

CAPITULO 20. TACTO Y DOLOR

Soma en griego significa cuerpo y los **sentidos somáticos** son los mecanismos nerviosos que recogen información de lo que ocurre tanto en la superficie del cuerpo como en su interior. Los receptores que captan información somática están distribuidos por todo el cuerpo. Se puede considerar que los sentidos somáticos comprenden cuatro modalidades:

- El **tacto**, producido por la estimulación mecánica de la piel
- La capacidad para percibir la **temperatura**
- La **nonicepción**, que señala el daño de un tejido que es percibido como **dolor**
- La **cinestesia o propiocepción**, que proporciona información sobre la posición y movimiento del cuerpo.

RECEPTORES SENSORIALES DE LA PIEL

LA PIEL

La piel es una estructura compleja y fundamental sin la que no podríamos vivir ya que constituye el límite de nuestro cuerpo con el entorno, actuando de barrera que nos protege ante determinadas situaciones ambientales como temperaturas externas, microorganismo, etc., y además es el órgano sensorial mas grande que poseemos. Nos permite captar y discriminar las diferentes formas de estimulación que inciden sobre ella provocando diferentes sensaciones: contacto, presión, vibración, cosquilleo, calor, frío, dolor, etc.

Se puede distinguir dos tipos de piel

- la **piel glabra** o sin vello, como la que se encuentra en la palma de la mano
- la **piel vellosa** que se encuentra en la mayor parte del cuerpo.

Tanto en la piel glabra como vellosa se aprecian principalmente dos capas: la epidermis y la dermis.

La **epidermis** es la capa más externa. Derivada del ectodermo, se compone de un estrato germinativo donde las células están proliferando continuamente (por mitosis) para después migrar a la superficie donde degeneran formando una capa de células aplanadas muertas. En la base de la epidermis se encuentran los melanocitos que producen el pigmento denominado **melanina**, responsable del color de la piel. Además de estar determinada por la herencia genética, la cantidad de melanina que tiene un individuo depende de su exposición al sol, ya que la radiación ultravioleta solar estimula la fabricación de más melanina, bronceando la piel.

La **dermis** se encuentra debajo de la epidermis. Derivada del mesodermo, está formada básicamente por tejido conjuntivo, aunque también contiene fibras de colágeno y fibras elásticas. En la parte más profunda de la dermis existe el tejido adiposo, que forma una capa aislante de grasa. Esta capa también contiene terminaciones nerviosas, pequeños vasos sanguíneos (capilares), folículos pilosos y glándulas sudoríparas y sebáceas.

RECEPTORES CUTÁNEOS

La gran mayoría de los receptores del sistema somatosensorial son mecanorreceptores, que son sensibles a la deformación física, y terminaciones nerviosas libres.

Las **terminaciones nerviosas libres** se encuentran en toda la piel y muchos otros tejidos y constituyen el receptor sensorial más sencillo ya que, como su propio nombre indica, consisten en terminaciones nerviosas que llegan hasta las capas más profundas de la epidermis y hasta la dermis. A través de su estimulación percibimos fundamentalmente las sensaciones de dolor y de temperatura.

Estas terminaciones pueden proceder tanto de axones amielínicos (fibras C) como mielizados (fibras &). Las sensaciones que se producen por la estimulación de estos dos tipos de fibras son diferentes. Parece que las señales de calor son transmitidas principalmente por fibras C, mientras que las señales de frío son recibidas por las fibras &.

Los **mecanorreceptores** captan diferentes sensaciones y pueden dividirse en función del modo de responder a estímulos constante. Los mecanorreceptores de **adaptación lenta** dan una respuesta constante mientras se mantiene la estimulación; sin embargo, los de

adaptación rápida responden a la aparición y al cese de la estimulación, pero no a toda la duración del estímulo.

El principal mecanorreceptor de la piel vellosa es el **receptor de folículo piloso**. Las terminaciones nerviosas se insertan en la lámina basal del tallo piloso y responden a pequeños desplazamientos del pelo.

La piel glabra posee una gran capacidad de discriminación debida a una densidad de inervación mucho mayor que la piel con pelo. Diferentes mecanorreceptores encapsulados están especializados en proporcionar información al SNC sobre los estímulos que producen una deformación de la piel. La piel glabra contiene dos tipos de mecanorreceptores: los **corpúsculos de Meissner** y los **discos de Merkel**. Los primeros consisten en una terminación nerviosa encapsulada que se adapta con facilidad, por lo que es particularmente sensible al contacto inicial de objetos sobre el cuerpo y al movimiento de objetos muy ligeros sobre la superficie de la piel. Por el contrario, los discos de Merkel son un ejemplo de mecanorreceptor de adaptación lenta, es decir, siguen transmitiendo impulsos mientras está presente el estímulo.

La zona profunda de la dermis, tanto en la piel con o sin vello, contiene otros dos tipos de mecanorreceptores encapsulados: los corpúsculos de Pacini y de Ruffini. Ambos tienen campos receptivos grandes, lo que permite una discriminación espacial grosera, y una localización que le hace poco sensibles al tacto ligero.

Los **corpúsculos de Pacini** son de gran tamaño, por lo que se aíslan fácilmente. Su estructura les hace especialmente sensible para señalar los cambios rápidos de presión. Es un ejemplo de receptor de adaptación rápida.

Los **corpúsculos de Ruffini** son terminaciones encapsuladas localizadas en las capas más profundas de la dermis. Se adaptan muy lentamente, por lo que desempeñan un papel fundamental para señalar estados continuos de deformación de la piel, como, por ejemplo, cuando se ejerce una presión constante.

Transducción

Los mecanorreceptores llevan a cabo el proceso de **transducción**, es decir, transforman la energía mecánica en **potenciales receptores**. Estos son respuestas locales y graduadas, y, en consecuencia, para que la información de un potencial receptor pueda llegar al SNC, debe ser transformada en un potencial de acción.

La información captada por diferentes mecanorreceptores llega a las neuronas de los ganglios de la raíz dorsal de la médula espinal. Estas neuronas cuentan con regiones especializadas que van a llevar a cabo las funciones tanto de transducción sensorial como de transmisión de la información al SNC. Sus somas se localizan en los ganglios de la raíz dorsal de los nervios espinales, son neuronas unipolares y su axón se divide cerca del cuerpo neuronal en dos ramificaciones: una proyecta a la periferia, hacia el receptor de la piel; la otra ramificación proyecta al SNC. El terminal de la ramificación periférica del axón es la única zona de la célula que es sensible a la energía del estímulo y actúa como las dendritas o el soma de cualquier neurona puesto que admite potenciales graduados.

El terminal de la ramificación periférica de la neurona receptora responde a los estímulos con un cambio en el potencial de reposo de la membrana, una respuesta graduada similar a un potencial postsináptico. Cuando la amplitud del potencial alcanza el umbral en la zona de disparo de la célula, se genera un potencial de acción que es transmitido al SNC.

Para transformar la energía mecánica en potenciales de acción, la membrana del terminal del axón cuenta con canales iónicos que son sensibles a la deformación mecánica. Estos canales están normalmente cerrados, pero, si la membrana es deformada por estimulación mecánica, se abren debido a que están unidos al citoesqueleto de la célula. La apertura de estos canales selectivos al sodio y al potasio provoca la despolarización del terminal axónico.

Propiedades de los receptores somatosensoriales

Sabemos de la existencia de diferentes receptores somatosensoriales y la cuestión que ahora se plantea es la relativa a cómo las diferentes características de estos receptores están relacionadas con las propiedades de nuestra percepción sensorial. Veámoslo en lo que se refiere a la duración. El tiempo que está actuando un estímulo y el tiempo que lo estamos

percibiendo, determina la duración de la sensación. Está en función de la relación entre la intensidad del estímulo y la intensidad percibida. Pero, cuando la estimulación se mantiene por un tiempo, la intensidad que percibimos va disminuyendo, y este descenso es el proceso que conocemos como **adaptación**. En consecuencia, la duración del estímulo va a ser codificada por el patrón de descarga de los receptores con diferente grado de adaptación.

La duración de un estímulo depende del tipo de mecanorreceptores que se activen. Si éstos son de **adaptación rápida** entonces será el comienzo y terminación del estímulo. Mientras que si son de **adaptación lenta** entonces los potenciales serán proporcionales a la intensidad del estímulo y la amplitud del potencial receptor que no cambiará apenas durante la duración del estímulo.

La adaptación se debe fundamentalmente a las estructuras accesorias no neurales que rodean el terminal del axón. En el caso del corpúsculo de Pacini, consiste en láminas concéntricas de tejido conectivo que rodean el terminal de la fibra nerviosa aferente. Cuando se aplica una presión sobre el corpúsculo de Pacini, todas estas capas se comprimen, lo que provoca a su vez una deformación de la membrana del axón produciendo la respuesta al estímulo. Si la presión se mantiene, las capas que rodean el corpúsculo, con un líquido viscoso entre ellas, se deslizan entre sí, amortiguando el efecto del estímulo sobre el axón. Si se elimina la estructura accesoria, se transforma en un receptor de adaptación rápida.

La **intensidad** de un estímulo viene codificada por la frecuencia de los impulsos nerviosos y el número de receptores que responden, pero, además, pueden tener umbrales diferentes, lo que les permite codificar un mayor rango de información.

La **localización** de un estímulo es posible gracias a que la relación espacial obtenida entre los receptores sensoriales que se encuentra por toda la superficie de nuestro campo se mantiene en las neuronas del SNC a las que llega información desde estos receptores, dando lugar a un mapa somatotópico de la superficie corporal. Esta **organización somatotópica** se va a mantener en los diferentes niveles de relevo de la información somatosensorial.

El tacto activo implica la interpretación de características espaciotemporales de los estímulos que son captadas por diferentes clases de mecanorreceptores, así como la interacción entre señales sensoriales motoras que da lugar a que las respuestas en las neuronas centrales sean diferentes de las que se producen ante la estimulación pasiva de la piel. Los diferentes tipos de receptores transmiten al SNC información selectiva sobre el estímulo. Esta información se analiza y combina en diferentes fases de procesamiento en el SNC para dar lugar finalmente a la percepción.

ORGANIZACIÓN ANATÓMICA DEL SISTEMA SOMATOSENSORIAL

Los nervios periféricos van a conducir la información desde los receptores somatosensoriales hasta la médula espinal. Los nervios periféricos se agrupan para formar los nervios espinales y, ya en la proximidad de la médula espinal, las fibras aferentes se separan de las eferentes y entran a través de las raíces dorsales. El área de la piel inervada por las fibras de cada raíz dorsal constituye un **dermatoma**.

La organización segmental de las raíces dorsales de la médula espinal se mantiene en los diferentes sistemas ascendentes. Esto constituye uno de los importantes principios de organización del sistema somatosensorial, la **organización somatotópica**: las fibras se organizan y terminan en una disposición geométrica ordenada que mantiene las relaciones de la superficie corporal. De esta manera, la relación topológica entre regiones próximas de la superficie receptiva se proyecta en los diferentes núcleos del SNC que reciben información somatosensorial.

La médula espinal constituye la vía a través de la cual la información sensorial de los miembros y el tronco llega al encéfalo.

Vías ascendentes

La información somatosensorial alcanza el encéfalo a través de dos vías: el **sistema lemniscal** (también denominado **sistema de las columnas dorsales**) y el **sistema anterolateral**.

El sistema lemniscal interviene fundamentalmente en la transmisión de la información táctil más compleja y precisa y de las señales propioceptivas procedentes de las extremidades. Está constituido por axones mielinizados de gran diámetro que se disponen ordenadamente para representar con precisión el mapa de la superficie corporal. El sistema anterolateral, que transmite fundamentalmente las sensaciones nociceptivas y de temperatura, cuentan con axones más finos, transporta la información más lentamente y permite menor precisión en su localización.

Ambos sistemas tienen un patrón común de organización con tres relevos sinápticos entre la periferia y la corteza cerebral:

1. el axón de la primera neurona, cuyo soma se localiza en los ganglios de la raíz dorsal, hace sinapsis en la sustancia gris ipsilateral de la médula espinal o en núcleos del bulbo raquídeo.
2. El axón de la segunda neurona (neurona sensorial de segundo orden) decusa (cruza al lado opuesto) y termina en el tálamo.
3. El axón de la tercera neurona (de tercer orden), cuyo soma se localiza en el tálamo, llega a la corteza ipsilateral, aunque como podemos haber deducido siguiendo el recorrido, contralateral al lugar de origen del estímulo.

Aunque comparten el mismo patrón trineural básico, ambos sistemas muestran diferencias importantes, como, por ejemplo, el lugar del neuroeje donde se produce la decusación (el sistema anterolateral cruza en la médula y el lemniscal lo hace en el bulbo). Por otra parte, la mayoría de los axones del sistema lemniscal llegan al tálamo, mientras que en el sistema anterolateral, además del tálamo, alcanzan diferentes lugares del tronco del encéfalo.

En el **sistema lemniscal**, los axones aferentes primarios ascienden por la **columna dorsal**, denominada así porque se sitúa en la parte dorsal o posterior de la sustancia blanca de la médula espinal. Conforme el tracto asciende, se va incrementando su tamaño al ir sumando más axones siempre en la posición lateral. De esta manera, los axones de la columna dorsal están organizados según su origen somático.

Las fibras del sistema lemniscal asciende ipsilateralmente por la médula espinal hasta el bulbo raquídeo. Los axones que llegan a la mitad inferior de la médula espinal ascienden en el **fascículo grácil**, los que llegan a la mitad superior en el **fascículo cuneado**, terminando respectivamente en los núcleos grácil y cuneado ipsilaterales donde hacen sinapsis en las neuronas de segundo orden. Los núcleos grácil y cuneado se localizan en la zona caudal del bulbo y son conocidos en conjunto como núcleos de la columna dorsal. Los axones de sus neuronas cruzan al lado contrario y empiezan a ascender a través del **lemnisco medial**, tronco del encéfalo como en su llegada al tálamo, al **complejo ventrobasal**, para hacer sinapsis con la neurona de tercer orden. Este complejo está formado por cuatro núcleos, aunque la información procedente de los mecanorreceptores termina principalmente en dos de ellos, los núcleos ventral posteromedial y ventral posterolateral.

El tálamo viene a ser la antesala de la corteza para todas las vías ascendentes de la médula espinal y del tronco del encéfalo. Los axones de las neuronas del complejo ventrobasal proyectan a la corteza cerebral ipsilateral a través de la rama posterior de la cápsula interna terminando en la zona conocida como **corteza somatosensorial primaria**.

El **sistema anterolateral** es más antiguo filogenéticamente que el sistema lemniscal y transmite fundamentalmente sensaciones de dolor y temperatura. Esta información es conducida hasta la médula espinal por las fibras A& y C. Cuando los axones de las neuronas de primer orden entran en la médula espinal efectúan sinapsis en las neuronas de segundo orden cuyos axones cruzan inmediatamente la línea media y ascienden a través de los tractos situados en la zona anterolateral de la sustancia blanca de la médula espinal. Este sistema no es tan homogéneo como el sistema lemniscal, ya que está compuesto por los tractos **espinotalámico, espinoreticular y espinomesencefálico**, y únicamente la división espinotalámica sigue el patrón de tres neuronas que describimos previamente.

La división **espinotalámica** del sistema anterolateral tiene el siguiente recorrido. Las fibras A&, que transmiten información sobre dolor punzante y bien localizado y parte de la sensibilidad táctil, hacen sinapsis en las neuronas secundarias. Estas neuronas envían sus axones hasta el tálamo contralateral, terminando en el complejo ventrobasal, donde mantienen su organización somatotópica y coinciden con el sistema lemniscal. Las neuronas de tercer orden alcanzan la corteza cerebral.

La división **espinoreticular** del sistema anterolateral alcanza la formación reticular de la médula espinal. Las fibras aferentes C, que se asocian con la sensación de dolor persistente, hacen sinapsis en las láminas II y III del asta dorsal. Estas dos láminas están formadas por pequeños somas neuronales y apenas se localizan en ellas axones mielinizados, lo que les da una apariencia gelatinosa y de ahí su denominación: **sustancia gelatinosa**. Las fibras del tracto espinoreticular terminan principalmente en la formación reticular del bulbo y la protuberancia. Por último hacen sinapsis en los núcleos intralaminares del tálamo sin mantener una organización somatotópica y desde aquí alcanzan la corteza.

El tracto **espinomesencefálico** llega al tectum (techo) y a la sustancia gris periacueductal del mesencéfalo.

La corteza somatosensorial

El procesamiento somatosensorial más complejo tiene lugar a nivel cortical. La corteza está formada por regiones citoarquitectónicamente diferentes situadas en la región anterior del lóbulo parietal. La **corteza somatosensorial primaria (S-I)** se sitúa en el giro postcentral y en el interior del surco central y se subdivide en cuatro regiones distintas: **áreas 1, 2, 3ª y 3b de Brodmann**. Lateral y algo posterior a S-I está la **corteza somatosensorial secundaria (S-II)**, que se sitúa en el interior del surco lateral.

Las áreas somatosensoriales primarias y secundarias de la **corteza parietal anterior** proyectan a la **corteza parietal posterior**. Estas áreas parietales posteriores integran la información somatosensorial con aferencias procedentes de los sistemas visual y auditivo. Se encarga de percepción espacial, la integración visomotora y la atención.

La **organización somatotópica** característica de las columnas dorsales, el lemnisco medial y el complejo ventrobasal del tálamo se mantiene en la corteza somatosensorial, si bien la superficie del cuerpo no está proporcionalmente representada, siendo mayor para aquellas partes del cuerpo que juegan un papel fundamental en la discriminación táctil y de las que hay que tener una información sensorial precisa para que sea posible ejercer un fino control de sus movimientos.

La corteza somatosensorial se organiza en **columnas**, definidas en función de que sus neuronas reciban información de la misma zona y sean sensibles a aferencias similares.

Procesamiento cortical

Se ha puesto de manifiesto que las neuronas de las **áreas 1 y 2 de Brodmann** responden a la orientación y dirección del estímulo lo que va a permitir el reconocimiento de la forma tridimensional (estereognosis) y discriminar la dirección del movimiento de los objetos sobre la piel. El aumento en la complejidad de la respuesta neuronal en niveles sucesivos del procesamiento sensorial hace posible percibir los objetos a nuestro alcance, pero además es fundamental para la coordinación motora necesaria para ejecutar movimientos precisos.

Además las diferentes áreas de S-I y S-II envían proyecciones a la **corteza parietal posterior** y es aquí donde se realiza un nivel de procesamiento más elaborado de la información somatosensorial.

PERCEPCION DEL DOLOR

El dolor tiene una función biológica clara como indicador de que una alteración nociva está ocurriendo en el organismo, pero, en muchas ocasiones, la presencia de un daño no siempre se percibe como dolor, y por el contrario, se percibe dolor en ausencia de estimulación nociva. La variabilidad que existe en la percepción del dolor pone de manifiesto que hay mecanismos en el SN que modulan la transmisión del dolor y modifican la reacción emocional del mismo.

Algunos investigadores en este tema hacen la distinción entre **dolor y nocicepción**. Este último término hace referencia al proceso sensorial resultado de la activación de receptores sensoriales especializados en proporcionar información de la existencia de un daño. Sin embargo, como acabamos de comentar, no siempre se experimenta dolor cuando

estímulos nocivos estimulan nociceptores. Dolor hace referencia a la cualidad emocional, a la percepción de una sensación nociceptiva como desagradable y aversiva.

Otra distinción que hemos de realizar es la que se refiere a **dolor agudo y dolor crónico**. Ambos se diferencian en su desarrollo temporal. El dolor agudo se asocia a un daño que puede ser identificado. Su curso temporal, distribución y caracterización serán diferentes según la magnitud y tipo de daño existente. Tiene un componente fásico: **dolor primario** (sensación punzante, viva, bien definida) y después aparece el componente tónico: **dolor secundario** (difuso, persistente y escasamente localizado) que se mantiene durante un determinado periodo de tiempo. El dolor crónico comienza como el agudo pero, en este caso, el dolor secundario puede permanecer después de que haya desaparecido el daño que los producía. El dolor crónico no tiene valor biológico como indicador y constituye un importante problema personal y social, además de un desafío para los especialistas de la salud.

En los próximos apartados vamos a estudiar los mecanismos implicados tanto en percibir los estímulos nociceptivos como en modular esta percepción del dolor.

Mecanismo neurofisiológicos

Los receptores sensoriales que responden cuando los estímulos son lo suficientemente intensos para ser nocivos o cuando ya existe un daño en un tejido se denominan **nociceptores**. La mayor parte corresponden a las **terminaciones nerviosas libres**, sin estructura accesoria periférica, de neuronas sensoriales cuyos cuerpos celulares se localizan en los ganglios de la raíz dorsal y de la médula espinal y del nervio trigémino. Pueden ser de dos tipos. Las **fibras C**, no mielinizadas y con una velocidad de conducción lenta, corresponden a los nociceptores polimodales que son activados por una variedad de estímulos químicos y por estímulos intensos, mecánicos y térmicos, y transmiten el dolor secundario. Las **fibras A δ** , también de pequeño diámetro, están mielinizadas, tienen una velocidad de conducción rápida, corresponden a los nociceptores mecánicos o térmicos, y su activación se asocia con dolor primario. Ambos tipos de fibras se distribuyen tanto en la piel como en los tejidos profundos (vísceras, articulaciones, etc.).

Además la estimulación de los nociceptores produce la liberación de sustancias que ellos mismos sintetizan, como es el caso de algunos péptidos, entre los que se encuentra la sustancia P. Esta produce la liberación de histamina, que a su vez ejerce una potente acción excitadora de los nociceptores.

Sistemas de analgesia

Un descubrimiento importante en la investigación de los sistemas moduladores del dolor fue el conocer que ya a nivel de la médula espinal, la actividad de las neuronas que reciben la información nociceptiva puede ser modulada por otras aferencias sensoriales que convergen sobre ellas.

La **Teoría de control de entrada** enunciaba que un circuito en el asta dorsal de la médula espinal puede ejercer una acción inhibitoria sobre la transmisión del dolor. Esta transmisión va a depender de la actividad de las interneuronas que actúan como auténticos controles de entrada o puertas que permiten o impiden la transmisión de los estímulos dolorosos conducidos por las fibras C hasta el SNC.