



Evolución del control de los movimientos: explorando el sistema piramidal¹

Gerardo Rojas-Piloni,² Rafael Olivares-Moreno,³
Juliana Loza-Vaqueiro,⁴ Paola Rodríguez-Moreno,⁴
Moisés Altamira-Camacho,⁴ Nancy Martínez-Hernández⁴

Resumen. Un avance fundamental en la evolución de los movimientos ocurrió con la aparición del control preciso de las extremidades anteriores. Este control inició de manera temprana en algunos peces, continuando en los anfibios y reptiles, mediado por estructuras primitivas del denominado tronco encefálico. En particular, mediante las conexiones entre el cerebelo y una región denominada núcleo rojo, el cual conecta a su vez con la médula espinal.

Ya en mamíferos el control de las extremidades anteriores involucra no solo al núcleo rojo, sino a la corteza cerebral, ausente en los otros grupos de vertebrados.

Es así como en mamíferos, la corteza cerebral ocupa el nivel superior en la jerarquía cerebral, controlando las estructuras primitivas mediante el denominado sistema piramidal, compuesto justamente por neuronas con esta forma geométrica.

Debido a que la corteza cerebral a través del sistema piramidal envía información directamente a la médula espinal, se asumió que el control del movimiento ejercido por el núcleo rojo ya no era necesario en los mamíferos, considerándolo hasta hace muy poco como una estructura vestigial. Sin embargo, nuestro grupo de investigación ha demostrado recientemente que la corteza cerebral a través del

1 Proyecto PAPIIT IN201121: “Caracterización de ensamblajes neuronales del sistema piramidal durante el aprendizaje motor”.

2 Instituto de Neurobiología, Campus Juriquilla. piloni@unam.mx

3 Instituto de Neurobiología, Campus Juriquilla. rafaom12@gmail.com

4 Instituto de Neurobiología, Campus Juriquilla.



sistema piramidal, ejerce el control de las estructuras cerebrales ancestrales, como el núcleo rojo el cual envía información no redundante, sino complementaria. Esto permitió, dentro de la evolución, ampliar el repertorio y la destreza de los movimientos en mamíferos, alcanzando su máxima especialización en los primates incluidos los humanos.

Palabras clave: corteza cerebral, evolución del sistema nervioso, movimiento, médula espinal

Cerebro: evolución y movimiento

En el mundo biológico existen múltiples estrategias de adaptación. Algunos organismos como las plantas, no presentan movimiento locomotor, es decir, aunque algunas especies vegetales manifiestan tropismos —movimientos o crecimientos orientados por estímulos ambientales—, estas no se desplazan. A pesar de ello, han desarrollado mecanismos altamente eficaces para reproducirse, evitar la depredación y prosperar en diversos entornos. Incluso algunos animales ancestrales como las esponjas carecen de sistema nervioso y al igual que las plantas, tampoco se desplazan (figura 1).

En contraste, la mayoría de los animales presenta algún tipo de movimiento activo durante al menos una etapa de su ciclo de vida. Esta capacidad de desplazamiento les permite buscar alimento, evitar depredadores, encontrar refugio, reproducirse y colonizar nuevos nichos ecológicos. Tal interacción dinámica con el entorno es posible gracias al sistema nervioso, el cual coordina el comportamiento mediante señales eléctricas llamadas potenciales de acción. Estas señales permiten el control preciso de los músculos, los efectores finales del movimiento.

Un caso interesante es el de los tunicados (que pertenecen al grupo de los cordados), animales marinos cuyos individuos presentan una fase larval móvil con un sistema nervioso rudimentario, notocorda, órganos sensoriales y musculatura; sin embargo, en su etapa adulta adoptan una forma sésil (fija), que carece de un sistema nervioso evidente. La larva utiliza estímulos externos para orientarse y buscar un sitio donde asentarse, ejemplificando uno de los estadios más primitivos de comportamiento guiado por el sistema nervioso.

Figura 1. Sistema nervioso y movimiento en diferentes grupos de animales

Invertebrados	
Poríferos	
Cnidarios	
Platelmintos	
Nematodos	
Anélidos	
Moluscos	
Artrópodos	
Equinodermos	
Vertebrados	
Cordados	
Peces	
Anfibios	
Reptiles	
Aves	
Mamíferos	

Nota: El sistema nervioso varía significativamente a lo largo de todos los grupos de animales; sin embargo, aquellos donde hay una concentración de células nerviosas para formar una cefalización muestran comportamientos y movimientos más elaborados que en aquellos donde solo se aglomeran neuronas y forman cadenas de ganglios. Tal parece que la complejidad del sistema nervioso radica en las interconexiones que hacen las neuronas para formar una red dedicada a integrar información y generar respuestas.

Por ejemplo, en invertebrados como pulpos e insectos donde hay una clara cefalización, existe un repertorio conductual y de movimientos más complejos que en aquellos con aspecto vermiforme donde solo existen ganglios. En el linaje de los vertebrados puede observarse un proceso progresivo en la evolución del sistema nervioso, con ganancia en habilidades cognitivas y conductuales. Tal es el caso de aves y mamíferos, que presentan estructuras corticales más desarrolladas. Las aves presentan una corteza no laminar comparable funcionalmente con la corteza de mamíferos (zona con alta densidad neuronal). Esta estructura les permite realizar movimientos para utilizar herramientas, comunicarse, percepción sensorial, memoria y otras capacidades cognitivas.

Fuente: elaboración propia.

A partir de estos ancestros emergen los vertebrados, donde aparecen especializaciones como extremidades y estructuras nerviosas más complejas para su control. La ejecución del movimiento voluntario requiere una constante supervisión y ajuste, ya que debe responder eficazmente a obstáculos o perturbaciones inesperadas. El cerebro anticipa las consecuencias del movimiento mediante predicciones, las cuales se comparan con la información sensorial entrante para afinar la respuesta motora.

La evolución del sistema nervioso ha seguido un camino desde formas simples hacia otras más complejas. En organismos muy primitivos, una sola neurona sensorial podía detectar un estímulo y activar directamente una contracción muscular. Con el tiempo, surgió la especialización funcional: unas células se dedicaron a la detección de estímulos; otras, a la respuesta motora. Más adelante, se desarrollaron interneuronas que permitieron integrar información, generando comportamientos más coordinados y complejos.

En los vertebrados, ciertos grupos neuronales especializados forman estructuras coherentes como la médula espinal, el tálamo o el núcleo rojo. Estas regiones permiten procesar, coordinar y transmitir señales motoras de forma más eficiente a músculos y órganos.

En cuanto a la evolución del movimiento, los primeros vertebrados acuáticos utilizaban movimientos ondulatorios para desplazarse, como se observa en peces. Posteriormente, surgió el control más fino de aletas, como en el caso de las rayas. Con la transición del medio acuático al terrestre, se enfrentaron nuevos retos biomecánicos: el agua, con su mayor densidad, proporciona un empuje que reduce el peso corporal; en cambio, en el aire es necesario desarrollar extremidades robustas y un sistema musculoesquelético, respiratorio y nervioso más especializado para sostener y mover el cuerpo.

Las extremidades, particularmente las anteriores, se fueron especializando progresivamente. En los primates y otros animales bípedos, esta especialización

permitió un control motor más fino, útil para la manipulación de objetos y tareas complejas.

Desde hace unos 420 millones de años, se ha desarrollado una musculatura organizada y un control centralizado del movimiento. Inicialmente, una región del mesencéfalo conocida como la región *locomotora* generaba patrones básicos. La médula espinal contenía circuitos generadores de patrones de locomoción, capaces de controlar la musculatura axial para movimientos como la natación. Con la evolución de las extremidades —primero aletas pectorales, luego patas—, los circuitos se volvieron multisegmentarios y más sofisticados, lo que permitió movimientos coordinados de múltiples extremidades.

Este proceso culmina en la adquisición de destreza fina, que requiere una coordinación más precisa entre múltiples segmentos del cuerpo y un control de la corteza cerebral más avanzado. Inicialmente, entre los tractos neuronales ancestrales implicados en el control motor destacan el tectoespinal y el rubroespinal, los cuales fueron clave en la regulación inicial del movimiento de las extremidades. Más adelante, con la aparición de la corteza cerebral, esta estructura tomó control de otras estructuras primitivas a través de proyecciones más especializadas, como el tracto corticoespinal, los tractos corticorrubral, corticopontino, corticotectal, entre otros.

Un caso particular lo representa el control de la locomoción, el cual presenta una organización jerárquica: desde los niveles más bajos como la médula espinal, las motoneuronas y los músculos, hasta circuitos neuronales más complejos que integran interneuronas espinales para movimientos multisegmentarios. En mamíferos, esta jerarquía incluye vías descendentes provenientes de la corteza cerebral, los ganglios basales y núcleos cerebrales del tronco encefálico, como el núcleo rojo, que permiten combinar y modular patrones básicos en secuencias motoras cada vez más complejas.

Mamíferos y corteza cerebral

Los mamíferos marcaron un antes y un después en la evolución del cerebro gracias a la corteza cerebral, una capa externa compleja y plegada que les ha permitido desarrollar habilidades cognitivas avanzadas.

Mientras los cerebros de reptiles y anfibios son más simples y llevan a cabo funciones motoras básicas —como huir de un depredador, cazar o volar—, los mamíferos desarrollaron esta capa extra —la corteza— que les permite integrar

información multisensorial (vista, tacto, olfato) y a partir de ello, generar respuestas más complejas y precisas. Esta estructura les permite realizar funciones cognitivas superiores como el aprendizaje, la memoria y la planificación, dándoles una ventaja adaptativa a los mamíferos. Por ejemplo, un primate es capaz de manipular herramientas o resolver problemas, y un ratón puede memorizar rutas de escape y adaptarse a cambios repentinos en su entorno.

El amplio repertorio de funciones que se diversificó con la aparición de la corteza cerebral se debe a que presenta una estructura laminar que se organiza en seis capas distintas. Cada una de ellas tiene diferentes tipos de neuronas especializadas que funcionan como una red de procesamiento, donde cada nivel añade un poco más de complejidad. Sin embargo, la verdadera ventaja de la corteza cerebral no es solo su diseño, sino su flexibilidad. A diferencia de los cerebros de otros animales, como los insectos, que están “programados” para instintos fijos, la corteza de los mamíferos tiene la capacidad de moldearse y adaptarse con cada experiencia. Esto les permite aprender y evolucionar constantemente.

Control ejercido por la corteza sobre estructuras subcorticales

La evolución de nuevas estructuras corporales, como las extremidades, requirió también el desarrollo de sistemas de control más sofisticados. Con el tiempo, en el linaje que llevaría a reptiles y mamíferos surgió una región cerebral clave: la corteza cerebral. Inicialmente rudimentaria, esta estructura se fue expandiendo y complejizando, especialmente en los mamíferos, permitiendo un mayor repertorio de movimientos, así como una motricidad más precisa y maleable.

Uno de los grandes avances evolutivos fue que la corteza cerebral pudo establecer conexiones directas con la médula espinal a través de lo que hoy se conoce como tracto corticoespinal. Este canal de comunicación permite una influencia directa sobre los músculos, lo que facilita movimientos más precisos, como el uso de los dedos en primates; sin embargo, además de esta vía directa, la corteza también se comunica con otras regiones cerebrales más antiguas, llamadas estructuras subcorticales. Estas incluyen núcleos como el estriado, el núcleo pontino, el tálamo y el núcleo rojo, entre otros. Estas estructuras subcorticales desempeñaban un papel fundamental en el control del movimiento mucho antes de que apareciera la corteza. En los primeros vertebrados, por ejemplo, el núcleo rojo y otras áreas del mesencéfalo ya modulaban la actividad de la médula

espinal. Con la evolución de la corteza cerebral, no se reemplazan estos sistemas antiguos, sino que se estableció una relación de colaboración: la corteza ahora podía enviar información a estos núcleos ancestrales, que a su vez la procesan y transmiten hacia los músculos. Esto permitió una modulación más fina y flexible de los movimientos, especialmente útil en contextos cambiantes.

Una de las funciones clave de esta cooperación entre la corteza y las estructuras subcorticales es la modulación sensoriomotora. Por ejemplo, mientras el tracto corticoespinal puede activar directamente músculos específicos, otras vías indirectas regulan la sensibilidad a los estímulos o ajustan la respuesta motora según el contexto. Esto permite, por ejemplo, no solo mover una extremidad, sino hacerlo con la fuerza adecuada y en el momento justo.

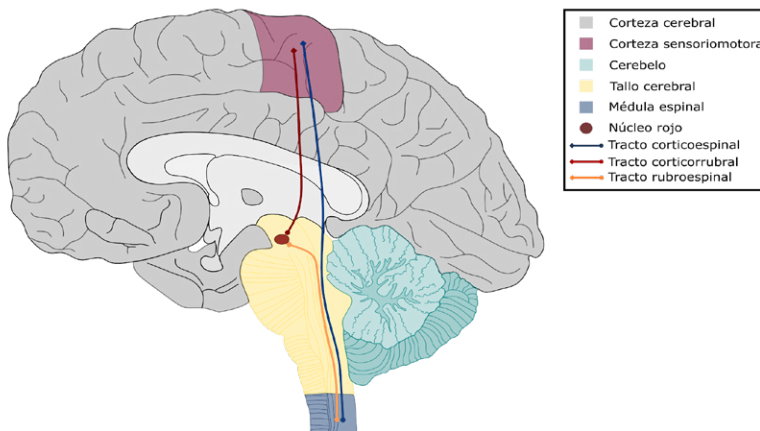
Además, se ha observado que la corteza participa activamente en las etapas iniciales del aprendizaje motor, como cuando aprendemos un nuevo movimiento o deporte. Una vez que el movimiento se vuelve automático, el control parece transferirse a las estructuras subcorticales, más eficientes para tareas repetitivas. Sin embargo, la corteza puede reactivarse si se presentan cambios o perturbaciones, lo que sugiere que funciona como una especie de supervisor, interviniendo cuando se requiere una adaptación.

Estudios en animales han mostrado que si se daña una de las vías de salida de la corteza, como el tracto corticoespinal, otras rutas —como las que pasan por el núcleo rojo, el núcleo reticular o el colículo superior— pueden compensar parcialmente la pérdida de función, aunque no completamente. Esto indica que cada vía tiene funciones propias y no son meras copias unas de otras.

Las neuronas que envían señales desde la corteza a otras partes del cerebro y la médula espinal (llamadas neuronas piramidales debido a su forma) parecen estar organizadas en subgrupos especializados, cada uno con diferentes destinos y funciones. Algunas de estas neuronas proyectan simultáneamente a varias regiones subcorticales, lo que sugiere una red de comunicación amplia y flexible. Asimismo, otros estudios han propuesto que existen rutas específicas que se originan en la corteza cerebral, segregadas, donde cada grupo de neuronas cumple una función concreta dentro del control del movimiento. Así, en lugar de pensar en la corteza como un jefe que da órdenes a una sola estructura, podemos imaginarla como un centro de coordinación que integra diferentes tipos de información sensorial y regula la actividad de múltiples núcleos subcorticales de manera paralela y complementaria. Esta compleja red es lo que permite, por ejemplo, que podamos ajustar rápidamente nuestra postura si tropezamos, o aprender una nueva habilidad motora con la práctica.

En conjunto, los hallazgos recientes apoyan la idea de que el control motor es el resultado de la interacción dinámica entre múltiples niveles del sistema nervioso, donde la corteza no actúa sola, sino en estrecha colaboración con estructuras más antiguas que todavía son fundamentales para nuestra capacidad de movernos y adaptarnos al entorno.

Figura 2. Representación del cerebro de humano y estructuras subcorticales sobre las cuales ejerce control la corteza



Fuente: elaboración propia.

Ventajas evolutivas (la destreza)

La mano otorga a la mayoría de los primates una serie de habilidades motoras especiales. Por ejemplo, algunos primates pueden realizar un *agarre de precisión*, en el que un objeto se agarra entre dos dedos sin el uso de la palma (Napier 1956; 1961). Los movimientos de la mano, como un agarre de precisión, son claramente la base de la destreza mejorada de algunos primates. De hecho, la capacidad de ciertos primates para fabricar y usar herramientas puede derivar, en parte, de su habilidad para realizar movimientos relativamente independientes de los dedos.

Sin embargo, el aparato periférico apropiado (la mano en este caso), no es, en sí mismo, suficiente para explicar las capacidades motoras únicas de algunos primates. Existen múltiples casos de animales que poseen manos similares, pero difieren en su capacidad para realizar movimientos hábiles de los dedos. Por ejemplo, dos especies de primates del nuevo mundo, los monos capuchinos y los

monos ardilla, tienen manos similares con pulgares *pseudoponibles*; sin embargo, estudios de comportamiento recientes han demostrado que ambas especies difieren marcadamente en su destreza manual. Debido a que los pulgares de estos dos monos no pueden rotar alrededor de la articulación carpo-metacarpiana, se pensó que ninguno de los primates era capaz de realizar un agarre de precisión. A pesar de esta limitación anatómica, el mono cebus es capaz de realizar movimientos de los dedos relativamente independientes y utiliza un agarre de precisión para recoger objetos pequeños y manipular herramientas. En contraste, el mono ardilla no es capaz de realizar movimientos relativamente independientes de los dedos y no utiliza un agarre de precisión para ninguna actividad.⁵ En su lugar, el mono ardilla utiliza un agarre de potencia, en el que un objeto se agarra mediante un movimiento de barrido que involucra a todos los dedos de la mano trabajando en conjunto. Las diferencias en el uso del agarre entre las dos especies de monos no pueden explicarse por diferencias en la movilidad de las articulaciones de la muñeca o la mano. En este sentido, hay una gran diferencia entre el mono cebus y el mono ardilla en el patrón de terminaciones corticoespinales en la médula espinal. El mono cebus tiene abundantes terminaciones corticoespinales en las regiones donde se encuentran los cuerpos celulares de las motoneuronas de la mano; en contraste, en el mono ardilla no se observan terminaciones comparables en el asta ventral. Estos resultados sugieren que las diferencias entre los monos cebus y los monos ardilla pueden ser parte de la base para las diferencias en la función de la mano entre estos dos primates. Asimismo, apoyan el concepto de que la conexión directa de la corteza cerebral con las motoneuronas de la médula espinal (conexión corticomotoneuronal) es parte del sustrato neural para los movimientos de los dedos.

Con base en el patrón de distribución de diversas características anatómicas examinadas (longitud, profundidad de penetración, densidad, tamaño de las fibras y área del tracto) y la destreza digital de los animales, se ha concluido que cuanto más largas (más lejos viajan a lo largo de la médula espinal) y más profundas (profundidad de penetración dentro de la médula espinal) son las fibras del tracto corticoespinal, mayor es la destreza de una especie determinada. También se ha sugerido que la evolución de fibras más largas y profundas ocurrió tempra-

⁵ Para profundizar se puede revisar: Dorothy Munkenbeck Fragaszy. "Preliminary quantitative studies of prehension in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*)". *Brain, Behavior and Evolution*, 23, 3-4 (1983): 81-92; Michael B Costello y Dorothy Munkenbeck Fragaszy. 1988. "Prehension in Cebus and Saimiri: I. Grip type and hand preference". *American Journal of Primatology*, 15, 3 (1988): 235-245.

no en la línea evolutiva de los primates y que ha culminado en los tramos largos y profundos observados en los humanos modernos.⁶

La importancia funcional de la longitud del tracto corticoespinal aún no se ha explorado completamente; sin embargo, es interesante que, incluso sin la gran cantidad de correlación filogenética para la destreza y la longitud de las fibras, todavía existe una relación significativa. Claramente, esta es un área para una mayor investigación con respecto a cómo la longitud del tracto corticoespinal resulta en una mayor cantidad de destreza y tiene repercusiones interesantes al considerar la evolución correlacionada del tracto y la destreza de los dígitos.

Por otro lado, existe una relación significativa entre la longitud del tracto corticoespinal y el índice de coordinación mano-ojo. Esto podría sugerir que el tracto corticoespinal está involucrado de alguna manera en la coordinación de los movimientos de las extremidades delanteras y en la guía de los movimientos. Por lo tanto, es probable que el desarrollo del tracto corticoespinal esté correlacionado con el grado de coordinación requerido para realizar una tarea. Este modo de evolución explicaría la relación positiva entre la destreza y la coordinación mano-ojo y la longitud del tracto corticoespinal.

Hasta ahora no se ha explorado el papel que juegan las conexiones indirectas de la corteza cerebral con la médula espinal sobre la destreza de movimientos; por ejemplo, las conexiones con el núcleo rojo. En este sentido, nuestro grupo de investigación ha demostrado recientemente que la corteza cerebral regula las estructuras cerebrales filogenéticamente más antiguas, como el núcleo rojo, enviando información que no es redundante, sino complementaria. Aunque en este momento solo es posible especular sobre la evolución de la coordinación entre estructuras cerebrales distintas, creemos que este mecanismo ha permitido durante la evolución ampliar el repertorio y la destreza de los movimientos en los mamíferos, alcanzando su mayor especialización en los primates, incluidos los seres humanos.

⁶ Para profundizar en la teoría de la evolución del tracto corticoespinal así como la de la importancia de las fibras corticoespinales largas y profundas en la ejecución de movimientos digitales complejo, léase: Gregory A. Bortoff y Peter L. Strick. "Corticospinal terminations in two new-world primates: further evidence that corticomotoneuronal connections provide part of the neural substrate for manual dexterity", *The Journal of Neuroscience*, 13, 12 (1993): 5105-5118; M. A. Maier, E. Olivier, S. N. Baker, P. A. Kirkwood, T. Morris y R. N. Lemon. "Direct and indirect corticospinal control of arm and hand motoneurons in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*)", *Journal of Neurophysiology*, 78, 2 (1997): 721-733. <https://doi.org/10.1152/jn.1997.78.2.721>.