

CAPÍTULO 20: TACTO Y DOLOR

Introducción

Los sentidos somáticos son los mecanismos nerviosos que recogen información de lo que ocurre tanto en la superficie del cuerpo como en su interior. El sistema somatosensorial procesa muchas clases diferentes de estímulos y media diversas sensaciones. Se puede considerar que los sentidos somáticos comprenden 4 modalidades:

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

Receptores Sensoriales de la Piel

La Piel

Las diferentes sensaciones que son agrupadas bajo la denominación de tacto son producidas por estímulos que inciden sobre nuestra piel. Se pueden distinguir dos tipos de piel (Fig. 20.1): la **piel glabra** o sin vello (palma de la mano), ésta posee una gran capacidad táctil debida a la abundancia de receptores sensoriales que tiene y una densidad de inervación (cantidad de fibras sensoriales) mucho mayores que la piel con pelo; la **piel vellosa** que se encuentra en la mayor parte del cuerpo.

Tanto en la piel glabra como en la piel vellosa se aprecian principalmente 2 capas: la epidermis y la dermis.

1. 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 (el estrato córneo). En la base de la epidermis se encuentran los melanocitos que producen el pigmento denominado **melanina**, responsable del color de la piel.

2. La **dermis** se encuentra debajo de la epidermis. Derivada del mesodermo, esta formada básicamente por tejido conjuntivo, aunque también contiene fibras de colágeno y fibras elásticas. En la parte más profunda de la dermis existe tejido adiposo, que forma una capa aislante de grasa. Estos elementos de la dermis son fundamentales para dar a la piel fortaleza, proporcionarle aislamiento y regular su temperatura. Esta capa también contiene terminaciones nerviosas, pequeños vasos sanguíneos (capilares) folículos pilosos y glándulas sudoríparas y sebáceas.

Receptores Cutáneos

Una gran mayoría de los receptores del sistema somatosensorial son los **mecanorreceptores**, ya que son sensibles a la deformación física. Los receptores cutáneos se pueden dividir en receptores encapsulados (A α , A β) y terminaciones nerviosas libres (fibras C y A δ). La distribución de estos receptores es ligeramente diferente en la piel vellosa y en la piel glabra.

Las **terminaciones nerviosas libres** se encuentran por toda la piel y constituyen el receptor sensorial más sencillo.

Consiste en terminaciones nerviosas que llegan hasta las capas más profundas de la epidermis y hasta la dermis. A través de su estimulación percibimos las sensaciones de dolor y temperatura (fundamentalmente). Actúan como nociceptores y como termorreceptores.

Estas terminaciones pueden proceder tanto de axones amielínicos (Fibras C) como mielinizados (fibras A δ) (Fig. 20.2). Las sensaciones que se producen por estimulación de estos tipos de fibras son diferentes. Por ejemplo, si tocamos una plancha caliente, el dolor que nos hace retirar la mano

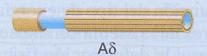
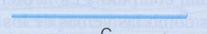
inmediatamente es mediado por las fibras A δ , mientras que el dolor constante y ardiente que se mantiene después se debe a las fibras C.

Los **receptores encapsulados** son estructuras cuyas características morfológicas y funcionales permiten detectar y codificar las características de los estímulos mecánicos. Se trata de mecanorreceptores cuya estimulación puede producir sensaciones de presión, vibración y cosquilleo. A través de las mismas se obtiene información sobre el tamaño, la textura, la forma o el movimiento de los objetos que entran en contacto con la piel. Estos receptores pueden clasificarse en función del modo de responder a estímulos constantes. Los mecanorreceptores de:

Adaptación lenta que dan una respuesta constante mientras se mantiene la estimulación;

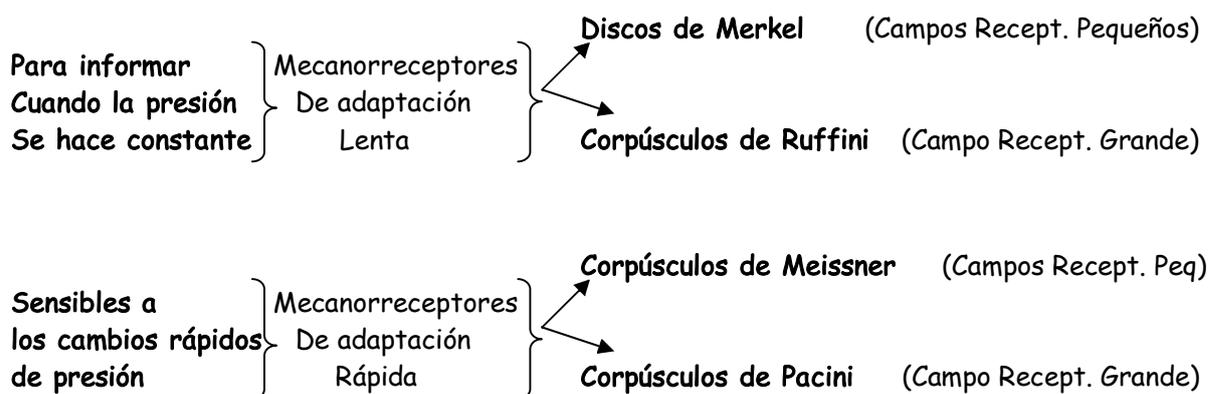
Adaptación rápida responden a la aparición y al cese de la estimulación, pero no toda la duración del estímulo. (Cuadro 20.1)

Los **corpúsculos de Pacini** son un ejemplo de receptor encapsulado de adaptación rápida. Son de gran tamaño, por lo que se aíslan fácilmente. Un corte transversal muestra capas concéntricas (de 20 a 70 capas) de tejido conectivo, separadas por líquido, que rodean una fibra nerviosa que cuenta con una serie de expansiones cortas (Fig. 20.4). Su estructura le hace especialmente sensible para señalar los cambios rápidos de presión. Cuando aparece el estímulo responden, presión, luego se produce la adaptación, y ante la retirada del estímulo vuelven a responder. Por tanto, éste es fundamental para transmitir información sobre cambios rápidos en la presión, no para informar cuando la presión se aplica de forma constante.

Receptores sensoriales	Axones sensoriales	Diámetro (µm)	Velocidad de conducción (m/seg.)
Propioceptores del músculo esquelético	 A α	13 -- 20	80 -- 120
Mecanorreceptores de la piel	 A β	6 -- 12	35 -- 75
Receptores para el dolor, la temperatura y parte de la sensibilidad táctil	 A δ	1 -- 5	5 -- 30
Receptores para el dolor y la temperatura	 C	.02 -- 1.5	0.5 -- 2

Los receptores somatosensoriales no se distribuyen por igual en todo el cuerpo. En las zonas donde la piel es más sensible al tacto (Ej.: Yemas de los dedos) el número de receptores por área es mayor, los campos receptivos son pequeños y cuentan con una elevada densidad de innervación, lo que quiere decir que hay un mayor número de neuronas en el SNC dedicadas a la información sensorial de las yemas de los dedos que al procesamiento de la información procedente de otras partes del cuerpo.

La cualidad de los estímulos somatosensoriales que percibimos va a estar determinada por las propiedades de los receptores implicados y por el procesamiento que a nivel del SNC tiene lugar. (Fig. 20.3)



Transducción

Los mecanorreceptores llevan a cabo el proceso de **transducción**, es decir, transforman la energía mecánica en **potenciales generadores**. Estos potenciales son respuestas locales graduadas, y en consecuencia, para que la información de un potencial 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 medula espinal. Estas cuentan con regiones especializadas que van a llevar a cabo las funciones de transducción sensorial y de transmisión de la información al SNC. Sus somas se localizan en ganglios de la raíz dorsal de los nervios espinales, son neuronas pseudounipolares y su axón se divide cerca del cuerpo neuronal en dos ramificaciones: una proyecta a la periferia, hacia el receptor de la piel (Ej.: Al corpúsculo de Meissner) y la otra ramificación proyecta al SNC. (Fig. 20.5) El terminal de la ramificación 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. Tomando como Ej.: el corpúsculo de Pacini, la transducción del estímulo mecánico en un potencial de acción se puede resumir en 3 fases:

1. El estímulo que incide sobre la piel es modificado por las células accesorias que rodean al receptor;

2. El estímulo mecánico incide sobre la membrana de la zona receptora de la neurona sensorial para producir un cambio en su potencial de membrana; y

3. este cambio de potencial puede producir un potencial de acción en la fibra nerviosa aferente que lleve información al SNC.

Para transformar la energía mecánica en un potencial generador, la membrana del terminal del axón cuenta con canales iónicos que son sensibles a la deformación mecánica (canales mecanosensibles). 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 Na^+ y al K^+ provoca la despolarización del terminal axónico (Fig. 20.6)

En el corpúsculo de Pacini (Fig. 20.7) vemos que se encuentra una zona terminal amielínica de una fibra nerviosa aferente, y esta se encuentra rodeada de por una cápsula laminada. La permeabilidad iónica del terminal axónico aumenta cuando es deformado por la aplicación de presión. Parece que el principal flujo que se produce es la entrada al interior de axón de iones de Na^+ debido a la gran diferencia en el potencial electroquímico de este ion a ambos lados de la membrana. La entrada de Na^+ causa una corriente despolarizadora que se desplaza a través del axón. Si la despolarización producida a nivel del primer nódulo de Ranvier es suficiente para alcanzar el umbral, aparece un potencial de acción que se propaga a lo largo de la fibra nerviosa.

Propiedades de los Receptores Somatosensoriales

Cualquier estímulo que incide sobre nuestra piel puede ser descrito en términos de intensidad, localización, duración, modalidad, etc. Los receptores somatosensoriales cuentan con propiedades particulares que les capacitan para detectar diferentes aspectos de los estímulos mecánicos.

La duración se refiere al tiempo que está actuando un estímulo y el tiempo que lo estamos percibiendo, determina la duración de la sensación. Ésta es función de la relación entre la intensidad del estímulo y la intensidad percibida. Cuando la estimulación se mantiene por un tiempo, la intensidad que percibimos va disminuyendo, ya que se está produciendo la **adaptación sensorial**. La adaptación percibida es consecuencia de la adaptación que tiene lugar a nivel de los receptores sensoriales. Por tanto, la duración del estímulo va a ser codificada por el patrón de descarga de los receptores con diferentes grados de adaptación. La respuesta de un receptor puede adaptarse rápida o lentamente. Los corpúsculos de adaptación rápida (Meissner y Paccini) (Cuadro 20.2) descargan potenciales al comenzar la presión, pero si el estímulo se mantiene, los potenciales disminuyen, volviendo a aparecer cuando la presión cesa, por lo tanto los potenciales de acción se producen ante los cambios, ante la aparición y terminación del estímulo. En el caso de los receptores de adaptación lenta (Merkel) la duración del estímulo y su amplitud no cambia apenas durante la duración del estímulo (Fig. 20.8)

La intensidad del estímulo viene codificada por la frecuencia de potenciales de acción que la neurona sensorial transmite (código de frecuencia), pero, además, los hay que tienen umbrales diferentes, lo que les permite codificar un mayor rango de información de intensidad.

La localización de un estímulo es posible gracias a que la relación espacial establecida entre los receptores sensoriales que se encuentran por toda la superficie de nuestro cuerpo 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.

Otro aspecto del conocimiento de las características espaciales es la capacidad de distinguir entre dos estímulos muy próximos. Esta habilidad para realizar discriminación táctil espacial se mide normalmente por la distancia que debe existir entre dos puntos para que puedan ser percibidos como separados. La capacidad de discriminación de dos puntos va a depender principalmente de la densidad de receptores con campos receptivos pequeños.

La discriminación táctil no se produce de manera estática. En situaciones normales la discriminación implica la exploración activa de los objetos de nuestro entorno. El tacto activo implica la interpretación de características espaciotemporales de los estímulos que son captadas por diferentes clases de mecanorreceptores.

En nuestra vida diaria, nuestra piel se expone a estímulos complejos y cada uno de sus receptores es activado por componentes diferentes de estos estímulos. Los diferentes tipos de receptores, por tanto, 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. (Resumen Pág. 853)

Organización Anatómica del sistema somatosensorial

Los axones de las neuronas sensoriales que conducen la información desde los receptores somatosensoriales entran en el SNC formando parte de los nervios espinales y del nervio trigémino. Cada raíz dorsal agrupa aferencias procedentes de áreas específicas de la piel denominadas **dermatomas**. Constituye un dermatoma el área de la superficie cutánea inervada por las fibras de cada raíz dorsal. (Fig. 20.9). La organización segmentaria de los nervios espinales y la innervación de la piel están relacionadas.

Esta organización segmentaria 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 ordenada que mantiene las relaciones de la superficie corporal.

La relación topográfica entre regiones próximas de la superficie receptiva se proyecta en los 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 llegan al encéfalo. Los axones aferentes primarios llegan a las raíces dorsales y entran en la médula espinal separados en función de su tamaño, las fibras de mayor diámetro ($A\alpha$ y $A\beta$) penetran medialmente, mientras que los pequeños axones mielinizados ($A\delta$) y no mielinizados (C), lo hacen más lateralmente (Fig.20.10)

La sensibilidad del rostro y la cabeza es conducida principalmente por el nervio trigémino (nervio craneal 5) que penetra en el encéfalo a la altura del puente. De forma análoga a lo que ocurre en la médula espinal, los axones de mayor diámetro del nervio trigémino transmiten la información táctil procedente de los mecanorreceptores de la piel y de los propioceptores de la mandíbula, mientras que los axones más finos conducen a señales de dolor y temperatura.

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 sobre todo 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 transmite sobre todo las sensaciones nociceptivas y de temperatura, cuenta con axones más finos, transporta la información más lentamente y permite menor precisión en su localización.

Ambos sistemas comparten algunas características en su organización como es el caso de los nervios sinápticos que tienen lugar entre la periferia y la corteza cerebral (Fig. 20.11):

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

Ambos sistemas también muestran diferencias 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.

Ambos constituyen un ejemplo de procesamiento en paralelo, pues, aunque participan en algunas funciones diferentes, en otras hay cierto grado de solapamiento. Estas tienen la ventaja de añadir riqueza a la experiencia perceptual que llega por diferentes caminos, además de ofrecer una medida de seguridad en caso de daño de alguna de las vías.

En el **sistema lemniscal** (Fig. 20.12) los axones aferentes primarios ascienden por las **columnas dorsales**. Conforme el tracto asciende, se va incrementando su tamaño al ir sumando más axones siempre en la posición lateral. Los axones de las columnas dorsales están organizados según su origen somático. Así, los axones de las piernas están localizados en la zona más medial y los brazos se sitúan más lateralmente, conservándose ésta organización somatotópica en todos los niveles del SN.

Las fibras de las columnas dorsales ascienden hasta el bulbo raquídeo. Los axones que llegan a la mitad inferior de la médula espinal (zona sacra, lumbar y torácica inferior) ascienden en el **fascículo grácil** (o delgado), los que llegan a la mitad superior (torácica superior y cervical) en el **fascículo cuneado** (o cuneiforme) ipsilaterales donde hacen sinapsis en las neuronas de segundo orden (Fig. 20.12) Los **núcleos grácil y cuneado** se localizan en la zona caudal del bulbo y son conocidos en conjunto como núcleos de las columnas dorsales. Los axones de sus neuronas cruzan al lado contrario y empiezan a ascender a través del **lemnisco medial**. Este tracto mantiene la ordenación somatotópica tanto en su recorrido a lo largo del tronco del encéfalo como en su llegada al tálamo, al **complejo ventrobasal** (Fig. 20.13) para hacer sinapsis con la neurona de tercer orden. El complejo ventrobasal del tálamo está formado por diferentes núcleos, aunque la información procedente de los mecanorreceptores termina principalmente en dos de ellos, los núcleos ventral posteromedial (VPM) y ventral posterolateral (VPL). 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 principalmente en las áreas 3a y 3b y, en menor proporción en las áreas 1 y 2 de Brodmann, localizadas en la circunvolución postcentral (Fig. 20.15). Estas zonas constituyen la **corteza somatosensorial primaria**.

El **Sistema anterolateral** es más antiguo filogenéticamente y transmite fundamentalmente las sensaciones de dolor y temperatura, aunque también incluye fibras que transmiten información táctil y propioceptiva. Esta información es conducida hasta la médula espinal por las fibras A δ 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 (Fig. 20.11). Este

sistema no es tan homogéneo como el sistema lemniscal (Cuadro 20.3), ya que esta compuesto por los tractos **espinotalámico**, **espinoreticular** y **espinomesencéfalo**. Y solo describimos el espinotalámico.

La organización somatosensorial

La organización que se da en la médula se reproduce en cada parte del SNC.

Receptores somatosensoriales

Los axones aferentes primarios llegan a las raíces dorsales de la medula espinal.

¿Qué tipos de axones? ¿Cómo son?

- 1) Axones de diámetro grande A α y A β , que entran medialmente
 - 2) Axones de diámetro pequeño A δ y fibras C, que penetran lateralmente
-
- 1) A α y A β , Información compleja y precisa, señales que proceden de las extremidades. Y propioceptiva
 - 2) A δ y fibras C, Información más lenta, menos precisa, más antigua filogenéticamente, transmiten información del dolor y la temperatura, también información táctil y nociceptiva

Tipos de Nervios

- 1) Nervios Espinales
- 2) Nervios Craneales: del trigemino (lleva información del rostro y de la cabeza), transmite información táctil procedente de los mecanorreceptores de la piel y propioceptores de la mandíbula

2 Vías ascendentes: Para que la información somatosensorial alcance el encéfalo

- 1) Sistema lemniscal (sistema de las columnas dorsales)
Tipos de fibras: A α y A β sube por la medula (Fascículo grácil y cuneado)
La decusación se produce en el bulbo raquídeo y antes hace sinapsis en el tálamo y de ahí a la corteza cerebral
- 2) Sistema anterolateral: Información más lenta.
Tipos de fibras: A δ y fibras C. Axones primarios de menor tamaño. La decusación se produce en la medula espinal donde hace sinapsis con la neurona de segundo orden, la siguiente sinapsis se da en la formación reticular, donde pasa al tálamo y de ahí a la corteza cerebral.

Diferencias:

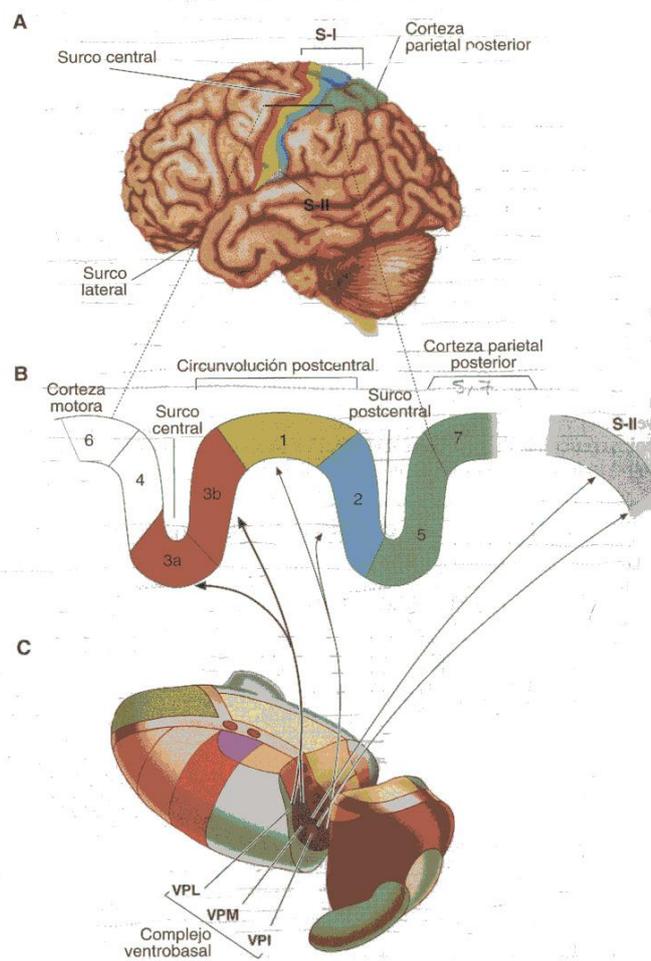
- En el diámetro de los axones
- En el lugar de la decusación
- En las diferentes fibras
- En la información que procesan

La corteza Somatosensorial

El procesamiento somatosensorial más complejo tiene lugar a nivel cortical. La corteza somatosensorial está formada por regiones citoarquitectónicamente diferentes situadas en la región anterior del lóbulo parietal. La **corteza somatosensorial primaria (S-I)** se sitúa en la circunvolución postcentral y en el interior del surco central se subdivide en cuatro regiones distintas: áreas 1, 2, 3a y 3b de Brodmann. Lateral y algo superior a S-I esta la **corteza somatosensorial secundaria (S-II)**, que se sitúa en el interior del surco lateral (Fig. 20.13). Las áreas somatosensoriales primarias y secundarias de la corteza parietal anterior proyectan a la corteza parietal posterior (áreas 5 y 7 de Brodmann). Estas áreas parietales posteriores integran la información somatosensorial con aferencias procedentes de los sistemas visual y auditivo. Las lesiones en esta zona dan lugar a déficit complejos como la alteración de la percepción espacial, la integración vasomotora y la atención. También las neuronas de las áreas corticales motoras reciben información táctil desde la corteza parietal anterior y, a su vez, éstas envían eferencias a diferentes zonas corticales somatosensoriales para participar en la integración de la información sensorial y motora.

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 desempeñan 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 magnificación cortical de las diferentes zonas del cuerpo está proporcionalmente relacionada con la densidad de las aferencias sensoriales recibidas desde cada una de ellas, el tamaño de la representación cortical puede modificarse en función de la experiencia o por la experiencia de lesiones.

La representación de las extremidades superiores y tórax (Fig. 20.14) ocupa tanta superficie como la mano (y un tercio corresponde al pulgar). El área de la cara es la misma que la de la mano, con un tercio ocupado por los labios. Esta desproporcionada representación se debe a que la manipulación, la expresión facial y el habla son funciones de



extraordinaria importancia para nuestra especie y requieren un mayor número de circuitos que proporcionen información precisa de las zonas del cuerpo que están implicadas (proporciones más evidentes en comparaciones entre especies). Una entrada sensorial que es fundamental para la supervivencia de la especie contará con una representación proporcionalmente mayor (Fig. 16.20 Bigotes Rata)

Hay una organización columnar dentro de cada área de la corteza somatosensorial formada por las conexiones verticales entre las neuronas de esa área. 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. Vernon Mountcastle observó que, cuando el electrodo penetraba perpendicularmente a la superficie de la corteza, todas las neuronas cuya actividad registraba respondían a una única clase de receptores sensoriales (Ej.: adaptación lenta), no ocurriendo lo mismo cuando el electrodo entraba inclinado. Todas aquellas neuronas que se localizan en una columna constituyen un módulo funcional. Dentro de cada columna todas las neuronas responden a la estimulación de un tipo de receptor y reciben información de la misma zona de la piel. De esta manera, la columna codifica la localización y la cualidad de la estimulación. (Fig. 20.15).

Con frecuencia se olvida de que en el procesamiento somatosensorial también existen proyecciones descendentes. Estas **eferencias** tienen su origen en la corteza, descienden hasta el tálamo, el tronco del encéfalo y la médula espinal, estas exceden en número a las vías somatosensoriales ascendentes. Aunque su función no está claramente determinada, las investigaciones realizadas señalan que las proyecciones descendentes modulan el flujo de información sensorial que alcanza la corteza, actuando principalmente a nivel del tálamo y del tronco del encéfalo.

Procesamiento Cortical

En el sistema somatosensorial se produce una integración de los diferentes aspectos que recibimos a través del tacto. Para integrar los estímulos que llegan a nuestra superficie corporal y relacionarlos con los objetos a nuestro alcance, el SN tiene que combinar la información de muchos mecanorreceptores que captan distintos aspectos del estímulo y procesarla en zonas donde convergen diferentes aferencias. Esta convergencia permite que las neuronas respondan a características de los estímulos cada vez más complejas. Las neuronas que tienen la propiedad de responder a rasgos más complejos son las que participan en las últimas fases del procesamiento cortical. Cuando se ha registrado la actividad de las neuronas de las áreas 1 y 2 de Brodmann se ha visto que 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. Estas neuronas de las áreas 1 y 2 integran las aferencias procedentes de las áreas 3a y 3b y tienen campos receptivos mayores como resultado de la convergencia de información que llega de varias neuronas con campos receptivos contiguos. De esta manera,

las aferencias de diferentes regiones de la mano que están representadas por separado en las áreas 3a y 3b, convergen en las áreas 1 y 2, donde sus células responden más activamente cuando se estimulan dedos adyacentes. Este aumento de la complejidad hace posible percibir los objetos a nuestro alcance y es fundamental para la coordinación motora necesaria para ejecutar movimientos precisos. La inhibición de la actividad neuronal en el área 2 impide la coordinación de los dedos de la mano para coger objetos pequeños.

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. Las neuronas de la corteza parietal posterior poseen grandes campos receptivos y responden preferentemente en determinadas situaciones. Otra fuente de información de que se dispone para conocer las funciones de las áreas parietales posteriores son los informes de pacientes con lesiones en estas zonas. Se ha descrito que éstas pueden producir una incapacidad (*astereognosia*) para reconocer mediante el tacto objetos comunes, aún cuando no hay un daño de la vía somatosensorial y, por lo demás la sensibilidad a estímulos táctiles es normal. Por otra parte, la corteza parietal posterior integra la información somatosensorial con la procedente de otros sistemas sensoriales, fundamentalmente de la visión. De esta integración va a depender la percepción de las relaciones espaciales y una imagen corporal precisa. Las lesiones en esta zona pueden provocar que el paciente ignore la mitad del cuerpo (el lado contralateral del hemisferio dañado). Cuando pacientes con este síndrome (*síndrome de negligencia*) se les pide que dibujen, por ejemplo, una flor dibujan la mitad de la flor. (Resumen 866)

Percepción del dolor

El dolor no puede ser entendido únicamente como una sensación; la percepción del dolor es una experiencia compleja que tiene una cualidad afectiva desagradable, requiere atención y motiva conductas encaminadas a reducirlo. El dolor tiene una función biológica 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 la ausencia de estimulación nociva. La misma estimulación puede ser considerada como dolorosa por el sujeto y no por otro en función del significado que estos estímulos tengan para el sujeto (Hª individual, aspectos culturales, etc.) *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 al mismo.*

Algunos investigadores hacen la distinción entre **dolor** y **nocicepción**. Los enfermos de cáncer a los que se les administra morfina son capaces de distinguir las sensaciones nociceptivas, pero sin un componente afectivo; estas no son desagradables.

Otra distinción es entre **dolor agudo** y **dolor crónico**. Ambos se diferencian en su desarrollo temporal. El **dolor agudo** se asocia a un daño que puede ser identificado (dedo quemado). Su curso temporal, distribución y caracterización serán diferentes según la magnitud y tipo de daño existente. Generalmente responde a la intervención médica y desaparece después de la curación. Tiene un componente fásico: **dolor primario** (sensación punzante, bien definida y con una localización precisa que se produce tras aplicar un estímulo doloroso, Ej.: pincharnos con 1 aguja), 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 el dolor secundario puede permanecer después de que haya desaparecido el daño que lo producía. El dolor crónico no tiene valor biológico; un ejemplo de este tipo de dolor es el de los miembros amputados, se denomina **miembro fantasma**, pueden describir detalladamente las sensaciones y la situación de las partes de un miembro que no existe y, lo que es aún más desconcertante, siguen quejándose de dolor en ese miembro.

Mecanismos Neurofisiológicos

Los **nociceptores** son los receptores sensoriales que responden cuando los estímulos son lo suficientemente intensos para ser nocivos y cuando ya existe un daño en un tejido. La mayor parte corresponden a las **terminaciones nerviosas libres** de neuronas sensoriales cuyos cuerpos celulares se localizan en los ganglios de la raíz dorsal de la médula espinal y del nervio trigémino. Las terminaciones nerviosas libres que captan el daño de un tejido pertenecen a dos tipos de fibras (Fig. 20.2). Las **fibras C**, no mielinizadas y con una velocidad de conducción lenta (0.5 - 2 m/sg.), corresponden a los nociceptores polimodales que son activados por una variedad de estímulos químicos y por estímulos intensos, mecánicos y térmicos (sup. 45°) y transmiten el dolor secundario. Las **fibras Aδ** también de pequeño diámetro, están mielinizadas y tienen una velocidad de conducción de 5 a 30 m/sg., responden a diferentes estímulos y su activación se asocia con dolor primario. Ambos tipos se distribuyen tanto en la piel como en los tejidos profundos.

La mayor parte de los estímulos nocivos producen daño o inflamación en los tejidos, como consecuencia, el propio tejido cutáneo y las células sanguíneas liberan una variedad de sustancias que a su vez actúan sobre los nociceptores. El ion K^+ es liberado en el espacio intersticial por las células dañadas y produce una despolarización en los axones próximos, otras sustancias son liberadas por los tejidos dañados produciendo una sensibilización de los nociceptores al disminuir el umbral o excitando directamente la membrana del nociceptor (el caso de histamina y bradikina). La estimulación de los nociceptores produce la liberación de sustancias que ellos mismos sintetizan, como es el caso de algunos péptidos, Ej.: Sustancia P (Fig. 20.16). La sustancia P produce la liberación de la histamina, que a su vez ejerce una potente acción excitadora de los nociceptores. Los nociceptores son una clase de quimiorreceptores.

Las fibras nociceptivas llegan a la médula espinal, a la zona superficial del asta dorsal, que comprende la zona marginal (lámina I) y la sustancia gelatinosa (láminas II y III). Algunas fibras alcanzan zonas más profundas llegando hasta la lámina V (Fig. 20.10) Estas aferencias conectan con tres clases de neuronas del asta dorsal:

1) neuronas de proyección que transportan información a centros superiores del SNC,

2) interneuronas excitatorias, donde se produce un relevo en la transmisión de la información antes de alcanzar las neuronas de proyección, y

3) interneuronas inhibitorias que regulan la información nociceptiva que alcanza los centros superiores.

De las vías ascendentes que transmiten la información nociceptiva desde el asta dorsal de la médula espinal a centros superiores del SN, comprende el **tracto espinotalámico**, su lesión causa un déficit en la sensación de dolor y su estimulación la produce (los pacientes con esta lesión son incapaces de localizar los estímulos dolorosos con precisión. En la localización del dolor interviene el sistema lemniscal.

Se tiene poca información sobre el procesamiento cortical del dolor, no existe una organización de las entradas de información nociceptiva a la corteza similar a los mapas de las aferencias táctiles. Los núcleos talámicos que reciben información desde las neuronas espinales proyectan difusamente a diferentes regiones de la corteza somatosensorial.

Sistemas de Analgesia

Los factores emocionales, cognitivos y socioculturales pueden modificar la percepción del dolor y explicar la variabilidad que existe en las respuestas que damos ante la estimulación nociceptiva. Existen circuitos neurales cuya actividad produce analgesia son los circuitos con los que cuenta el SN para modular la percepción del dolor.

En la **médula espinal**, la actividad de las neuronas que reciben información nociceptiva puede ser modulada por otras aferencias sensorial que convergen sobre ellas; concretamente la estimulación cutánea no nociceptiva puede bloquear el dolor (al apretar alrededor de una zona dañada = alivio). Esto es debido a que la estimulación de fibras mielínicas grandes (A α y A β) procedentes de los mecanorreceptores hace disminuir la respuesta de las neuronas del asta dorsal a la información nociceptiva que llega a través de las fibras C. La transmisión de la información de dolor en las neuronas de la médula espinal puede no depender exclusivamente de las aferencias nociceptivas, sino de la interacción que se establece entre la actividad de las fibras nociceptivas y las fibras aferentes no directamente implicadas en el dolor. A partir de este hecho se propuso la **teoría del control de entrada del dolor** (Cuadro 20.5). Además se ha demostrado que desde diversos núcleos del encéfalo parten vías que descienden hasta la médula espinal para controlar la transmisión de dolor. La

más importante de estas vías se origina en la sustancia gris periacueductal (GPA) del mesencéfalo y del puente, desde donde desciende hasta el bulbo raquídeo, concretamente a núcleo magno del rafe (NMR) y el núcleo reticular paragigantocelular (NRPG). Las neuronas de estos dos núcleos envían axones a la médula espinal, donde a su vez terminan en proyecciones aferentes nociceptivas. La estimulación de la sustancia GPA, del NMR y NRPG inhibe la transmisión de la información nociceptiva desde la médula espinal (Fig. 20. 17)

Otro hecho importante para el conocimiento de los mecanismos implicados en la modulación del dolor fue el hallazgo de **receptores opiáceos** en el SN y de las **sustancias opiáceas endógenas** (Cuadro 20.6) Se descubrió que el propio SN producía sustancias que tenían las propiedades farmacológicas de los derivados del opio. Estas sustancias endógenas son péptidos que se localizan en zonas implicadas en el procesamiento y modulación del dolor como son la sustancia GPA, la zona rostroventral del bulbo raquídeo y el asta dorsal de la médula espinal.

Regulación de la Transmisión Nociceptiva

El dolor puede modularse tanto por las aferencias sensoriales no nociceptivas que llegan a la médula espinal como mediante la actividad neural procedente de diferentes núcleos del encéfalo. También se descubrió que en el SNC, los opiáceos endógenos producían analgesia. La integración de todos estos datos ha supuesto un avance de conocimientos de los circuitos neurales cuya actividad produce analgesia. El mecanismo propuesto sería el siguiente: los opiáceos endógenos se unen a los receptores opiáceos de las neuronas de la sustancia GPA, las cuales proyectan al NMR y al NRPG. Las neuronas de estos núcleos envían sus axones a interneuronas de la sustancia gris del asta dorsal de la médula espinal. La actuación de estas interneuronas va a impedir que la información nociceptiva se transmita al encéfalo.

Los circuitos neurales implicados en la analgesia son activados para permitir la realización de conductas de importancia biológica. Cuando un animal tiene una herida, el dolor que ésta le produce le lleva a dar respuestas de retirada, descanso y otras conductas dirigidas a la recuperación, pero estas interfieren con conductas adaptativas encaminadas a su supervivencia y la de su descendencia. Numerosos experimentos de laboratorio han demostrado que la analgesia puede producirse en situaciones de estrés o analgesia inducida por estrés, así como la implicación de mecanismos no exclusivamente mediados por opiáceos para controlar el dolor en estas situaciones. (Resumen Pág. 876 - 877)