suficiente para educir el reflejo por estimulación exteroceptiva. Las observaciones siguientes apuntan en la misma dirección.

En las primeras horas tras la extirpación del cerebro anterior, la reacción de soporte está ausente a pesar de la presencia de suficiente tono muscular. La conmoción posoperatoria ha suprimido el reflejo en el animal, el cual puede enderezarse solo e incluso andar. Varias semanas o meses después de cortar las raíces posteriores a una extremidad anterior o posterior, los movimientos están claramente bien recuperados y es posible, cambiando la posición de la cabeza, aumentar el tono de la extremidad insensibilizada; a pesar de esto no puede sentirse ningún indicio de reacción de soporte. En la narcosis profunda es imposible, cambiando la posición de su parte más distal, transformar la extremidad en un pilar de soporte.

Todos estos hechos demuestran que la disposición anatómica sola, incluso si los músculos tienen algo de tono, no puede explicar la reacción de soporte.

Una disposición merece atención especial: los músculos de dos articulaciones. Una parte de los flexores de mano y dedos estirados durante el estar de pie, tiene su origen en el epicóndilo medial del húmero y puede extender el codo. Al hacer esto, el bíceps se estira y, si este músculo se pone en contracción tónica, puede extender el hombro, lo cual a su vez estira la cabeza larga del tríceps, de manera que esa contracción de este músculo puede extender el codo. La contracción simultánea del bíceps y del tríceps no sólo fija el codo, sino también el hombro. En la extremidad completamente relajada bajo narcosis profunda o inmediatamente después de la muerte, este mecanismo no actúa, sólo puede educirse la extensión del codo mediante la extensión del hombro; pero en el animal normal o cuando, tras morir, los músculos se ponen rígidos por el rigor mortis, los músculos de dos articulaciones ejercen su influencia. Por lo tanto, la tensión de los músculos es condición necesaria para este efecto.

De las observaciones anteriores se sigue que la disposición anatómica por sí sola no puede explicar la reacción de soporte, pero constituye el mecanismo por el cual los procesos fisiológicos pueden desempeñar su papel.

3.1.2.1.2 Reflejos miotáticos de Liddell y Sherrington

Son de gran importancia los *reflejos miotáticos* de Liddell y Sherrington (E. G. T. LIDDELL y C. S. SHERRINGTON, “Reflexes in Response to Stretch: Myotatic Reflexes”, *Proceedings of the Royal Society of London*, serie B, volumen 96, 1924, página 212). Estos autores encontraron contracciones reflejas tónicas en

Primera parte

preparaciones descerebradas, causadas especialmente en los músculos extensores incluso por un estiramiento ligero del músculo. El aumento de tensión está confinada al músculo, que se estira e incluso una parte del músculo puede mostrar este reflejo puramente propioceptivo si esta parte sólo está sometida a estiramiento. Según Forbes (A. FORBES, “The Interpretation of Spinal Reflexes in Terms of Present knowledge of Nerve Conduction”, *Physiological Reviews*, 1922, ii., 361), Cobb (S. COBB, “Review on the Tonus of Skeletal Muscle”, *Physiological Reviews*, 1925, v., 518), Fulton y Liddell (J. F. FULTON y E. G. T. LIDDELL, “Electrical Responses of Extensor Muscles During Postural (Myotatic) Contraction”, *Proceedings of the Royal Society*, 1925, página 577), las contracciones pueden estar confinadas a sólo una parte de todas las fibras de un músculo, justo el número suficiente para contrarrestar el estiramiento o cargar el peso que causa el aumento de tensión. Si estas fibras musculares concretas en acción se fatigan, otras fibras se contraen y la alternación de las fibras activas hace que el músculo como una totalidad pueda ser infatigable durante la actividad miotática. El reflejo empieza con un estiramiento y un aumento de tensión, y continúa al mantener la tensión en una longitud aumentada constante. Así, al estar el peso contrarrestado sólo por las fibras musculares en acción en ese momento, las otras fibras musculares están preparadas para mover la extremidad o el cuerpo, con la misma suavidad que si no hubiera presente nada de peso.

Este reflejo miotático entra en juego en los músculos flexores de la mano y dedos, los cuales son estirados al estar de pie por la dorsiflexión de estas partes de la extremidad y por lo tanto reaccionan mediante el aumento de tensión. En otros músculos de la extremidad también, especialmente en los extensores de codo y hombro, si se estiran durante la actividad estática, los reflejos miotáticos podrían cooperar con los reflejos de soporte directo. Pero junto con estas reacciones miotáticas, muchos otros reflejos cooperan en la función de soporte.

3.1.2.1.3 Músculos flexores

Según Liddell y Sherrington, los reflejos miotáticos en la preparación descerebrada se limitan a los músculos estirados o a partes de músculos (E. G. T. LIDDELL y C. S. SHERRINGTON, “Further Observations on Myotatic Reflexes”, *Proceedings of the Royal Society of London*, serie B, volumen 97, 1925, página 267). Este no es el caso en la reacción de soporte en animales normales o en animales de tálamo. Si en experimentos con registro gráfico, uno u otro tendón flexor a la mano o a uno o más dedos se corta de su inserción y se conecta a una palanca de registro, se le ve contraerse, aunque no estirarse, cuando la mano o los dedos de los pies están dorsiflexionados. En el curso de los experimentos, se ha registrado a su vez la contracción de todos los diferentes músculos flexores durante el reflejo estático. Estos hechos muestran que la extensión de los músculos flexores mientras está de pie refuerza los reflejos, los cuales tienden a poner en juego a la totalidad del grupo de músculos flexores de la extremidad anterior y que hemos de tratar con el refuerzo sinérgico de la contracción tónica.

3.1.2.1.4 Músculos extensores

¿Cómo reaccionan los *músculos extensores* en la reacción de soporte positiva? No se estiran para nada. En una larga serie de investigaciones maravillosas Sherrington ha demostrado que en los *movimientos* ordinarios, los músculos antagonistas obedecen la ley de inervación recíproca (C. S. SHERRINGTON, “Problems of Muscular Receptivity”, *Nature*, 21 y 28 de junio de 1924). También en los experimentos de Schoen, la flexión refleja de la mano se conseguía mediante la contracción de los flexores y la relajación simultánea de los extensores; y la extensión refleja de la mano (por ejemplo, en el reflejo de extensión cruzada) mediante la contracción de los extensores con la relajación de los flexores. Pero en cuanto se educía el reflejo de soporte mediante presión contra las plantas de los pies y mediante dorsiflexión de la mano y los dedos, entonces había una contracción simultánea de ambos flexores y extensores. El agrupamiento funcional de los músculos antagonistas difiere totalmente en el reflejo de soporte del de los movimientos ordinarios: los músculos antagonistas ejercen una función sinérgica y el resultado es la *fijación de la articulación*.

Primera parte

3.1.2.1.5 Codo

El codo también se queda fijo.

1. La fijación en contra de la flexión se consigue mediante mecanismos diferentes según las variadas posiciones posibles de la extremidad anterior. En primer lugar, como mencioné anteriormente, los flexores de los dedos y la mano, especialmente el flexor común profundo de los dedos, tienen el origen en el epicóndilo medial del húmero y por lo tanto, si se estiran al estar de pie, causan la fijación del codo directamente por reflejos miotáticos. En segundo lugar, la dorsiflexión de la mano y dedos da lugar a la contracción refleja del tríceps. En tercer lugar, el estiramiento del tríceps educa un reflejo miotático sobre este músculo y finalmente, si en el reflejo de soporte se estira el bíceps (mediante flexión del hombro), esto también da lugar a la contracción refleja del tríceps.
2. La fijación contra la extensión está asegurada por la contracción refleja del bíceps causada por la dorsiflexión de mano y dedos, reforzada por un reflejo que tiene su origen en el tríceps estirado.

Todos estos diferentes reflejos cooperan, refuerzan y, si es necesario, se reemplazan entre sí, de manera que se hace posible estar de pie bajo posiciones muy diferentes de las articulaciones.

3.1.2.1.6 Bíceps y tríceps

La fijación del codo, en lo que al bíceps y a la cabeza larga del tríceps concierne, depende también de la posición y fijación de la articulación del hombro, como se describe anteriormente. El hombro se fija en primer lugar por estos dos músculos de doble articulación y en segundo lugar por la propia musculatura del hombro. Para esta articulación también se ha demostrado la contracción simultánea de los flexores y extensores. Podría mencionar que en los experimentos de Schoen, el músculo supraspinoso era muy sensible al estímulo exteroceptivo de tocar las plantas de los dedos de la mano.

3.1.2.1.7 Escápula y tórax

La totalidad del mecanismo de fijación en las articulaciones de mano, codo y hombro no sería de ningún valor para estar de pie si no hubiera también una fuerte fijación muscular de la escápula al tórax. La fuerte y amplia masa del elevador de la escápula y el serrato, que se insertan en la escápula y tienen su origen en la región del cuello y las partes laterales del tórax, forman en ambos lados una faja de soporte, mediante la cual la parte delantera del cuerpo oscila entre los dos pilares de soporte. Los romboides, que conectan la columna vertebral con ambas escápulas, sostienen estos huesos en posición y hacen efectiva la función de estabilización del elevador de la escápula y del serrato. Al mismo tiempo, el músculo pectoral y el dorsal ancho fijan el húmero al tronco y aseguran los dos pilares contra la abducción. Si bajo ciertas condiciones, el elevador de la escápula y el serrato debieran soltarse, el pectoral y el dorsal ancho en ambos lados pueden formar una segunda faja de soporte, la cual puede también sostener el tórax.

Si el animal de tálamo cuelga prono en el aire, estos músculos de los hombros usualmente se contraen tónicamente. Estar de pie sobre el suelo aumenta este tono mediante los reflejos educidos por dorsiflexión de los dedos de los pies y los estímulos propioceptivos de las palmas de los dedos de la mano.

Este corto repaso, que naturalmente debe ser muy incompleto, es suficiente para mostrar cuán complicado es el sistema de reflejos diferentes, los cuales hacen posible envarar una extremidad y trasformarla en un pilar de soporte.

Primera parte

3.1.2.2 Reacción de soporte negativa

Junto con la desaparición de aquellas condiciones que evocan la reacción de soporte positiva, los procesos activos desempeñan un papel importante en la interrupción de la reacción positiva en la inducción de la fase negativa. El estímulo activo no es exteroceptivo. La extremidad en la fase negativa usualmente se separa del suelo. La flexión palmar de dedos y mano en las extremidades anteriores o la flexión plantar de los dedos de las extremidades posteriores es el estímulo efectivo. El reflejo desaparece en las extremidades anteriores tras cortar todos los tendones de los músculos extensores de mano y dedos. Es educido en la extremidad intacta estirando estos extensores. Como consecuencia de esto, hay una relajación refleja de los músculos extensores de las articulaciones proximales, lo cual ha sido demostrado por Schoen en el caso del tríceps, el serrato anterior y el elevador de la escápula. Al mismo tiempo, los flexores del hombro se contraen. La relajación del serrato y del elevador de la escápula puede verse también seguir a la flexión del codo o incluso del hombro.

De esta manera la totalidad de la extremidad, especialmente el hombro, se suelta y queda libre para moverse.

La siguiente descripción muestra la importancia de las reacciones locales.

3.1.3 Reacciones estáticas segmentales

Sólo algunos ejemplos serán suficiente para ilustrar las reacciones estáticas segmentales. Un ejemplo muy sencillo viene dado por el reflejo de extensión cruzada. En el animal de pie, ambas extremidades traseras soportan el peso de la parte posterior del cuerpo. Un estímulo doloroso aplicado a una extremidad educa el reflejo de flexión del mismo lado del cuerpo, por el cual el pie estimulado se aparta de la vecindad del estímulo. Por lo tanto, la extremidad cruzada ha de soportar el peso de la parte delantera o trasera del cuerpo ella sola. Esto lo hacen posible las reacciones de soporte aumentadas como se describe antes, pero es ayudado por el reflejo de extensión cruzado, el cual causa el aumento de tono de los músculos extensores de la extremidad.

Otro ejemplo de reacciones estáticas segmentales lo proporciona el llamado “reflejo Schunkel” que puede demostrarse fácilmente en las extremidades anteriores o posteriores de animales normales así como tras la extirpación del cerebelo o del encéfalo anterior. Supongamos que el animal (perro o gato) está de pie sobre una mesa y que la reacción de soporte negativa levanta una extremidad anterior (por ejemplo, la derecha). Flexiones pasivas ligeras del codo comprueban continuamente el tono extensor de esta extremidad. La mano del observador desplaza el tórax del animal hacia la derecha; entonces se siente un tono extensor aumentado del codo y finalmente la extremidad se extiende completamente y es capaz de impedir que la parte delantera del cuerpo caiga hacia aquel lado. Puede demostrarse el mismo reflejo en las extremidades traseras y también está presente en el hombre, especialmente cuando estamos de pie sobre un solo pie y nos desplazamos hacia el otro lado. Entonces la extensión de la rodilla contraria es inevitable y da la impresión subjetiva de ser al menos parcialmente voluntaria. Pero en los animales el reflejo es muy activo tras la extirpación completa de la corteza cerebral.

Los cambios en la posición de la cabeza, el cuello y la columna vertebral no educen el reflejo. Los estímulos surgen principalmente de los músculos aductores, los cuales se estiran desplazando el cuerpo en dirección lateral. La extremidad que reacciona puede ser completamente insensibilizada cortando todas las raíces posteriores que llevan los impulsos desde esta extremidad; por otro lado, la insensibilización de la extremidad de pie anula el reflejo.

Hay presente un reflejo similar si se desplaza el cuerpo hacia delante y atrás. Tras levantar una extremidad delantera, el desplazamiento hacia delante del tórax hace que la extremidad que ha sido levantada, se extienda y mueva hacia delante, de manera que impide al cuerpo caerse.

El “significado” estático de esta última reacción es evidente, pero además de esto la reacción entra en juego también al andar y correr. Esto muestra que el mismo reflejo puede usarse para mantener el equilibrio y para el propósito de andar.

Primera parte

Estas y otras reacciones estáticas segmentales, en las cuales el estímulo y el efecto no están confinados a la misma extremidad, sino al mismo segmento, muestran la interconexión de partes separadas del cuerpo en las funciones estáticas.

3.1.4 Reacciones estáticas generales

En las reacciones estáticas general está involucrado más de un segmento del cuerpo, incluso la totalidad del cuerpo. Se pondrán muchos ejemplos a lo largo de estas conferencias. Una condición fundamental para toda reacción estática es que el animal debe estar de pie o al menos ser capaz de estar de pie. En la sección precedente se suponía que este era el caso. En este momento hemos de responder a la pregunta: ¿Qué parte del sistema nervioso central debe estar presente para estar de pie?

Los experimentos clásicos de Goltz y Sherrington han demostrado que un *animal espinal* puede efectuar movimientos muy complicados. Si se divide la médula espinal de un perro en la región dorsal, tras algunos meses puede educirse un gran número de reflejos en las extremidades: reflejos de flexión y extensión del mismo lado del cuerpo, un reflejo de extensión cruzada, movimientos rítmicos semejantes a andar y correr o galopar, reflejo de rascarse, movimientos de las extremidades traseras y la cola exactamente iguales a aquellos que efectúan los animales normales durante la defecación y la micción. Bajo ciertas condiciones incluso un tono flexor de larga duración podría estar presente en tal extremidad (por ejemplo, cuando se desarrolla una úlcera en el pie); pero a pesar de todas estas muy complicadas y adaptadas inervaciones, no hay presente ningún tono estático y las extremidades no pueden soportar el peso de la parte trasera del cuerpo: ceden tras un tiempo muy breve. Lo mismo es cierto para un animal espinal en el que se ha cortado la médula espinal. Bajo estas condiciones, las cuatro extremidades están privadas de tono estático.

En la preparación “descerebrada”, el estado de la cuestión es muy diferente. En estos animales se ha cortado de través el tronco encefálico en algún lugar entre el plano de entrada de los nervios VIII y la parte más delantera del encéfalo medio. Sherrington ha demostrado que tras la descerebración, se desarrolla la “rigidez descerebrada” que está caracterizada por una fuerte contracción tónica de los músculos “antigravedad” (a saber, los extensores de las extremidades y la espalda, los elevadores del cuello y la cola, y los músculos de cierre de la mandíbula). Los antagonistas de estos músculos estáticos, los flexores, tienen o bien un ligero tono o ninguno en absoluto. Al colocarla sobre los pies, la preparación descerebrada se quedará de pie, es decir, las extremidades fuertemente extendidas soportarán el peso del cuerpo, pero debido a la contracción aislada y exagerada de los extensores, la postura del animal se vuelve anormal y está privada de la suavidad que se ve en los animales intactos. Sherrington ha demostrado que la “rigidez descerebrada” es un fenómeno reflejo. Los estímulos principales surgen en los órganos sensoriales propioceptivos de los propios músculos contraídos. Experimentos posteriores han demostrado que, además de esto, otros estímulos sensoriales cooperan, surgiendo de las extremidades cruzadas, de la zona del cuello, los laberintos, los nervios V, la piel, etc. Tras cortar las raíces posteriores cervicales y extirpar los laberintos, los músculos del cuello aún pueden desarrollar una pronunciada rigidez descerebrada. Es posible proporcionar a las extremidades completamente desaferentadas de un animal descerebrado, una buena cantidad de tono mediante estímulos desde otras partes del cuerpo. Los experimentos de Bazett y Penfield han demostrado que tras la descerebración, la rigidez podría durar semanas.

El comportamiento reflejo del animal descerebrado difiere del del animal espinal de una forma característica. Bajo ambas condiciones, los músculos flexores efectúan las contracciones reflejas de corta duración tras la estimulación del nervio aferente apropiado. Los músculos extensores del animal espinal también responden mediante contracciones cortas. En la preparación descerebrada, la respuesta refleja de los músculos extensores es prolongada y muestra a veces los efectos mucho después.

Las peculiaridades del estado descerebrado se volverán aún más evidentes cuando describamos más tarde el comportamiento diferente de animales con el encéfalo medio intacto.

Primera parte

3.1.4.1 Reacciones estáticas generales de la preparación descerebrada

La condición esencial para estos experimentos es que la parte trasera del bulbo raquídeo se ha dejado en conexión funcional con la médula espinal. La presencia o ausencia del cerebelo no es esencial; la presencia de la parte oral del bulbo, el puente de Varolio y la parte caudal del encéfalo medio hace que la preparación muestre una variedad mayor de reflejos, pero no contribuye al fenómeno fundamental en cuestión.

Las reacciones estáticas generales en el animal descerebrado pueden ser inducidas de lo más fácilmente cambiando la posición de la cabeza. Esto fue descubierto por casualidad. Hace muchos años preparé a un gato descerebrado con la médula dorsal baja seccionada, para estudiar algunas reacciones reflejas de los músculos de la cola. Para este propósito, llevé al animal de la posición lateral a la supina y para mi sorpresa observé una extensión “animada” lenta pero muy fuerte de las extremidades delanteras, la cual desapareció cuando el animal fue colocado de nuevo sobre su costado. Otros cambios de posición educían también reacciones tónicas de las extremidades anteriores. Las consiguientes repeticiones de los mismos experimentos mostraron que varios animales reaccionaban de manera diferente. Fue necesario un largo análisis experimental, en el que se me unió mi amigo y colaborador De Kleyn, hasta que comprendimos el fenómeno completamente. Como de costumbre, el resultado fue comparativamente sencillo. Es posible, dando a la cabeza diferentes posiciones, cambiar la distribución del tono en la totalidad de la musculatura corporal y, en lo que a las preparaciones descerebradas concierne, especialmente en el grupo anteriormente mencionado de músculos antigraedad. Las reacciones más sorprendentes aparecen en los extensores de las extremidades y en los músculos del cuello. Los efectos observados son el resultado de reflejos combinados de los laberintos y de los receptores propioceptivos del cuello, y como la potencia relativa de estas dos influencias varía de un animal a otro, pueden entenderse los diferentes resultados de los experimentos subsiguientes. De esta manera es posible imprimir en la totalidad del cuerpo diferentes actitudes adaptadas cambiando solamente la posición de la cabeza. Por lo tanto, estos reflejos podrían llamarse *reflejos actitudinales*.

Cada cambio de la cabeza implica dos factores diferentes: (1) un cambio en la posición de la cabeza respecto al cuerpo con el cual se estimula a los receptores del cuello; y (2) un cambio de la orientación de la cabeza en el espacio, el cual pone en juego a los laberintos.

Estos dos factores nos permiten estudiar los dos conjuntos de reflejos separadamente.

3.1.4.1.1 Reflejos tónicos del cuello

Para estudiar los reflejos tónicos del cuello sobre los músculos de las extremidades sin interferencia con los reflejos del laberinto, es necesario extirpar los órganos vestibulares. Esto se ha hecho mediante un método inventado por De Kleyn (A. De KLEYN: “Experimental Physiology of the Labyrinth”, *Journal of Laryngology and Otology*, 1923, p. 646) sin ninguna lesión de los músculos en la base del cráneo. Tras esta operación, la influencia ejercida por los cambios de posición de la cabeza se vuelve independiente de la orientación de la cabeza en el espacio. Sólo los cambios de la cabeza respecto al cuerpo causan reflejos tónicos y estos reflejos son ahora inequívocos, reaccionando todos los animales en el mismo sentido.

La rotación de la cabeza causa la extensión de las extremidades anterior y posterior hacia las que se rota la mandíbula (“extremidades-mandíbula”) y causa la relajación de las extremidades hacia las que se rota la coronilla de la cabeza (“extremidades-cráneo”). La inclinación de la cabeza hacia un hombro causa la extensión de las extremidades anterior y posterior hacia las que la nariz se inclina (“extremidades-mandíbula”) y causa la relajación de las extremidades del otro lado (“extremidades-cráneo”). Por lo tanto, la regla general para la rotación e inclinación es que las extremidades-mandíbula se extienden y las extremidades-mandíbula se flexionan. En todos los mamíferos excepto en el conejo, la dorsiflexión de la cabeza causa la extensión de las extremidades anteriores y la relajación de las extremidades posteriores; y la ventroflexión de la cabeza causa la flexión de las extremidades anteriores y la extensión las extremidades posteriores. En los conejos, la dorsiflexión de la cabeza causa la extensión de las cuatro extremidades y la ventroflexión de la cabeza causa la flexión de todas las extremidades. En

Primera parte

todos los mamíferos con la excepción del conejo, el movimiento de la cabeza en diferentes direcciones va seguido de la reacción opuesta de un par de extremidades comparado con el otro par. La relajación de las cuatro extremidades en todos los mamíferos viene dada solamente por la presión sobre la parte inferior de la columna vertebral cervical en dirección ventral (reflejo de la prominencia vertebral).

Los aferentes de estos reflejos (con la única excepción del reflejo de la prominencia vertebral) hacen su recorrido a través de las tres raíces posteriores cervicales superiores. Los centros de los reflejos tónicos del cuello se han localizado en los segmentos cervicales primero y segundo.

3.1.4.1.2 Reflejos tónicos laberínticos

Estos reflejos pueden estudiarse separadamente tras excluir los reflejos del cuello. Esto puede hacerse cortando en ambos lados las tres primeras raíces posteriores cervicales o inmovilizando la cabeza, cuello y tórax mediante un fuerte chaleco de yeso de manera que no sea posible ningún movimiento de la cabeza respecto al cuerpo, mientras que las extremidades anteriores se dejan sin restricción y pueden moverse libremente. Si se coloca a tal preparación en diferentes posiciones respecto al espacio, el tono extensor de las cuatro extremidades siempre cambia en el mismo sentido. Sólo hay una posición en la que la extensión se convierte en máxima: la posición supina con el hocico unos 45° por encima del plano horizontal. El tono extensor disminuye hasta un mínimo relativo si se coloca al animal en posición prona con el hocico unos 45° por debajo del plano horizontal. Por lo tanto, las posiciones mínima y máxima difieren en 180°. En todas las demás posiciones en el espacio, el tono extensor está entremedio de estos dos extremos. Estos reflejos no son educidos por los movimientos, sino que dependen de la posición. Son independientes de la aceleración angular y duran todo el tiempo que se mantiene cierta posición. Tales cambios de posición de la cabeza sólo son efectivos al cambiar su ángulo respecto al plano horizontal.

El origen laberíntico de estos reflejos lo proporciona el hecho de que desaparecen tras la extirpación laberíntica bilateral. Un gato descerebrado y deslaberintado al que se ha inmovilizado el cuello mediante vendaje de yeso, puede ser colocado en todas las posiciones posibles en el espacio, sin cambios en el tono de los músculos de las extremidades.

Los reflejos tónicos laberínticos surgen de los órganos de los otolitos. En los mamíferos no es posible demostrar esto mediante extirpación aislada de las máculas de los otolitos o de las ampollas o de los canales semicirculares, pues esto no puede hacerse sin abrir el espacio perilinfático o endolinfático y por lo tanto, alterando definitivamente la función vestibular. Por lo tanto, se utilizó otro método. Siguiendo una técnica diseñada primero por Wittmaack, se centrifugó a alta velocidad durante poco rato a conejillos de indias anestesiados con éter. Entonces se separan las membranas otolíticas por la acción de la fuerza centrífuga, mientras que los canales con las ampollas y crestas siguen intactos. En cada caso, debe hacerse una investigación microscópica y esta debe mostrar que los canales y las terminaciones nervosas de las ampollas están intactos, que las cuatro máculas de los otolitos están completamente privadas de sus membranas otolíticas y que estas cuatro membranas pueden encontrarse lejos de ellas, dentro del espacio endolinfático. Este último punto es importante, porque demuestra que el desprendimiento de las membranas ocurrió en vida y no como resultado de una fijación defectuosa o corte de la sección para examinarla. Sólo pueden sacarse conclusiones definitivas a partir de experimentos con evidencia histológica completa.

Todas las reacciones de los laberintos educidas por aceleración angular o rectilínea están presentes en tales animales, pero han desaparecido todos los reflejos resultantes de la posición, incluidos los reflejos tónicos laberínticos sobre los músculos de las extremidades. Por lo tanto, estos reflejos dependen de los otolitos.

La posición de los otolitos respecto al cráneo ha sido investigada cuidadosamente por De Burlet y sus alumnos en el departamento de Anatomía de la Universidad de Utrecht. Los resultados de sus mediciones se han usado para la construcción de modelos (conejillos de indias, conejo, mono, hombre).

Las dos máculas de los utrículos están situadas aproximadamente en el mismo plano, que es casi horizontal cuando el animal lleva la cabeza en posición normal.

Primera parte

Las dos máculas de los sáculos no están para nada en el mismo plano; forman, en lo que a su porción principal concierne, un ángulo de algo menos de 90° con las máculas de los utrículos. Con la posición normal de la cabeza, las dos máculas de los sáculos miran hacia los lados.

Si se coloca la cabeza de un conejo en posición máxima para los reflejos del laberinto, las máculas de los sáculos no tienen una posición característica, mientras que las máculas de los utrículos descansan en el plano horizontal. En la posición máxima, en la que el tono de los extensores de las cuatro extremidades ha alcanzado su valor más alto, las membranas otolíticas ejercen un tirón sobre el epitelio de la mácula. En la posición mínima para el tono extensor, las máculas están de nuevo en horizontal con las membranas otolíticas presionando sobre el epitelio. La conclusión es que los reflejos *tónicos* laberínticos son educidos desde las máculas utriculares. Esto queda confirmado por el hecho de que tras la extirpación unilateral del laberinto, las posiciones máxima y mínima para los reflejos tónicos laberínticos quedan inalteradas, lo cual sería imposible si las máculas implicadas en estos reflejos no estuvieran en el mismo plano.

En la posición en que el tono extensor de las extremidades es máximo, los otolitos tiran de las máculas utriculares. La conclusión de que el máximo de estimulación en el epitelio macular es inducida, no por la presión, sino por el otolito tirando, está demostrado que es sólida por las observaciones sobre los reflejos saculares, una parte de los cuales mencionaré más tarde.

Los centros para los reflejos tónicos laberínticos sobre los músculos de las extremidades tiene su posición en la parte posterior del bulbo raquídeo, tras el plano de entrada de los ocho nervios.

Junto con los reflejos tónicos utriculares sobre los músculos de las extremidades hay también reflejos tónicos utriculares sobre los músculos del cuello, que siguen en general las mismas leyes. La única diferencia es que cada mácula utricular envía impulsos a las extremidades de ambos lados y a los músculos del cuello sólo del lado contrario. Como consecuencia de esto, la extirpación unilateral del laberinto, no va seguida de ningún cambio en los reflejos tónicos laberínticos sobre las extremidades, pero educa el famoso giro del cuello, que ha sido descrito por todos los observadores previos. Esta rotación e inclinación de la cabeza causa reflejos tónicos secundarios sobre los músculos de las extremidades. Por lo tanto, la conexión de los laberintos con las extremidades es doble:

1. por reflejos tónicos laberínticos directamente sobre las extremidades y
2. por reflejos tónicos del cuello sobre las extremidades indirectamente a través de las influencias laberínticas sobre el cuello.

3.1.4.1.3 Combinaciones de reflejos tónicos laberínticos y del cuello

Si ambos conjuntos de reflejos están presentes, cooperan de manera que el tono de cada músculo individual depende de la suma algebraica de influencias derivadas de los órganos finales propioceptivos en el cuello y de las máculas utriculares. Por lo tanto, si el músculo tríceps del codo derecho deriva tono aumentado desde los laberintos y desde el cuello, el codo se extenderá con fuerza; si este músculo recibe una disminución de su tono procedente de ambas fuentes, el codo se relajará, pero si el tono muscular se aumenta desde los laberintos y se disminuye desde el cuello, el resultado depende de la potencia relativa de estas influencias. Si los reflejos laberínticos predominan, el codo se extenderá, si los reflejos del cuello son más fuertes se flexionará y si ambos reflejos tienen la misma fuerza, el ángulo del codo no cambiará para nada.

Esta cooperación da lugar a reacciones actitudinales muy características de animales descerebrados. Coloque un gato en posición prona sobre una mesa y flexiónele la cabeza ventralmente, entonces los laberintos llegan a la posición mínima y las cuatro extremidades tenderán a relajarse. Las influencias del cuello causan relajación de las extremidades anteriores y extensión de las posteriores. Por lo tanto, ambos grupos de reflejos cooperan en las extremidades anteriores, las cuales mostrarán la relajación distintiva, mientras que las extremidades posteriores puede que no cambien para nada, porque las influencias del cuello y los laberintos actúan en sentidos opuestos. Si con el animal en posición prona, se le dobla la cabeza dorsalmente, la eliminación resultante de los laberintos desde la

Primera parte

posición mínima causa la extensión de las cuatro extremidades. Los reflejos del cuello educen la extensión de las extremidades anteriores y relajación de las posteriores. El efecto combinado es una fuerte extensión de las extremidades anteriores y sólo cambios ligeros en las extremidades posteriores. Por lo tanto, los movimientos de la cabeza en dirección ventral y dorsal tienen una influencia muy fuerte en las extremidades anteriores, mientras que la reacción en las extremidades posteriores es mucho más débil.

Es aún más complicado el efecto de la rotación de la cabeza con el animal en posición lateral. En este caso, describiré sólo el efecto sobre las extremidades anteriores. Si con el animal en posición lateral, se le rota la cabeza de manera que la coronilla quede abajo, entonces los laberintos están en la posición máxima, lo cual da lugar a la fuerte extensión de ambas extremidades anteriores. En lo relativo a los reflejos del cuello, la extremidad anterior que está más arriba es “extremidad-mandíbula” y se extenderá, mientras que la extremidad anterior que está más baja es “extremidad-cráneo” y se flexionará. Ambas influencias cooperan para la extremidad que está más alta, la cual se extiende con fuerza. El comportamiento de la extremidad anterior más baja es diferente según que uno u otro reflejo prepondere. Con reflejos laberínticos más fuertes, se extiende. Con reflejos del cuello más fuertes, se relaja. Cuando las potencias de ambos grupos de reflejos son iguales, no cambia. Por lo tanto, la reacción a la rotación de la cabeza de la extremidad inferior más baja estando el animal en posición lateral, permite la posibilidad de determinar en un animal dado, la fuerza relativa de ambos conjuntos de reflejos. Ahora, si con la misma posición lateral del cuerpo se rota la cabeza con la coronilla en lo más alto, entonces los laberintos llegan a la posición mínima y ambas extremidades anteriores tenderán a relajarse. En la extremidad anterior más alta, esta relajación está reforzada por la influencia del cuello (extremidad-cráneo). En la extremidad anterior más baja ello está contrarrestado por la influencia del cuello (extremidad-mandíbula). Con influencias laberínticas preponderantes, la extremidad anterior más baja se relaja; con reflejos del cuello preponderantes se extiende. En cada caso con la posición lateral derecha, la rotación de la cabeza educa reacciones muy fuertes e inequívocas de la extremidad anterior izquierda (más alta), mientras que las reacciones de la extremidad anterior derecha son más débiles y de dirección indefinida. Ahora se coloca al animal en posición lateral izquierda y de nuevo se le rota la cabeza. Las mismas reglas pueden aplicarse ahora sólo con esta diferencia, que la extremidad anterior más alta es ahora la derecha. En este caso, la extremidad anterior derecha reaccionará fuertemente y la extremidad anterior izquierda puede que no se mueva para nada. Resulta evidente que la misma y única rotación de la cabeza causa con el animal en posición lateral derecha, la relajación fuerte de la extremidad anterior izquierda y con el animal en posición lateral izquierda, la extensión fuerte de la extremidad anterior derecha. Estos ejemplos muestran claramente que el mismo movimiento de la cabeza podría, con posiciones espaciales diferentes del cuerpo, educir reacciones muy diferentes. Pero a pesar de estas complicaciones, que fueron muy sorprendentes en la época en que se empezaron los experimentos, ha sido posible explicar todas las reacciones, observadas en más de un centenar de experimentos, en los cuales la cabeza se movía según los tres ejes principales con cada una de las seis posiciones principales del cuerpo en el espacio por la acción combinada de los reflejos utriculares y del cuello.

Los reflejos actitudinales se llaman tónicos porque duran mientras la cabeza mantiene una cierta posición. Son prácticamente infatigables. Tras la extirpación unilateral del laberinto en conejos, el giro del cuello dura hasta que el animal muere. También los reflejos tónicos del cuello sobre las extremidades educidos por esta rotación de la cabeza pueden demostrarse todo el tiempo que el animal está vivo. Por otro lado, cada cambio de posición de la cabeza va seguido inmediatamente por el cambio correspondiente en la actitud de la totalidad del cuerpo. La influencia de los reflejos tónicos actitudinales es muy fuerte sobre los músculos de las articulaciones proximales, hombro y cadera, codo y rodilla; en las articulaciones distales de mano, pie, dedos de pies y manos, la acción de estos reflejos es mucho menos pronunciada.

El mecanismo actúa como una unidad de tal manera que la cabeza lidera y el cuerpo la sigue. Las actitudes impresas sobre el cuerpo por cierta posición de la cabeza en la preparación descerebrada se parecen mucho a las actitudes normales mostradas por el animal intacto durante la vida corriente.

Primera parte

3.1.4.1.4 Reacciones actitudinales en los animales intactos y en el hombre

Esto conduce a la cuestión de la presencia de reflejos actitudinales en los animales normales con el sistema nervioso central intacto. En la mayoría de mamíferos están presentes y pueden fácilmente ser demostrados. En el conejo normal, la dorsiflexión de la cabeza en el animal sentado causa la extensión tónica de las extremidades anteriores; la rotación de la cabeza con el conejo en posición supina educa la extensión de las extremidades-mandíbula y la relajación de las extremidades-cráneo.

No es necesario que los movimientos de la cabeza sean pasivos. Las mismas leyes valen cuando el animal efectúa movimientos activos de la cabeza. Como estos dependen muy a menudo de los estímulos transferidos al animal por los receptores de distancia (ojo, oído, nariz), es posible imprimir en el cuerpo del animal diferentes actitudes desde puntos distantes del entorno. Un gato que ve algo comestible sobre el suelo, flexiona la cabeza en dirección ventral y esto hace que las extremidades anteriores se relajen de manera que el hocico se mueve hacia el suelo; pero si se sostiene un trozo de comida arriba en el aire, el estímulo óptico causa la dorsiflexión de la cabeza. Esto educa la fuerte extensión de las extremidades delanteras sin una notable extensión de las extremidades traseras. El cuerpo del animal no sólo apunta hacia la comida, sino que también se coloca en una posición que es óptima para el reflejo de salto, de manera que el animal puede alcanzar la comida mediante una fuerte extensión simultánea repentina de las extremidades traseras.

La actividad del reflejo de la vértebra prominente puede verse en el gato o perro acercándose sigilosamente a un agujero. Al hacer eso, el animal lleva la cabeza abajo, muy cerca del suelo con la resultante relajación de las cuatro extremidades, de manera que la barriga descansa plana sobre el suelo.

Se han observado muchos otros ejemplos de la acción de los reflejos actitudinales en animales intactos. La sorprendente diferencia entre la reacción del animal descerebrado y del normal es que en la preparación descerebrada los músculos flexores, que no tienen tono, no toman parte en la reacción o respuesta más que muy ligeramente. En el animal intacto los músculos flexores también, como se demostrará más tarde, tienen tono y reaccionan a los reflejos tónicos del cuello y los laberintos. En este, cumplen la ley de inervación recíproca. El aumento del tono extensor está asociado a la disminución del tono flexor y viceversa. De esta manera, los reflejos actitudinales de los animales intactos son mucho más suaves que las rígidas y siempre exageradas actitudes de la preparación descerebrada.

En los monos durante sus movimientos ordinarios, no es fácil detectar la presencia de reflejos actitudinales, los cuales por otro lado, pueden con certeza demostrarse en los animales descerebrados o narcotizados.

En el hombre también la presencia de reflejos actitudinales en la vida ordinaria no es sorprendente. Las buenas pinturas y estatuas dan la impresión de ser naturales si se representa el cuerpo según las leyes de los reflejos actitudinales. Si no se obedecen estas leyes, tenemos la impresión de un cuerpo muerto o una caricatura. Pero la complejidad de los movimientos humanos durante la vida corriente usualmente oscurece las sencillas reacciones actitudinales. No obstante, en cierto porcentaje de bebés puede verse la influencia de la rotación de la cabeza sobre brazos y piernas.

En condiciones patológicas, la presencia de reacciones actitudinales en el hombre podría hacerse evidente, especialmente cuando la enfermedad ha interferido con la función de las partes superiores del cerebro. Condiciones patológicas muy diversas dan lugar a la aparición de estos reflejos, los cuales son usados ahora por los neurólogos con propósitos de diagnóstico; la rotación de la cabeza especialmente causa la extensión de las extremidades-mandíbula, a veces acompañada de la relajación de las extremidades-cráneo. En este caso, los reflejos del cuello están presentes. En una minoría de casos también de han demostrado los reflejos tónicos laberínticos, en los cuales las cuatro extremidades reaccionaban en el mismo sentido y en los cuales, precisamente como en los animales, podía determinarse una posición máxima y una mínima de la cabeza. Si ambos conjuntos de reflejos están presentes, su cooperación sigue las mismas leyes que en los animales. Simons y Walshe han demostrado que la posición de la cabeza puede influir en la dirección de los movimientos asociados de extremidades paralizadas, educidos por

Primera parte

movimientos voluntarios activos de partes no paralizadas del cuerpo (A. SIMONS, “Kopfhaltung und Muskeltonus”, *Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie*, 1925, xi, 372).

Los reflejos actitudinales forman un grupo de reacciones tónicas, por el cual la totalidad de la musculatura se integra para una función complicada y altamente adaptada. El cuerpo entero sigue la dirección asumida por la cabeza, siendo esta muy a menudo movida en cierta dirección bajo la influencia de los órganos sensoriales telerreceptivos superiores. Esto proporciona una de las maneras de regular la relación del cuerpo con su entorno. Sólo es necesario mencionar brevemente que las diferentes actitudes, con sus diferentes distribuciones de tono y tensión en los numerosos músculos del cuerpo, están asociadas con las diferentes distribuciones de irritabilidad refleja sobre el sistema nervioso central. Por lo tanto, el mismo y único estímulo podría causar diferentes reacciones reflejas según las diferentes actitudes del animal en el momento de aplicar el estímulo.

Estas breves observaciones podrían ser suficientes para mostrar en que medida el comportamiento reflejo de los animales podría estar influenciado por los reflejos actitudinales. La complejidad se hace aún mayor si junto a los centros bulbares con su función relativamente simple, entran en juego los centros superiores. Esto se discutirá en la siguiente sección.

3.2 Segunda parte: Reacciones estáticas generales del animal de encéfalo medio

3.2.1 Introducción

Tras seccionar a través del *calamus scriptorius*, el animal se comporta como una preparación espinal sin funciones estáticas (sólo están presentes los reflejos tónicos del cuello); si bajo la influencia de uno u otro estímulo los músculos obtienen algo de “tono de fondo”, puede demostrarse el cambio de tal tono tras girarle el cuello. Tras un corte justo delante de la entrada de los nervios craneales VIII, el animal muestra rigidez descerebrada y tiene reflejos tónicos del cuello y laberínticos. Los centros que dan lugar a la rigidez y a los reflejos laberínticos están situados en la parte caudal de la médula oblonga. Son extracerebelares, incluidas sus vías eferentes y aferentes.

Esta imagen permanece inalterada en su mayoría si el corte del tronco encefálico se efectúa más oralmente. Entonces también aparecen los reflejos en los nervios abducente y troclear y los reflejos de enderezamiento del cuello, pero la condición general sigue igual. La última no cambia fundamentalmente, hasta que se hace el corte por la parte más oral del encéfalo medio: en conejos y gatos por la mitad más delantera de los colículos anteriores y por delante del origen de los nervios motores oculares. Entonces la condición del animal ya no es “descerebrada” sino que se vuelve “normal”. La diferencia la causa la ausencia de rigidez, la aparición de una distribución normal del tono y la presencia de la función de enderezamiento. Eso significa que el animal es capaz de enderezarse a partir de todas las posiciones anormales por sus propios movimientos activos hasta la posición normal y de mantener esta posición contra todas las influencias alterantes.

Si los cortes se hacen más oralmente, no puede observarse ninguna diferencia *esencial* en el comportamiento estático. Que los ganglios basales estén presentes o hayan sido extirpados, no hace apreciable ninguna diferencia en el comportamiento estático. Si se deja intacto el encéfalo anterior, puede demostrarse la influencia de los estímulos ópticos sobre la postura en algunas especies de animales. La extirpación del cerebelo da lugar a síntomas muy característicos, pero están presentes todas las reacciones estáticas que están descritas en estas conferencias, y aún pueden ser educidas con gran certeza. Algunas de estas reacciones parecen ser exageradas en los animales descerebelados.

La manera más conveniente de estudiar todas las reacciones estáticas del animal de encéfalo medio es preparar una preparación de tálamo. Entonces la regulación del calor no está alterada, el trauma operativo no interfiere grandemente en la función de los centros del encéfalo medio y como consecuencia de la ausencia del encéfalo anterior, ningún movimiento voluntario altera la observación. No obstante, está claro que debería hacerse siempre experimentos de control en animales de

Segunda parte: Reacciones estáticas generales del animal de encéfalo medio

encéfalo medio. Con este propósito debería elegirse al conejo, que es muy resistente al trauma.

3.2.2 Distribución normal de tono

La distribución de tono muscular en la totalidad de la musculatura corporal en el animal de encéfalo medio y en el animal de tálamo difiere del de la preparación descerebrada por la ausencia de la contractura duradera exagerada de los músculos estáticos. Estos tienen sólo el tono suficiente para soportar el peso del cuerpo y equilibrarlo. El resultado es la actitud y postura “normales” del animal de tálamo comparado con la actitud “caricatura” de la preparación descerebrada.

En el primero, incluso acciones musculares ligeras son suficientes para cambiar la posición del cuerpo.

Mientras que en la preparación descerebrada los músculos flexores están completamente privados de tono, en el animal de encéfalo medio tienen tanta inervación tónica como en el animal normal. Como consecuencia de esto, los músculos flexores participan mucho más en todo tipo de reflejos que lo hacen en la rigidez descerebrada. Puede demostrarse fácilmente las inhibiciones reflejas de los músculos flexores, basándose en su contracción “de fondo”. Los experimentos de Girndt han demostrado cómo la presencia de reflejos flexores influye en el comportamiento reflejo de un animal de tálamo (G. SCHALTENBRAND y O. GIRNDT, “*Physiol. Beobacht. an Thalamuskatzen, I*”, *Mitt., Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1925, ccix., 333; O. GIRNDT, “*Physiol. Beobacht. an Thalamuskatzen, II*”, *Mitt., Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1926) .

Las reacciones actitudinales del animal de tálamo y del animal de encéfalo medio difieren también de aquellas de la preparación descerebrada por la presencia de respuestas flexoras. Los cambios en la posición de la cabeza, bajo rigidez descerebrada, dan lugar a reacciones principalmente en los músculos extensores, mientras que en el animal de encéfalo medio y tálamo, influyen en flexores y extensores simultáneamente. El cambio de tono en los flexores y extensores cumple la ley de inervación recíproca, yendo acompañado el tono extensor aumentado por la inhibición flexora y viceversa. Esto hace las reacciones estáticas más suaves y exactas.

Tras excitaciones reflejas ordinarias, los músculos extensores no muestran el efecto posterior prolongado de la preparación descerebrada y esto impide también la aparición de movimientos rígidos. La preparación descerebrada no muestra reflejo de soporte positivo y sólo una fase negativa muy imperfecta. La totalidad de la reacción de soporte, la cual cambia la extremidad de la condición movable e instrumental a un soporte estático y viceversa, sólo se desarrolla plenamente en el animal de encéfalo medio o en el animal de tálamo.

Todas estas observaciones muestran el papel fundamental que los centros del encéfalo medio desempeñan en la totalidad de la función estática. Es de esperar que el estudio del animal de tálamo revelará muchos hechos interesantes y que, igual que los últimos 20 años se han dedicado con tan gran éxito al estudio de la preparación descerebrada de Sherrington, en la siguiente etapa el animal de encéfalo medio debe ser el objeto principal de un mayor análisis cuidadoso.

3.2.3 Reflejos de enderezamiento

El análisis ha demostrado que la cooperación de cinco grupos de reflejos diferentes lleva a cabo la función de enderezamiento. Por lo tanto, es inteligible que sería imposible estudiar la acción de uno de estos grupos paralizando los órganos nerviosos sensoriales en los que este grupo de reflejos tiene su origen. El resultado de tal procedimiento sería sólo que los otros cuatro grupos de reflejos compensarían la pérdida de función así producida y que probablemente no resultaría ninguna alteración del enderezamiento. Aquí, como en otras funciones complejas del sistema nervioso central, no es permisible sacar conclusiones de la parálisis aislada de un conjunto de centros reflejos. Una comprensión completa de la totalidad del mecanismo sólo es posible si el experimento empieza desde la “condición cero” en la que se ha paralizado *todos* los centros o mecanismos implicados en esta función compleja, de manera que está completamente ausente en el animal. Luego en los

Segunda parte: Reacciones estáticas generales del animal de encéfalo medio

siguientes experimentos, se podría prescindir de uno u otro centro del órgano sensorial y podría compararse la función aparecida bajo esta nueva condición con la “condición cero”. Así es posible estudiar cada reflejo suelto mientras se excluyen todos los demás y finalmente, analizar la cooperación de muchos de estos reflejos hacia una función general.

3.2.3.1 La “condición cero”

En el caso de los reflejos de enderezamiento, la condición cero se cumple cuando a un animal de tálamo o a un animal de encéfalo medio, tras la extirpación de ambos laberintos, se le aguanta libremente en el aire sin tocar el suelo. Entonces no hará ningún intento mediante movimientos activos de llevar la cabeza o el cuerpo a la posición normal. Si se sujeta al animal por la pelvis en posición supina o lateral, la totalidad del cuerpo, incluida la cabeza, permanece también en esta posición. La “condición cero” de animales con el cerebro *intacto* difiere según la especie. Los conejos y conejillos de indias, los cuales no usan los ojos con propósitos de enderezamiento, si se les extirpan los laberintos y se les aguanta libremente en el aire, no muestran reflejos de enderezamiento. En cambio, a gatos, perros y monos también hay que vendarles los ojos.

Bajo todas estas condiciones, el animal está completamente desorientado y no puede llevar la cabeza o el cuerpo a la posición normal.

3.2.3.2 Reflejos de enderezamiento laberínticos

Si sus laberintos están intactos, entonces todos los animales de tálamo así como los conejos y conejillos de indias normales, y los gatos, perros y monos normales con los ojos vendados, al investigarlos aguantados libremente en el aire, muestran los siguientes reflejos:

Si se sujeta al animal por la pelvis en posición normal, la cabeza asume la posición normal. Si se sujeta la pelvis en posición lateral, lleva la cabeza por rotación a la posición normal. Es posible girar la pelvis de una posición lateral a la otra, mientras la cabeza permanece en posición normal. En cualquier posición en que se sostenga la pelvis (por ejemplo, supina o vertical con la cabeza arriba o abajo), la cabeza se mantiene siempre en posición normal.

Estos reflejos actúan primariamente sobre los músculos del cuello. Se originan en los laberintos y desaparecen tras la extirpación de los laberintos. También desaparecen tras desprender los otolitos mediante centrifugado. Para la discusión de que las máculas de los otolitos son las responsables de los reflejos de enderezamiento de los laberintos, debemos dividir estos reflejos en dos grupos:

1. Los *reflejos de enderezamiento asimétricos* llevan la cabeza desde posiciones asimétricas (por ejemplo, lateral) respecto al plano vertical.
2. Los *reflejos de enderezamiento simétricos* hacen eso a partir de todas las posiciones simétricas posibles que la posición normal toma.

Los reflejos de enderezamiento asimétricos se educen desde las máculas de los sáculos. Esto queda demostrado por el hecho de que tras la extirpación unilateral del laberinto, la posición de reposo de la cabeza ya no es la posición normal, sino la posición lateral; de lo cual debe concluirse que las máculas implicadas no pueden estar en un plano, de manera que las máculas utriculares no pueden ser responsables de estos reflejos. El reflejo de enderezamiento asimétrico tras la extirpación unilateral del laberinto es muy fuerte, si se mantiene la cabeza en posición lateral con el laberinto intacto abajo; entonces el otolito sacular tira de la mácula. La cabeza descansa y por lo tanto, el reflejo llega a su mínimo, si la mácula sacular intacta está horizontal con el otolito presionando sobre ella. Por lo tanto, en este caso puede demostrarse que el máximo de estimulación en el epitelio de la mácula debe ser educido por el otolito tirando y la estimulación mínima por el otolito presionando. Las máculas utriculares son probablemente, el punto de origen de los reflejos de enderezamiento simétricos. Esta ha sido la conclusión de experimentos en los que se han paralizado los laberintos de conejillos de indias paso a paso mediante cocaína, de manera que primero los reflejos saculares y luego los utriculares desaparecían, mientras los reflejos procedentes de los canales conservaban su función durante algo más de tiempo.

Segunda parte: Reacciones estáticas generales del animal de encéfalo medio

En todos los casos, los reflejos de enderezamiento simétricos llevan la cabeza a tal posición que las máculas utriculares están en horizontal, de manera que los otolitos presionan sobre el epitelio sensorial. Este reflejo alcanza entonces su mínimo y la cabeza descansa.

Los reflejos de enderezamiento laberínticos proporcionan la orientación de la cabeza respecto al espacio, siendo la gravedad la influencia de control.

3.2.3.3 Reflejos de enderezamiento corporales que actúan sobre la cabeza

Para una demostración aislada de estos reflejos, empezamos de nuevo desde la “condición cero” y aguantamos libremente en el aire en posición lateral a un animal de tálamo sin laberintos o a un animal intacto (con los ojos vendados o no según la especie). Entonces la cabeza estará también en posición lateral. Ahora colocamos al animal sobre la mesa y observamos que inmediatamente después de entrar en contacto el cuerpo del animal con la superficie, rota la cabeza hacia la posición normal. Este reflejo es educido por la estimulación asimétrica de los órganos sensoriales de presión sobre la superficie del cuerpo. Esto puede demostrarse compensando la asimetría de la estimulación: por ejemplo, colocando un tablero pesado sobre el lado superior del animal, de manera que la presión sobre cada costado del animal sea la misma). Entonces la cabeza vuelve a caer en posición lateral. Si se quita el tablero, la cabeza se endereza de nuevo. Si el animal se levanta entonces del suelo, la cabeza vuelve a la posición lateral. Estas observaciones muestran la importancia de los estímulos táctiles para la orientación de la cabeza. Mediante estas influencias, la cabeza se orienta respecto al suelo u otras superficies con las que el cuerpo del animal entra en contacto. Puede educirse este tipo de reflejos no sólo desde la superficie del tronco, sino también desde las plantas o palmas. De esta manera, las cabezas de animales que trepan, tales como monos, ardillas, etc. se orientan hacia los objetos sobre los que el animal está trepando.

Estos reflejos también desempeñan un papel en la corrección de posiciones anormales de la cabeza. Tras la laberintectomía, la rotación de la cabeza hacia el lado operado, que a menudo es muy distintiva, disminuye grandemente si se coloca al animal sobre el suelo.

De esta manera, dos influencias activas cooperan en enderezar la cabeza: una respecto a la gravedad, la otra respecto al suelo.

3.2.3.4 Reflejos de enderezamiento del cuello

Los reflejos de enderezamiento del cuello orientan el cuerpo respecto a la cabeza. Cuando, por la acción combinada de los reflejos laberínticos y de enderezamiento del cuerpo, la cabeza recupera su posición normal, mientras el tronco aún sigue en la posición anormal original (por ejemplo, lateral), entonces se gira el cuello. Esto educa un reflejo por el cual el tórax se coloca en simetría con la cabeza. Esto podría dar lugar a una rotación de la zona lumbar, lo cual a su vez causa un reflejo similar sobre la parte trasera del cuerpo, de manera que finalmente la totalidad del cuerpo ha seguido a la cabeza hasta la posición normal sentada. De manera similar, la dorsiflexión de la cabeza da lugar a lordosis de la totalidad de la columna vertebral. La ventroflexión va seguida de un encorvamiento de la totalidad del cuerpo en dirección ventral. La inclinación de la cabeza hacia un hombro educa curvar la columna vertebral con la concavidad hacia este lado.

Todas estas influencias pueden ser vistas inmediatamente si se aguanta a un animal intacto libremente en el aire con la pelvis en todas las diferentes direcciones. Entonces primero se lleva la cabeza a posición normal y la parte anterior del cuerpo sigue a la cabeza, mientras que se impide a la pelvis hacer lo mismo por la mano que la sostiene. Bastantes de estos reflejos pueden ser demostrados fácilmente en posición supina del animal; movimientos de la cabeza en diferentes direcciones educen en esta posición reacciones muy marcadas sobre la parte trasera del cuerpo. Los reflejos de enderezamiento del cuello hacen posible, mediante movimientos simples de la cabeza, llevar el cuerpo incluso de animales muy fuertes sobre su costado.

3.2.3.5 Reflejos de enderezamiento corporales que actúan sobre el cuerpo

Los reflejos de enderezamiento del cuello aseguran la orientación del cuerpo respecto a la cabeza; los reflejos de enderezamiento del cuerpo enderezan el cuerpo

Segunda parte: Reacciones estáticas generales del animal de encéfalo medio

respecto al suelo (o cualquier superficie con la que el cuerpo entre en contacto, por ejemplo, al trepar). Estos reflejos hacen posible al cuerpo enderezarse, incluso si la cabeza no está en posición normal.

La manera más fácil de demostrar estos reflejos es aguantar en el aire a un animal normal en posición lateral, manteniendo también la cabeza firmemente en la posición lateral. En esta condición, los reflejos de enderezamiento del cuello tienden a mantener el cuerpo en posición lateral. Si ahora se coloca al animal sobre una mesa y la cabeza sigue fija continuamente en posición lateral, se ve como el cuerpo se endereza a la posición normal a pesar de la tendencia de los reflejos de enderezamiento del cuello a mantener el cuerpo sobre su costado. Los estímulos activos para estos reflejos surgen en las terminaciones nerviosas sensoriales de la superficie del cuerpo, las cuales se estimulan asimétricamente por la presión contra el suelo. Si mediante un tablero pesado, se presiona también sobre la otra parte del cuerpo, se restaura la simetría de la estimulación y por lo tanto, el cuerpo permanece en posición lateral.

En los animales que trepan surgen fuertes influencias similares desde los pies y manos que causan la orientación del cuerpo hacia árboles, paredes, tejados, etc.

3.2.3.6 Reflejos de enderezamiento ópticos

Los cuatro grupos de reflejos descritos antes son los únicos reflejos de enderezamiento del animal de tálamo y también de conejos y conejillos de indias intactos. En mamíferos superiores tales como gatos, perros o monos con el cerebro intacto, los ojos contribuyen a la orientación de la cabeza. Para estudiar estos reflejos los animales deslabyrinthizados deben ser examinados aguantados libremente en el aire. Entonces puede verse que la cabeza, con los ojos vendados, está completamente desorientada y no muestra ninguna corrección desde ninguna posición anormal. Con los ojos abiertos, se lleva la cabeza a la posición normal en cuanto se atrae la atención visual del animal y este fija la mirada en algo de su alrededor, tal como comida, una mosca, el ayudante, etc. Si esta atención visual cesa, puede que la cabeza vuelva a cualquier posición anormal.

Aún no se ha determinado la posición exacta de los centros para estos reflejos. Podría suponerse que están localizados en la corteza óptica.

Todos estos reflejos cooperan en el animal intacto y permiten al cuerpo conseguir y mantener cierta posición. Si el animal se está moviendo por el suelo, todos estos reflejos cooperan en el mismo sentido, pero si el animal está trepando por una superficie vertical o bajo un techo horizontal (por ejemplo, de una jaula) a veces influencias conflictivas entran en juego y conducen a resultados interesantes.

La integridad de cada factor por separado de esta función complicada está doblemente asegurada. Estímulos laberínticos, táctiles y ópticos enderezan la cabeza; estímulos propioceptivos y táctiles enderezan el cuerpo. Los estímulos táctiles actúan separadamente sobre el cuerpo y sobre la cabeza. La orientación de la cabeza y del cuerpo tiene lugar respecto a la gravedad, la superficie de apoyo (suelo, etc.), el entorno distante (óptico) y las partes del cuerpo: una combinación de reflejos muy compleja. Es ciertamente una tarea interesante observar la cooperación e interferencia de estos reflejos durante los movimientos de varios animales en su vida corriente.

3.2.4 Centros de los reflejos de enderezamiento

La posición y distribución de los centros para los reflejos de enderezamiento han sido determinadas por Rademaker (G. G. J. RADEMAKER, *Die Bedeutung der roten Kerne und des übrigen Mittelhirnes f. Muskeltonus, Körperstellung und Labyrinthreflexe*, Berlín, 1926). En gran número de experimentos con gatos y conejos, hizo secciones transversas a través del tronco encefálico a diferentes niveles, determinó aquellos reflejos que estaban presentes tras la recuperación del trauma de la operación y aquellos que estaban ausentes, e hizo en cada caso un examen histológico cuidadoso de una serie completa de secciones microscópicas. Una sinopsis de todos los experimentos mostraba el nivel más caudal para cada reflejo en el que una sección transversa del tronco encefálico no interfería con su

Segunda parte: Reacciones estáticas generales del animal de encéfalo medio

función. Pudo entonces sacarse la conclusión de que los centros de ese reflejo especial debe, junto con las vías aferentes y eferentes, estar situados caudalmente desde este nivel. Luego, cortar por algún sitio por detrás de este nivel conduce a la desaparición del reflejo. En este caso, la conclusión de que el centro debe estar situado oralmente a este nivel no puede sacarse con certeza absoluta, porque siempre es posible que el centro esté detrás del corte, pero sea sacado de acción por el trauma o diasquisis. De esta manera Rademaker descubrió que la sección por la parte anterior de los colículos anteriores y justo oralmente desde los puntos de origen de los nervios III no interfiere con la presencia de reflejos normales laberínticos y de enderezamiento del cuerpo, mientras que una sección llevada a cabo algunos milímetros más caudalmente (es decir, detrás del origen de los nervios III) destruye los reflejos de enderezamiento antes mencionados. En este último caso, los reflejos de enderezamiento del cuello aún están presentes. Sus centros están colocados más caudalmente en la zona del puente de Varolio. La extirpación de la mitad dorsal del encéfalo medio no interfiere con la presencia de reflejos de enderezamiento. La extirpación total del cerebelo deja intactos todos los reflejos de enderezamiento, incluidos los reflejos de enderezamiento del cuerpo. Mediante estos experimentos se demuestra que los centros para los reflejos de enderezamiento están en la parte ventral del encéfalo medio por detrás de una sección justo delante de los nervios III. La desaparición de los reflejos laberínticos y de enderezamiento del cuerpo tras cortar el encéfalo medio por detrás de los nervios III sugería la posibilidad de que los centros para estos reflejos estuvieran situados justo al nivel de los nervios motores oculares. El núcleo más notable aquí es el núcleo rojo, la parte magno-celular del cual da origen al tracto rubrospinal, el cual cruza aproximadamente al mismo nivel en la decusación de Forel. Como la partición sagital medial del encéfalo medio destruye los reflejos de enderezamiento en cuestión, aumenta la probabilidad de que los núcleos rojos sean los centros buscados. Por lo tanto, Rademaker procedió haciendo incisiones mediales dorsales o ventrales dentro del encéfalo medio, las cuales lo dividían justo lo suficientemente profundo para dejar la decusación de Forel inalterada. Los animales con tales incisiones mostraban reflejos de enderezamiento. Pero en cuanto el corte se hacía un poco más profundo, de manera que se partía los tractos rubrospinales, los reflejos laberínticos y de enderezamiento del cuerpo actuando sobre el cuerpo desaparecían. Otros experimentos de Rademaker mostraron que los reflejos de enderezamiento estaban normalmente presentes tras la destrucción de ambos lados la sustancia negra y el tracto piramidal. Tampoco las lesiones laterales a los núcleos rojos impedían la aparición de los reflejos de enderezamiento. Mediante todos estos experimentos queda demostrado que en el gato y el conejo, los núcleos rojos son los centros para los reflejos laberínticos de enderezamiento y los reflejos de enderezamiento del cuerpo que actúan sobre el cuerpo. La vía eferente para estos reflejos es el tracto rubrospinal. Los reflejos de enderezamiento del cuerpo actuando sobre la cabeza tienen sus centros al mismo nivel, pero no en los núcleos rojos. Los centros para los reflejos ópticos de enderezamiento son corticales, los centros para los reflejos de enderezamiento del cuello están más caudalmente en el puente de Varolio o la zona bulbar superior. El recorrido exacto de las vías aferentes para todos estos reflejos aún está por determinar. Sólo se sabe que no pasan a través del cerebelo.

En el animal de tálamo, la extirpación de los núcleos rojos o la partición aislada de los tractos rubrospinales causa aún otro cambio. Conduce a la desaparición de la distribución normal de tono y la aparición de la rigidez descerebrada. La presencia en el animal de tálamo de impulsos rubrospinales contrarresta las influencias desde los centros de la región bulbar inferior, los cuales, si actúan solos, causan que el tono extensor aumente mucho con la disminución del tono flexor.

El siguiente experimento de Rademaker fue muy sorprendente. En un animal de tálamo se pasó un hilo a través del plano medial del mesencéfalo en dirección dorso-ventral justo detrás de la decusación de Forel. El animal mostró una distribución normal de tono, todos los reflejos de enderezamiento y se sentaba y corría normalmente. Entonces se aplicó una tracción ligera, justo la suficiente para dividir la decusación rubrospinal. El resultado fue rigidez descerebrada máxima, parálisis de los reflejos laberínticos de enderezamiento y los reflejos corporales de enderezamiento que actúan sobre el cuerpo.

Mientras que en el animal de tálamo, cortar el tracto rubrospinal causa un efecto notable, en el animal normal con el encéfalo anterior intacto, la misma operación tiene muchas menos consecuencias dramáticas. Sin embargo, el tono extensor aumenta, pero mucho menos que en la preparación de tálamo. Sólo si además de los haces rubrospinales, se cortan también los tractos piramidales, sí que sigue un aumento notable del tono extensor. El tracto piramidal tiene la función de

Segunda parte: Reacciones estáticas generales del animal de encéfalo medio

contrarrestar parcialmente la influencia ejercida en la médula espinal por los centros bulbares posteriores, los cuales tienden a aumentar el tono extensor. Vemos así que el tono y excitabilidad de los centros espinales está gobernado por influencias que surgen del cerebro, una parte de estas tendiendo a desviar el mecanismo en la dirección del tono extensor aumentado, la otra parte contrarrestando esta influencia con el resultado de que ambos grupos de músculos obtienen igualmente su parte correcta.

3.2.5 Reflejos de enderezamiento en el hombre

El estudio de los reflejos de enderezamiento en el hombre está aún en su pañales. Sabemos que estos reflejos también están presentes en el hombre, pero un análisis concienzudo siguiendo las líneas mostradas por la experimentación animal aún no ha sido llevado a cabo y no se sabe mucho de la manera en que cooperan para proporcionar la postura erecta. Landau, Schaltenbrand y otros han empezado el estudio en niños durante sus primeras etapas de desarrollo, en las cuales adquieren la postura erecta y aprenden cómo estar de pie y andar. Sólo será posible la comprensión de las condiciones patológicas cuando se haya terminado este trabajo pionero (A. LANDAU, “Über motorische Besonderheiten des zweiten Lebenshalbjahres”, *Monatschr. f. Kinderheilk.*, 1925, xxix, 555; G. SCHALTENBRAND, “Normal Bewegungs- und Haltungs- und Lagereaktionen bei Kindern”, *Deutsch. Zeitschr. f. Nervenheilk.*, 1925, lxxxvii, 23).

Los reflejos de enderezamiento laberínticos pueden demostrarse en niños con los ojos vendados y sostenidos por la pelvis en diferentes posiciones en el aire. Puede vérselos mover la cabeza hacia la posición normal (Schaltenbrand).

Los reflejos de enderezamiento del cuello son muy activos en el hombre. Han sido estudiados en niños por Landau, quien demostró que los bebés en posición prona usualmente llevan la cabeza a la posición normal mediante dorsiflexión y esto va seguido de una fuerte lordosis de la columna vertebral con extensión de las extremidades. La ventroflexión pasiva de la cabeza causa la desaparición de la lordosis de manera que la totalidad del cuerpo se hace cóncava ventralmente. Schaltenbrand publicó fotografías de bebés en los que la rotación de la cabeza hace que el cuerpo ruede de la posición supina a la lateral, un reflejo que, según Zingerle, puede demostrarse en muchos pacientes (H. ZINGERLE, “Klin. Studien über Haltungs- und Stellreflexe, sowie andere autom. Körperbewegungen beim Menschen”, *J. f. Psychol. u. Neurol.*, 1925, xxxi, 330). Las fotografías de libros de texto de gimnastas dan un amplio testimonio de la presencia de similares reflejos de enderezamiento del cuello en adultos normales.

Nuestra propia experiencia nos enseña que los reflejos de enderezamiento ópticos en el hombre desempeñan un papel muy importante. Puede darse muchos ejemplos de esto. Es suficiente recordar que en aviación, la exclusión de impresiones visuales cuando el aeroplano está atravesando niebla o nubes hace la orientación prácticamente imposible. A menudo, cuando el aviador emerge de las nubes y puede ver el suelo una vez más, encuentra que ha estado completamente desorientado respecto a la tierra.

La “condición cero”, en la que todos los reflejos de enderezamiento están suprimidos, se reconoce si se sumerge bajo el agua a sordomudos sin laberintos. Entonces no puede educirse ningún reflejo de enderezamiento corporal, la orientación óptica está ausente y los laberintos no funcionan. Como consecuencia de esto, tales pacientes se ahogarán si no se tiene cuidado de ayudarles a salir del agua.

Los experimentos de Garten y sus alumnos en una silla que se podía inclinar, demostraron claramente la gran influencia de los reflejos de enderezamiento corporales educidos por el contacto con la superficie del asiento. Incluso cuando los impulsos laberínticos se hacían lo más inefectivos posible y los ojos estaban cerrados, había una estimación muy precisa de las desviaciones más pequeñas del plano horizontal. Es una pena que su muerte prematura le impidiera a Garten completar esta investigación y colocar a sus sujetos experimentales bajo “condiciones cero”.

Como para la influencia relativa de los diferentes órganos sensoriales para la orientación, puede decirse que las influencias ópticas y táctiles desempeñan un papel

Segunda parte: Reacciones estáticas generales del animal de encéfalo medio

muy importante en el hombre, mientras que el papel desempeñado por los laberintos es probablemente menor que en los conejos y conejillos de indias. Estas observaciones tienden a mostrar que en la escala de los mamíferos, el papel de los laberintos disminuye.

3.3 Observaciones finales

Para concluir, deseo atraer su atención hacia el hecho de que la totalidad del aparato de enderezamiento, con la única excepción de los centros corticales para los reflejos de enderezamiento ópticos, está colocado subcorticalmente en el tronco encefálico y de esta manera se hace independiente de influencias voluntarias directas. Las reacciones actitudinales al igual que las de enderezamiento son involuntarias. Si bajo la influencia de impulsos corticales, se altera la posición normal del cuerpo, el aparato del tronco encefálico está listo para restaurarla, de manera que cada nueva acción corporal encuentra el cuerpo en una posición inicial normal sin esfuerzo voluntario previo.

Mediante la acción de los mecanismos subcorticales descritos en estas conferencias, los diferentes órganos sensoriales siempre serán llevados a la relación normal con el mundo exterior. Para las terminaciones nerviosas de la piel, esto se consigue mediante la acción de los reflejos actitudinales y de enderezamiento descritos anteriormente. En el caso de los ojos, se ha desarrollado un mecanismo reflejo muy complicado que difiere en varias especies de animales, el cual regula la posición de los ojos respecto al entorno. Aquí entran en juego también los reflejos laberínticos y del cuello. El resultado de todos estos arreglos es que los órganos sensoriales son enderezados respecto al mundo exterior, de manera que cada impresión sensorial, antes de ser transferida a la corteza cerebral, ya ha adquirido una cierta condición especial (signo local) dependiendo de las funciones de enderezamiento previas que actúan sobre la totalidad del cuerpo o sobre partes de él. De esta manera, la acción de los centros involuntarios del tronco encefálico desempeña un papel muy importante en las actividades conscientes, especialmente en lo relativo a la sensación espacial.

Aún no se ha desarrollado todo esto en detalle y como estas conferencias están dirigidas a un auditorio de estudiantes, estoy encantado de decir: ¡Queda suficiente trabajo por hacer para ustedes!

3.4 Bibliografía

F. ARNDTS, "Ein Beitrag zur Frage nach den der Lagewahrnehmung dienenden Sinnesfunktionen", *Ztschr. f. Biol.*, 1924, lxxxii., 131.

F. ARNDTS, "Zur Frage nach den der Lagewahrnehmung dienenden Sinnesfunktionen", *Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1924, cciv., 539.

R. MAGNUS, *Körperstellung*, Berlín, 1924; *Body Posture*, Amerind Publishing Co, Nueva Delhi, edición en lengua inglesa de 1987 (copia a cargo del Departamento de Comercio de Estados Unidos). Este libro da un examen completo hasta 1923.

R. MAGNUS, "The Experimental Basis for Theories on Vestibular Function", *Proceedings of the Royal Society of Medicine* serie B, sección de Otorrinolaringología, volumen 17, 1924, página 11.

R. MAGNUS, el capítulo 2 de este libro.

Rudolph Magnus (1873-1927)

Rudolph Magnus (1873-1927)

Puede encontrarse su biografía en O. MAGNUS, *Rudolph Magnus: physiologist and pharmacologist 1873-1927*, 2002, Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences, Amsterdam.

Magnus nació en Alemania en 1873 y estudió en la Universidad de Heidelberg donde obtuvo el título de doctor en Medicina especializado en Farmacología en 1898. Entonces ocupó una plaza en el departamento de Farmacología de la universidad y se convirtió en profesor adjunto. En esta etapa de su carrera estaba interesado en primer lugar en los efectos fisiológicos de las drogas y se mantenía informado de los rápidos avances mundiales en fisiología en cuando tenían lugar.

Asistió al Tercer Congreso Internacional de Fisiología en Berna en 1895, donde fue testigo de un experimento de Sherrington. Tres años después, en otro congreso internacional de Fisiología, esta vez en Cambridge, vio un experimento de Sherrington que calificó de “elegante”. Presentó algunos de los resultados de su investigación sobre los efectos de varias drogas en el funcionamiento intestinal en un congreso internacional de Fisiología en Bruselas en 1904.

Como muchos de los mayores científicos de su época, recibió una educación clásica amplia y estaba particularmente interesado en Goethe y Kant. Por entonces, consiguió acceder a la colección del equipo experimental científico en el Museo de Goethe en Weimar y convenció a las autoridades del museo para que le permitieran repetir los experimentos en los que Goethe había basado su teoría sobre el color. A partir de este trabajo experimental y de su investigación en los archivos de Goethe, Magnus dio una serie de conferencias sobre Goethe como científico en la Universidad de Heidelberg. Estas aparecieron en forma de libro en 1906 y su traducción al Inglés fue publicada en 1949. Magnus siguió interesado en las cuestiones fisiológicas toda su vida y sentía curiosidad particularmente por cómo el sistema nervioso nos proporciona un conocimiento *a priori* o innato. De hecho, éste iba a ser el tema de su conferencia en la Universidad de Stanford que nunca expuso porque falleció, pero que fue publicada en un libro de sus conferencias algunos años después. (*Lane lectures on experimental pharmacology and medicine*, 1930, Stanford University Press, Stanford, página 97.)

En 1908, visitó a Sherrington en Liverpool y pasó algún tiempo trabajando con él en su laboratorio sobre un problema de excitación muscular. Esta visita cambió el curso de la vida de Magnus.

A su regreso de Liverpool, Magnus recibió una carta informándole de que había sido nombrado profesor de Farmacología en la Universidad de Utrecht. Aceptó encantado el nombramiento y una vez en su puesto en Utrecht, puso en marcha un programa de investigación de la neurofisiología de la postura. Resultó ser la tarea que ocupó la mayor parte de su talento científico durante el resto de su vida.

La primera guerra mundial interrumpió las actividades investigadoras así como su comunicación con Sherrington y los frutos del trabajo de Magnus no se hicieron públicos hasta mediados de los años 1920. Poco después, en 1927, falleció inesperadamente a los cincuenta y cuatro años de edad mientras estaba de excursión en Suiza. Había sido nominado para el premio Nobel de ese año y se esperaba ampliamente que lo ganara, pero no se otorga a título póstumo.

Extracto de GERALD FOLEY, [*Acerca de la neurofisiología de la Técnica Alexander*](#), 1.2.2.2.

