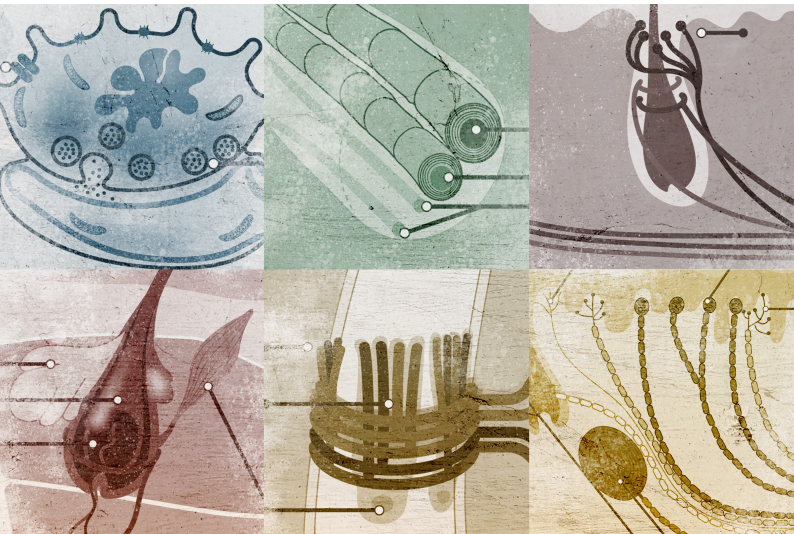


EL TACTO

TOCAR Y SENTIR



José Antonio Vega • Iván Suazo Galdames

PRIMERA EDICIÓN



RiL editores



MÁS UNIVERSIDAD

EL TACTO

T O C A R Y S E N T I R

PRIMERA EDICIÓN

José Antonio Vega • Iván Suazo Galdames



RiL editores



MÁS UNIVERSIDAD

152.182 Vega, José Antonio

V El tacto. Tocar y sentir / José Antonio Vega,
Iván Suazo Galdames. -- Santiago : RIL edito-
res • Universidad Autónoma de Chile, 2021.

84 p. ; 21 cm.

ISBN: 978-956-01-0874-6

1 TACTO. 2 SENTIDOS.



EL TACTO.

TOCAR Y SENTIR

Primera edición: marzo de 2021

© José Antonio Vega, Iván Suazo Galdames, 2021

Registro de Propiedad Intelectual

N° 2020-A-8748

© RIL® editores, 2021

SEDE SANTIAGO:

Los Leones 2258

CP 7511055 Providencia

Santiago de Chile

☎ (56) 22 22 38 100

ril@rileditores.com • www.rileditores.com

SEDE VALPARAÍSO:

Cochrane 639, of. 92

CP 2361801 Valparaíso

☎ (56) 32 274 6203

valparaiso@rileditores.com

SEDE ESPAÑA:

europa@rileditores.com • Barcelona

© Universidad Autónoma de Chile, 2021

<http://ediciones.uautonoma.cl> | ediciones@uautonoma.cl

ISBN Universidad Autónoma de Chile 978-956-6109-27-3

Composición, diseño de portada e impresión: RIL® editores

Ilustraciones: Felipe Serrano González

Impreso en Chile • *Printed in Chile*

ISBN 978-956-01-0874-6

Derechos reservados.

1. INTRODUCCIÓN 5

2. LA PIEL: EL ÓRGANO
MÁS GRANDE DEL CUERPO 11

3. EL ORIGEN DE LOS ESTÍMULOS
TÁCTILES: LOS CORPÚSCULOS SENSITIVOS..... 23

4. LAS VÍAS NERVIOSAS DE CONDUCCIÓN
Y LOS MECANISMOS CORTICALES DEL TACTO 55

5. ASPECTOS PSICOSOCIALES DEL TACTO 71

6. REFERENCIAS..... 77



José Antonio Vega Álvarez

Licenciado y Doctor (con Premio Extraordinario) en Medicina y Cirugía por la Universidad de Oviedo (España). Formación postdoctoral en las universidades de Brno y Praga (República Checa), «La Sapienza» y «Tor Vergata» de Roma, Messina y Harvard, especializándose en sistema nervioso periférico y factores de crecimiento de la familia de las neurotrofinas. Coautor de más de 350 artículos científicos y 50 capítulos en libros. Ha dirigido 40 proyectos de investigación nacionales e internacionales y 53 tesis doctorales. Actualmente, catedrático de Anatomía y Embriología Humana del Departamento de Morfología y Biología Celular de la Universidad de Oviedo y dirige el grupo de investigación SINPOS (Sistema nervioso periférico y órganos de los sentidos) dentro del Cluster de Biomedicina del Campus del Excelencia Internacional, y Coordinador del Programa de Doctorado de Ciencias de la Salud, de la Universidad de Oviedo. Investigador Asociado de la Universidad Autónoma de Chile. Ha impartido docencia como profesor contratado, en las Universidades de Messina, «Federico II» de Nápoles, Roma «La Sapienza» y Roma «Tor Vergata», Sassari, Barí, y CEU-San Pablo de Madrid.



Iván Suazo Galdames

Doctor en Morfología por la Universidad Federal de São Paulo (Brasil), máster en Neurociencias y Biología del Comportamiento por la Universidad Pablo de Olavide (España) y Cirujano Dentista por la Universidad de Chile (Chile). Ha sido profesor de Morfología en universidades chilenas y extranjeras, es miembro del grupo de investigación SINPOS (Sistema nervioso periférico y órganos de los sentidos) de la Universidad de Oviedo. Tiene más de un centenar de publicaciones en revistas científicas internacionales y ha sido profesor de programas de máster y doctorado en su especialidad. Actualmente es vicedirector de Investigación y Doctorados de la Universidad Autónoma de Chile y editor en jefe de la *International Journal of Medical and Surgical Sciences* y de la *European Journal of Health Research*.

1. INTRODUCCIÓN



De los sentidos aristotélicos clásicos (vista, oído, tacto, olfato y gusto), el del tacto es quizás el menos conocido; y ello a pesar de que el órgano en que reside, la piel, es el más extenso del cuerpo y en consecuencia el de mayor interacción con el medio externo. Pero definir el tacto no resulta fácil. Quizás porque es el único sentido multimodal y capaz de detectar diferentes tipos de estímulos específicos o cualidades de un objeto (forma, tamaño, rugosidad, dureza, vibración).

Al plantear escribir un libro sobre el sentido del tacto que pudiera servir como texto de consulta para los especialistas en neurología, investigadores del sistema nervioso, estudiantes de ciencias de la salud, etcétera, y al mismo tiempo como divulgación sobre este sentido, se acordó que era importante abordar el máximo posible de aspectos. Por ello, en un primer apartado se hace una revisión sencilla

sobre la **estructura y funciones de la piel**, ya que en ella es donde se encuentran los órganos sensoriales responsables de detectar las diferentes cualidades de la sensibilidad que se integran en el tacto.

A continuación, se realiza un estudio pormenorizado de las formaciones sensitivas cutáneas, los **corpúsculos sensitivos**, que de una forma más o menos específica detectan la consistencia, las vibraciones, o las rugosidades de los objetos. A veces resultará difícil discernir entre tacto y otras sensaciones; por ejemplo, una pinza sobre un pliegue de piel comienza siendo mecánica, pero si la presión aumenta se produce el dolor del pellizco. A pesar de ello, en este manual la descripción se centrará en los receptores mecánicos, los **mecanorreceptores**. Y aunque ocasionalmente se mencionen, no se analizarán los receptores que se relacionan con el dolor (nociceptores), con la temperatura (termoceptores) o con la humedad (higroceptores). Durante las dos últimas décadas se han ido dilucidando los mecanismos físicos y moleculares por los que un estímulo mecánico (presión o estiramiento de la piel, por ejemplo) se transforma en un impulso eléctrico que tras un largo recorrido alcanzará la corteza cerebral para interpretarse.

Una vez que se transforma la fuerza en estímulo eléctrico (potencial de receptor) en los corpúsculos sensitivos, en los mecanorreceptores, este debe ser conducido hasta el cerebro para su interpretación. Y ello se realiza por medio de una cadena de tres neuronas que uniéndose entre ellas alcanzan la corteza cerebral. Cuando con una mano se toca un

objeto redondo, de superficie con pequeñas excavaciones, con cierto grado de humedad, el cerebro es capaz de diferenciar, solo por el tacto, que se trata de una naranja y no de una pelota de tenis, aunque esta tuviera el mismo tamaño, consistencia y peso. La parte del cerebro a la que llega la información la transfiere a otras zonas cerebrales donde dicha información se interpreta. Este tercer gran apartado del libro es lo que constituye **las vías nerviosas del tacto y los mecanismos corticales del tacto**.

Por último, se han dedicado unas páginas a uno de los aspectos más cotidianos y menos estudiados del tacto: su **papel afectivo y social**. En todos los primates y en los humanos el sentido del tacto desempeña un importante rol en la socialización y formación de las estructuras sociales y de convivencia. Incluso todos hemos utilizado en alguna ocasión la expresión «hacer las cosas con tacto» para referirse a la capacidad de convencer sin causar daños en la relación con nuestros congéneres.

La riqueza y variedad del universo táctil, que incluye aspectos tan dispares como la percepción de un soplo, de un golpe contundente o el contacto erótico, son, en realidad, la interpretación por el cerebro de las fuerzas mecánicas que actúan sobre la piel. Y, sin embargo, el cerebro las diferencia y por ello reacciona de manera diferente ante cada una de ellas. Lo que denominamos tacto, o lo que el cerebro percibe como tal, es, pues, una integración compleja de lo que transmiten distintos tipos de órganos sensoriales presentes en la piel, que en conjunto se denominan corpúsculos sensitivos. En

palabras de Zimmerman y colaboradores (2014), «Like individual instruments in an orchestra, each LTMR subtype conveys a specific feature of the forces acting on the skin, collectively culminating in a musical symphony of neural impulses that the brain translates as a touch» (Al igual que los

instrumentos individuales en una orquesta, cada subtipo de corpúsculo transmite una característica específica de las fuerzas que actúan sobre la piel, culminando colectivamente en una sinfonía musical de impulsos neuronales que el cerebro traduce como un toque).



2. LA PIEL: EL ÓRGANO MÁS GRANDE DEL CUERPO



La totalidad de la superficie del cuerpo de los vertebrados está cubierta por piel. En la especie humana es el órgano más grande del cuerpo y, aunque existen grandes variaciones de unos individuos a otros, en un adulto de talla y peso medios posee una superficie en torno a los dos metros cuadrados y pesa unos cinco kilogramos. Junto con sus anexos (pelos, uñas y glándulas sebáceas y sudoríparas), conforma el **sistema tegumentario**.

Su espesor (entre 0,5 mm y 4 mm) y pigmentación también presentan grandes variaciones regionales anatómicas y étnicas. En función de la presencia o no de pelo, se clasifica en **piel con pelo** (pilosa, hirsuta) y **piel glabra** (lampiña). La primera es la que está recubierta, en mayor o menor medida, por vello y se relaciona con el tacto afectivo; la segunda se localiza en zonas de mayor fricción, como las plantas de los pies, las palmas de las manos y los dedos (donde es más gruesa), los labios y zonas erógenas, y está relacionada con el tacto discriminatorio (McGlone y Reilly, 2010; McGlone y cols., 2014).

LA PIEL EN CIFRAS

- Mide entre 1,5 y 2 metros cuadrados y pesa entre 3 y 5 kilogramos.
- Se renueva cada 4-8 semanas.
- El espesor de la piel no es el mismo en todas las partes del cuerpo. La piel más fina, que tiene un grosor de 0,5 mm, se halla en las bolsas testiculares, la de los párpados mide 4 mm y la de la planta de los pies puede alcanzar 1 cm.
- **Color:** la zona del cuerpo con más melanocitos (células que pigmentan la piel) es el pene y la zona con menos es el abdomen. Hay menos de un gramo de diferencia entre la cantidad de melanina que pigmenta a un blanco y a un negro.
- Posee miles de estructuras sensitivas que registran sensaciones de dolor, temperatura y tacto.

2.1. ESTRUCTURA DE LA PIEL

La piel humana está formada por tres capas de superficie a profundidad:

1. **Epidermis:** representa la superficie del cuerpo y, por lo tanto, la barrera entre el cuerpo y el exterior. Consta de varios estratos de células, no tiene vasos sanguíneos y se nutre

por difusión desde las capas más profundas. A pesar de ello, cada 40-48 días aproximadamente se renueva por completo.

2. **Dermis:** es la capa intermedia, gruesa, fuerte y elástica. Tiene una gran cantidad de vasos sanguíneos y abundantes nervios y corpúsculos sensitivos de los que depende la sensibilidad general, incluido el tacto.
3. **Hipodermis:** también denominada tejido subcutáneo. Es rica en células capaces de almacenar grasa que, al ser un buen aislante, mantiene la temperatura corporal.

La **epidermis** está formada por un tejido epitelial estratificado plano queratinizado, en el que se distinguen cinco capas o estratos que en base a su mayor o menor desarrollo permiten clasificar la piel en gruesa o fina. Los cinco estratos desde la profundidad a la superficie se denominan: basal, espinoso, granuloso y córneo; en algunas regiones, especialmente donde la piel es más gruesa, entre los dos últimos se dispone el estrato lúcido (**figura 1**).

Estrato basal o germinativo: está formado por una sola capa de células y es el responsable de la regeneración permanente de la piel. En él se encuentran alojadas las células de Merkel, que desempeñan funciones sensitivas, y los cuerpos de unas células ramificadas, responsables de la coloración de la piel, denominadas melanocitos.

Estrato espinoso: llamado así porque sus células tienen expansiones semejantes a espinas. Está formado por varias hileras de células que se

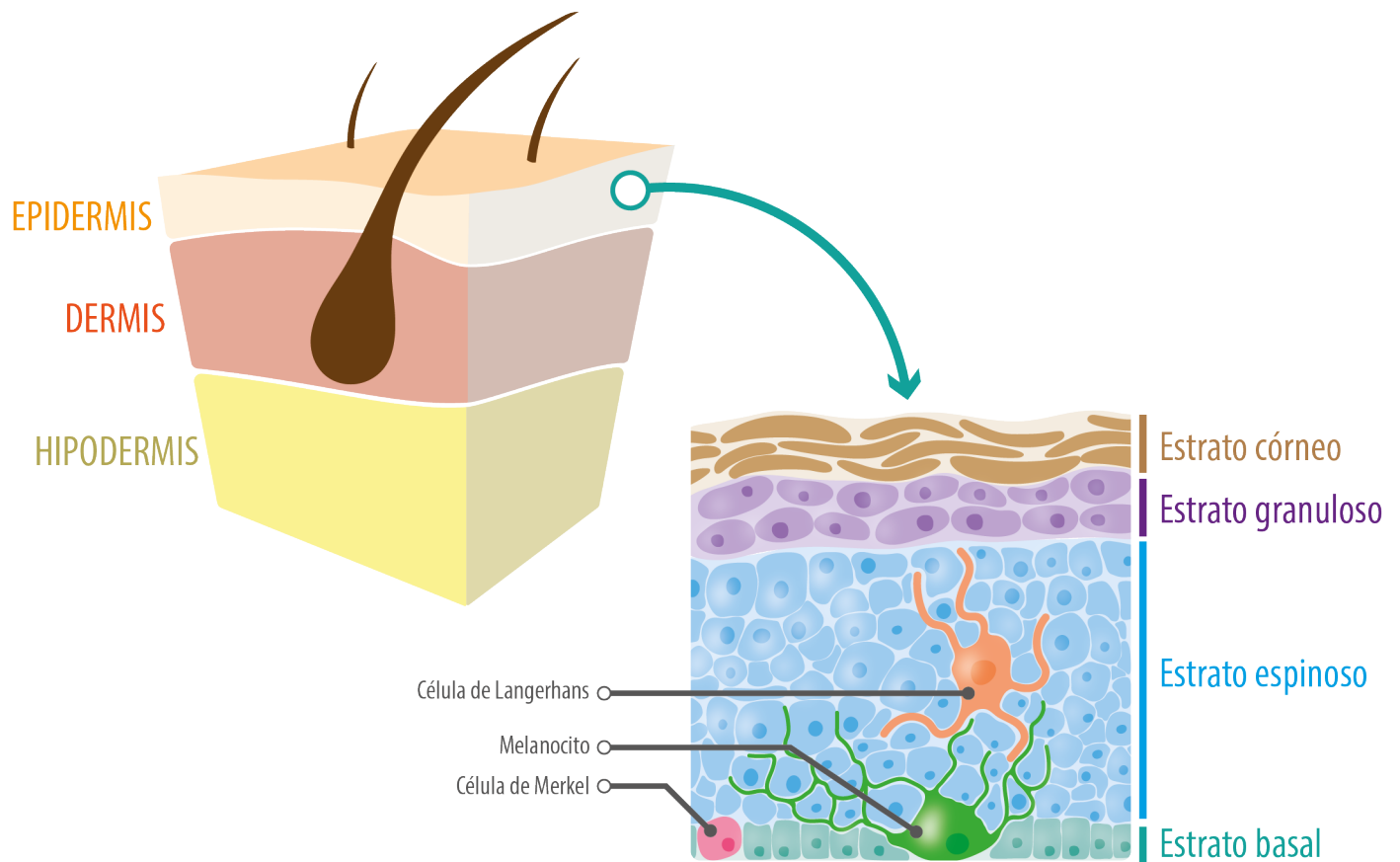


FIGURA 1.- Esquema de la estructura de la piel (izquierda) y de la epidermis (derecha), en la que se aprecian los diferentes tipos celulares epidérmicos.

aplanan a medida que se aproximan a la superficie y también contiene células ramificadas con funciones inmunitarias, llamadas células de Langerhans.

Estrato granuloso, cuyas células presentan gránulos (de queratohialina) en su interior que le dan el aspecto típico. En esta capa es donde mueren las células epidérmicas.

Estrato lúcido, formado por varias capas de células que contienen eleidina.

Estrato córneo, constituido por células muertas llenas de queratina que se descaman con facilidad.

En marzo de 2019, investigadores del Centro de Investigación de Proteínas de la Fundación Novo Nordisk en el Universidad de Copenhague, liderados por el Dr. Matthias Mann, crearon el primer atlas de la piel humana, *Atlas de proteómica de la piel*, y caracterizaron en ella, mediante la denominada espectrometría de masas, casi 11.000 proteínas, muchas de ellas desconocidas en la piel sana. Conocer la composición molecular de la piel humana sana permitirá compararla con la piel enferma y descubrir nuevas vías de tratamiento y posiblemente la recuperación de la psoriasis, el eccema –enfermedades autoinmunes– y otras afecciones entre las 3.000 enfermedades cutáneas conocidas.

La epidermis de la **piel gruesa** (palmas de las manos y plantas de los pies) se caracteriza por presentar un estrato córneo grueso y poseer estrato lúcido, que no existe en la piel fina. La observación a simple vista de la superficie de la piel gruesa permite apreciar la presencia de surcos y elevaciones originados por la disposición de las papilas en la dermis subyacente. Estos pliegues son más visibles en las palmas de las manos y en los dedos, y constituyen las **huellas digitales**. En la **piel fina** el espesor del estrato córneo es menor, cubre todo el cuerpo, menos las palmas de las manos y las plantas de los pies, y contiene menos glándulas sudoríparas que la piel gruesa. Estructuralmente se caracteriza por la ausencia de estrato lúcido, presencia de pelos y glándulas sebáceas.

Los estratos de la epidermis, por tanto, contienen distintos tipos de células, con funciones diferentes. En la epidermis hay principalmente queratinocitos, células de Merkel (con función sensitiva, como se verá más adelante), melanocitos (células productoras de melanina, responsable de la coloración de la piel) y células de Langerhans (macrófagos epidérmicos pertenecientes al sistema inmunitario de la piel).

La **dermis**, o corion, es la capa de la piel sobre la que se apoya la epidermis. Está formada por tejido conjuntivo y en ella se diferencian dos zonas: papilar y reticular. La **dermis papilar** es la que está en contacto con la epidermis y forma proyecciones, denominadas papilas dérmicas, que determinan una ondulación en la epidermis. En las papilas dérmicas

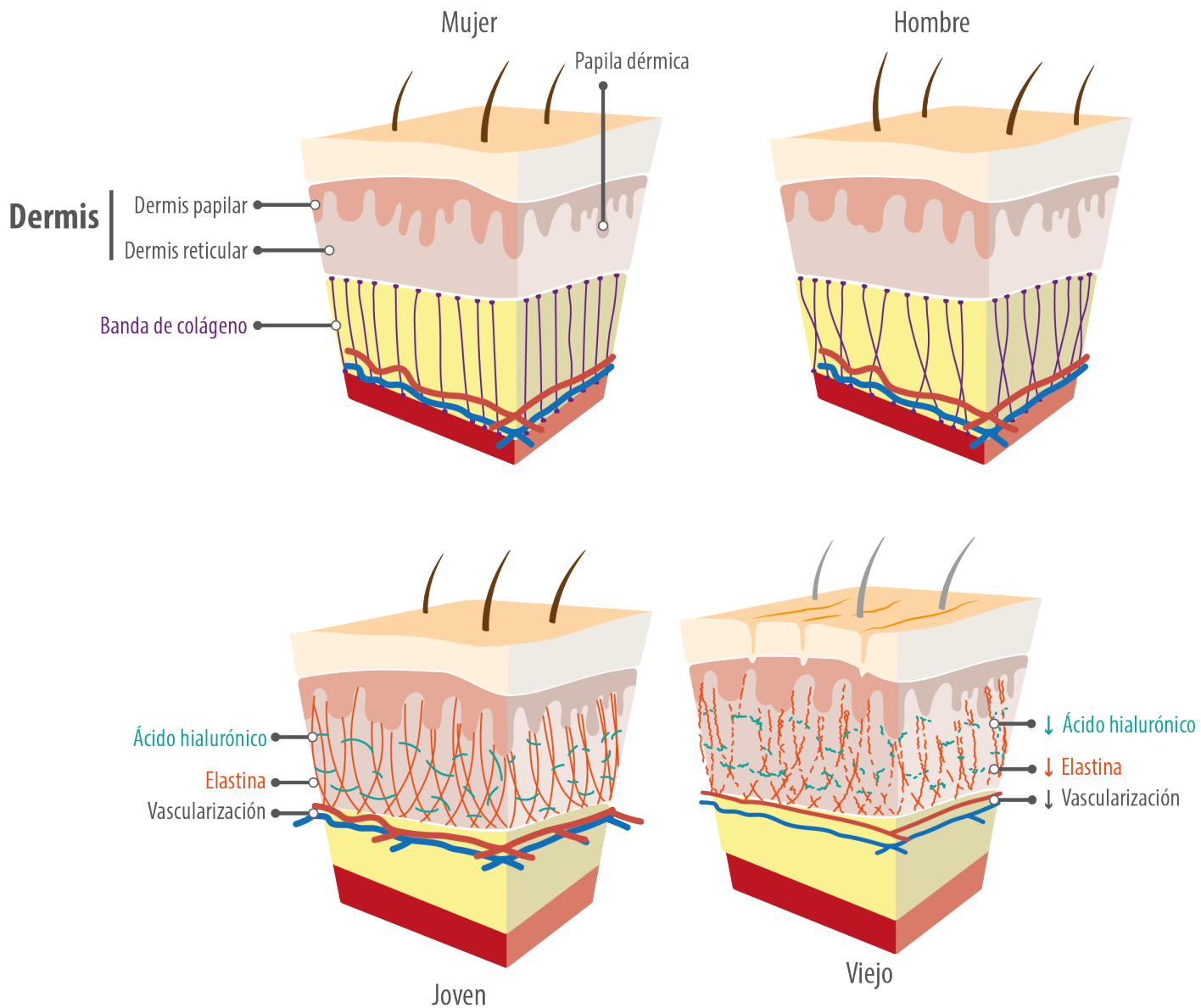


FIGURA 2.- Esquema de la estructura de la piel de la mujer y del hombre (arriba) y de la piel joven y vieja. En esta última el sistema reticular de elastina y el ácido hialurónico de la dermis, así como una reducción en la vascularización, llevan a la pérdida de elasticidad y a la aparición de arrugas.

hay nervios, corpúsculos sensitivos y una densa red capilar. Está formada por tipos celulares heterogéneos (fibroblastos, macrófagos, histiocitos), fibras de colágeno y de elastina y moléculas que los mantienen unidos a todos (ácido hialurónico y sulfato de condroitina). La **dermis reticular** es la más gruesa y las fibras de colágeno se entretrejen con otros haces fibrosos (elásticos y reticulares) formando una red. También posee abundantes vasos sanguíneos, linfáticos y fibras nerviosas. La composición relativa de la dermis varía tanto en función del sexo como de la edad (**figura 2**).

Aunque los datos anteriores pueden aceptarse con carácter general, la piel no es igual en todas las regiones del cuerpo y, además de las diferencias en el grosor y la presencia o ausencia de pelo, hay notables diferencias en el color.

Los factores que influyen en la coloración de la piel son los pigmentos **caroteno** y **melanina** y la sangre contenida en los capilares (la palidez de la piel coincide con poca sangre en los capilares dérmicos y el color rojo con la situación contraria). El caroteno es un pigmento amarillento presente en el estrato córneo y en los adipocitos de la dermis; y la melanina es el pigmento más importante de la piel, su color varía desde el amarillo pardo hasta el negro y se encuentra almacenada en los melanosomas de los melanocitos de la capa basal de la epidermis. Las zonas de pigmentación más intensa son axilas, escroto, pene, labios mayores de la vulva, pezón, areola mamaria y región perianal. Los melanosomas funcionan absorbiendo luz ultravioleta. La

exposición al sol intensifica la pigmentación melánica, por oscurecimiento de la melanina existente y por incremento en la síntesis de nueva melanina. La incapacidad de los melanocitos para sintetizar melanina conlleva a un déficit de esta, lo que resulta en despigmentación cutánea regional (vitíligo) o de la piel de todo el cuerpo (albinismo).

2.2. LOS ANEXOS CUTÁNEOS: PELOS, UÑAS Y GLÁNDULAS

Los anejos de la piel, también llamados **faneras**, son los pelos, las uñas y las glándulas sudoríparas y sebáceas.

Los pelos, compuestos por células epiteliales queratinizadas, organizadas de una forma particular que tienen dos partes bien diferenciadas: el pelo propiamente dicho, es decir, el tallo visible, y la raíz situada en el espesor de la dermis. En la especie humana existen dos variedades de pelo: vello y pelos gruesos.

El pelo grueso está constituido por tres capas: médula, corteza y cutícula, mientras que el vello carece de médula (**figura 3**). La parte principal del pelo la constituye la corteza, y la mayoría del pigmento del pelo coloreado se encuentra en los espacios intercelulares y dentro de las células corticales. El aumento de espacios aéreos entre las células, junto a la pérdida del pigmento, genera el **pelo canoso**. La raíz del pelo es la porción que se inserta en la piel, en el interior del folículo piloso. La región inferior del folículo se ensancha y forma el bulbo piloso, el

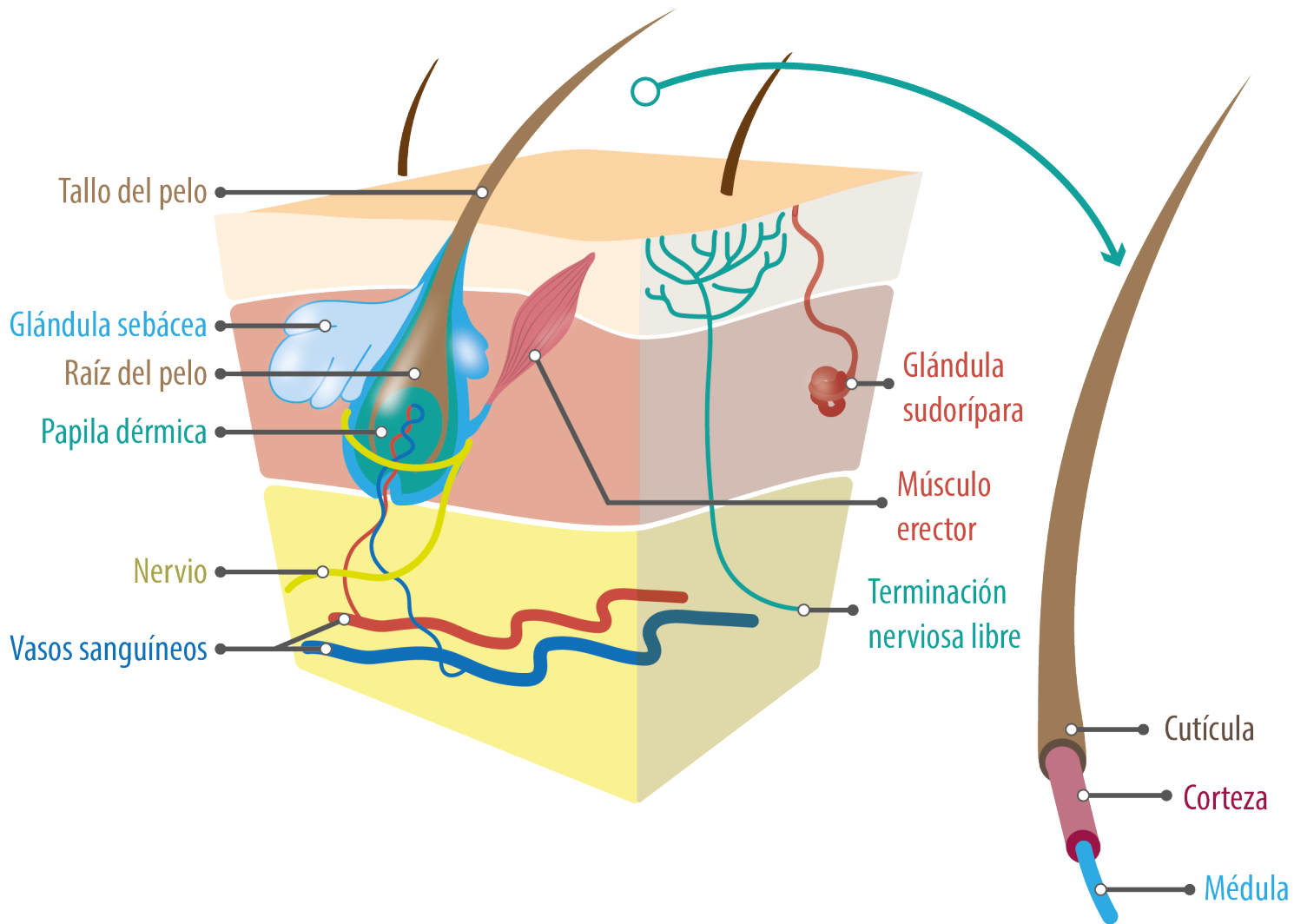


FIGURA 3.- Esquema de la localización y estructura de los pelos, glándulas sebáceas y glándulas sudoríparas en la piel (izquierda) y de la estructura básica del tallo de un pelo.

cual se invagina en su extremo inferior mediante una proyección cónica de la dermis, denominada papila pilosa; esta contiene los vasos sanguíneos que aportan los nutrientes a las células en crecimiento del bulbo piloso. En relación con los pelos existe un complejo sistema de fibras nerviosas, esenciales para el tacto afectivo, que se denomina complejo piloneural y que se describirá en detalle en las páginas que siguen. Además, extendiéndose entre la unión dermo-epidérmica y la raíz de los pelos, especialmente en el vello, existen unos músculos lisos, de contracción involuntaria, denominados **músculos erectores de los pelos**, que son los responsables de la producción de la denominada «piel de gallina» ante el frío y situaciones de estrés.

El crecimiento del pelo es cíclico, alternando períodos de crecimiento con épocas de reposo. La duración de las fases varía con la edad y la región corporal. Pueden modificarse por múltiples factores fisiológicos o patológicos. Se distinguen: la fase catágena (es la disminución o supresión completa de la mitosis de la raíz), la fase telógena (constituye la fase de reposo del ciclo) y la fase anágena o de crecimiento.

Las **uñas** son, en realidad, epidermis muy modificada sobre la región dorsal de las últimas falanges de los dedos. Están constituidas por láminas córneas (queratina dura), convexas, translúcidas, con ligeras estrías longitudinales. Se consideran en ellas tres porciones: raíz o zona proximal, cuerpo o placa ungueal y borde libre en la zona distal. La raíz está situada por debajo de la piel, que se invagina

en una depresión; tiene por encima el repliegue ungueal cuyo borde libre es la cutícula. Esta porción proximal de la uña se denomina matriz. El cuerpo o placa ungueal es la parte visible más extensa, que va desde el borde anterior, conocido como borde libre, hasta la raíz, y descansa en el lecho ungueal. Lateralmente se engasta en los surcos o repliegues laterales. Cerca de la raíz hay una zona blanca de forma semilunar, llamada lúnula. La uña descansa sobre una base epidérmica blanda, donde se consideran dos porciones: la anterior o lecho, y la posterior o matriz, que le da origen. Finalmente, el borde libre es la porción distal de la uña, que sobresale más allá del extremo distal del dedo y presenta, por debajo, el repliegue subungueal (hiponiquio).

Las **glándulas sebáceas** no existen en las palmas de las manos ni en las plantas de los pies y son numerosas en la cara y el cuero cabelludo. Generalmente forman parte integral del folículo piloso (pilosebáceo) y vacían su contenido en el canal folicular a través de un corto conducto. Son andrógeno dependientes, es decir, dependen de las hormonas masculinas, y poseen células productoras de lípidos. Por ello, aunque tienen actividad funcional desde el nacimiento, al acercarse a la pubertad y aumentar los niveles de andrógenos, aumentan de tamaño, elevan la producción de sebo y dan lugar a un estado oleoso de la piel. Cuando se produce un aumento excesivo de la producción sebácea se produce la seborrea y cuando la secreción disminuye aparece una sequedad de la piel que se denomina xerodermia.

Las **glándulas sudoríparas** se encuentran en la hipodermis de casi toda la piel, excepto en labios y tímpano (la membrana que se encuentra en el fondo del conducto auditivo externo). Son de dos tipos: **apocrinas** y **ecrinas**. Las apocrinas están restringidas a las axilas, la región anogenital, la areola mamaria y el conducto auditivo externo (glándulas ceruminosas) y a los párpados (glándulas de Moll). Son estimuladas por las hormonas sexuales y aparecen en la pubertad. Las glándulas sudoríparas apocrinas producen un líquido viscoso que contiene cromógenos y proteínas. Responden a estímulos tales como el miedo y el dolor; su secreción es inodora, pero se vuelve odorífera cuando se combina con las bacterias cutáneas. Las glándulas ecrinas se abren directamente en la piel mediante un conducto tortuoso y se distribuyen por toda la superficie corporal, excepto en los labios, el glande, la superficie interna del prepucio y los labios menores. Son más densas en las palmas de las manos y las plantas de los pies, donde sus conductos se abren en las elevaciones como agujeritos.

2.3. ¿QUÉ FUNCIONES CUMPLE LA PIEL?

Se trata de un órgano con gran actividad funcional y metabólica, con capacidad de regenerarse, es impermeable, resistente y flexible, transpira y se mantiene siempre activo. De manera resumida, podría afirmarse que realiza las siguientes funciones:

1. **Protege:** actúa como una barrera protectora frente a posibles agentes nocivos exteriores, tales como la luz (rayos UVA) o las temperaturas extremas. Además, mediante complejos inmunológicos evita enfermedades, y en condiciones de normalidad sobre la epidermis crecen en simbiosis bacterias y hongos.
2. **Regula la temperatura corporal:** por su capacidad de evaporar agua elimina sustancias nocivas y mantiene regulada la temperatura del cuerpo. Además, permite la salida selectiva de agua, iones y algunas sustancias imprescindibles para el cuerpo a través de sudor, contribuyendo al mantenimiento de la hidratación.
3. **Sintetiza Vitamina D:** al exponerse directamente al sol, la piel es capaz de generar esta vitamina, que no abunda en los alimentos, que participa en el mantenimiento de la salud ósea.
4. **El sentido del tacto:** en la dermis de la piel se encuentran las formaciones nerviosas sensitivas, o corpúsculos sensitivos, donde se origina el tacto que posteriormente interpretará el cerebro en sus diferentes cualidades.

ENFERMEDADES COMUNES DE LA PIEL

- **Urticaria:** es una alteración alérgica de la piel caracterizada por la aparición repentina o reiterada de manchas, ronchas u otras manifestaciones, que son lesiones cutáneas elevadas de bordes irregulares que se acompañan de inflamación y prurito.
- **Psoriasis:** es una enfermedad crónica y recurrente de la piel, que se caracteriza por la aparición de placas eritematoescamosas (rojas y que descaman) y pápulas sobre la superficie cutánea. Las lesiones suelen estar ligeramente elevadas sobre la superficie normal de la piel y se diferencian de forma clara de la piel normal; su color va del rojo al castaño rojizo. Suelen estar cubiertas por pequeñas escamas blancogrisáceas que se adhieren a la erupción subyacente y que, si se quitan, dejan una superficie eritematosa con puntos hemorrágicos. La extensión de la enfermedad puede variar desde algunas lesiones pequeñas a la afección generalizada de la mayor parte de la superficie cutánea. Afecta de forma característica los codos, las rodillas, el cuero cabelludo y el pecho.
- **Dermatitis:** este término se refiere a una inflamación de la piel. Los síntomas son enrojecimiento, dolor y exudación de la zona cutánea afectada. En los casos de larga duración es característica la formación de costras, y la sequedad y descamación de la piel.
- **Dermatitis seborreica:** es una enfermedad cutánea extraordinariamente frecuente que se acompaña a veces de acné en la cara. El cuero cabelludo, además de ser muy grasiento, experimenta una intensa descamación y picor, por lo cual el paciente se rasca a menudo y puede infectárselo. Su consecuencia más frecuente es la calvicie, aparecida en las edades relativamente tempranas.
- **Micosis:** es una enfermedad producida por hongos. Causa mucha molestia porque genera mucha picazón e irritación de la piel.
- **Onicomicosis:** son las afecciones en las uñas. Produce deformaciones por engrosamiento y resquebrajamiento.
- **Dermatomycosis:** se presenta entre los dedos, produciendo grandes ampollas y grietas; se controla rápidamente, pero suele salir nuevamente en épocas calurosas y muy sudorosas.
- **Candidiasis:** es una infección producida por un hongo, que normalmente se aloja en la vagina (órgano sexual femenino). Se multiplica rápidamente y produce mucha picazón. El tratamiento se basa en el uso de óvulos vaginales antimicóticos.
- **Tiña:** es una infección en forma de anillo. Los hongos atacan los folículos pilosos del cuero cabelludo o de la barba. Se presentan erupciones molestas y desagradables, comenzando con erupciones rojas, que cada vez se hacen más grandes y rojas, acompañadas de mucha picazón.

3. EL ORIGEN DE LOS ESTÍMULOS TÁCTILES: LOS CORPÚSCULOS SENSITIVOS



[3.]

El sistema somatosensorial, es decir, el que recoge la sensibilidad general de la piel, los músculos, los tendones y las articulaciones, así como de los órganos internos, comienza en unas estructuras capaces de detectar los diferentes tipos de sensibilidad y de convertirlas en impulsos eléctricos. Los **mecanorreceptores**, que son el objeto de este capítulo, detectan el tacto fino, vibración, presión y grado de rugosidad; los **nociceptores**, el dolor; los **termorreceptores**, la temperatura; los **higroceptores**, la humedad. Todos estos receptores se encuentran en la piel. Pero los músculos y las articulaciones tienen su propio aparato sensor, representado por los husos neuromusculares y los órganos tendinosos, que informan al sistema nervioso central sobre el grado de contracción y/o elongación de músculos y tendones, así como sobre la posición de las diferentes partes del cuerpo en el espacio y respecto a otras partes del propio cuerpo. Las sensibilidades originadas en músculos y tendones se denomina **propiocepción**.

3.1. CLASIFICACIÓN DE LA SENSIBILIDAD

Existen diferentes clasificaciones de la sensibilidad. Una de las más extendidas es la de Sherrington, que la divide de acuerdo con el origen embrionario del tejido donde se localiza el receptor y comienza la vía sensitiva que la conduce al cerebro. Así, se denomina sensibilidad **exteroceptiva** a la originada en la piel y mucosas próximas a ella, **propioceptiva** a la de los músculos, tendones y articulaciones e **interoceptiva** a la sensibilidad visceral. Pero desde un punto de vista práctico, esta clasificación carece de importancia.

La **clasificación clínica**, basada en la división de Head, tiene mayor interés. Diferencia entre la **sensibilidad especial** (la que corresponde a los sentidos de la vista, oído, equilibrio, olfato y gusto, que asientan en órganos específicos y poseen receptores muy diferenciados y agrupados) y la **general** o **somatosensorial** (dentro de la cual se incluye el sentido del tacto). Esta, a su vez, se subdivide en:

1. Sensibilidad **protopática**, termoalgésica o paleosensibilidad: es la sensibilidad al dolor, temperaturas extremas, y filogenéticamente es la más antigua de todas.
2. Sensibilidad **epicrítica** o **discriminativa**: aunque suele equipararse a la táctil, en realidad abarca algunos aspectos más. Es la que permite reconocer los objetos por el tacto (estereognosia), la localización de las zonas de piel donde se produce un contacto (topognosia), las temperaturas próximas a la corporal.

3. Sensibilidad **profunda consciente**: es la que se origina en los receptores de los músculos y articulaciones y es consciente. Incluye aspectos tales como la barestesia (presión), kinestesia (movimiento), barognosia (peso), disposición del cuerpo en el espacio y de cada una de las partes del cuerpo respecto a él.
4. Sensibilidad profunda **inconsciente**: al igual que la anterior, tiene su origen en las articulaciones y los músculos, pero no se es consciente de ella. Es la responsable del mantenimiento del equilibrio al caminar, por ejemplo. A diferencia de las demás, no llega al cerebro, sino que se queda en el cerebelo y otros núcleos nerviosos del tronco del encéfalo.
5. Sensibilidad **visceral**: a pesar de ser de las más importantes en la práctica clínica diaria, es la menos conocida. Con carácter general puede asumirse que se origina en las paredes de las vísceras y sus vías de conducción al cerebro son las mismas que las de la sensibilidad protopática.

Los estímulos originados en la piel del tronco y extremidades, por un lado, y de la cara por otro, se hacen conscientes y se interpretan en áreas, más o menos específicas de la corteza cerebral, y la conducción desde el origen hasta el cerebro se realiza gracias a una cadena de tres neuronas denominadas neurona periférica, neurona central y neurona talámica. Más adelante veremos el porqué de estos nombres.

3.2. DEFINICIÓN DEL TACTO

El **sentido del tacto** es uno de los cinco sistemas básicos que permite la relación con el entorno y percibir algunas cualidades de nuestro medio. Puede definirse como **la detección de los estímulos mecánicos que impactan en la piel, incluidos los inocuos y los nocivos**. Mediante él, se pueden percibir la dureza, presión, suavidad o aspereza, vibración. El sentido del tacto es vital para la supervivencia. Algunos científicos creen que, sin sus funciones, sería imposible para los seres humanos sobrevivir, al contrario de lo que ocurre con la vista, el oído, el gusto o el olfato.

El tacto es un sentido polimodal que activa un amplio rango de mecanorreceptores y vías nerviosas en función del lugar y el modo de estimulación. Pero la información táctil no solo vehicula estímulos externos (la dimensión sensitivo-discriminativa del tacto), sino que también es esencial para el desarrollo cognitivo y de la socialización (dimensión afectivo-emocional del tacto; Keysers y cols., 2010; Morrison y cols., 2010). Los estímulos táctiles no dolorosos estimulan mecanorreceptores de bajo umbral que llegan a la médula espinal vía fibras mielinizadas A β y fibras amielínicas C táctiles (Abraira y Ginty, 2013); las primeras inervan todo el cuerpo y son las responsables de la dimensión sensorio-discriminativa del tacto; las de tipo C solo existen en la piel vellosa (están ausentes en la piel glabra), y de ellas depende el componente afectivo-social del tacto (Gordon y cols., 2013).

3.3. LOS ÓRGANOS SENSORIALES DEL TACTO: LOS CORPÚSCULOS SENSITIVOS CUTÁNEOS

La piel es el órgano que cuenta con mayor superficie de contacto con el medio externo (McGlone y Reilly, 2010) y en ella se localizan las estructuras del sistema nervioso periférico encargadas de detectar diferentes tipos de estímulos.

Las fibras nerviosas que inervan la piel pueden terminar en ella aisladas (transcurren tanto por la dermis como por la epidermis; son fibras C amielínicas y fibras A δ con capa fina de mielina) o establecer contacto con células específicas mediadoras de la recepción y transducción de estímulos (fibras A β). Dentro de estas últimas se encuentran los complejos axón-célula de Merkel y los distintos morfotipos de corpúsculos sensitivos (Reed-Geaghan y Maricich, 2011; Abraira y Ginty, 2013) (**figura 4**).

Los corpúsculos sensitivos, en realidad, son diferenciaciones de las fibras nerviosas que llegan a ellos, y tienen sus mismos componentes: el axón, las células de Schwann y capas de tejido conectivo (endoneuro, perineuro, epineuro) (Vega y cols., 2009). Funcionalmente son órganos especializados que se localizan en el inicio de las vías sensitivas que conducen al sistema nervioso central la somatosensibilidad y están formados por tres elementos básicos: a) la terminación (zona dendrítica) de la prolongación periférica del axón de las neuronas de los ganglios sensitivos; b) las células gliales similares a las que envuelven a los axones en los nervios,

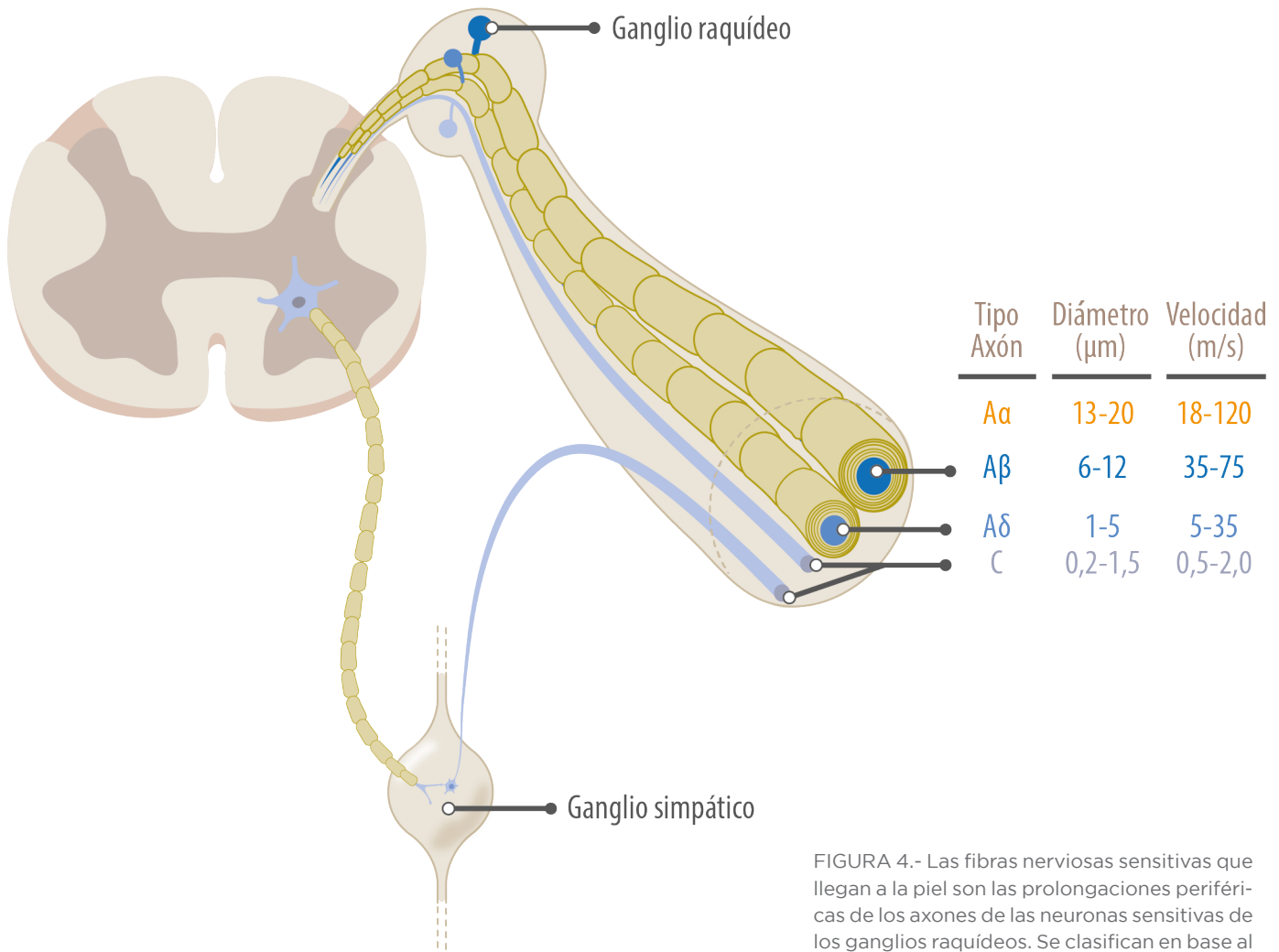


FIGURA 4.- Las fibras nerviosas sensitivas que llegan a la piel son las prolongaciones periféricas de los axones de las neuronas sensitivas de los ganglios raquídeos. Se clasifican en base al diámetro de los axones y la velocidad de conducción de los impulsos nerviosos. Las fibras nerviosas gruesas nacen de neuronas sensitivas grandes y tienen una vaina de mielina gruesa; las finas nacen de neuronas sensitivas pequeñas y tienen poca vaina de mielina o carecen de ella. Por otro lado, a mayor calibre y mayor espesor de la vaina de mielina mayor es la velocidad de conducción.

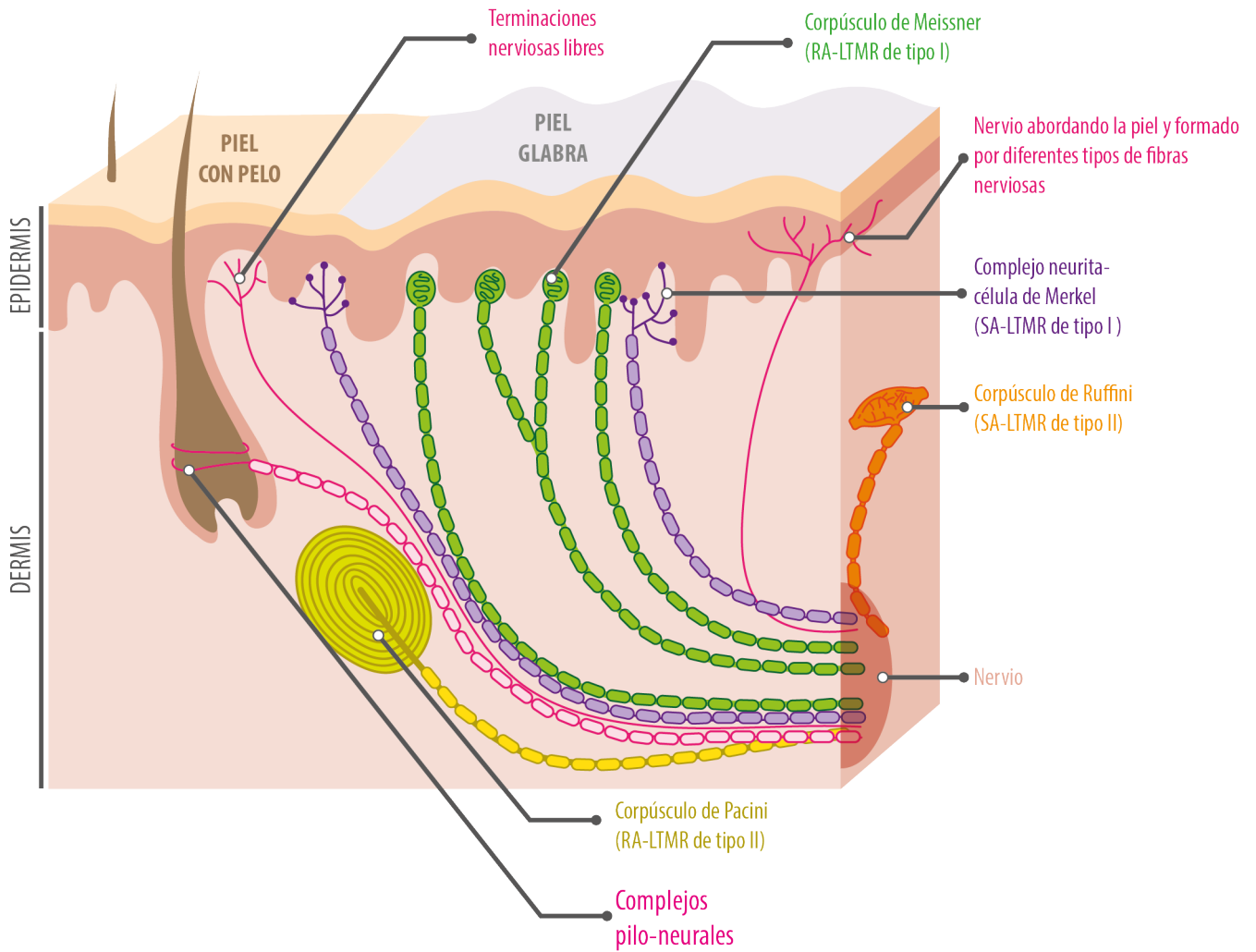


FIGURA 5.- Esquema de los dos tipos de piel de los vertebrados, piel glabra y piel con pelo, mostrando los diferentes tipos de formaciones sensitivas (terminaciones nerviosas libres, discos del Merkel y corpúsculos sensitivos) presentes en ellas.

dispuestas de forma variable dentro del corpúsculo, y que no forman mielina; y c) las células endoneurales y perineurales que forman una cápsula más o menos desarrollada, y que puede estar ausente en algunos tipos de corpúsculos (Zelená, 1994; Malinovsky, 1996).

Los corpúsculos sensitivos relacionados con las diferentes cualidades de sensibilidad que configuran el tacto, junto con las neuronas sensitivas a las que están conectados, detectan los estímulos no dolorosos que impactan sobre la piel y reciben la denominación genérica de mecanorreceptores de bajo umbral (*low threshold mechanoreceptors*, LTMR; Abraira y Ginty, 2013; Zimmerman *et al.*, 2014) (figura 5). A su vez, los LTMR pueden ser de adaptación lenta (*slowly adapting* LTMR: SA-LTMR) y rápida (*rapidly adapting* LTMR: RA-LTMR). En la piel glabra se han identificado cuatro tipos de LTMR: SA-LTMR de tipo I, que se corresponden con los complejos neurita-célula de Merkel; SA-LTMR de tipo II, que forman los corpúsculos de Ruffini; RA-LTMR de tipo I, en relación con los corpúsculos de Meissner; y RA-LTMR de tipo II, correspondientes a axones los corpúsculos de Pacini (Rice and Albrecht, 2008; Zimmerman *et al.*, 2014). Los SA-LTMR de tipo I están involucrados en el tacto fino, los SA-LTMR de tipo II en la detección del estiramiento y los RA-LTMR están sintonizados con la vibración y el desplazamiento a través de la piel (Olson *et al.*, 2016).

En distintas partes de la piel, la densidad de terminaciones nerviosas y corpúsculos sensitivos es diferente. Hay zonas, como por ejemplo las yemas

de los dedos, en que la densidad es muy grande, lo que hace que estas regiones sean muy sensibles. En otros lugares, como por ejemplo en la espalda, en que la densidad es muy baja, no se tiene mucha sensibilidad.

MECANOSENSIBILIDAD MEDIADA POR FIBRAS A δ Y FIBRAS C

Aunque clásicamente se venía admitiendo que las fibras A δ y C funcionan exclusivamente como nociceptores en respuesta a estímulos mecánicos y térmicos nocivos, una gran parte de ellas (denominadas A δ -LTMR y C-LTMR) tienen umbrales por debajo del rango nociceptivo. Los estudios neurofisiológicos han puesto de manifiesto que los componentes afectivos agradables del tacto se transmiten a través de un grupo de aferentes mecanorreceptores amielínicos de bajo umbral, denominados fibras C táctiles; estas fibras responden a estímulos mecánicos inocuos y se activan con mayor intensidad mediante la estimulación de tipo caricia suave y lenta, y a las temperaturas próximas a la de la piel (Olausson y cols., 2010; Ackerley y cols., 2014; McGlone y cols., 2014).

3.3.1. Desarrollo de los corpúsculos sensitivos

El inicio del desarrollo de los corpúsculos sensitivos lo marca la llegada a la piel de los axones de las neuronas de los ganglios raquídeos. Inmediatamente después, alrededor de ellos se disponen células de Schwann rudimentarias emigradas desde la cresta neural. En estadios más avanzados del desarrollo, por interacciones recíprocas entre axón y célula de Schwann, se produce una atracción de células conjuntivas periféricas hacia el corpúsculo en formación.

El trabajo de Feito y cols. (2018) ha demostrado que en la especie humana el desarrollo de los corpúsculos de Meissner comienza alrededor del séptimo mes de la gestación, pero no completan su maduración hasta los dos años de vida postnatal. Sin embargo, los corpúsculos de Pacini comienzan a formarse a partir de la semana doce de gestación y están completamente maduros en el momento del nacimiento.

3.3.2. Tipos de formaciones nerviosas sensitivas

3.3.2.1. Terminaciones nerviosas libres

Las terminaciones libres son, como su propio nombre indica, la terminación en la dermis de las proyecciones periféricas de los diferentes tipos de LTMR sin formar ninguna estructura diferenciada.

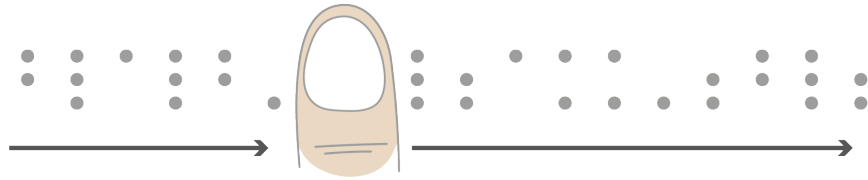
Muy raramente terminales de esta categoría se introducen en los estratos más basales de la epidermis (fibras intraepidérmicas).

Estructuralmente están formadas por un axón rodeado por células de Schwann no mielinizantes y pueden presentarse como terminaciones únicas o arborizadas (**figura 6**). Desde un punto de vista funcional, su inclusión en las categorías RA o SA de LTMR depende del tipo de axón que las forme.

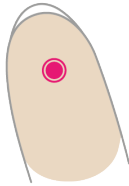
3.3.2.2. Discos táctiles de Merkel

En 1875, Friedrich S. Merkel describió en la epidermis de los vertebrados un tipo celular al que denominó *tastzellen* o «células táctiles», y que en la actualidad es conocido como células de Merkel. Normalmente, estas células están asociadas a una fibra nerviosa sensitiva, formando los denominados complejos célula de Merkel-neurita o discos de Merkel (**figura 7**).

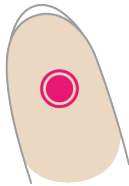
Se localizan en la capa basal de la epidermis y están unidas a los queratinocitos por medio de protuberancias citoplasmáticas y desmosomas. En la mayoría de los casos muestran una forma ovalada irregular, ocasionalmente forma de «media luna», y su eje mayor mide unas 10-15µm. Al microscopio electrónico, las células de Merkel aparecen como células grandes y pálidas, con núcleos lobulados y proyecciones citoplasmáticas. Y su citoplasma presenta gránulos que contienen sustancias químicas (neurotransmisores y neuropéptidos) (Maksimovic



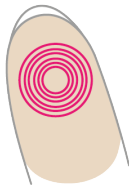
Célula de Merkel



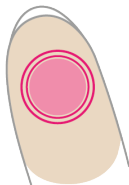
Corpúsculo de Meissner



Corpúsculo de Ruffini



Corpúsculo de Pacini



Los campos de piel que recoge cada tipo de corpúsculo sensitivo, así como la agudeza con que discriminan, son dos de las principales características funcionales de los mismos.

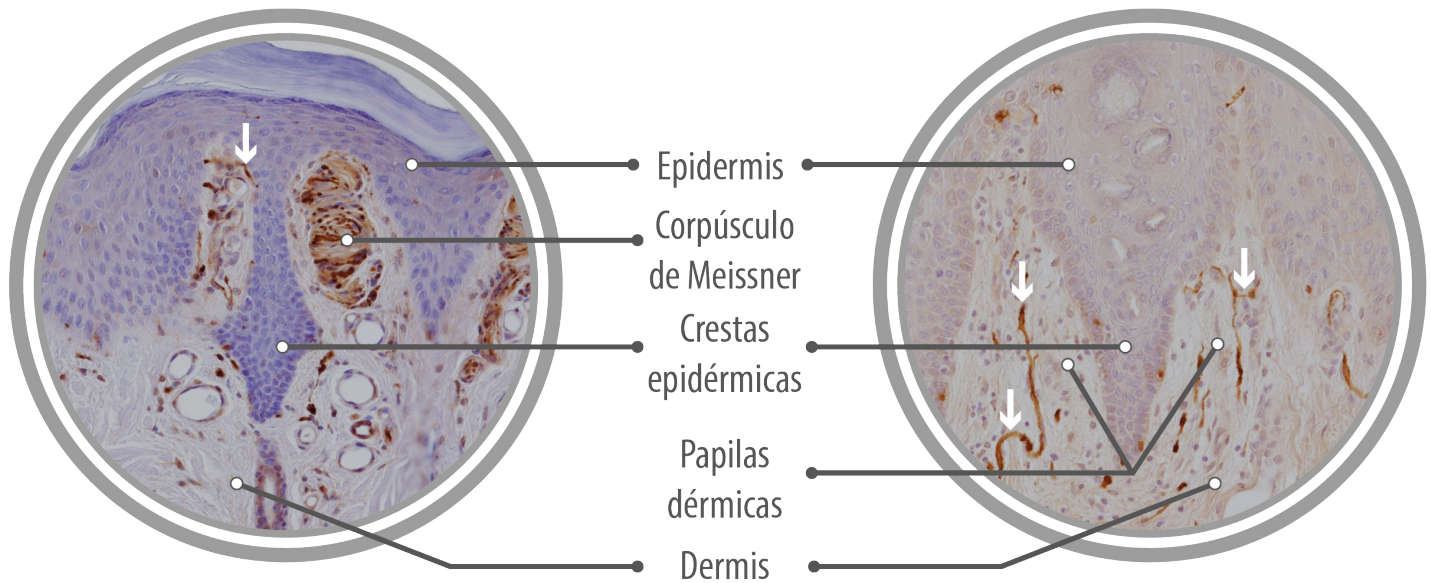


FIGURA 6.- Fotografías de terminaciones nerviosas libres (flechas) en la dermis de la piel digital humana. Algunas se encuentran en íntimo contacto con el estrato basal de la epidermis.

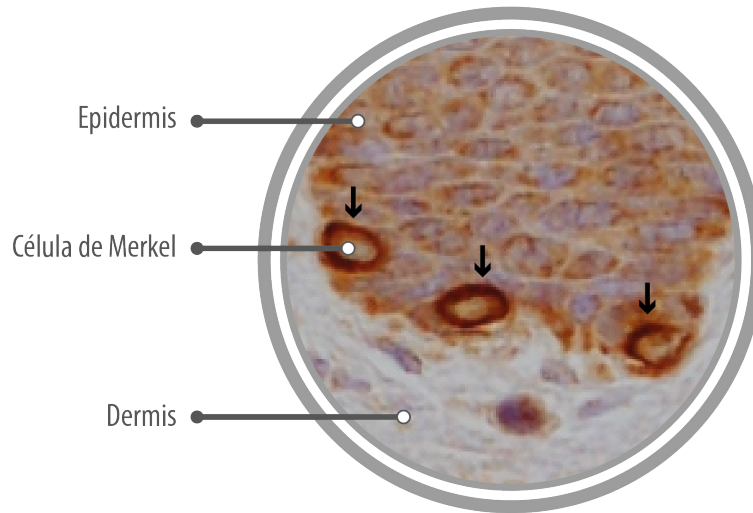
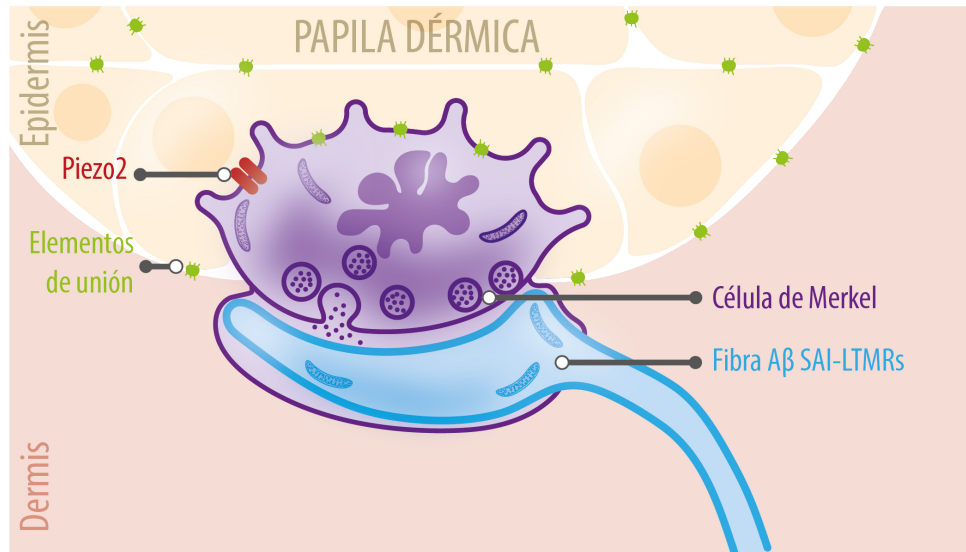


FIGURA 7.- Esquema de la unión entre una célula de Merkel y una fibra A β (superior) y fotografía de piel digital humana con tres células de Merkel en el estrato basal de la epidermis (flechas) marcadas con un anticuerpo contra la mecanoproteína Piezo2.

et al., 2013) que intervienen en el paso del estímulo nervioso de la célula de Merkel a la fibra nerviosa.

En la piel glabra humana las células de Merkel se localizan en la capa basal de la epidermis, aisladas o formando grupos de entre 4-40 células en las denominadas *epidermal pegs* o «clavijas epidérmicas», pequeñas protrusiones epidérmicas en la dermis que se disponen rodeando las papilas dérmicas. En las yemas de los dedos, palmas de las manos y plantas de los pies, hay grupos de células de Merkel de hasta 10 complejos en la base de las crestas epidérmicas. Estos grupos se conocen como «puntos de contacto». En el caso de la piel con pelo, se disponen en la región abombada del folículo, situada debajo de la glándula sebácea.

Respecto a su origen embrionario, aunque durante décadas se pensó que provenían de la cresta neuronal, en la actualidad se ha demostrado sin lugar a ninguna duda que las células de Merkel provienen de queratinocitos basales del epitelio de la piel (Morrison y cols., 2009; Van Keymeulen y cols., 2009).

Los discos de Merkel forman una asociación sinapsis-like entre las células de Merkel y fibras nerviosas A β que forman una dilatación discoide en la zona de contacto con las células de Merkel (Zimmerman y cols., 2014), que funciona SA I-LTMR responden al tacto y la presión sostenida (Woo y cols., 2015). Son capaces de transmitir la localización espacial y detectar la velocidad del estímulo táctil de manera muy precisa (Abraira y Ginty, 2013). Permiten discriminar las características físicas de

una estructura (por ejemplo: si es duro o blando) o el grado de presión ejercida sobre la piel (por ejemplo, cuando se sostiene un bolígrafo). Estudios efectuados en la última década han demostrado su participación en la detección de la forma, textura y curvatura de los objetos (Maricich y cols., 2012; Roudaut y cols., 2012).

En los últimos años, experimentos con animales modificados genéticamente han demostrado que las células de Merkel, y no las terminaciones nerviosas asociadas a ellas, son imprescindibles para la correcta transducción del tacto, aunque estas últimas participarían de forma indirecta. Estos datos se han corroborado con el descubrimiento del canal iónico Piezo2, que juega un papel fundamental en el tacto. Mutaciones en el gen que codifica para Piezo2 (figura 7), tanto en animales de experimentación como en humanos, causan un déficit completo de tacto (Xiao *et al.*, 2014).

Las células de Merkel pueden dar lugar a diferentes patologías de diversa etiología. Una de ellas es el carcinoma de células de Merkel, una enfermedad rara y maligna, que por lo general tiene un mal pronóstico. Se presenta a modo de placa o masa subcutánea, sin manifestaciones epidérmicas, aunque en la piel perilesional pueden aparecer ulceraciones. El tumor compromete el espesor de la dermis y con frecuencia se extiende a la grasa subcutánea y el músculo esquelético adyacente. Aproximadamente el 80% de los casos se deben a un virus conocido como poliomavirus de célula de Merkel, descubierto en 2008.

Por otro lado, las mutaciones en el gen que codifica para el canal iónico Piezo2 son las responsables de los síndromes de Marden-Walker y de Gordon, que se caracterizan por una afectación de la propiocepción y la sensación táctil, junto con numerosas alteraciones esqueléticas (Mahmud et al., 2017).

3.3.2.3. Corpúsculos de Meissner

Los corpúsculos de Meissner fueron descritos por primera vez por Meissner y Wagner en 1852. Solo existen en humanos y primates, aunque corpúsculos Meissner-like se han descrito en varias especies de mamíferos. Son típicos de la piel glabra y se concentran

en zonas cutáneas especialmente sensibles al tacto fino (yemas de los dedos, palma de la mano, planta de los pies, labios y piel genital masculina y femenina) y ocasionalmente en la lengua y el paladar (Zelena, 1994). Se localizan justo por debajo de la epidermis, en las papilas dérmicas, y tienen forma ovalada con un eje mayor perpendicular a la superficie de la piel. Su morfología y tamaño son variables, oscilando entre las 80-150 x 20-40 μm , y su número y tamaño se reducen con la edad (García-Piqueras y cols., 2019b).

Los corpúsculos de Meissner están formados por un axón, células gliales no mielinizantes (denominadas células laminares y consideradas como células de Schwann modificadas y especializadas) y una cápsula de fibroblastos de origen endoneural (Vega y cols., 2009).

El axón normalmente es único, aunque ocasionalmente se pueden encontrar 1 o 2 axones accesorios; el axón principal es una fibra $A\beta$, mientras que los accesorios son fibras C o $A\delta$ (Paré y cols., 2001). La vaina de mielina que envuelve al axón se pierde al entrar en el corpúsculo (figura 8).

El axón siempre está en relación con las células laminares que se disponen como pilas de láminas aplanadas (se describen clásicamente en «pila de monedas») habitualmente dispuestas paralelas a la piel. Entre las células laminares y el axón se dispone una matriz extracelular de composición química muy compleja (García-Piqueras y cols., 2019a, 2019c) y aislando al corpúsculo hay una cápsula de origen endoneural (García-Piqueras y cols., 2020).

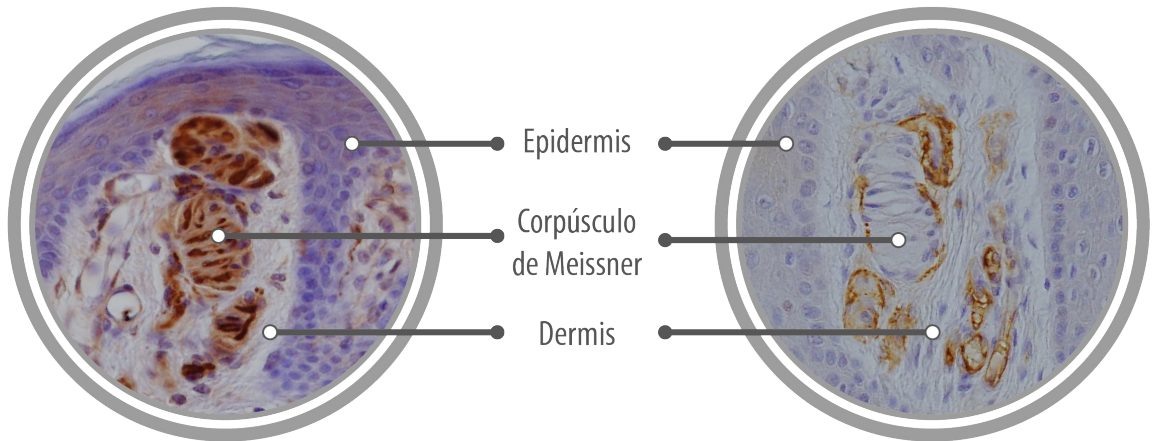
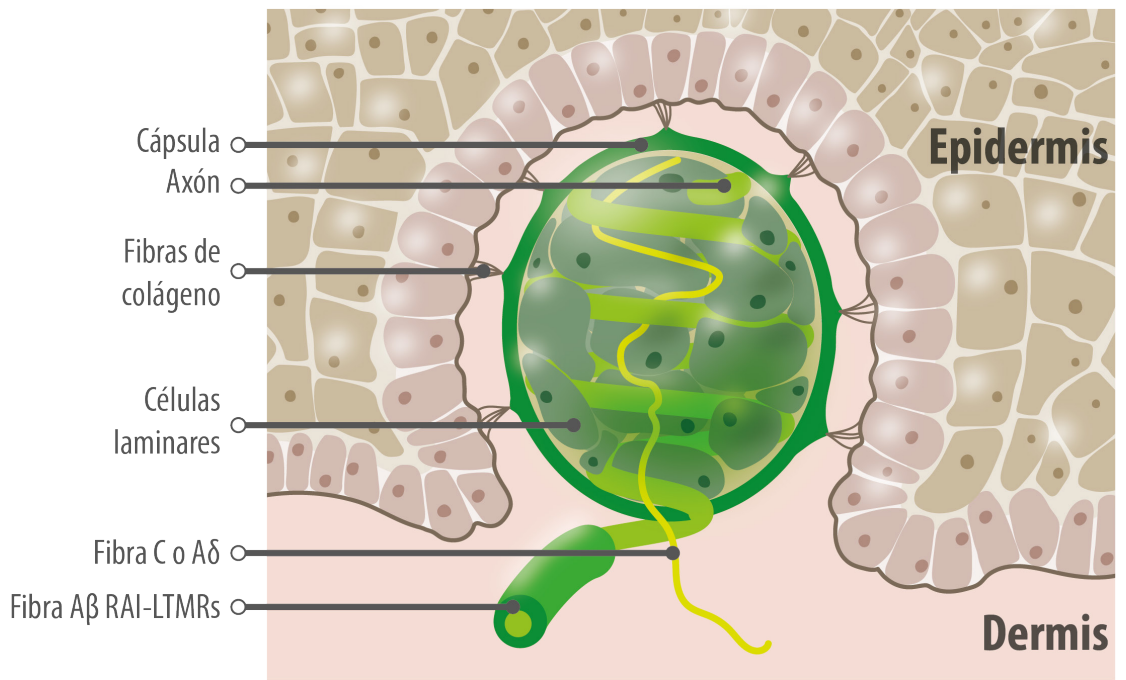


FIGURA 8.- Esquema de un corpúsculo de Meissner (superior) y fotografías de dos corpúsculos de Meissner de piel digital humana (CM) marcadas con anticuerpos contra el neurofilamento para marcar el axón (izquierda) y la proteína CD34 para marcar la cápsula (derecha).

Funcionalmente son RA I-LTMR que detectan el tacto fino. Son sensibles a la deformación dinámica de la piel (Johnson, 2001). Durante muchos años, se pusieron en relación exclusivamente con la detección y discriminación de vibración de baja frecuencia (Johnson y cols., 2000), pero también son responsables de la detección del deslizamiento de los objetos sobre la piel. Los corpúsculos de Meissner también se ha propuesto que funcionan como nociceptores, ya que los axones accesorios expresan neuropéptidos relacionados con la nocicepción (Paré y cols., 2001).

Los corpúsculos de Meissner sobreviven a la denervación, incluso durante más de diez años, pero las células laminares denervadas carecen de algunos antígenos o cambian el patrón de expresión de algunos otros. En los últimos años ha ganado interés en histopatología el estudio de los corpúsculos de Meissner, estos pueden estar ausentes o reducidos en número en pacientes con diabetes y HIV-positivos. Un estudio en monos con neuropatía diabética experimental demostró que los corpúsculos de Meissner son hipertóxicos en los primeros años de hiperglucemia, después son normales si bien están en mayor número, aunque son anormales y no tienen un patrón inmunohistoquímico normal.

Además, se ha encontrado una notable reducción en el número de corpúsculos en pacientes de Charcot-Marie-Tooth debida a diferentes mutaciones. En la esclerosis sistémica se produce degeneración axónica que se asocia a reducción en la densidad y anomalías estructurales de los corpúsculos de Meissner. Hallazgos similares se han encontrado en el síndrome POEMS (polineuropatía, organomegalia, endrocrinopatía, gammapatía monoclonal y cambios cutáneos). En algunas enfermedades del sistema nervioso central también se han descrito anomalías en los corpúsculos de Meissner. Por ejemplo, en la enfermedad de Parkinson hay una reducción en la densidad de corpúsculos de Meissner. Reducciones en el número de corpúsculos de Meissner atrofia muscular espinobulbar, en la ataxia de Friedreich y en algunas patologías psiquiátricas (ver Vega y cols., 2012; García-Suárez et al., 2019).

3.3.2.4. Corpúsculos de Ruffini

Los corpúsculos o terminaciones de Ruffini fueron descritos por primera vez en 1894 por Angelo Ruffini en la dermis de la piel humana, tanto glabra como pilosa, como «un corpúsculo

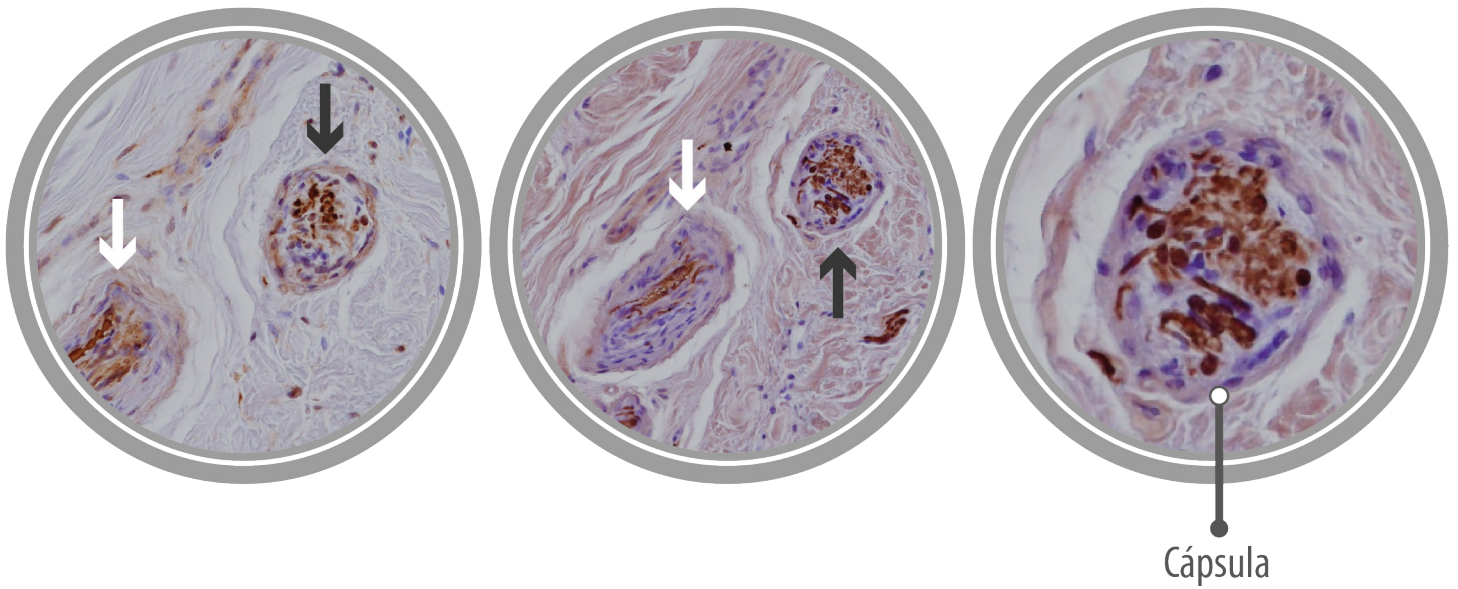


FIGURA 9.- Fotografías de dos corpúsculos de Ruffini en la dermis de la piel glabra humana, en sección longitudinal (flecha blanca) y transversal (flecha negra). La imagen de la izquierda muestra la distribución en ovolito del axón (inmunohistoquímica para la detección del neurofilamento) y la central la de las células Schwann-like que rodean el axón (inmunohistoquímica de la proteína S100). La foto de la derecha es una magnificación del campo de la foto central para apreciar mejor los detalles.

neural diferenciado de los corpúsculos de Pacini y Meissner», los cuales presentan una estructura mucho más definida. Estas estructuras son formaciones elongadas, con forma de huso, una longitud de hasta 2 mm y una dimensión transversal aproximada de 150 μm en su porción central o ecuatorial y 40 μm en los extremos o polos (**figura 9**).

Su parte central está constituida por las ramificaciones arborescentes de un terminal axónico A β rodeado por células gliales sin ningún tipo de organización y fibras de colágeno que tienen continuidad en ambos polos del corpúsculo con el tejido circundante. Rodeando y aislando el corpúsculo hay una cápsula formada por 4 o 5 capas de células de origen endoneural (Halata, 1993).

Antiguamente, se creía que los corpúsculos de Ruffini simplemente servían para detectar la temperatura. Sin embargo, recientes descubrimientos apuntan a que estos receptores también podrían jugar un papel en la detección de estímulos táctiles (estiramiento, rugosidad) y representan los SA II-LTMR. No obstante, existe una discordancia manifiesta entre los estudios fisiológicos y los histológicos. Electrofisiológicamente, en la piel existen abundantes SA tipo II-LTMR (Wu y cols., 1998), pero histológicamente son escasos (Paré y cols., 2003; Olson y cols., 2016). Por ello se ha puesto en duda la correlación entre corpúsculos de Ruffini y mecanorrecepción de adaptación lenta y es probable que existan otras formaciones nerviosas responsables o corresponsables de la misma (Fleming y Luo, 2013).

Los corpúsculos de Ruffini se regeneran tras una lesión nerviosa tal y como se ha demostrado en algunos modelos animales. No obstante, los corpúsculos regenerados tienen una distribución diferente a la original y es probable que la regeneración se deba, al menos en parte, a la reinervación de los mismos corpúsculos degenerados.

3.3.2.5. Corpúsculos de Pacini

Los corpúsculos de Pacini fueron descubiertos por Vater y Lechman en 1741, posteriormente «redescubiertos» y descritos en detalle por Pacini en 1831. Se trata de formaciones ovoideas de gran tamaño (hasta 5 \times 3 mm) distribuidas por varios órganos, incluida la piel, en la cual se sitúan en la dermis profunda o generalmente en la hipodermis (Zelena, 1994) (**figura 10**).

Al microscopio óptico muestran un aspecto típico en «bulbo de cebolla», debido a una serie de formaciones laminares, más o menos concéntricas, dispuestas en torno al axón. Dentro de las formaciones laminares se distinguen dos compartimentos denominados núcleo interno y núcleo externo; ambos se encuentran rodeados por una cápsula fibrosa de grosor variable. En la parte central del núcleo interno se dispone el axón correspondiente a una fibra A β que mantiene al comienzo de su

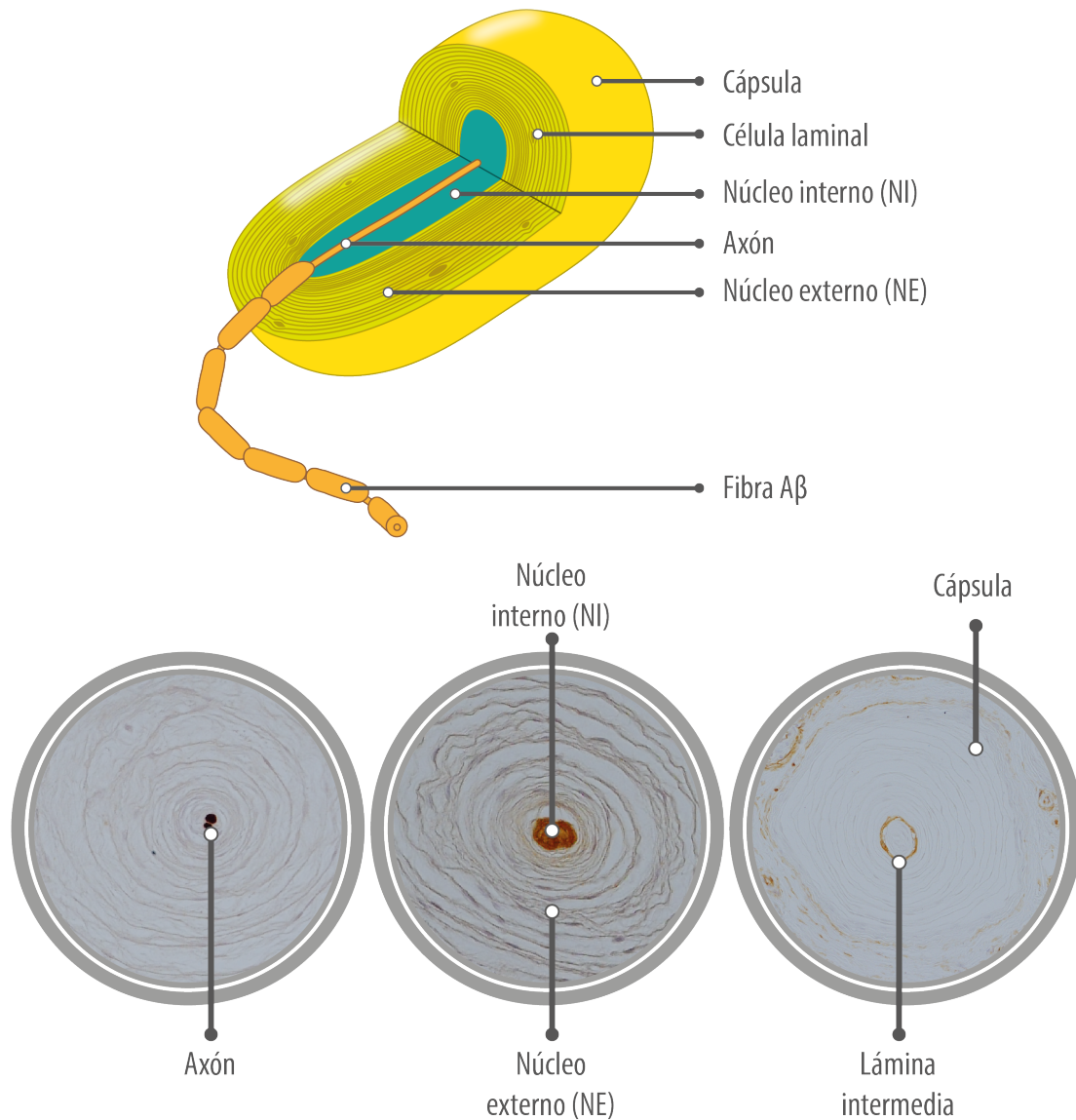


FIGURA 10.- Esquema de un corpúsculo de Pacini mostrando el axón, las células laminares del núcleo interno (color celeste), del núcleo externo (color verde) y de la cápsula (amarillo). Los espacios entre las células laminares están ocupados por matriz extracelular (azul claro). Las fotografías corresponden a corpúsculos de Pacini de la piel glabra humana, mostrando la disposición del axón (inmunorreacción para la detección del neurofilamento), el núcleo interno axón (inmunorreacción para la detección de la proteína S100 neurofilamento) y la lámina intermedia (inmunorreacción para la detección la proteína CD34). NE: núcleo externo; NI: núcleo interno.

trayecto intracorpúscular uno o dos segmentos de mielina, luego se rodea directamente por las prolongaciones de las células laminares (Bell y cols. 1994). Ocasionalmente, pueden contener axones accesorios de fibras C. Las láminas o lamelas que rodean directamente el axón forman el núcleo interno y son células de Schwann modificadas, con disposición muy compacta y entre ellas se dispone una compleja matriz extracelular (García-Piqueras y cols., 2019a, 2019c).

El núcleo externo está formado por células aplanadas que rodean por completo al núcleo interno, formando capas separadas entre sí por un compartimento con diferentes componentes de la matriz extracelular. Entre los núcleos interno y externo se dispone un estrato celular intermedio cuyos elementos celulares son fibroblastos endoneurales modificados (García-Piqueras y cols., 2017). Finalmente, por fuera se dispone la **cápsula**, al igual que el núcleo externo, procede del perineuro.

Funcionalmente, los corpúsculos de Pacini son los representantes de los RA II-LTMR y responden a estímulos de presión y vibratorios comprendidos entre los 20 y los 1500 Hz, con una sensibilidad máxima en los 200-400 Hz.

La patología más frecuente de los corpúsculos de Pacini es la hipertrofia/hiperplasia, también llamada neuroma paciniano o pacinoma. Este tipo de corpúsculos también se puede encontrar en neuromas traumáticos o en fibromatosis superficial. Otro tumor que ha sido en ocasiones relacionado con los corpúsculos de Pacini es el neurofibroma (neurofibroma tactoide o paciniano).

3.3.2.6. *El aparato nervioso de los pelos*

Una de las características distintivas de la piel de los mamíferos es el pelo. Ya sean pelos gruesos (como los de la barba) o finos (vello) poseen órganos mecanosensoriales especializados y abundantes. Todos los mamíferos, incluidos los humanos, dependemos de la piel con vello para una variedad de sensaciones táctiles, que van desde los intercambios sociales hasta nuestra capacidad para detectar la presencia de objetos extraños.

Los folículos pilosos se dividen en tres tipos en base a la longitud, grosor y presencia de torceduras en el tallo del pelo. En la piel peluda de los mamíferos, hay tres tipos principales de pelos: pelos protectores, pelos punzón/auchene (*awllauchene hairs*) y pelos en zigzag (Schlake, 2007). Pero además de diferenciarse por la abundancia relativa y

la longitud, también lo hacen por sus patrones de innervación por alguno de los subtipos de LTMR de tipo A β , A δ y C (Li y cols., 2011).

Los pelos protectores están innervados por A β LTMR, los de tipo punzón/auchene por A δ LTMR (también denominados *D-hair receptors*) y los pelos en zigzag por fibras C. Las terminaciones periféricas de estas fibras nerviosas están dispuestas como empalizadas (terminaciones lanceoladas sensibles al movimiento y a la vibración de baja frecuencia) o como collares o anillos (terminaciones circunferenciales) (Zimmerman y cols., 2014). Además, pueden encontrarse células de Merkel y corpúsculos Pacini-like en asociación con los folículos.

Los diferentes tipos de LTMR terminan de una forma compleja a diferentes niveles del pelo (figura 11). El eje del folículo piloso está invadido por terminales lanceolados y circunferenciales pertenecientes a A β RA-LTMR, A δ -LTMR y C-LTMR; el cuello tiene terminaciones nerviosas libres que funcionan como LTMR. Los SAI-LTMR de la piel con pelo se asocian con complejos de células de Merkel y A β SAI-LTMR (los denominados *touch domes*; Woodbury y Koerber, 2007), localizados en la unión epidérmica/dérmica. También se han identificado propiedades de respuesta SAII en la piel peluda de roedores (Zimmermann y cols., 2014). En mamíferos no humanos, los *D-hair receptors* son los mecanorreceptores más sensibles de la piel peluda, y prácticamente no hay evidencia de su existencia en la piel peluda humana (Adriaensen y cols., 1983). Una población de axones LTMR

amielínicos, llamados C-LTRM, es relativamente común en la piel humana, aunque su función es poco conocida y se ha relacionado con sensaciones agradables (Olausson y cols., 2010).

3.3.2.7. Otros tipos de corpúsculos sensitivos

En la dermis de la piel de los vertebrados, además de los morfotipos de corpúsculos sensitivos descritos en las páginas precedentes, existen otros muchos de difícil filiación, entre ellos destacan los corpúsculos o bulbos de Krausse. Se encuentran en la dermis, tanto en piel glabra como pilosa. Son los de menor tamaño, redondeados y con forma de maza, y algunos autores los consideran variaciones de los corpúsculos de Meissner. Se han relacionado clásicamente con la detección del frío y actualmente se cree que pueden participar también en la mecanosensibilidad.

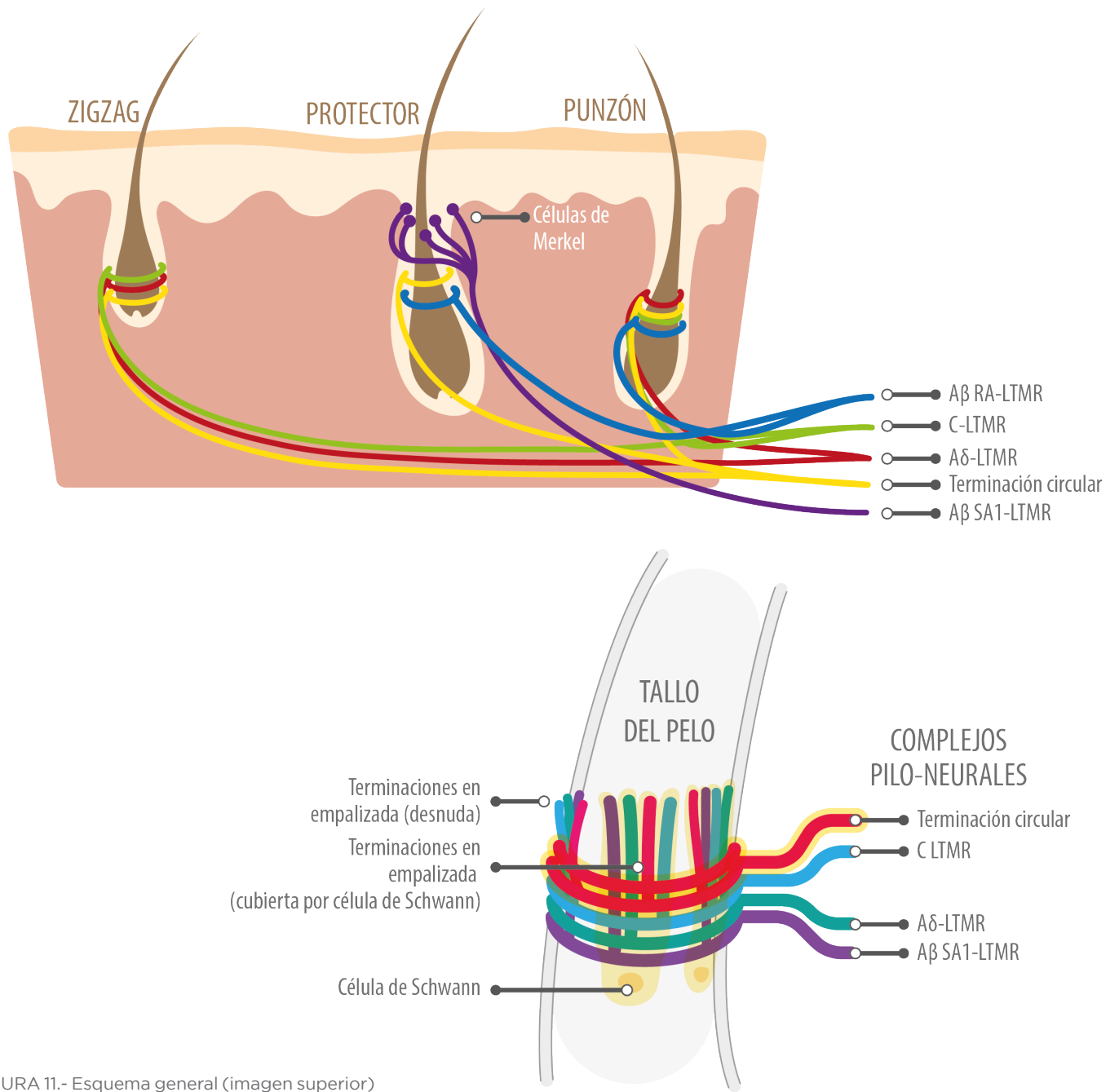


FIGURA 11.- Esquema general (imagen superior) y detalle (imagen inferior) de los complejos patrones de inervación de los folículos pilosos.

EL POTENCIAL DE LA BIOPSIA CUTÁNEA EN EL DIAGNÓSTICO NEUROLÓGICO

Los corpúsculos sensitivos representan la parte del sistema nervioso periférico de los vertebrados más fácilmente accesible para su estudio debido a su localización superficial en la piel. Una simple biopsia cutánea puede facilitar material para analizar, no solo la morfología, sino también la composición proteica de las formaciones sensitivas, especialmente los corpúsculos de Meissner y Pacini. En este capítulo se realiza una puesta al día sobre las proteínas estructurales y funcionales de los corpúsculos sensitivos de los vertebrados, especialmente humanos, y se detallan los cambios en las mismas que se producen tras lesiones nerviosas periféricas, así como en algunas patologías, degenerativas y no degenerativas, del sistema nervioso central. En los últimos años, la histopatología de los corpúsculos de Meissner, y en menor medida los corpúsculos de Pacini, procedentes del material de biopsias cutáneas, han ido ganando aceptación, ya que pueden aportar datos importantes en algunas enfermedades neurológicas (ver García-Suárez y cols., 2019).

Por ello es importante conocer no solo las variaciones numéricas o morfológicas, sino también de su composición proteica de los corpúsculos sensitivos para poder establecer si las variaciones en ellos son reflejo de lo que sucede en los nervios o en el sistema nervioso central. Existen revisiones, relativamente recientes, que recomendamos a los interesados en el tema (Pawson y cols., 2000; Vega y cols., 1996, 2009, 2012).

Representación esquemática de un corpúsculo de Meissner y las proteínas detectadas en los axones principal (amarillo) y accesorios (rojo), así como en las células laminares (azul).

Representación esquemática de un corpúsculo de Pacini y las proteínas detectadas en los axones principal (amarillo), las del núcleo interno (azul), las del núcleo externo (rojo) y las de la lámina intermedia (gris).

3.4. ¿CÓMO SE ORIGINAN LOS ESTÍMULOS TÁCTILES EN LOS CORPÚSCULOS SENSITIVOS?

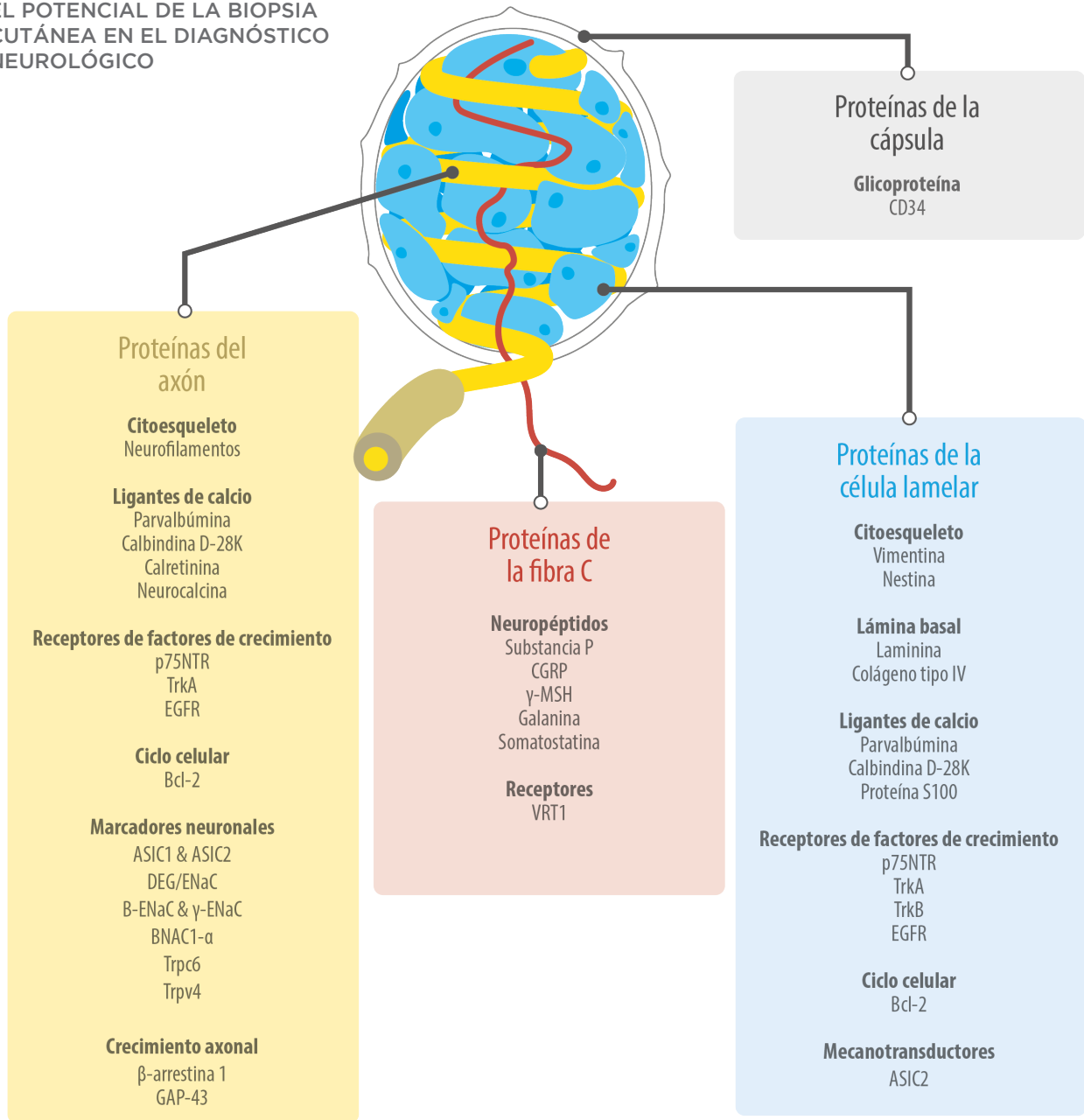
El estudio de los mecanismos moleculares implicados en la conversión de un estímulo mecánico en una señal eléctrica (potencial de acción), la **mecanotransducción**, está suponiendo un campo de investigación muy activo en las últimas décadas. Actualmente se considera que la detección de los estímulos mecánicos en la piel, especialmente del tacto, se produce a través de la activación de canales iónicos presentes a nivel de las membranas celulares, ello sin perjuicio de que puedan existir algunos mecanismos neuroquímicos mediados por neurotransmisores. Con carácter general se acepta que deformaciones en la membrana de las diferentes células que forman los mecanorreceptores desencadenan la apertura de canales que regulan flujos de iones y que es esta respuesta uno de los mecanismos básicos, si no el único, de la mecanotransducción.

Los canales iónicos mecanosensibles son complejos multiproteicos formados por varias subunidades (funcionales y/o reguladoras), y a las proteínas que los forman y que son capaces de responder a estímulos mecánicos se las engloba bajo el término genérico de mecanoproteínas. Por lo tanto, para actuar como mecanotransductoras (convertidoras de fuerzas mecánicas en impulsos eléctricos), las células de los corpúsculos deben expresar canales iónicos capaces de ser activados

por la fuerza o el desplazamiento. En este proceso participan la membrana plasmática, las proteínas del citoesqueleto y la matriz extracelular (**figuras 12 y 13**).

Existen evidencias experimentales de que miembros de **cinco familias de canales iónicos** podrían ser candidatos a participar en los procesos de la mecanotransducción: la familia de las degenerinas/canales epiteliales de Na^+ (DEG/ENa⁺C), la de los canales de receptor de potencial transitorio (*transient receptor potential*, TRP), los canales de dos dominios de potasio ($\text{K}_{2\text{P}}$; TERK1, TREK, TRAAK), los canales MscS-like y los canales de la familia Piezo (tabla 1).

EL POTENCIAL DE LA BIOPSIA CUTÁNEA EN EL DIAGNÓSTICO NEUROLÓGICO



EL POTENCIAL DE LA BIOPSIA CUTÁNEA EN EL DIAGNÓSTICO NEUROLÓGICO

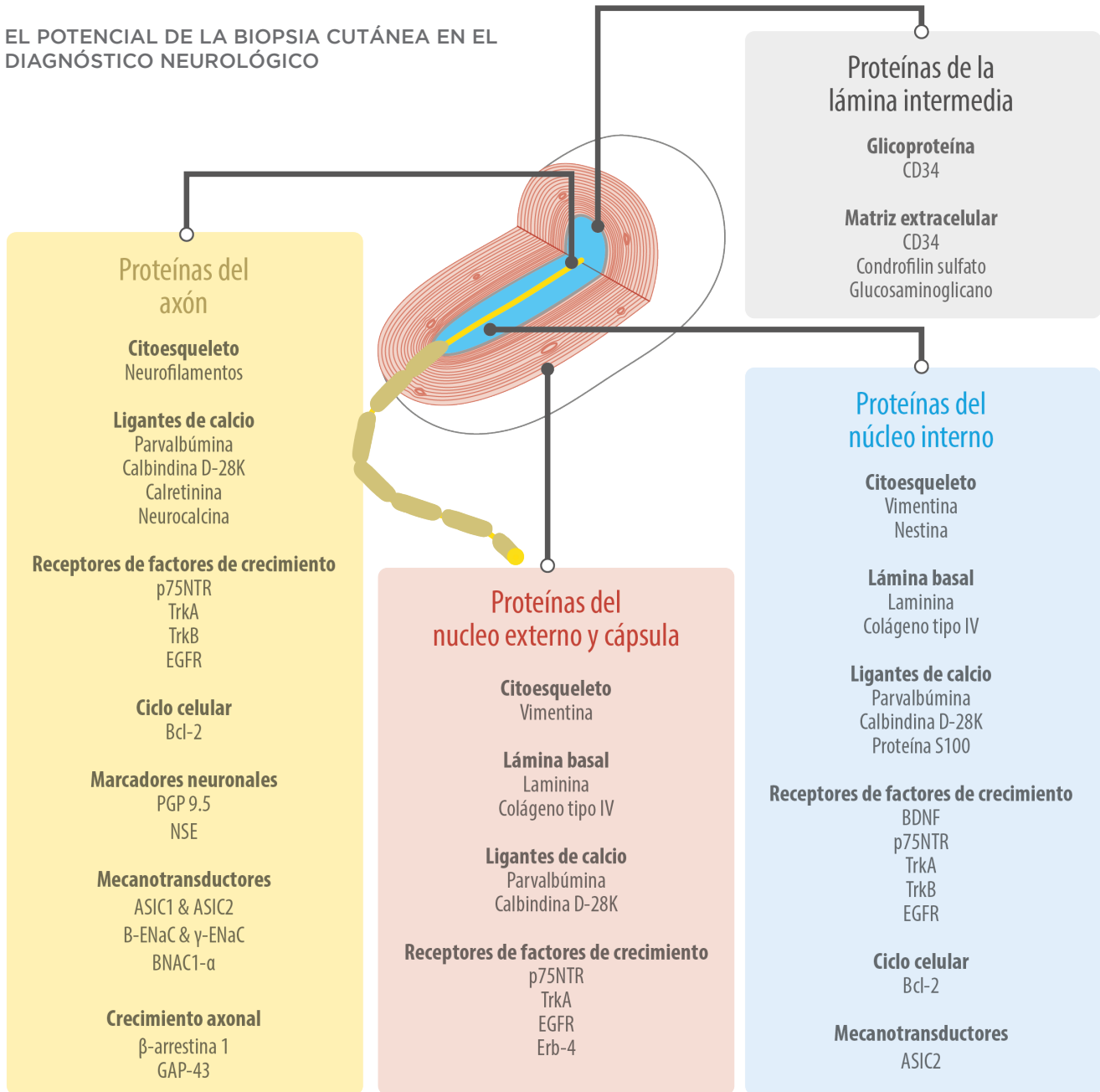


FIGURA 12.- Mecanismos implicados en la mecanotransducción: la fuerza que deforma un corpúsculo sensitivo, hasta llegar a la membrana del axón, tiene que modificar las membranas celulares y las proteínas del citoesqueleto de las células que forman los diferentes sistemas laminares lo rodean y finalizan abriendo canales iónicos presentes en la membrana axónica. Ello induce la entrada de iones al axoplasma, principalmente de Ca^{2+} y se origina el potencial de receptor que después se propaga, como potencial de acción.



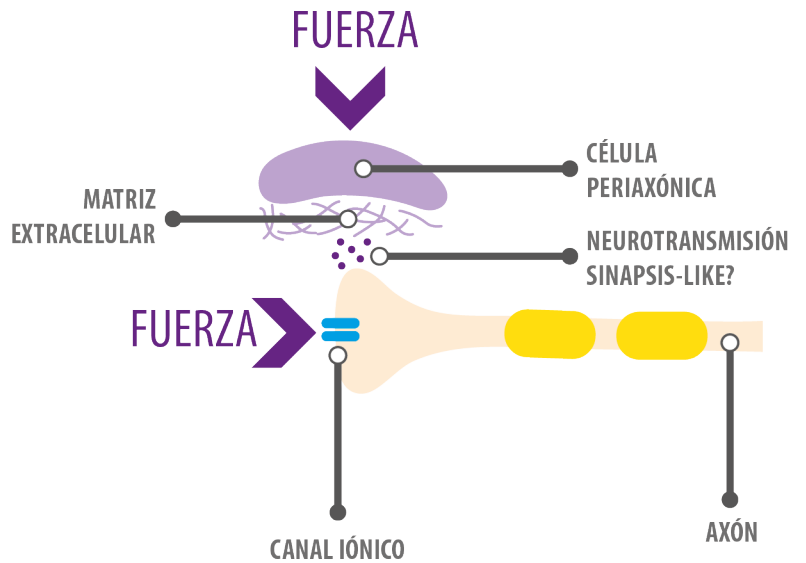
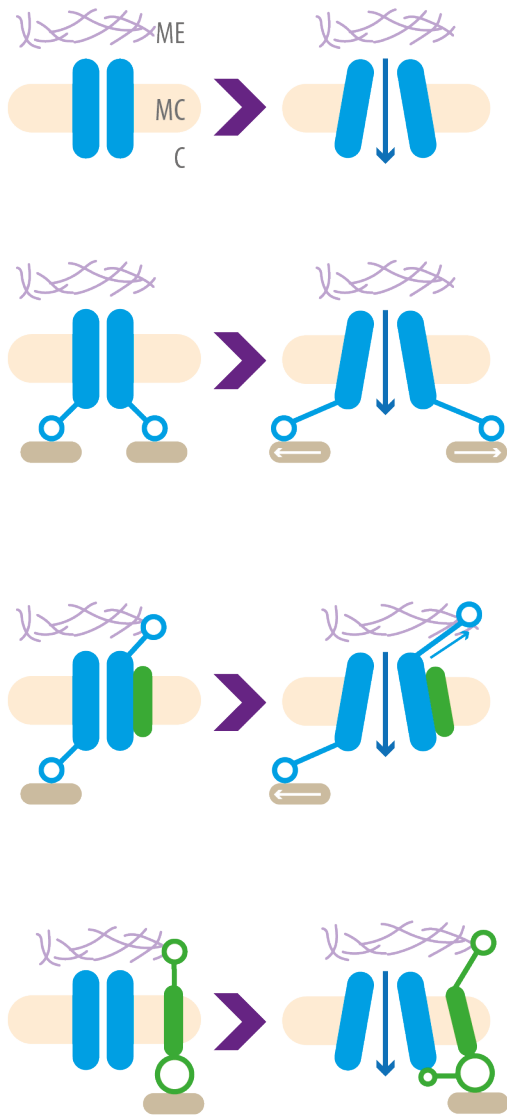


FIGURA 13.- Posibles mecanismos de activación de los canales iónicos en las membranas celulares (izquierda) y mecanismo biológico de transmisión de la fuerza para generar un potencial de receptor en un corpúsculo sensible.

3. EL ORIGEN DE LOS ESTÍMULOS TÁCTILES: LOS CORPÚSCULOS SENSITIVOS

ENa ⁺ C/Degenerin	β-ENa ⁺ C, γ-ENa ⁺ C ASIC1, ASIC2, ASIC3
TRP	TRPA1, TRPC1, TRPC3, TRPC6, TRPV1, TRPV2, TRPV4, TRPM3, TRPM4, TRPM7
Two-Pore domain K ⁺	TREK1, TRAAK2, TREKS
Piezo	Piezo1, Piezo2

TABLA 1.- Potenciales canales iónicos mecanosensibles en las células de los eucariotas.
Basada en Del Valle y cols. (2012) y Gu y Gu (2014).

Las DEG/ENa⁺C son proteínas que pueden funcionar como mecanosensoras en un amplio rango de células y se han detectado en las neuronas mecanosensitivas de los ganglios sensitivos y en los propios corpúsculos sensitivos. Además, los animales deficientes en algunas DEG/ENa⁺C presentan alteraciones sensoriales específicas como disminución de la sensibilidad al tacto ligero.

Dentro de la superfamilia DEG/ENa⁺C, los canales ASIC (*acid-sensing ion channels*) pertenecen a la familia de los canales de sodio cerebrales (BNaC). Cada canal está formado por cuatro subunidades que pueden ser idénticas o no. Se han descrito cuatro genes que codifican para siete isoformas: ASIC1 o ACCN2 (isoformas 1a, 1b y 1b2), ASIC2 o ACCN1 (isoformas 2a y 2b), ASIC3 y ASIC 4, algunas de las cuales se han detectado en las neuronas mecanosensitivas y los mecanorreceptores cutáneos. Los animales con alteraciones en algunos de estos canales presentan defectos en la mecanosensación, ya sea por disminución o por incremento.

La superfamilia de canales iónicos TRP consta de siete familias: TRPC (*canonical*), TRPV (*vanilloid*), TRPM (*melastatin*), TRPP (*polycystin*), TRPML (*mucolipin*), TRPA (*ankyrin*) y TRPN (*NOMPC-like*, solo presente en invertebrados y peces). Constituyen canales iónicos relacionados con una gran variedad de estímulos. Las proteínas TRP implicadas en canales activados, directa o indirectamente, por estímulos mecánicos incluyen: TRPC1, TRPC3, TRPC6, TRPV1, TRPV2, TRPV4, TRPM3, TRPM4, TRPM7, TRPP1, TRPP2 y TRPA1. La mayoría de ellos están presentes en las neuronas mecanosensitivas y, algunas, en los corpúsculos sensitivos.

También algunos canales activados por potasio, como TREK/TRAAK y el canal de K⁺ relacionado con TWIK (*Tandem pore domain weak inward rectifying K⁺ channel*)/Canal relacionado con TWIK activado por ácido araquidónico, se activan directamente por estiramiento de la membrana celular y se han detectado en neuronas sensitivas de ganglio raquídeos.

EL TACTO. TOCAR Y SENTIR

Mecanoproteínas	Tipo de neurona	Especie
ASIC1	Pequeña	Ratón
	Pequeña, intermedia y grande	Rata
ASIC2	Intermedia y grande	Ratón
	Intermedia y grande	Rata
ASIC3	Intermedia y grande	Ratón
	Intermedia y grande	Rata
TRPV2	Grande	Ratón
TRPV4	Grande	Rata, ratón, humano y pollo
TRPC1	Pequeña	Ratón
TRPC3	Pequeña	Ratón
TRPC6	Pequeña	Ratón
TREK	Intermedia y grande	Rata
Piezo 1 y 2	Todas las neuronas	Ratón

TABLA 2.- Expresión y localización de mecanoproteínas en los DRG. Modificada de Del Valle y cols. (2012).

Mecanoproteínas	Tipo de mecanorreceptor	Especie
α -ENaC	Ausente	Rata, ratón
β -ENaC	Corpúsculos de Ruffini	Rata
	Corpúsculos de Pacini	Rata, ratón
	Corpúsculos de Meissner	Rata
	Folículos pilosos	Rata
γ -ENaC	Corpúsculos de Pacini	Rata, ratón
	Corpúsculos de Meissner	Rata
	Folículos pilosos	Rata

3. EL ORIGEN DE LOS ESTÍMULOS TÁCTILES: LOS CORPÚSCULOS SENSITIVOS

Mecanoproteínas	Tipo de mecanorreceptor	Especie
ASIC1	Corpúsculos de Pacini	Humano
ASIC2	Corpúsculos de Meissner	Ratón, humano, macaco
	Folículos pilosos	Ratón
	Complejo de neurita-célula de Merkel	Ratón
	Corpúsculos de Pacini	Ratón, humano
ASIC3	Corpúsculos de Meissner	Ratón
	Terminaciones en empalizada	Ratón
	Complejo de neurita-célula de Merkel	Ratón
	Corpúsculos de Pacini: Ausente	Humano
	Corpúsculos de Ruffini	Ratón
TRPV4	Corpúsculos de Meissner	Ratón, humano
	Corpúsculos de Pacini	Humano
	Folículos pilosos	Ratón
	Complejo de neurita-célula de Merkel	Ratón
TRPC6	Corpúsculos de Meissner	Humano
Piezo2	Complejo de neurita-célula de Merkel	Ratón, humano
	Corpúsculos de Meissner	

TABLA 3.- Expresión y localización de mecanoproteínas en los mecanorreceptores cutáneos.
Modificada de Del Valle y cols. (2012).

Pero de todos los canales iónicos mecanosensibles identificados hasta ahora solo los de la **familia Piezo**, en especial Piezo2, se ha demostrado que intervienen directamente en la mecanotransducción. Los animales deficientes Piezo2 presentan un déficit casi total en la percepción del tacto fino y en la propiocepción, sin presentar otras deficiencias somatosensoriales.

En las tablas 2 y 3, basadas en Del Valle y cols. (2012), se resumen los candidatos a mecanoproteínas en las neuronas sensitivas y en los corpúsculos sensitivos.



4. LAS VÍAS NERVIOSAS DE CONDUCCIÓN Y LOS MECANISMOS CORTICALES DEL TACTO



[4.]

La sensibilidad táctil se conduce hacia el cerebro, junto con otras modalidades de sensibilidad, por medio de una cadena de tres neuronas, que sinaptan entre ellas y se extienden desde los corpúsculos sensitivos de la piel hasta la corteza cerebral. Como se ha comentado previamente en los corpúsculos sensitivos se produce la mecanotransducción, es decir, la conversión de los estímulos mecánicos en impulsos eléctricos (el potencial de acción). Los cuerpos de los axones que forman los corpúsculos, como se ha comentado reiteradamente, están en los ganglios sensitivos raquídeos. Después el estímulo se conduce hasta unos núcleos del sistema nervioso central situados en el límite entre la médula espinal y el tronco del encéfalo y se establece una sinapsis. Los axones de las neuronas que forman dichos núcleos cruzan al lado contrario del encéfalo y llegan a un núcleo situado en el espesor de los hemisferios cerebrales denominado tálamo, donde se establece una nueva sinapsis. Finalmente, los axones de las neuronas del tálamo alcanzan la corteza cerebral donde

los estímulos táctiles se reconocen y se interpretan. Por tanto, la sensibilidad de la mitad del cuerpo se analiza en el hemisferio cerebral del lado contrario. Por otro lado, la localización de los cuerpos de las neuronas que forman la cadena de conducción en los ganglios raquídeos, núcleos del tronco del encéfalo y en el tálamo, hace que se denominen neurona periférica, neurona central y neurona talámica (figura 14).

Por otro lado, las vías nerviosas que conducen la sensibilidad táctil son diferentes para el territorio del tronco, extremidades y parte posterior de la piel de la cabeza, y para la cara. En otras palabras, son diferentes las vías de conducción del tacto en la espalda o en la cara; por ello se expondrán en dos apartados diferentes.

4.1. VÍAS NERVIOSAS DE CONDUCCIÓN

4.1.1. Territorio de los nervios raquídeos

La primera neurona (periférica) tiene su soma localizado en los ganglios raquídeos. Se trata de neuronas pseudomonopolares cuya prolongación periférica, formando parte de los nervios, llega a los receptores cutáneos del tacto que se describieron en el capítulo anterior; la prolongación central entra en la médula espinal por la raíz posterior de los nervios raquídeos. Las neuronas táctiles suelen ser de tamaño intermedio y representan en torno al 20% de la población total (cerca del 70% son neuronas

nociceptivas y el 10% restante propioceptivas). Por el tamaño de los somas de las que proceden y sus características estructurales, las fibras que forman el cordón posterior de la médula espinal son en su mayoría de tipo A β , en completa consonancia con el hecho de que forman corpúsculos sensitivos en la piel.

Las neuronas sensitivas de los ganglios raquídeos se originan a partir de células de la cresta neural. A medida que el embrión crece, un subconjunto de ellas da lugar a neuronas somatosensoriales. Todas las neuronas somatosensoriales requieren para su especificación la expresión de neurogenina 1 o 2 (Ngn1/2). Y las que expresan Ngn2 son aferentes A- β y A- δ con cuerpos celulares de gran diámetro y axones mielinizados; estas neuronas se convertirán en mecanorreceptores de bajo umbral o en propioceptores. Los factores de transcripción que especifican mecanorreceptores incluyen MafA y c-Maf, que facilitan la especificación de las neuronas mecanosensoriales mediante el mantenimiento de la expresión de los receptores para las neurotrofinas Ret y Gfra2. Las neuronas mecanorreceptivas adquieren sensibilidad al tacto poco después de su especificación, pero requieren maduración postnatal para adquirir las propiedades fisiológicas de adultos (Jenkins y Lumpkin, 2017).

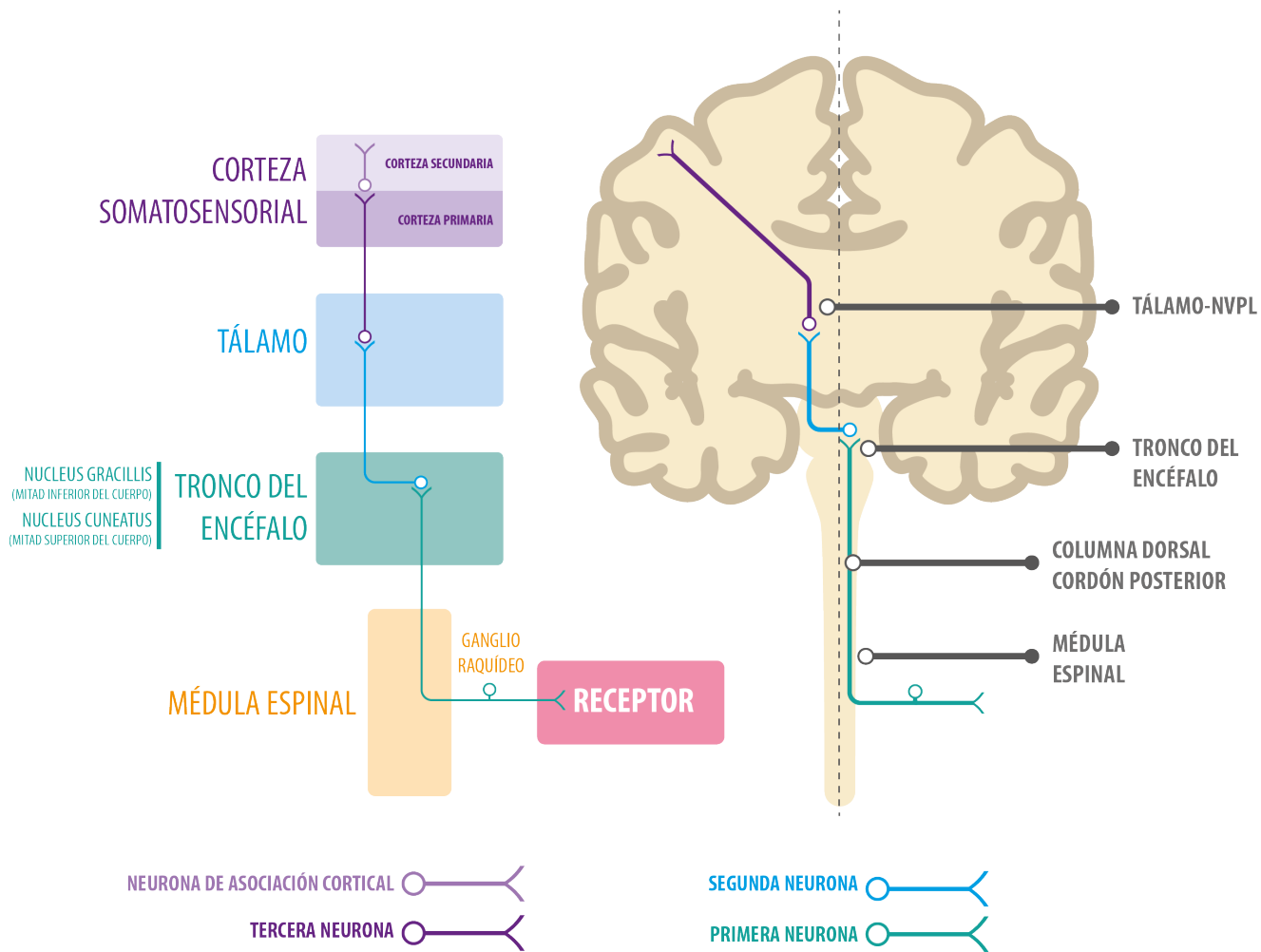


FIGURA 14.- Esquema básico de las vías sensitivas a la corteza cerebral. Están formadas por una cadena de tres neuronas: la primera siempre se encuentra en un ganglio raquídeo, la tercera en el tálamo del lado contrario y, consecuentemente, el axón de la segunda neurona es cruzado.

La prolongación central de la neurona periférica entra en la médula espinal por el surco posterolateral y comienza a ascender a lo largo de toda ella, formando los cordones posteriores de la médula hasta alcanzar la parte baja del tronco del encéfalo. Es decir, los cordones posteriores de la médula espinal están formados por las prolongaciones centrales de axones de neuronas de las primeras neuronas y no por axones de neuronas centrales como ocurre en otros tipos de sensibilidades. Dentro del cordón posterior, las fibras están ordenadas (somatotopía): las más mediales, es decir, las más próximas a la línea media, son las que tienen un origen más bajo (coxígeas y sacras) y las más externas las que tienen origen más alto (cuello). En la región cervical el cordón posterior está dividido en dos fascículos de Goll o grácil el interno, y de Bourdach o cuneiforme el externo; por el primero va la sensibilidad táctil de las extremidades inferiores y el tronco (*fasciculus gracillis*); por el segundo el de las extremidades superiores y el cuello (*fasciculus cuneatus*).

El soma de la segunda neurona se encuentra en los núcleos de Goll (*nucleus gracillis*) y Bourdach (*nucleus cuneatus*). Se localizan en la parte baja del tronco del encéfalo a los lados del ángulo inferior del suelo del ventrículo rombencefálico (IV ventrículo) y determinan dos relieves identificables a simple vista. Los axones de neuronas de ambos núcleos forman el fascículo bulbo-talámico que cruza la línea media en la parte baja de la protuberancia y se cruzan con el del lado contrario formando una

X denominada decusación de las sensibilidades o *decussatio lemniscorum*, que se incorpora al lemnisco medial y alcanza el núcleo ventral posterolateral del tálamo. En este núcleo nervioso está el soma de la tercera neurona, cuyos axones se proyectan a través del brazo anterior de la cápsula interna del cerebro sobre la circunvolución retrorolandica o *gyrus postcentralis*.

4.1.2. Territorio del trigémino

En el territorio de la cara, innervado por el nervio trigémino, se mantiene la estructura de cadena de tres neuronas, pero, lógicamente, la localización de las mismas cambia.

La primera neurona está en el ganglio del trigémino (ganglio de Gasser). La prolongación periférica de sus axones entra por la cara lateral de la protuberancia, formando la raíz gruesa del nervio, y llega a la porción protuberancial del núcleo en maza (*nucleus sensibilis* o sensitivo principal). Dentro de él se consideran dos porciones: la dorsomedial, que recibe aferencias de la cavidad oral, y la ventrolateral, que recibe inputs de las tres divisiones trigémino; de la primera se origina el fascículo trigémino-talámico dorsal y el fascículo trigémino-talámico ventral, respectivamente, que alcanzan el núcleo ventral posterolateral del tálamo. Los axones de las neuronas de este núcleo alcanzan finalmente el analizador cortical primario del tacto.

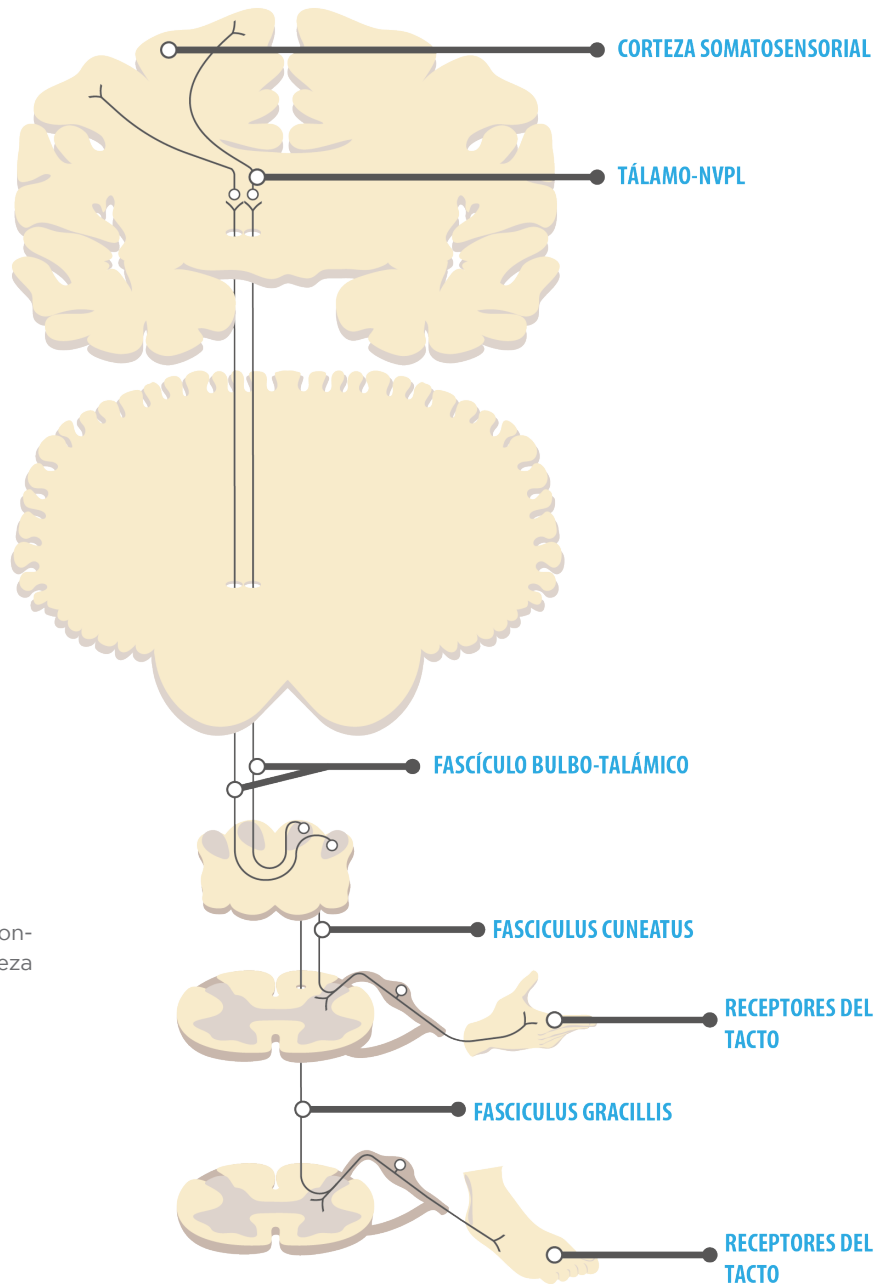


FIGURA 15.- Esquema de la vía que conduce la sensibilidad del tacto a la corteza cerebral.

La vía de conducción que se describe en los párrafos anteriores es la que puede encontrarse históricamente en todos los libros de neuroanatomía. Esta vía, que puede denominarse «vía directa», no hace ningún tipo de sinapsis en la médula espinal, como sí sucede con la vía que conduce los estímulos nociceptivos. Según el modelo clásico que acabamos de describir, los LTMR proyectan la prolongación central de sus axones, a través de los cordones posteriores o las columnas dorsales de la médula espinal, a núcleos de *gracillis* y *cuneatus* de la parte baja del tronco del encéfalo.

Sin embargo, estudios recientes realizados en roedores también atribuyen un papel importante a las neuronas del asta posterior de la médula espinal en la conducción de la sensibilidad y procesamiento del tacto. Ello cambia radicalmente el conocimiento establecido desde hace casi un siglo y medio.

Según el nuevo concepto propuesto por Abraira y Giny (2013), el asta posterior de la médula espinal (y los núcleos sensitivos del trigémino en el tronco del encéfalo) reciben las proyecciones centrales de los LTMR que inervan la piel. Por lo tanto, todos los tipos de fibras nerviosas de los LTMR, con sus propiedades específicas de umbrales de excitación, velocidades de conducción, patrones de picos y cinética de adaptación, convergen en el asta posterior. Sorprendentemente, esta convergencia de las entradas LTMR sobre las neuronas del asta se produce de una manera somatotópica, columnar, y estas columnas son probablemente los lugares clave de la integración y procesamiento

de LTMR. En 1952 Bror Rexed estableció que el asta posterior de la médula espinal está dividido en láminas diferenciadas por su citoarquitectura que se numeran de la I a la VI desde la superficie a la parte central (**figura 16**).

Las arborizaciones centrales de los LTMR terminan en las láminas que están relacionadas con su clase funcional: las fibras en la lámina más externa (lámina I) y las fibras A β en las láminas más profundas (lámina VI). Por tanto, las neuronas de proyección del asta posterior que transmiten información táctil residen principalmente en las láminas profundas y representan dos poblaciones neuronales principales: neuronas postsinápticas de la columna posterior y neuronas táctiles espinocervicales del tracto, con características anatómicas y fisiológicas únicas. En base a esta concepción de las vías nerviosas de conducción del tacto es evidente que los cordones posteriores o columnas dorsales de la médula espinal no estarían compuestas exclusivamente por las prolongaciones centrales de los A β LTMR, sino también por los axones de las neuronas de proyección de las neuronas de las láminas profundas del asta posterior de la médula (denominadas neuronas postsinápticas del cordón posterior).

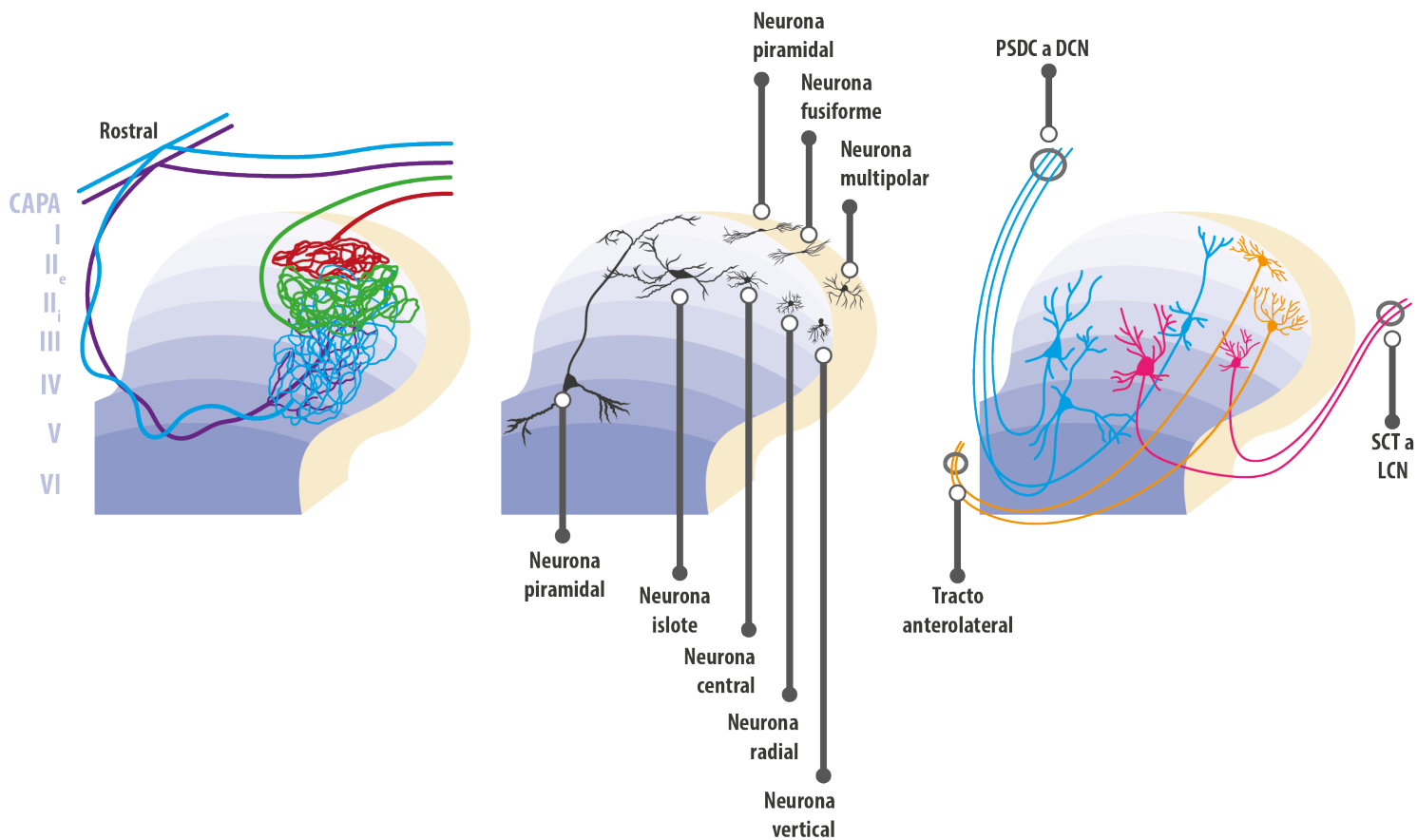


FIGURA 16.- Estructura y terminaciones de los LTMR en el asta posterior de la médula espinal. Tomada de Abraira y Ginty. La imagen de la izquierda muestra las terminaciones y organización columnar de Aβ RA- (fibras azules), Aβ SA- (fibras moradas), Aδ- (fibras verdes) y C-LTMR (fibras rojas). Estas unidades de procesamiento de LTMR representan inputs en varias interneuronas (B) y neuronas de proyección (C), cuyos cuerpos celulares y dendritas residen en el asta posterior.

¿POR QUÉ NOS FROTAMOS CUANDO NOS DAMOS UN GOLPE O CUANDO NOS PICA LA PIEL?

En 1962 Ronald Melzack y Patrick Wall publicaron un artículo de revisión y opinión sobre la teoría de control del dolor que reescribieron para la revista *Science* en 1965, con el título *Pain mechanisms: a new theory. A gate control system modulates sensory input from the skin before it evokes pain perception and response*. En este segundo artículo los autores exponían una nueva interpretación de los mecanismos del dolor. Este artículo se convirtió en un clásico para los neurobiólogos y es considerado un hito en los conocimientos sobre el dolor. A partir de ese momento comenzó a hablarse de la **gate control theory**, castellanizada como Teoría de la compuerta y Teoría de la puerta de entrada. Y aunque con posterioridad se han hecho revisiones y modificaciones a la misma, sus postulados básicos son ampliamente aceptados por la comunidad científica (ver Sufka y Price, 2002). La *gate control theory* plantea, de manera resumida, que la información sensorial que puede dar lugar al dolor se modula y modifica por el sistema nervioso central y no se transmite directa y simplemente a lo

largo de una vía y se basa en que la señal de tacto que enviamos al sistema nervioso cuando frotamos la zona interfiere con la señal de dolor, o de picor, y hace que esta sea menor. Las neuronas C nociceptivas (de baja velocidad de conducción) envían la información a la médula espinal, donde se transmite a otras neuronas de proyección cuyos axones transportan la señal al sistema nervioso central (son las equivalentes a las segundas neuronas de la vía de conducción del dolor). Por su lado, las neuronas A β LTMR del tacto (de conducción rápida) también transmiten información a las neuronas de proyección. Pero además en el asta posterior de la médula existen neuronas que no proyectan fuera de ella que se denominan interneuronas y que tienen por función inhibir y desactivar las neuronas de proyección, de forma que no envíen la señal al sistema nervioso central.

La clave del mecanismo está en que la interneurona inhibidora puede ser controlada por las fibras C y las fibras A β : las fibras C la desactivan (haciendo que la neurona de proyección transmita el estímulo) y las fibras A β la activan (haciendo que no se transmita o lo haga de forma más débil). Por tanto, cuando se recibe un estímulo nociceptivo o un prurito se pone activa la fibra C y su señal

es enviada por la neurona de proyección al sistema nervioso central donde se procesa como dolor. Sin embargo, si simultáneamente se recibe un estímulo de tacto, como ocurriría cuando frotamos la zona después del golpe o un rascado leve cuando hay prurito, la fibra A β activa la interneurona inhibidora, aunque la fibra C la esté desactivando, por lo que la señal no se transmite y no se percibe dolor. A ello hay que sumar el hecho de la diferencia en la velocidad de conducción de ambos tipos de fibras, que consiente en que las fibras A β bloqueen las neuronas de transmisión incluso antes que llegue el estímulo nociceptivo.

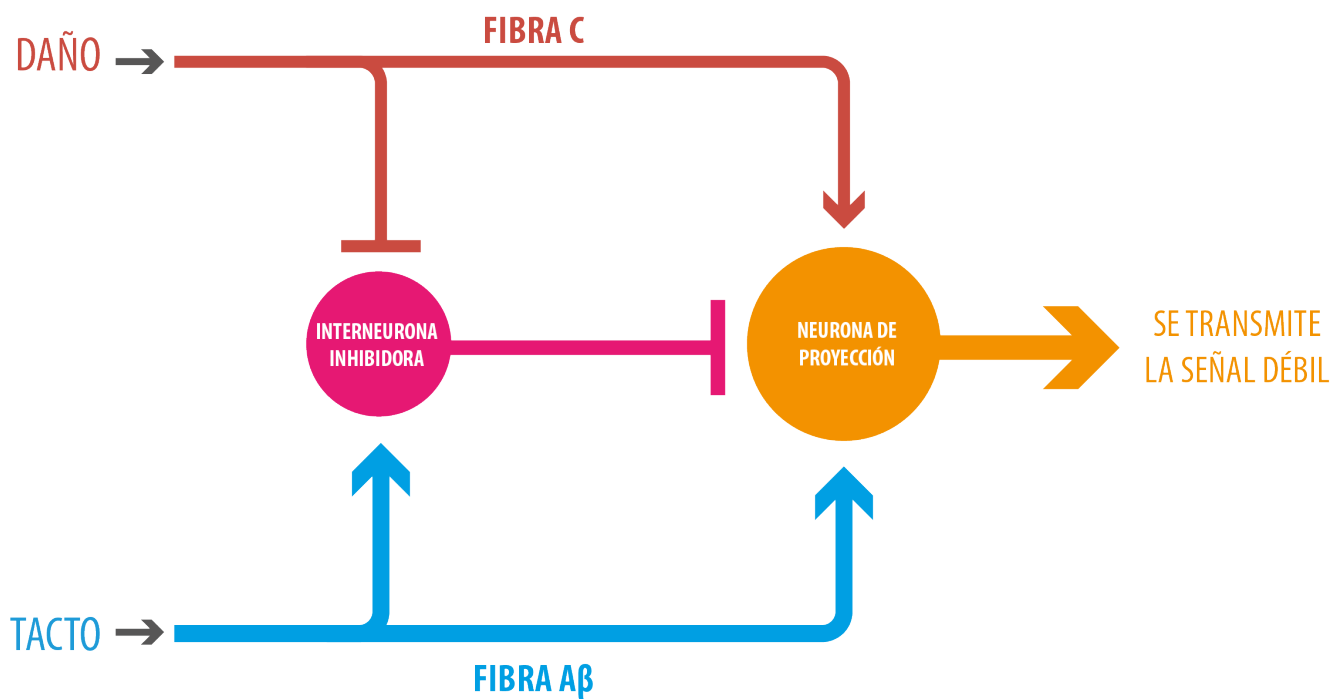
Sobre la base de la *gate control theory* se han ideado algunos tratamientos del dolor, de los que el más conocido es la estimulación eléctrica transcutánea de nervios periféricos (TENS), orientado a cerrar la puerta del sistema nervioso a los impulsos nociceptivos.

4.2. ORGANIZACIÓN DE LA CORTEZA SOMATOSENSORIAL

En general, las señales de todas las modalidades de sensibilidad terminan en la corteza cerebral por detrás del surco central o cisura de Rolando. Casi la mitad anterior del lóbulo parietal está encargada de recibir e interpretar las señales somatosensoriales y la mitad posterior de efectuar su interpretación en niveles de complejidad funcional todavía **más elevados**.

La corteza somatosensorial está situada en el lóbulo parietal de los hemisferios cerebrales por detrás de la cisura central o de Rolando y está formada por tres áreas. La primera se localiza en la circunvolución parietal ascendente y corresponde a la porción alargada, es el **área somatosensorial primaria SI** (áreas de Brodmann 3a, 3b, 1 y 2, en sentido anteroposterior). Está especializada en el análisis de la información procedente de los mecanorreceptores (también de los propioceptores y en menor medida de los nociceptores y los termorreceptores); es importante destacar que funcionalmente el área somatosensorial SI está organizada en columnas de neuronas que alternan los campos receptivos de los LTMR de adaptación rápida y adaptación lenta (**figura 17**). Recibe información directa de los núcleos talámicos ventral posterolateral y ventral posteromedial. En ella se observa, al igual que en el tálamo, una organización somatotópica que en el hombre se denomina homúnculo; en él, el tamaño con el que se representan

¿POR QUÉ NOS FROTAMOS CUANDO NOS DAMOS UN GOLPE O CUANDO NOS PICA LA PIEL?



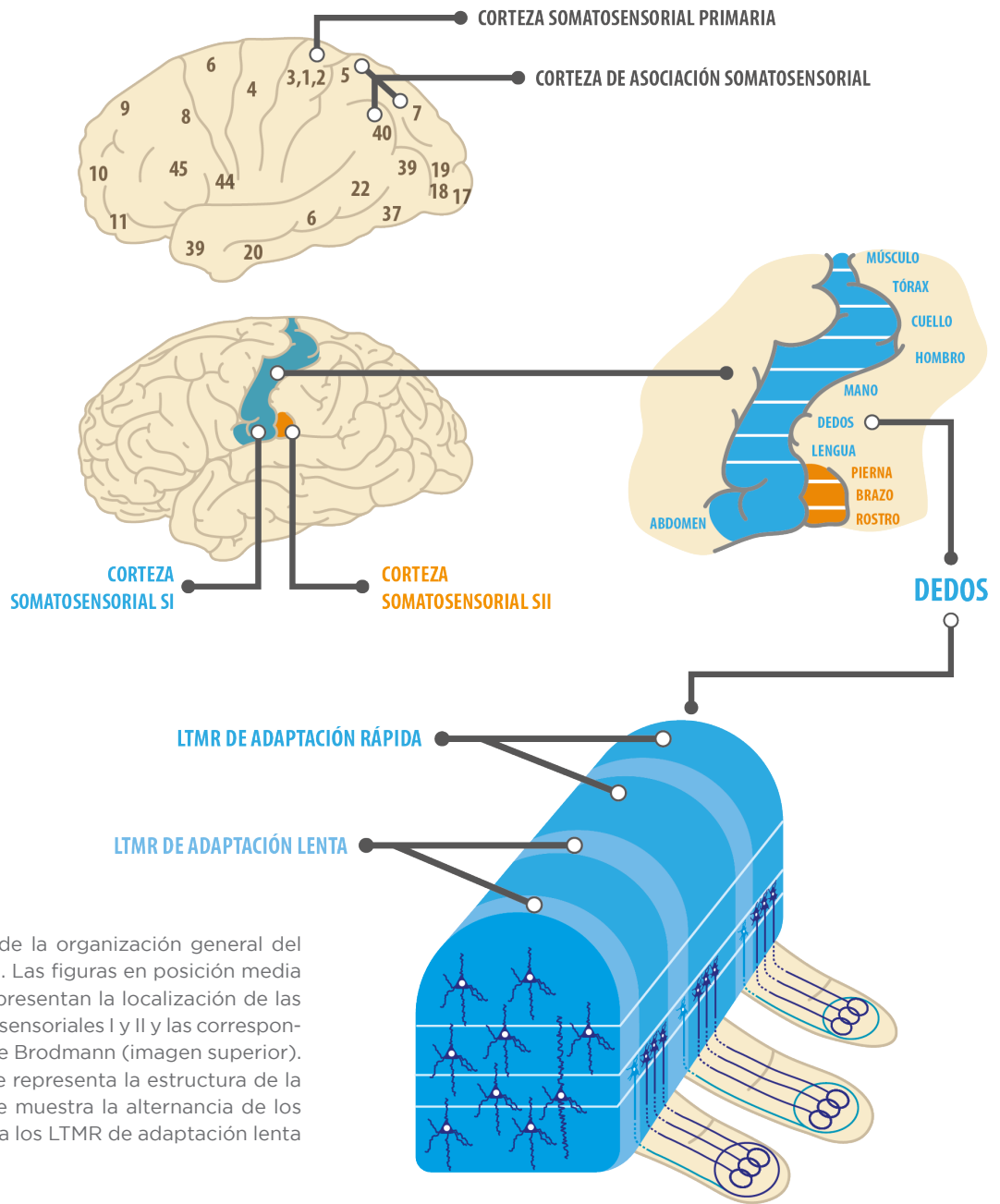


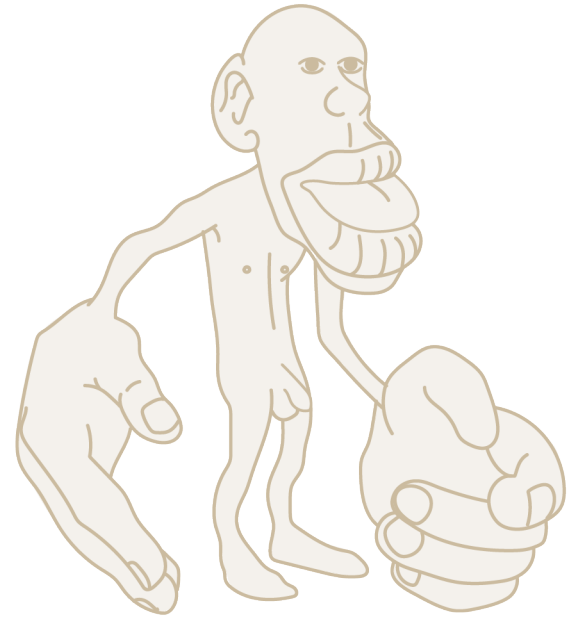
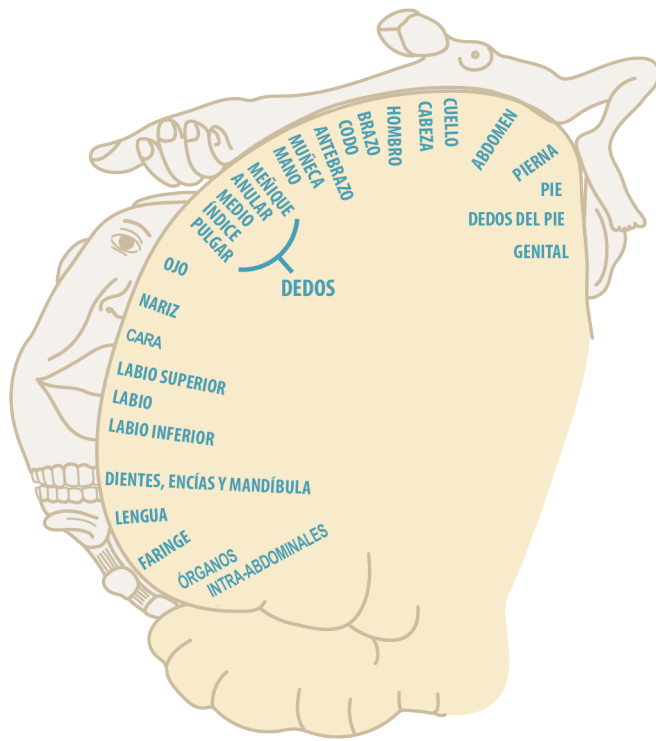
FIGURA 17.- Esquema de la organización general del córtex somatosensorial. Las figuras en posición media derecha e izquierda representan la localización de las áreas corticales somatosensoriales I y II y las correspondencias con las áreas de Brodmann (imagen superior). En la imagen inferior se representa la estructura de la corteza SI, en la que se muestra la alternancia de los campos receptores para los LTMR de adaptación lenta y rápida.

las diferentes partes del cuerpo es proporcional a la zona de corteza que ocupan en el área SI (figura 18).

En el lóbulo parietal se localizan las áreas de la sensibilidad somática I (áreas 3, 1 y 2 de Brodmann, localizadas en la circunvolución parietal ascendente o giro post central) y área de la sensibilidad somática II (áreas 5, 7, 39 y 40 de Brodmann). El motivo de dividir las en dos áreas es que en cada una de ellas se encuentra una orientación espacial separada y característica de las diferentes partes del cuerpo. SI se proyecta a la **corteza somatosensorial secundaria SII** (área 40 de Brodmann) y al lóbulo parietal posterior (áreas 5 y 7). El área SII tiene también organización somatotópica, pero se cree que recibe información sensitiva de ambos lados del cuerpo a partir de ambos tálamos. Las **áreas 5 y 7 de Brodmann** de la corteza cerebral, situadas detrás del área sensitiva somática SI y por encima de SII, son **áreas de asociación sensitiva**, dado que reciben información de diferentes áreas corticales y núcleos cerebrales (SI y SII, de los núcleos ventrobasales del tálamo, de otras áreas del tálamo, de las cortezas visual y auditiva), que se vinculan con motivaciones y oportunidades particulares para la acción. Gracias a esta zona de la corteza, se pueden reconocer e identificar los estímulos y objetos del perimundo, ya que permite la evaluación y comprensión de las características generales de estos.

Las lesiones del área somatosensorial primaria conllevan la disminución o pérdida del reconocimiento de los diferentes aspectos de la sensibilidad general (agnosias) e incluye: disminución o pérdida de las sensaciones de dolor y térmicas, alteraciones en la capacidad de percibir la posición del propio cuerpo y de los movimientos y deterioro de las sensaciones y funciones táctiles que impiden.

Los datos sobre la corteza somatosensorial que se acaban de comentar tienen que ver con la sensibilidad táctil discriminativa. Pero ¿dónde se analizan los datos del tacto afectivo? Los datos disponibles indican que el tacto afectivo llega desde el tálamo al opérculo parietal, la corteza insular (lóbulo de la ínsula de Reil) (Morrison y cols., 2010; Masson y cols., 2018), la corteza orbitofrontal (McGlone y cols., 2014), el sulcus temporal superior (Gordon *et al.*, 2013) y la corteza cingulada anterior (Olausson y cols., 2002, 2008). La ínsula y la corteza cingulada anterior han sido identificadas como críticas para la detección de la saliencia, el sulcus temporal superior juega un papel crucial en el procesamiento emocional y la cognición social y la corteza orbitofrontal está involucrada en la percepción de la recompensa (ver Pleger y Villringer, 2013).



LATERAL ● ————— ○ MEDIAL

FIGURA 18.- Proyección sobre la corteza SI de las diferentes partes de la mitad del cuerpo del lado contrario (izquierda) y forma homuncular de cómo nos siente nuestro cerebro.



5. ASPECTOS PSICOSOCIALES DEL TACTO



[5.]

La capacidad discriminatoria de la experiencia táctil, mediada por fibras mielínicas $A\beta$ y $A\delta$, es crucial para el control sensorial y la exploración de los objetos que nos circundan. Pero no explica algunas de las experiencias somatosensoriales más importantes de la vida diaria: la transmisión de información afectiva y social. El contacto social es capital para el desarrollo humano, dando forma a la recompensa social, el apego, la comunicación cognitiva y la regulación emocional a lo largo de toda la vida. Este componente socio-afectivo del tacto se relaciona con las fibras C amielínicas.

La evidencia reciente apunta a la existencia de subsistemas somatosensoriales para el tacto discriminativo y afectivo (McGlone y cols., 2014), y a lo largo de la última década se han realizado notables avances en la conceptualización e incluso cuantificación de la dimensión táctil afectiva (Olausson y cols., 2002, 2010; Ackerley y cols.,

2014). A diferencia de la naturaleza directa del tacto discriminativo, el rango del tacto afectivo es menos específico y abarca desde la sensación de un orgasmo agradable a sensaciones insoportablemente desagradables. Y todo ello se complica por los condicionamientos del contexto, el género y la sexualidad, la cultura y otros factores individuales, interpersonales y sociales (Morrison y cols., 2010; Ellingsen y cols., 2016).

La distinción fundamental entre ambos sistemas táctiles, discriminatorio y afectivo, puede resumirse así: el primero detecta propiedades en el entorno extrapersonal (es decir, forma, textura, etcétera) que exploran de forma activa, mientras que el segundo media el tacto recibido pasivamente de otras personas. Los circuitos neuronales de ambos tipos de tacto se superponen en la zonas cerebrales relacionadas con la recompensa y la interocepción, lo que permite que el tacto emocional funcione como medio de unión entre la estimulación extrapersonal y el mundo intrapersonal propio (Jönsson y cols., 2015).

Desde un punto de vista funcional, el tacto tiene una importancia capital dentro de los procesos de formación del sistema nervioso central, y su maduración sigue un proceso de alimentación y retroalimentación, pues la organización del sistema somatosensorial central se encuentra influenciada por el patrón espaciotemporal de activación de los receptores cutáneos (Nicoletis y cols., 1996). En base a estos datos se acepta que la maduración del sistema nervioso central y la del sistema nervioso periférico van en paralelo (Lauronen y cols., 2006; Pihko y cols., 2009).

El tacto es la modalidad sensorial que primero se desarrolla, convirtiéndose en una especie de armazón sensorial en el que se percibe el propio cuerpo y el sentido de «sí mismo» (Bremner y Spence, 2017). Los estudios disponibles sugieren que los mecanismos más básicos del proceso somatosensorial ya están presentes desde edades muy tempranas. En el séptimo mes de gestación ya existe una madurez nerviosa suficiente para conducir impulsos periféricos a la corteza, y los cambios más significativos a partir de este momento se deben a una disminución de la latencia, principalmente por la mielinización de las vías, y el proceso de sinaptogénesis (Pihko y Lauronen, 2004). Pero se cree que los mecanismos básicos del procesamiento somatosensorial se desarrollan antes (para una revisión ver Nevalainen y cols., 2014). Un estudio en niños pretérmino demostró que la respuesta a estímulos sensitivos es inespecífica hasta las 35-37 semanas de gestación (Fabrizi y cols., 2011), mientras que estudios de comportamiento realizados en neonatos sugieren que ya existe algún tipo de discriminación táctil para formas y texturas a estas edades (Sann y Streri, 2008).

En los primeros meses de vida posnatal, el tacto es básico para la formación de vínculos familiares (Gordon y cols., 2010). En los seres humanos, el 65% de las interacciones entre madres y bebés implican comunicación táctil, que se asocia con reducciones inmediatas de las respuestas al estrés. Además, se ha observado que es más efectivo en las relaciones madre-hijo el tacto dinámico que el estático. La evidencia clínica y experimental apunta

a la importancia de las interacciones táctiles madre-bebé para la promoción de la salud mental y física. Además, algunos estudios indican que cuando las habilidades cognitivas sociales de los padres están comprometidas se traducen en relaciones táctiles alteradas, lo que tiene implicancia para la regulación emocional del bebé (Crucianelli y cols., 2019).

Pero la importancia del tacto no se limita a las fases iniciales de la vida. Estudios basados en el análisis de campos magnéticos evocados, realizados en sujetos con edades comprendidas entre el nacimiento y la vida adulta, indican que existe una maduración progresiva de las respuestas corticales a los estímulos táctiles desde el nacimiento hasta los dos años de vida, con un punto de inflexión significativo a los seis meses de vida, a partir del cual la maduración de la vía somatosensorial es más lenta (Pihko y cols., 2009); a los dos años las respuestas a estímulos táctiles ya son similares a las de los adultos (Lauronen y cols., 2006). Así, los mecanismos cerebrales asociados con los dos componentes del tacto están completamente maduros en los niños en edad escolar, pero continúan madurando durante algún tiempo, especialmente en mujeres (Björnsdotter y cols., 2014).

A medida que los niños alcanzan la madurez sexual y comienza la transición a la edad adulta, los cambios en su mundo social táctil continúan dando forma al cerebro y al comportamiento. La respuesta al tacto social se ve fuertemente influenciada por la sexualidad y la atracción romántica que se desarrolla durante esta etapa, con clara asimetría de género.

Con el avance de la vida adulta, los dos sistemas táctiles comienzan a disociarse y, mientras las habilidades táctiles discriminatorias disminuyen con la edad, el tacto afectivo-social aumenta progresivamente con el envejecimiento (Cascio y cols., 2019).

Los niños con autismo exhiben respuestas conductuales generalmente negativas al tacto (Cascio y cols., 2016; Foss-Feig y cols., 2012; Schauder y cols., 2015). El trastorno del espectro autista (TEA) es una condición asociada al desarrollo neurobiológico, que se manifiesta durante los tres primeros años de vida y que perdurará a lo largo de todo el ciclo vital. Los síntomas fundamentales son deficiencias persistentes en la comunicación y en interacción sociales y patrones restrictivos y repetitivos de comportamiento, intereses o actividades.



6. REFERENCIAS



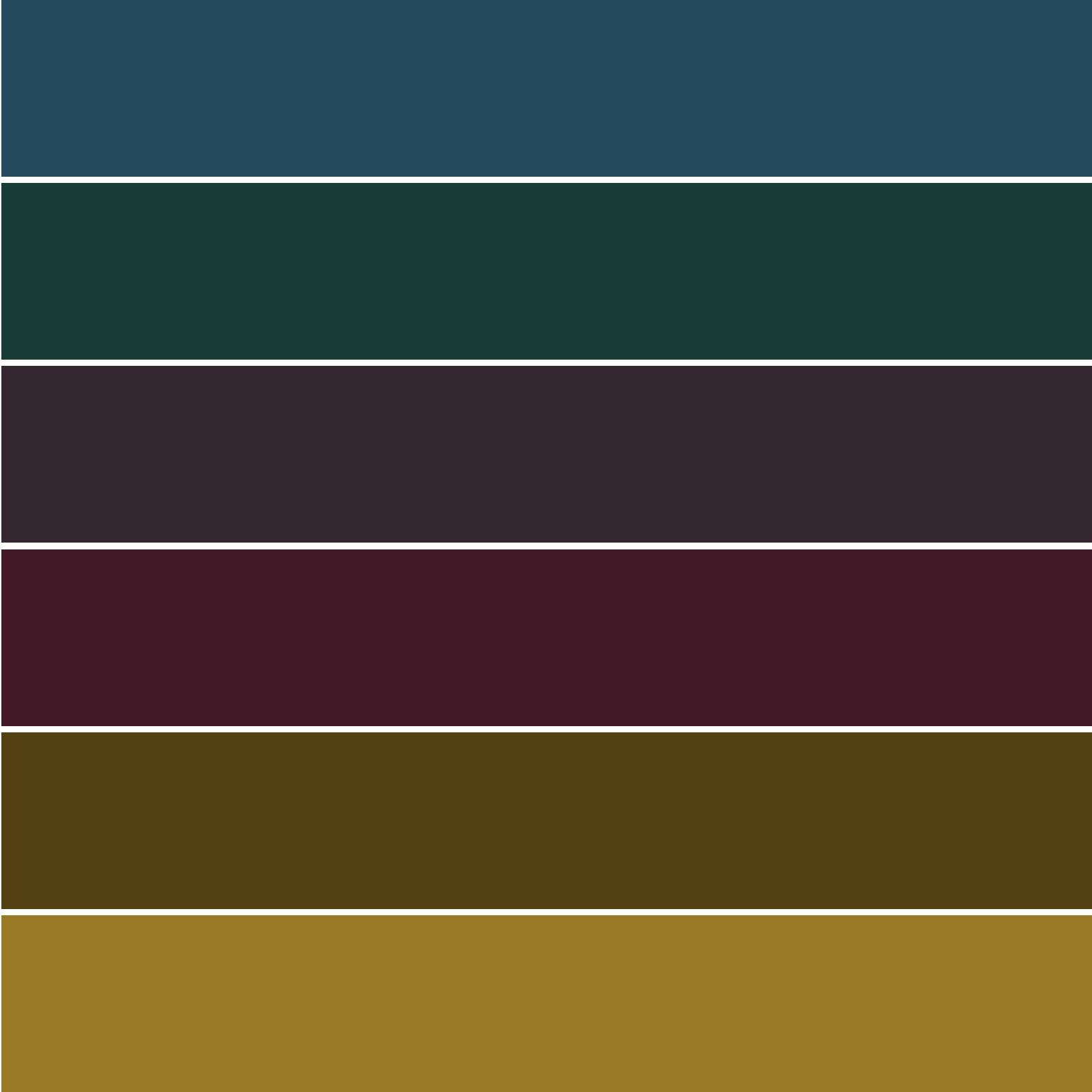
[6.]

- Abraira VE, Ginty DD. The sensory neurons of touch. *Neuron*. 2013; 79:618-39.
- Ackerley R, Backlund Wasling H, Liljencrantz J, *et al*. Human C-tactile afferents are tuned to the temperature of a skin-stroking caress. *J. Neurosci*. 2014; 34:2879-83.
- Adriaensen H, Gybels J, Handwerker HO, *et al*. Response properties of thin myelinated (A-delta) fibers in human skin nerves. *J Neurophysiol*. 1983; 49:111-22.
- Bell J, Bolanowski S, Holmes MH. The structure and function of Pacinian corpuscles: a review. *Prog Neurobiol*. 1994; 42:79-128.
- Björnsdotter M, Gordon I, Pelphrey KA, Olausson H, Kaiser MD. Development of brain mechanisms for processing affective touch. *Front Behav Neurosci*. 2014; 8:24.
- Bremner AJ, Spence C. The development of tactile perception. *Adv Child Dev Behav*. 2017; 52:227-68.
- Cascio CJ, Lorenzi J, Baranek GT. Self-reported pleasantness ratings and examiner-coded defensiveness in response to touch in children with ASD: effects of stimulus material and bodily location. *J Autism Dev Disord*. 2016; 46:1528-37.

- Cascio CJ, Moore D, Francis McGloneb D. Social Touch and Human Development. *Dev Cogn Neurosci*. 2019; 35:5-11.
- Crucianelli L, Wheatley L, Filippetti ML, *et al*. The Mindfulness of Maternal Touch: An Investigation of Maternal Mind-Mindedness and Mother-Infant Touch Interactions. *Dev Cogn Neurosci*. 2019; 35:47-56.
- Del Valle ME, Cobo T, Cobo JL, *et al*. Mechanosensory neurons, cutaneous mechanoreceptors, and putative mechanoproteins. *Microsc Res Tech* 2012; 75:1033-43.
- Ellingsen DM, Leknes S, Løseth G, *et al*. The neurobiology shaping affective touch: expectation, motivation, and meaning in the multisensory context. *Front Psychol*. 2016; 6.
- Fabrizi L, Slater R, Worley A, *et al*. A shift in sensory processing that enables de developing human brain to discriminate touch from pain. *Curr Biol*. 2011; 21:1552-8.
- Feito J, García-Suárez O, García-Piqueras J, *et al*. The development of human digital Meissner's and Pacinian corpuscles. *Ann. Anat*. 2018; 219:8-24.
- Fleming MS, Luo W. The anatomy, function, and development of mammalian A β low-threshold mechanoreceptors. *Front Biol (Beijing)*. 2013; 8.
- Foss-Feig JH, Heacock J, Cascio CJ. Tactile responsiveness patterns and their association with core features in autism spectrum disorders. *Res Autism Spectr Disord*. 2012; 6:337-44.
- García-Piqueras J, Cárcaba L, García-Mesa Y, *et al*. Chondroitin Sulfate in Human Cutaneous Meissner and Pacinian Sensory Corpuscles. *Anat Rec (Hoboken)* 2019a; 302:325-31.
- García-Piqueras J, Cobo R, Cárcaba L, *et al*. The Capsule of Human Meissner Corpuscles: Immunohistochemical Evidence. *J Anat*. 2020; 236:854-61.
- García-Piqueras J, García-Mesa Y, Cárcaba L, *et al*. Ageing of the somatosensory system at the periphery: age-related changes in cutaneous mechanoreceptors. *J Anat*. 2019b; 234:839-52.
- García-Piqueras J, García-Mesa Y, Feito J, *et al*. Class I and Class II small leucine-rich proteoglycans in human cutaneous pacinian corpuscles. *Ann Anat*. 2019c; 224:62-72.
- García-Piqueras J, García-Suárez O, Rodríguez-González MC, *et al*. Endoneurial CD34-positive cells define an intermediate layer in human digital Pacinian corpuscles. *Ann Anat*. 2017; 211:55-60.
- García-Suarez O, García-Mesa Y, García-Piqueras J, *et al*. The Cutaneous Biopsy for the Diagnosis of Peripheral Neuropathies: Meissner's Corpuscles and Merkel's Cells. In: *Desmystifying Polyneuropathy. Recent advances and New Directions*. P. Bozzetto-Ambrosi Ed. IntechOpen. 2019; 267-78.
- Gordon I, Voos AC, Bennett RH, *et al*. Brain mechanisms for processing affective touch. *Hum Brain Mapp*. 2013; 34:914-22.
- Gordon I, Zagoory-Sharon O, Leckman JF, *et al*. Oxytocin, cortisol, and triadic family interactions. *Physiol Behav*. 2010; 101:679-84.
- Gu Y, Gu C. Physiological and pathological functions of mechanosensitive ion channels. *Mol Neurobiol*. 2014; 50:339-47.
- Halata Z. Sensory innervation of the hairy skin (light and electron-microscopic study). *J Invest Dermatol*. 1993; 101:75S-81S.
- Jenkins BA, Lumpkin EA. Developing a sense of touch. *Development*. 2017; 144:4078-90.
- Johnson KO. The roles and functions of cutaneous mechanoreceptors. *Curr Opin Neurobiol*. 2001; 11:455-61.
- Johnson KO, Yoshioka T, Vega-Bermudez F. Tactile functions of mechanoreceptive afferents innervating the hand. *J Clin Neurophysiol*. 2000; 17:539-58.

- Jönsson EH, Wasling HB, Wagnbeck V, *et al.* Unmyelinated tactile cutaneous nerves Signal erotic sensations. *J Sex Med.* 2015; 12:1338-45.
- Keysers C, Kaas JH, Gazzola V. Somatosensation in social perception. *Nat Rev Neurosci.* 2010; 11:417-28.
- Lauronen L, Nevalainen P, Wikström H, *et al.* Immaturity of somatosensory cortical processing in human newborns. *Neuroimage.* 2006; 33:195-203.
- Li L, Rutlin M, Abaira VE, *et al.* The functional organization of cutaneous low-threshold mechanosensory neurons. *Cell.* 2011; 147:1615-627.
- Mahmud AA, Nahid NA, Nassif C, *et al.* Loss of the proprioception and touch sensation channel PIEZO2 in siblings with a progressive form of contractures. *Clin Genet.* 2017; 91:470-5.
- Maksimovic S, Baba Y, Lumpkin EA. Neurotransmitters and synaptic components in the Merkel cell-neurite complex, a gentle-tuch receptor. *Ann NY Acad Sci.* 2013; 1279:13-21.
- Malinovsky L. Sensory nerve formations in the skin and their classification. *Microsc Res Tech.* 1996; 34:283-301.
- Maricich SM, Morrison KM, Mathes EL, *et al.* Rodents rely on Merkel cells for texture discrimination tasks. *J Neurosci.* 2012; 32:3296-300.
- Masson HL, Van De Plas S, Daniels N, *et al.* The multi-dimensional representational space of observed socio-affective touch experiences *Neuroimage.* 2018; 175:297-314.
- McGlone F, Reilly D. The cutaneous sensory system. *Neurosci Biobehav Rev.* 2010; 34:148-59.
- McGlone F, Wessberg J, Olausson H. Discriminative and affective touch: sensing and feeling. *Neuron* 2014; 82:737-55.
- Melzack R, Wal, PD. On the nature of cutaneous sensory mechanisms. *Brain* 1962; 85:331-356.
- Melzack R, Wal, PD. Pain mechanisms: a new theory. A gate control system modulates sensory input from the skin before it evokes pain perception and response. *Science.* 1965; 150:971-9.
- Morrison I, Löken LS, Olausson H. The skin as a social organ. *Exp. Brain Res.* 2010; 204:305-14.
- Morrison KM, Miesegaes GR, Lumpkin EA, *et al.* Mammalian Merkel cells are descended from the epidermal lineage. *Dev Biol.* 2009; 336:76-83.
- Nevalainen P, Lauronen L, Pihko E. Development of Human Somatosensory Cortical Functions - What have We Learned from Magnetoencephalography: A Review. *Front Hum Neurosci.* 2014; 8:158.
- Nicolelis MA, De Oliveira LM, Lin RC, *et al.* Active tactile exploration influences the functional maturation of the somatosensory system. *J Neurophysiol.* 1996; 75:2192-6.
- Olausson H, Lamarre Y, Backlund H, *et al.* Unmyelinated tactile afferents signal touch and project to insular cortex. *Nat Neurosci.* 2002; 5:900-4.
- Olausson H, Wessberg J, Morrison I, *et al.* The neurophysiology of unmyelinated tactile afferents. *Neurosci. Biobehav Rev.* 2010; 34:185-91.
- Olson W, Dong P, Fleming M, *et al.* The specification and wiring of mammalian cutaneous low-threshold mechanoreceptors. *Wiley Interdiscip. Rev Dev Biol.* 2016; 5:389-404.
- Paré M, Behets C, Cornu O. Paucity of presumptive Ruffini corpuscles in the index finger pad of humans. *J Comp Neurol.* 2003; 456:260-6.
- Paré M, Elde R, Mazurkiewicz JE, *et al.* The Meissner corpuscle revised: a multiafferented mechanoreceptor with nociceptor immunochemical properties. *J Neurosci.* 2001; 21:7236-46.
- Pawson L, Slepecky NB, Bolanowski SJ. Immunocytochemical identification of proteins within the Pacinian corpuscle. *Somatosens Mot Res.* 2000; 17:159-70.

- Pihko E, Lauronen L. Somatosensory processing in healthy newborns. *Exp Neurol*. 2004; 190 Suppl1: S2-7.
- Pihko E, Nevalainen P, Stephen J, *et al*. Maturation of somatosensory cortical processing from the birth to adulthood revealed by magnetoencephalography. *Clin Neurophysiol*. 2009; 120:1552-61.
- Pleger B, Villringer A. The human somatosensory system: from perception to decision making. *Prog Neurobiol*. 2013; 103:76-97.
- Reed-Geaghan EG, Maricich SM. Peripheral Somatosensation: A Touch of Genetics. *Curr Opin Genet Dev*. 2011; 21:240-8.
- Rice FL, Albrecht PJ. Cutaneous Mechanisms of Tactile Perception: Morphological and Chemical Organization of the Innervation to the Skin. In: *The Senses: A Comprehensive Reference*; Basbaum, A., Kaneko, A., Shepherd, G., Westheimer, G., Eds.; Academic Press: San Diego, USA, 2008; 6:1-32.
- Roudaut Y, Lonigro A, Coste B, *et al*. Touch sense: functional organization and molecular determinants of mechanosensitive receptors. *Channels (Austin)*. 2012; 6:234-45.
- Sann C, Streri A. The limits of newborn's grasping to detect texture in a cross-modal transfer task. *Infant Behav Dev*. 2008; 31:523-31.
- Schauder KB, Muller CL, Veenstra-VanderWeele J, *et al*. Genetic variation in serotonin transporter modulates tactile hyperresponsiveness in ASD. *Re Autism Spectr Disord*. 2015; 10:93-100.
- Schlake T. Determination of hair structure and shape. *Seminars in cell & developmental biology*. 2007; 18:267-73.
- Sufka K, Pprice DD. Gate Control Theory Reconsidered. *Brain Mind*. 2002; 3:277-90.
- Van Keymeulen A, Mascré G, Kass Youseff K, *et al*. Epidermal progenitors give rise to Merkel cells during embryonic development and adult homeostasis. *J Cell Biol*. 2009; 187:91-100.
- Vega JA, García-Suárez O, Montaña JA, *et al*. The Meissner and Pacinian sensory corpuscles revisited new data from the last decade. *Microsc Res Tech*. 2009; 72:299-309.
- Vega JA, Haro JJ, Del Valle ME. Immunohistochemistry of human cutaneous Meissner and Pacinian corpuscles. *Microsc Res Tech*. 1996; 34:351-361.
- Vega JA, López-Muñiz A, Calavia MG, *et al*. Clinical implication of Meissner's corpuscles. *CNS Neurol Disord Drug Targets*. 2012; 11:856-68.
- Woo SH, Lumpkin EA, Patapoutian A. Merkel cells and neurons keep in touch. *Trends Cell Biol*. 2015; 25:74-81.
- Woodbury CJ, Koerber HR. Central and peripheral anatomy of slowly adapting type I low-threshold mechanoreceptors innervating trunk skin of neonatal mice. *J Comp Neurol*. 2007; 505:547-61.
- Wu G, Ekedahl R, Hallin RG. Clustering of slowly adapting type II mechanoreceptors in human peripheral nerve and skin. *Brain*. 1998; 121:265-79.
- Xiao Y, Williams JS, Brownell I. Merkel cells and touch domes: More than mechanosensory functions? *Exp Dermatol*. 2014; 23:692-5.
- Zelená J. Nerves and mechanoreceptors. Chapman & Hall, London. 1994.
- Zimmerman A, Bai L, Ginty DD. The gentle touch receptors of mammalian skin. *Science*. 2014; 346:950-4.





*No hay algo que conozcamos que no provenga de la percepción de los sentidos,
de la comprensión del alma y del entendimiento de la mente.*

ARISTÓTELES

De los sentidos aristotélicos clásicos (vista, oído, tacto, olfato y gusto) el del tacto es el menos conocido a pesar de que muchos aspectos de la interacción con el entorno son táctiles y digitales. El sentido del tacto es capaz de detectar diferentes cualidades de un objeto (forma, tamaño, rugosidad, dureza) pero también es capaz de desencadenar emociones intensas. La riqueza y variedad del universo táctil, que incluye aspectos tan dispares como la percepción de la superficie pulida de una esfera de metal, de un soplo, de un golpe contundente, o el contacto erótico es, en realidad, la interpretación que hace el cerebro de distintas fuerzas mecánicas que actúan sobre la piel y los receptores sensitivos que hay en ella. Y el cerebro las diferencia y reacciona de manera diferente ante cada una de ellas. Tacto es reconocer un objeto sin la intervención de otros sentidos y el escalofrío que desencadena un soplo sobre el vello; identificar sin emoción una pelota de tenis y la ternura del contacto con un muñeco de peluche. Lo que denominamos tacto, o lo que el cerebro percibe como tal es, pues, una integración compleja de lo que transmiten distintos tipos de órganos sensoriales presentes en la piel. En palabras de Zimmerman y colaboradores: «Al igual que los instrumentos individuales en una orquesta, cada subtipo de órgano sensorial cutáneo transmite una característica específica de las fuerzas que actúan sobre la piel, culminando colectivamente en una sinfonía musical de impulsos neuronales que el cerebro traduce como el tacto».

Las fuerzas transformadas en simple tacto y en emociones táctiles tienen repercusión afectiva y social. El tacto desempeña un importante rol en la socialización y formación de las estructuras sociales y de convivencia; «hacer las cosas con tacto» significa convencer sin causar daños en la relación con nuestros congéneres.

*De todos los sentidos la vista es la más superficial;
el oído, el más orgulloso; el olfato, el más voluptuoso;
el gusto, el más supersticioso e inconstante;
el tacto, el más profundo.*

D. DIDEROT

ISBN 978-956-01-0874-6



9 789560 108746