

La influencia de las terminaciones nerviosas propioceptivas de las extremidades posteriores sobre la posición de las anteriores

(Observaciones en gatos descerebrados)

POR

J. PI SUÑER BAYO y J. F. FULTON

La locomoción en los cuadrúpedos está asegurada por una perfecta coordinación en los movimientos rítmicos de sus extremidades anteriores y posteriores. Se encuentran en la literatura gran número de observaciones sobre la coordinación de la musculatura de las dos extremidades anteriores o posteriores, independientemente. Pero la coordinación de conjunto entre los dos grupos ha sido menos estudiada. Nuestras observaciones se reducen a la influencia de las sensaciones propioceptivas procedentes del cuadríceps sobre las extremidades anteriores.

En el curso de otra serie experimental tuvimos ocasión repetida de observar los hechos que exponemos a continuación. Probablemente, lo más práctico será la copia íntegra del protocolo de uno de los experimentos más brillantes, y que, dedicado en absoluto a este punto especial, puede tomarse como suma y resumen de las diversas observaciones independientes que nos han llevado a estos resultados.

Una gata, grande, es descerebrada con abertura de la bóveda craneana y empleando la cucharilla (no por medio de la guillotina de Sherrington, para precisar así mejor el nivel de la sección) a las 9.35. Previamente han sido seccionados el nervio ciático izquierdo y todas las ramas que van a los músculos del grupo flexor, excepto el del semitendinoso. El externo cutáneo, safeno interno, obturadores y nervio del sartorio se cortan también; los músculos abductores y adductores del músculo se inutilizan por resección de sus tendones, así como el tensor de la fascia femoral. En el lado derecho se practica la misma operación, pero los músculos adductores conservan su inervación (nervio obturador).

Esta disección preliminar se lleva a cabo bajo una profunda anestesia por éter-cloroformo, que dura, desde su iniciación hasta la descerebración, 20 minutos. Hemos observado que a una menor duración de anestesia antes de la descerebración, corresponde siempre una supervivencia más larga, y es por esto por lo que nos hemos esforzado en las últimas semanas en perfeccionar la técnica a fin de realizar la operación en el más corto tiempo posible.

Después de la descerebración se rellena el cráneo con trozos del músculo temporal del propio animal (a fin de acelerar la coagulación) y algodón. Se mantiene, atándola, alta la cabeza del animal y se cubre éste para que se conserve en buenas condiciones.

Tres horas y media más tarde el animal se encuentra en las mejores condiciones, sin la menor hemorragia intracraneal.

Reflejos. — Antes de aislar los tendones de los músculos cuadríceps y semitendinoso del lado izquierdo, se observa que la flexión forzada de la rodilla izquierda (alargamiento del cuadríceps) da lugar:

- 1.º A extensión de la extremidad anterior del mismo lado.
- 2.º A flexión de la del lado opuesto.

Estas posiciones anteriores se conservan durante todo el tiempo que se mantenga en flexión forzada la rodilla izquierda, pero a la más leve relajación de ésta vuelven las extremidades anteriores a su posición de reposo. A veces, excepcionalmente, la posición en las piernas anteriores no se mantiene durante todo el tiempo de flexión forzada de la rodilla, sino que se observa una tendencia rápida a volver a la posición de reposo. La respuesta de las extremidades anteriores al estímulo propioceptivo posterior se observa con la cabeza del animal en posición normal y con la cabeza vuelta hacia el lado de la extremidad posterior flexionada, pero en este último caso la respuesta es mucho menos intensa. Esta variación es tanto más sorprendente cuando el tono muscular no variaba todavía por el cambio de posición de la cabeza a causa de estar bajo el *shock* de la descerebración, que no desaparece, según nuestras observaciones, hasta 5 a 7 horas después de la operación; en este tiempo es cuando hemos logrado siempre las más claras respuestas de origen reflejo.

A la 1.50 se desinsertan los tendones del cuadríceps y semitendinoso. Entre 2 y 3 p. m. se observa:

1.º La tracción moderada del tendón rotuliano da lugar a : a) Extensión de la extremidad anterior del mismo lado. b) Flexión de la del lado opuesto, es decir, los mismos fenómenos observados después de la flexión de la rodilla cuando estaban todavía los músculos unidos a sus inserciones.

2.° Faradización leve (con carrete tipo Harvard, sin núcleo, a 8'5 cm. de distancia entre los dos enrollados, alimentado por un acumulador a 2 voltios, con 10 ohms de resistencia en el circuito primario; choques de abertura suprimidos por medio de la llave diferencial de Sherrington), con el tronco nervioso del ciático del mismo lado, da lugar a la misma respuesta en las piernas anteriores, siendo menor el efecto con la cabeza vuelta hacia el lado estimulado en ambos casos : con estímulo farádico y con tracción patelar.

3.° Tracción del semitendinoso, músculo flexor de la rodilla, no produce efecto apreciable sobre las extremidades anteriores, ni aun con tracciones tan grandes como 700-800 gr., aplicados al tendón. Este hecho tiene una gran importancia, pues excluye la posibilidad de que la respuesta de las extremidades anteriores sea debida a tracciones en la piel, huesos o áreas circundantes de las incisiones. Además, cuando el músculo flexor sufre una tracción durante la tracción del grupo extensor, no se observa disminución inhibitoria alguna en la respuesta de las extremidades anteriores.

4.° La presión limitada al tendón rotuliano, sin tracción alguna sobre el músculo, da lugar exactamente a la misma respuesta refleja por parte de las extremidades anteriores; de la misma manera da lugar a la producción del reflejo la compresión del tendón entre los dos brazos de una pinza hemostática; y asimismo la compresión del cuerpo del músculo (sin tracción) entre las yemas del pulgar y el índice. Todos estos estímulos son más efectivos con la cabeza del animal en posición normal que girada hacia el lado excitado.

5.° Los efectos de la posición sobre las extremidades anteriores se encuentran siempre asociados a un reflejo de Phillipson, simultáneo y de tipo cruzado, con contracción intensa de los aductores. Sin la sección preparatoria del nervio crural anterior del lado excitado, este reflejo sería, con toda seguridad, bilateral.

A las 3.30 se une la preparación a las palancas de un doble miógrafo isométrico y se obtienen respuestas mediante la excitación del nervio ciático con una débil corriente farádica y la cabeza en posición normal, y vuelta hacia el lado excitado (derecho). Los reflejos de posición cervical no son tan claros como en otros animales de nuestra serie experimental. Después de obtenidos varios trazados fotográficos, como el animal está todavía en buenas condiciones, se separan los músculos del miógrafo, se sutura la piel, cerrando las heridas operatorias, y se deja al animal, bien tapado, junto a una estufa. Son las seis y media de la tarde.

Al día siguiente, a las 9 a. m., el animal sigue en buenas condiciones, con respiración tranquila, temperatura normal y pulso firme y regular.

Explorados los reflejos, todos se encuentran aumentados en relación al día anterior. Se observan, asimismo, las respuestas de las extremidades anteriores a los cambios de posición de las posteriores, así como a la tracción de los músculos aislados, compresión de tendones, etc.; la influencia de la posición de la cabeza sobre la intensidad de la respuesta es también más marcada que el día anterior.

A las 11.30 muere el animal. La autopsia demuestra la ausencia de hemorragia cerebral alguna; un pequeño coágulo, bajo la tienda del cerebelo, comprime ligeramente el hemisferio derecho. La descerebración se efectuó a nivel de la parte media de los pedúnculos anteriores, pero los últimos 3 mm. de la parte posterior de éstos estaba muy edematosa y, evidentemente, no en condiciones de actividad funcional.

Hemos reproducido con todo detalle el protocolo correspondiente a una de nuestras observaciones, por la larga supervivencia del animal y por las perfectas condiciones en que se encontró en todo momento, a juzgar por el estado de la temperatura, pulso, presión arterial, respiraciones y demás signos externos. Pero como los mismos resultados han sido obtenidos, repetidamente, en distintas preparaciones, es posible establecer ya algunas consecuencias.

Debemos remarcar primordialmente el hecho de que la estimulación de ciertas formaciones nerviosas aferentes, procedentes del músculo cuadríceps, da lugar a extensión ipsilateral y flexión cruzada en las extremidades anteriores. Esta observación orienta hacia un posible origen propioceptivo (al menos parcial) de la función refleja reguladora de los movimientos de locomoción en los cuadrúpedos.

La importancia de estas reacciones salta a los ojos al observar que corresponden exactamente al tipo de movimientos que aseguran la marcha; en efecto, cuando es estirado un cuadríceps, la pierna posterior de aquel lado se flexiona, y por ello se levanta sobre el suelo; el peso de la parte anterior del animal queda apoyado sobre la pierna anterior del mismo lado (en columna, según expresión de Magnus) (8) y la del lado opuesto se flexiona para avanzar. Al mismo tiempo, por el reflejo cruzado de Phillipson, la otra pierna posterior queda también en extensión, apoyada en el suelo y sosteniendo el peso de la parte posterior del cuerpo del animal. Así, los reflejos observados en nuestras preparaciones corresponden en todo momento a las posiciones necesarias para la marcha del animal y el equilibrio estable del mismo, repartiendo el peso del cuerpo entre dos extremidades de distinto grupo y lado. No creemos, naturalmente, que éste sea el único mecanismo que regule la marcha, sino que contribuye a ello (12, 1, 3). Sin duda alguna, pueden observarse otros muchos reflejos recíprocos: piernas anteriores sobre pos-

teriores, por ejemplo, que también contribuyan a la coordinación, aparte los mecanismos centrales.

Parece evidente que las reacciones descritas en esta nota se producen por excitación de algún grupo de terminaciones propioceptivas. Los órganos de sensibilidad interna productores del reflejo rotuliano, no son los responsables de estos reflejos, ya que, hasta donde nosotros hemos llegado, aquel reflejo no se encuentra asociado a cambios de posición de las extremidades anteriores. Obsérvese, además, que las respuestas reflejas de las extremidades anteriores en nuestras observaciones van constantemente asociadas a la presencia del reflejo de Phillipson (9); en otro lugar, y por uno de nosotros (3), se han expuesto las razones por las cuales se considera este tipo de reflejo siempre como de origen propioceptivo, y, profundizando más, como consecuencia de la estimulación de las terminaciones inhibitoras propioceptivas, y entre estos inhibidores propioceptivos debe incluirse el grupo de terminaciones nerviosas llamadas por algunos autores «nociceptivas», el resultado de cuya excitación es la producción de dolor.

Un detenido estudio de la literatura revela la insignificante cantidad de referencias a la influencia recíproca entre las posiciones de extremidades anteriores y posteriores. Spiegel y Worms (13), en sus estudios sobre los reflejos en los animales descerebrados, afirman que la excitación del ciático da lugar a rotación refleja de la pierna anterior del lado opuesto; añaden, además, que esta rotación se acompaña de ligera flexión, pero no mencionan su posible relación con el mecanismo de la coordinación motriz.

De un gran interés sería la determinación de las vías medulares de transmisión de estos reflejos propioceptivos. Es verosímil que, aunque de origen nociceptivo, estos estímulos pasen a las extremidades anteriores a través de las asociaciones intersegmentales, en íntima proximidad con los tractus espinotalámicos. Inicialmente, creíamos que la extirpación del cerebelo daba lugar a la desaparición del reflejo; preparaciones posteriores no confirmaron esta tesis, y más tarde, uno de nosotros, en colaboración con Harmon (6), observó que el reflejo de las extremidades anteriores, tal como lo describimos en estas notas, se observa también en las preparaciones espinales altas, aunque con intensidad mucho menor que en los animales descerebrados. Creemos, a consecuencia de los resultados de esta última nota (6), que las vías de estos reflejos son predominantemente intraespinales, aun cuando las reacciones pueden ser facilitadas por los centros reflejos superiores, exactamente de la misma forma que en los reflejos de tracción. (Denny-Brown y Lidell) (2).

CONCLUSIONES

1.^a La flexión forzada de la rodilla contra la resistencia ofrecida por la contracción del músculo cuádriceps en gatos descerebrados es causa de extensión de la extremidad anterior del mismo lado y flexión de la del lado opuesto, acompañadas de extensión en la pierna posterior restante. (Phillipson.)

2.^a La tracción enérgica del tendón rotuliano aislado o la presión localizada en el mismo tendón, sin tensión alguna ejercida directa o indirectamente sobre el músculo, es causa de las mismas respuestas por parte de las restantes piernas.

3.^a La faradización débil del cabo central del ciático seccionado o de uno de sus constituyentes da lugar, asimismo, a esta respuesta.

4.^a La tracción enérgica del semitendinoso u otro músculo flexor de la rodilla no ejerce influencia alguna sobre la posición de las extremidades anteriores ni de la pierna posterior restante.

5.^a Pueden observarse reflejos tendinosos activos en los flexores de la rodilla, después del restablecimiento del animal del *shock* operatorio.

6.^a Estas observaciones pueden orientar acerca del mecanismo de la coordinación motriz en los cuadrúpedos.

7.^a Las vías de los reflejos descritos en esta nota son, con probabilidad, predominantemente intraespinales.

Instituto de Fisiología de
la Harvard Medical School.

BIBLIOGRAFÍA

1. Brown, T. Graham y C. S. Sherrington, The rule of reflex response in the limb reflexes of the mammal and its exception. Journ. Physiol., XLIV, 125-130; 1912.
2. Denny-Brown, D. y E. G. T. Lidell, The stretch reflex as a spinal process. Journ. Physiol., LXIII, 144-150; 1927.
3. Fulton, J. F., Muscular contraction and the reflex control of movement. Baltimore: Williams and Wilkins; 1926.
4. Fulton, J. F., y J. Pi-Suñer, A note concerning the probable function of various afferent end organs in skeletal muscle. Amer. Journ. Physiol., LXXXVIII, 554-562; 1927.
5. Girndt, O., Physiologische Beobachtungen an Thalamuskatzen. II. Mitt. Die phasischen Extremitätenreflexe der Thalamuskatze im akuten Versuch. Plüger's Arch., CCXIII, 427-486; 1926.
6. Harmon, P. M., y J. F. Fulton, Observations upon the knee-jerk in «hig» and «low» spinal preparations. Amer. Journ. Physiol., LXXXI, 487; 1927.
7. Magnus, R., Körperstellung. Berlin. Julius Springer; 1924.

8. *Magnus, R.*, Some results of studies in the physiology of posture. (Cameron Prize Lectures, 1926.) *Lancet*, II, CCXI, 531-536, 585-588; 1926.
9. *Phillipson, M.*, L'autonomie et la centralisation dans le système nerveux des animaux. *Travaux du Lab. de Physiol. Inst. Solvay. Bruxelles*, VII, II, 1-208; 1905.
10. *Pi-Suñer, J.*, y *J. F. Fulton*, The influence of the proprioceptive system upon the crossed extensor reflex. *Amer. Journ. Physiol.* (En prensa); 1928.
11. *Sherrington, C. S.*, On plastic tonus and proprioceptive reflexes. *Quart. Journ. Exper. Physiol.*, II, 109-156; 1909.
12. *Sherrington, C. S.*, Remarks on the reflex mechanism of the step. *Brain*, XXXIII, 1-25; 1910.
13. *Spiegel, E.*, y *R. Worms*, Reflexstudien an decerebrierten Tieren. III. Mitt. *Plüger's Arch.*, CCXVI, 432; 1927.

Publicado en *The American Journal of Physiology*, LXXXIII, 548-553, 1928, y *Archivos de Neurobiología*, VIII, 176-183; 1928.