

Fisiología de la vibración

Physiology of vibration sense

Malamud-Kessler Caroline,* Estañol-Vidal Bruno,* Ayala-Anaya Samuel,* Sentíes-Madrid Horacio,* Hernández-Camacho Marco Abiel*

* Laboratorio de Neurofisiología Clínica. Departamento de Neurología y Psiquiatría.
Instituto Nacional de Ciencias Médicas y Nutrición “Salvador Zubirán”.

RESUMEN

Los mecanorreceptores cutáneos son esenciales para la percepción sensorial vibro-táctil. La percepción vibro-táctil depende principalmente de los mecanorreceptores de adaptación rápida (corpúsculos de Pacini y Meissner) y lenta (discos de Merkel). La sensibilidad vibratoria en la periferia tiene distintas características dependiendo de la región corporal que reciba su aferencia. Desde el punto de vista mecánico el sinusoide vibratorio posee distintas características (amplitud y frecuencia de disparo), que le confieren distintas propiedades y que generarán distintas características de la percepción vibro-táctil. La vía de transmisión del estímulo vibratorio consta de cuatro relevos conocidos que conservan una distribución somatotópica a lo largo del trayecto, y la codificación de las características vibro-mecánicas le confieren propiedades específicas. A nivel cortical, parece ser que el área somatosensorial secundaria (SII) recibe principalmente aferencias de los mecanorreceptores de alta frecuencia capaces de discriminar tanto la frecuencia como la amplitud (tono) del estímulo vibratorio. Finalmente, se reconoce que existe una coactivación de la corteza de asociación auditiva que depende tanto de las propiedades intrínsecas de la vibración (frecuencia, amplitud y duración) como de la retroalimentación del entorno.

Palabras clave: Amplitud, estímulo vibro-táctil, fisiología, frecuencia, mecanorreceptores, vía somatosensorial, vibración.

ABSTRACT

Skin mechanoreceptors are essential for the vibro-tactile sensory perception. The vibro-tactile perception depends mainly on both fast adapting receptors (Pacini and Meissner's corpuscles) and slow adapting ones (Merkel discs). Vibratory perception in the periphery has different characteristics depending on the skin surface that receives its afferents. From a mechanical point of view, the vibration sinusoid has different characteristics (amplitude and firing frequency), which confer diverse properties and will generate distinguishable features in the vibro-tactile perception. The vibratory stimuli transmission pathway from the periphery to the somatosensory cortex includes four neural relays that retain a somatotopic distribution along the way, and the signal decoding in each relay, preserves its mechanical characteristics. At a cortical level it appears that the secondary somatosensory area (SII) receives afferents mainly from high-frequency mechanoreceptors capable of discriminating primarily the frequency but also the amplitude (pitch) of the vibratory stimulus. Finally it is recognized that a co-activation of both somatosensory and auditory association cortices occurs, and that this co-activation is dependent on the intrinsic properties of the vibration sinusoid (frequency, amplitude and duration) as well as on the environmental feedback.

Key words: Amplitude, frequency, mechanoreceptors, physiology, vibro-tactile stimulus, somatosensory pathway, vibration.

INTRODUCCIÓN

FISIOLOGÍA DE LA SENSIBILIDAD VIBRATORIA

El sistema sensorial táctil está mediado por mecanorreceptores cutáneos, los cuales participan en la sensibilidad al tacto, presión, sentido de posición y vibración.^{1,2} Los mecanorreceptores en general son sensibles a la deformación o al estiramiento y existen en diversas partes del organismo, incluyendo la piel, los músculos, los tendones, aponeurosis, vasos sanguíneos y en diversas vísceras. El sistema sensorial mediado por los mecanorreceptores

transmite información básica al ser estimulado con las características de modalidad, localización, intensidad, duración, frecuencia de descarga y densidad de receptores estimulados. Esta información se codifica en subgrupos de receptores, axones y neuronas especializadas que activan a la corteza cerebral somatosensorial primaria y secundaria. Estos receptores y su conexión con las vías centrales y las áreas de destino en la corteza cerebral, constituyen el sistema sensorial vibro-táctil.^{1,4} Cada receptor y fibra nerviosa es activada principalmente por un tipo de estímulo, que establece conexiones específicas con el sistema nervioso central (SNC).^{1,4}

Correspondencia: Dra. Caroline Malamud-Kessler.
Vasco de Quiroga No. 15, Col. Sección XVI, Deleg. Tlalpan, C.P. 14000,
Ciudad de México, D.F. Fax: (55) 5568-3450.
Correo electrónico: caroline.malamud@gmail.com

Artículo recibido: Febrero 18, 2014.
Artículo aceptado: Marzo 10, 2014.

El receptor sensorial, de acuerdo con su modalidad específica, actúa como un transductor mecano eléctrico, convirtiendo la deformación o el estiramiento en potenciales de acción.⁵ Los receptores, en general, responden a una forma particular de energía sea mecánica, química, térmica o electromagnética. Así, los mecanorreceptores cutáneos intervienen en la sensibilidad táctil, propioceptiva y artrocinética.⁶⁻¹⁰

Evolutivamente, la sensibilidad vibratoria parecería mantener un carácter para la supervivencia; es evidente que los estímulos vibratorios existen en la naturaleza de manera cotidiana, como en los ruidos producidos por los animales y la fricción del aire y el agua sobre el cuerpo de los animales marinos y terrestres y la vibración producida por los animales al caminar sobre la superficie terrestre. En el mundo moderno, los estímulos vibratorios se producen en la mayoría de las máquinas usadas por el hombre desde una máquina de afeitar, un instrumento musical, un taladro y vehículos en general.¹¹

Otros mecanorreceptores sensibles al estímulo vibratorio incluyen el órgano de Corti y el sistema vestibular.

La fisiología de la sensibilidad vibratoria es compleja e intervienen en ella distintos receptores en diferentes partes del organismo. Está relativamente mal estudiada y es poco comprendida por los clínicos.

Varios receptores participan en la percepción de la sensibilidad vibratoria somatosensorial dependiendo básicamente de la frecuencia del estímulo.^{12,13}

Además de los mecanorreceptores, la fisiología de la vibración se basa en el estudio y la comprensión de las vías que conducen la sensibilidad vibratoria hacia la corteza cerebral, que para poder ser percibida como tal requiere de una decodificación a nivel de distintas áreas corticales.¹⁴⁻¹⁸ Esta interpretación a nivel tálamo-cortical, parece depender, además de su distribución somatotópica a lo largo de la vía somatosensorial, de las características propias del estímulo vibratorio como son su frecuencia y amplitud (calidad del estímulo).¹⁹⁻²²

Este trabajo pretende revisar las características fisiológicas básicas de la vibración, así como la decodificación del impulso desde su mecanorreceptor periférico hasta las áreas corticales y sus interconexiones.

DESARROLLO

PRINCIPIOS BÁSICOS EN VIBROMETRÍA

La naturaleza análoga de la audiometría y vibrometría resultó en el desarrollo de dispositivos capaces de medir la vibración y su umbral. La amplitud de la onda del sonido se mide en unidades de presión (Newtons/m²), mientras que la medición de intensidad de presión relativa se miden en decibeles (dB). Los resultados de vibrometría que son reportados en dB se refieren a una variación en la intensidad del estímulo. Así, una baja intensidad se relaciona con una gran amplitud. Inversamente, una intensidad alta traduce una amplitud reducida. La amplitud de los sonidos se corresponde a

una variación de presión por cada oscilación y se refiere directamente a la distancia pico a pico de la oscilación en referencia a un punto fijo. El desplazamiento medido desde el punto de referencia, se cuantifica en micrómetros.²³

El vibrómetro incluye un dispositivo capaz de producir estímulos vibratorios y una sonda que transmite la vibración hacia la superficie de la piel (*Figura 1*).²³

ANATOMÍA Y FISIOLOGÍA DE LOS MECANORRECEPTORES CUTÁNEOS RESPONSABLES DE LA PERCEPCIÓN VIBRO-TÁCTIL

Los mecanorreceptores cutáneos están compuestos de una fibra aferente, cuyo cuerpo celular se encuentra dentro o cercano al ganglio de la raíz dorsal (GRD). Sus terminales amielínicas presentan una especialización morfológica y se encuentran en íntima relación con células no neurales, formando complejos estructurales con una función específica. Estas características morfofisiológicas han permitido su clasificación (*Tabla 1*).^{1,7,22}

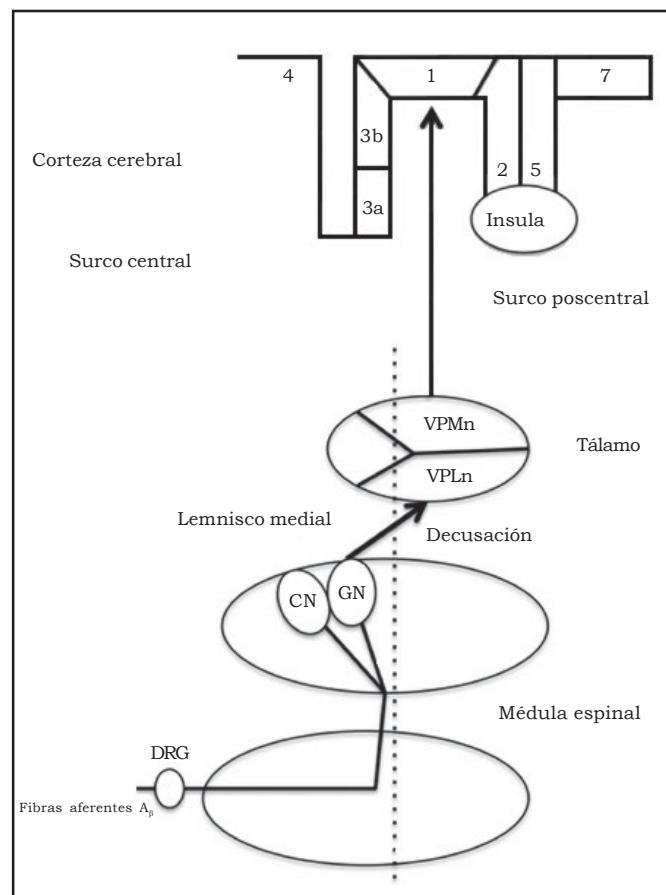


Figura 1. Vía somatosensorial. Las fibras aferentes A_B ingresan a la médula espinal a través del ganglio de la raíz dorsal (DRG) a los núcleos Gracilis (GN) y Cuneatus (CN). Despues de su decusación en el lemnisco medial, la señal llega al tercer relevo neuronal en el tálamo (núcleos ventral posteromedial VPMn y ventral posterolateral VPLn), para proyectarse posteriormente hacia la corteza somatosensorial (SI y SII) e insula.

S

Tabla 1. Principales receptores involucrados en la sensibilidad vibratoria y sus propiedades.

Tipo de Receptor encapsulado	Localización y frecuencia	Función	Adaptabilidad	Fibras
Corpúsculos de Meissner	Piel Glabra 20-50 Hz	Tacto y posición	Rápida/Lenta	A β
Corpúsculo de Pacini	Tejido Subcutáneo Membranas Interóseas Visceras 60-400 Hz	Presión profunda Vibración	Rápida	A β
Discos de Merkel	Superficie de la piel Folículo piloso 5-15 Hz	Tacto Presión	Lenta	A β

Discos de Merkel

Localizados en la epidermis tanto de piel glabra como de piel velluda. Sus aferentes mielinizados en la epidermis pierden la mielina antes de entrar a la dermis. Su porción terminal es plana y extendida, y tiene un alto contenido de mitocondrias. Funciona como un mecanorreceptor de adaptación lenta.

Corpúsculos de Meissner

Receptor encapsulado que ocupa los surcos dérmicos en la piel glabra de los primates. Su cápsula es incompleta, ocupando la porción basal del receptor. Abarca células polineurales dispersas y fibras colágenas gruesas. Su núcleo interno posee células de Schwann y terminales nerviosas. Mecanorreceptor de adaptación rápida, que responde a oscilaciones mecánicas de baja frecuencia.

Corpúsculos de Pacini

Es el mecanorreceptor encapsulado más grande y mejor estudiado. Sus receptores perineurales forman una cápsula gruesa multilaminada que comprende de 20 a 70 capas. Presenta un espacio intracapsular y lamelas de células de Schwann con una terminal central amielínica. El rol de su cápsula y núcleo interno parece ser el de un filtro mecánico de altas frecuencias. Funcionalmente es un mecanorreceptor de adaptación rápida capaz de percibir frecuencias altas de estímulo sinusoidal.²⁴ Ante un estímulo mecánico se deforma la membrana del receptor, esto genera la apertura de los canales iónicos, aumentan su conductancia y como consecuencia se ocasiona despolarización del mismo. Contrariamente, la supresión del estímulo reduce su conductancia con la subsiguiente disminución en la percepción del estímulo.^{25,26} El receptor responde al estímulo dentro de su campo receptivo; si se estimula un área mayor, se reclutan un mayor número de receptores en áreas adyacentes. Así, un área de alta densidad de receptores proporcionará una respuesta fina de un detalle espacial. Esto ocurre, por ejemplo, en el pulpejo de los dedos, área pequeña altamente poblada de mecanorreceptores. En la **tabla 1** se detallan los distintos tipos de mecanorreceptores, su localización y tipo de sensibilidad preferente.

Indistinto al tipo de estímulo, la población neuronal implicada en su percepción es capaz, no sólo de advertir su presencia, sino, además, su inicio, duración y ausencia. Una ac-

tivación persistente y continua, genera que la percepción de la sensación se atenúa, lo que se conoce como mecanismo de adaptación o habituación.^{25,26}

Existen, pues, receptores capaces de percibir la magnitud de los estímulos por tiempo prolongado (adaptabilidad lenta, *slow adapting receptors*), mediada por la inactivación lenta de los canales de Na⁺ o de Ca⁺² o activación de los canales de K⁺; por el contrario, los receptores de adaptación rápida(*fast adapting receptors*) mediada por inhibición GABAérgica, responden únicamente al inicio o al final del estímulo, lo que señala su velocidad y aceleración. Estas dos modalidades de adaptabilidad permiten detectar contrastes de patrones de estimulación en tiempo y espacio.²⁶⁻³⁴

Los receptores cutáneos superficiales son capaces de percibir la deformación específica de las crestas papilares, mientras que los localizados en el tejido subcutáneo perciben su deformación de forma inespecífica. La cápsula de los receptores vibrаторios, se une de forma flexible a la piel y membrana aponeurótica, lo que permite percibir la sensación a distancia con un campo receptivo amplio y mal definido, confiriéndole la capacidad de captar desplazamiento mecánico a altas frecuencias.

Existen en la piel glabra dos tipos de receptores de adaptación rápida y dos tipos de receptores de adaptación lenta. Los aferentes de adaptación rápida proporcionan inervación a los corpúsculos de Pacini y Meissner, mientras que las aferencias de adaptación lenta proporcionan inervación al complejo de Merkel y las terminaciones nerviosas de Ruffini.^{7,22}

Los aferentes táctiles tipo I poseen campos receptivos circulares pequeños con bordes definidos; cada campo receptivo comprende pequeñas zonas de máxima sensibilidad. Los aferentes cutáneos tipo II poseen una única área de alta sensibilidad y bordes amplios mal definidos. Algunos aferentes de adaptación rápida de tipo I (corpúsculos de Meissner) se activan ante estímulos discretos sobre un área definida y no son capaces de responder ante el estímulo vibratorio fuera de su área receptiva. Una característica única de estos receptores es su capacidad de respuesta dependiente de dirección ante el estiramiento cutáneo.⁷ Los receptores de adaptación rápida tipo II, son sensibles a estímulos mecánicos energéticos transitorios. Los receptores de adaptación lenta tipo I (células de Merkel), presentan una sensibilidad dinámica al

estímulo de identación, aplicado sobre un área relativamente pequeña, con una descarga inhibitoria posterior a la liberación del estímulo.^{7,22}

En la piel velluda se describen dos receptores de adaptación lenta y tres de adaptación rápida. Los folículos pilosos responden al movimiento individual del vello, mientras que las unidades de un campo receptivo responden al contacto sobre la piel. En promedio cada aferente inerva a 20 folículos pilosos. A diferencia de la piel glabra, la piel velluda está íntimamente conectada al tejido subcutáneo, permitiendo un mayor estiramiento y por lo tanto una mayor activación de los aferentes cutáneos sensibles al estiramiento.^{7,22}

PERCEPCIÓN DE LA VIBRACIÓN: PIEL GLABRA VS. PIEL VELLUDA

Existen diferencias significativas en la detección vibratoria entre la piel glabra y la piel velluda.^{35,36} En la piel velluda, el umbral vibratorio es mayor, con respecto a la piel glabra. Estas disimilitudes parecen corresponder a los diferentes receptores y fibras aferentes que inervan a distintas áreas de la piel.^{7,35} En particular, la detección de los estímulos vibratorios de baja frecuencia, parece depender de fibras sensitivas asociadas a folículos pilosos (hasta los 80 Hz), a diferencia de la piel glabra, donde se depende principalmente de los receptores de adaptación rápida (Corpúsculos de Meissner). Como se comentó anteriormente, en rangos de frecuencia más alta, la percepción vibro-táctil en la piel glabra depende de los Corpúsculos de Pacini, que se encuentran ausentes en la piel velluda.³⁶

El estudio de la localización subjetiva del estímulo vibratorio ha revelado que en la piel velluda la detección de las frecuencias bajas, dependientes de las aferencias de los receptores de adaptación rápida de los folículos pilosos, muestra los mismos umbrales de activación para la vibración que los detectados de forma subjetiva con frecuencias bajas (5-80 Hz). Las frecuencias detectadas por la piel glabra son aún más bajas, siendo comparables a los umbrales de las fibras de adaptación rápida con los corpúsculos de Meissner. En rangos de frecuencia más altos (80-400 Hz), los umbrales subjetivos son también mayores en la piel velluda con respecto a la piel glabra, pero estas diferencias no parecen ser atribuibles a los distintos tipos de receptores, sino más bien a la diferencia en las distancias entre los corpúsculos de Pacini en las diferentes áreas de la superficie corporal.³⁶

MECANISMOS DE ADAPTACIÓN

Tal como los mecanismos de activación, los mecanismos neurales de adaptación dependen del influjo iónico de calcio a través de canales mecano sensibles. El incremento en su concentración causa un cambio en el umbral de disparo de las fibras aferentes y en su capacidad de transducción (ganancia) del receptor. Este gradiente electroquímico a través de la membrana del receptor depende directamente de la concentración iónica intracelular.³¹⁻³⁴ Mientras mayor sea la concentración iónica intracelular, menor la fuerza de difusión iónica y viceversa. Esta relación es exponencial en el tiempo. Es paradójico que los receptores de adaptación

lenta, llamados así por su disminución progresiva en las frecuencias de disparo en respuesta a un estímulo constante, se adapten rápidamente al estímulo vibratorio, y, por el contrario, los receptores de adaptación rápida se adapten a él más lentamente. La adaptación rápida a la identación constante, es medida en milisegundos y en el caso de los corpúsculos de Pacini es determinada por las propiedades intrínsecas del mecanorreceptor.^{24,30,34} En el caso de los receptores de adaptación lenta, se puede deber a una manifestación del mismo mecanismo que genere una lenta disminución de la respuesta ante un estímulo constante. El influjo iónico genera entonces una desensibilización del mecanorreceptor.³⁷

VIBRACIÓN COMO MODALIDAD SENSITIVA

UMBRAL VIBRATORIO

La vibración *per se* se refiere al estímulo oscilatorio mecánico. Todo cuerpo que posee una masa elástica tiene la capacidad de vibrar. En los sistemas biológicos se puede definir como la percepción de la sensación producida por la oscilación sinusoidal sobre la piel y que es captada por el mecanorreceptor, que responde a cada oscilación con un código de pulsaciones en el que cada potencial de acción probablemente señala un ciclo de la onda sinusoidal. Así, la frecuencia vibratoria viene señalada por los potenciales de acción generados por los nervios sensitivos.^{23,36,38} Cada mecanorreceptor detectará vibraciones a distintas frecuencias (*Tabla 1*). Además, su capacidad de detectar la vibración depende del umbral del estímulo, dado que los receptores están sometidos a activación sincrónica con potenciales de acción simultáneos, la intensidad de la vibración se percibe según el número total de receptores y de fibras nerviosas que se activan y también por su frecuencia de disparo.^{5,19,21,39,40}

Una sensación de “agitación” (*flutter*) se evoca por sinusoides mecánicos de bajas frecuencias (de hasta 80 Hz), el sentido propio de vibración se percibe alrededor de los 250 Hz. Estas dos sensaciones parecen ser percibidas por dos tipos distintos de aferentes β mielinizados.^{18,41} La percepción de los rangos de frecuencia y amplitud de la vibración y algunos de los aspectos subjetivos de su apreciación, parecen, pues, estar determinadas por dos conjuntos de aferencias neuronales. La detección de la vibración oscila en un rango de frecuencia de 80-300 Hz.⁴²

El umbral vibratorio se define como el menor desplazamiento oscilatorio capaz de ser detectado. Se pueden identificar dos umbrales distintos en respuesta a una serie de sinusoides mecánicos. El primero hace referencia a la amplitud de la onda capaz de evocar impulsos aferentes. El segundo, de mayor magnitud, alude a la amplitud de onda capaz de generar una actividad neuronal que ocasione un arrastre sincrónico (“*time-locked*”) con el estímulo, lo que correspondería a un impulso por cada onda. Se postula que este segundo umbral es el responsable de la capacidad de identificar y discriminar distintas frecuencias vibratorias. La amplitud y la frecuencia de la onda vibratoria son dos dimensiones distintas en el continuo sensorial.^{21,29,43}

La amplitud de la onda mecánica vibratoria no depende de su frecuencia. Al aumentar la intensidad del estímulo se alcanzará el umbral de arrastre, lo que no permitirá un aumento en la frecuencia de descarga neural, aunque la estimación subjetiva de la magnitud del estímulo vaya en aumento. Se ha demostrado el umbral de la amplitud entre 17 y 30 dB.⁴³ La intensidad del estímulo dependerá de la cantidad de fibras reclutadas por los sinusoides mecánicos de creciente amplitud.^{19,20,29,43}

Por otro lado, cuando el estímulo varía en frecuencia, manteniendo constante su amplitud, la percepción del cambio de tono (calidad del estímulo) depende de la capacidad cortical de discriminación de la temporalidad de disparo de los impulsos nerviosos.^{19,43}

La decodificación del estímulo tanto a nivel periférico (*slow adapting receptors*), como a nivel central es distinta para cada uno de estos parámetros.

DISCRIMINACIÓN VIBRATORIA

El impulso eléctrico generado tanto en los receptores de acción rápida, folículos pilosos y los corpúsculos de Pacini son simultáneos y sincrónicos (*"time-locked"*) al impulso vibratorio, generando un patrón de actividad que refleja de forma precisa la periodicidad de la vibración.^{24,41,43}

El impulso nervioso se degradará progresivamente en cada relevo neuronal hasta llegar a la corteza cerebral, esto se debe principalmente a la pérdida gradual de la sincronía y la disminución progresiva de la frecuencia de disparo. La corteza somatosensorial se satura alcanzando una meseta a frecuencias relativamente bajas. Esto podría explicar la capacidad de discriminación en un rango de frecuencias medias de entre 80 y 250 Hz.^{18,44} La frecuencia de 50 Hz, parece ser una frecuencia transicional entre los aferentes cutáneos y los corpúsculos de Pacini, generando una distinción subjetiva entre el tipo de sensación percibida, en la que predomina la percepción de las frecuencias altas.¹⁸

La percepción vibratoria depende de las aferencias de los receptores de adaptación rápida y los corpúsculos de Pacini principalmente; sin embargo, estos últimos pueden encontrarse ubicados lejanos al sitio de estímulo y no involucrarse en la percepción de la sensación. Además, estos receptores pueden encontrarse espacialmente alejados entre sí, generando una dispersión temporal del estímulo.⁴⁵ Se considera que los receptores de adaptación lenta, aun siendo altamente sensibles a la vibración de baja frecuencia, no contribuyen de manera significativa a la sensibilidad vibratoria. Esto se explica por la discordancia entre el umbral vibratorio y la capacidad de respuesta de los receptores. El estímulo provocado con una frecuencia de 20 a 50 Hz es percibido como presión o deformación del área en cuestión, y no genera respuesta sensorial en SII.⁴⁵

SENSIBILIDAD VIBRATORIA: VÍAS Y CONEXIONES

La información somatosensorial se transmite a través de las neuronas del ganglio de la raíz dorsal o por sus equivalentes

en las neuronas sensitivas del trigémino para la cara. Su transmisión se inicia a través de la fibra aferente primaria hacia la médula espinal o tronco encefálico.¹ La vía que transmite los estímulos en el sistema sensorial táctil consta de cuatro relevos sinápticos; el primero en los ganglios somatosensoriales paravertebrales, el segundo en el bulbo, el tercero en el núcleo póstero-ventral tálamo y el cuarto en la corteza cerebral. La integración de cada una de las modalidades es procesada en el área somatosensorial primaria en la corteza, situada en la circunvolución poscentral, zona receptiva sensorial primaria (áreas 3, 1 y 2) (*Figura 2*).¹

Los impulsos somatosensitivos se transmiten a través de las proyecciones lemniscales desde el núcleo de la columna dorsal a neuronas tálamo-corticales, y posteriormente hacia la corteza parietal posterior (CPP). Adicionalmente la CPP recibe proyecciones directas desde el tálamo somato-sensorial.^{1,46}

El tálamo se constituye como el principal relevo sensitivo. Así, los haces de fibras aferentes somatosensoriales convergen en su complejo ventral posterior (VP). Éste consta de dos núcleos diferenciados denominados medial y lateral. El núcleo ventral posterolateral (VPL) recibe proyecciones desde el lemnisco medial y la división espinotalámica, es decir, la información somatosensorial del cuerpo. Mientras que el núcleo ventral posteromedial (VPM) recibe proyecciones del lemnisco trigeminal y, por tanto, información somatosensorial de la cara.¹

Durante la percepción periférica de la vibración, el núcleo VPL del tálamo recibe impulsos con cierta amplitud y frecuencia de disparo. La representación talámica del impulso vibratorio es doble; la periodicidad es extremadamente alta en el núcleo VPL y disminuye en las áreas corticales de SI. Sin embargo, la frecuencia de disparo parece ser el parámetro determinante para la discriminación vibratoria. La amplitud del estímulo podría actuar como una señal alterna.^{14,44}

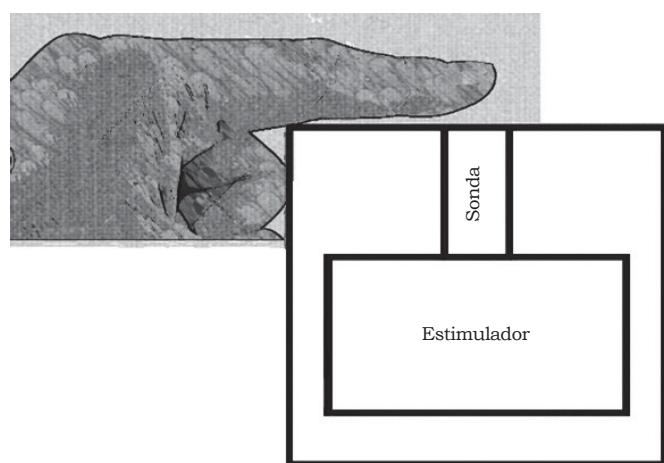


Figura 2. Esquema de un vibrómetro. Comprende un estimulador, que produce la vibración y una sonda que recibe y transmite la vibración a la superficie de la piel.

Por otro lado, se registra mayor cantidad de neuronas de adaptación rápida en el núcleo VPL, aunque tanto éstas, como las de adaptación lenta, demuestran propiedades de respuesta similares durante las tareas de discriminación vibratoria. Además, se postula que las neuronas del tálamo sensitivo son influenciadas por impulsos moduladores dependientes de la atención.^{14,44}

PERCEPCIÓN SENSORIAL EN LA CORTEZA CEREBRAL

La aferencia de los estímulos táctiles provenientes de las diferentes clases de receptores de la piel se integran y activan áreas de procesamiento del hemisferio contralateral; área somatosensorial primaria (SI) y secundaria (SII) (*Figura 2*).

El área somatosensorial primaria se puede dividir, funcionalmente, en cuatro zonas, según el tipo de fibras de relevo en cada una de ellas.¹

Las áreas corticales activadas mediante el estímulo vibrotáctil de las regiones distales de las extremidades corresponden al área rostromedial al surco coronal de SI. El proceso de integración sensorial se genera en distintas áreas de la corteza cerebral posterior e ínsula (SII). Estas regiones son responsables del control del movimiento guiado táctil y visualmente y, como se detalla a continuación, juegan un rol determinante en la percepción y discriminación del estímulo vibro-táctil, dependiente principalmente de frecuencias.^{17,18,47}

Todas estas áreas conservan una distribución somatotópica, a lo largo de la vía somatosensorial (homúnculo sensorial). Estos mapas sensoriales no representan el cuerpo en su proporción real. Las zonas de mayor representación cortical dependerán de la densidad de los receptores y, por lo tanto, de la cantidad de aferencias sensoriales que harán relevo en dicha área.^{16-18,47}

El procesamiento central de los estímulos vibratorios depende tanto de su frecuencia como de su amplitud.^{16,43}

En SI se demuestra que las neuronas sensibles a una frecuencia de vibración entre 5 y 80 Hz evocan una tasa de disparo constante equivalente a la periodicidad del estímulo.⁴³ Los corpúsculos de Pacini no presentan periodicidad ni sincronía del estímulo vibratorio a frecuencias superiores a los 250 Hz.

Las neuronas de SII que reciben aferencia de los corpúsculos de Pacini responden sincrónicamente a la vibración cutánea de alta frecuencia (80-250 Hz). Se sostiene que sinapsis inhibitorias poshiperpolarización pueden restringir la capacidad de estas neuronas de reflejar su patrón periódico ante un estímulo vibratorio de alta frecuencia. Los aferentes vibratorios hacia SII parecen evocar una respuesta de mayor superficie cortical con respecto a SI. Además, la población neuronal de SII parece ser responsable de la discriminación tonal, análoga a la función auditiva.^{17,18} La capacidad de discriminación de la intensidad del estímulo responde a la activación total y la suma de la actividad de esta población neuronal. Para frecuencias de entre 100 y 300 Hz se evalúa la frecuencia dominante capaz de generar un arrastre sincrónico de las neuronas de Pacini sobre SII.^{18,47}

COACTIVACIÓN DE LA CORTEZA SOMATOSENSORIAL Y AUDITIVA

La coactivación de las diferentes modalidades sensoriales se utiliza cotidianamente en la percepción del entorno. Se ha demostrado en el cerebro de primates que la corteza de asociación auditiva incluye a neuronas que responden a estímulos somatosensitivos. Esta interacción podría deberse a que tanto el sistema táctil como el auditivo son capaces de detectar bajas frecuencias.^{48,49}

La interacción audio táctil y la modificación de la retroalimentación negativa de ambos sistemas son capaces de cambiar la percepción táctil. A nivel cortical se ha demostrado la interacción audio táctil a través de una serie de pruebas funcionales y de imagen. Esta respuesta convergente parece depender de las propiedades del estímulo y de las condiciones del sujeto.^{48,49} Así, en primates bajo efecto anestésico la región caudomedial de la corteza auditiva fue menos activa ante los impulsos táctiles.^{48,49}

Presumiblemente, la respuesta de la corteza auditiva a los estímulos somatosensoriales depende especialmente de la frecuencia del estímulo táctil. Si las propiedades del estímulo no están relacionadas entre sí, se induce una supresión de la activación de ambas cortezas. Además, el procesamiento de la frecuencia del estímulo vibro táctil, incluye elementos de procesamiento auditivo.^{48,49}

Por otro lado, las respuestas de la corteza de asociación auditiva ante un estímulo vibro táctil fueron obtenidas ante estímulos pasivos de duración mayor a 100 ms, y no ante estímulos de menor duración (30 ms). La duración del estímulo táctil debe sostenerse el tiempo necesario suficiente para que se produzca el procesamiento auditivo, y parece depender de circuitos neurales similares y compartir patrones de temporalidad. Durante la discriminación de las frecuencias del estímulo vibro táctil, la retroalimentación auditiva induce una coactivación de SII y la corteza auditiva.^{48,49} Varias regiones anatómicas parecen ser las responsables de la convergencia de los impulsos auditivos y somatosensoriales, entre ellas se encuentran: la corteza parietal posterior, la corteza temporoparietal y el giro temporal superior a nivel de la corteza auditiva. Cuando se presentan estímulos en forma simultánea existe una facilitación de la interacción audio-táctil en la corteza parietal posterior (SII).⁴⁹

CONCLUSIONES

La percepción periférica de la sensación vibro táctil depende del tipo, número y propiedades intrínsecas de los mecanorreceptores cutáneos. Estos mecanorreceptores tienen la capacidad de activarse y captar la magnitud y duración del estímulo a través de la activación e inactivación de canales dependientes de voltaje (mecanismos de adaptación). Además, la localización de los mecanorreceptores a lo largo de la superficie corporal tanto en la piel glabra como en piel velluda, generará que la detección del estímulo vibratorio sea distinta, dependiente principalmente de su frecuencia. La vibración presenta propiedades físicas básicas que permitirán su codificación y la correcta discriminación de la señal. El

umbral vibratorio, depende principalmente, de un código de pulsaciones en el que, cada impulso señala un ciclo de la onda sinusoidal. Esto es particularmente cierto en un rango de frecuencias que oscila entre los 80 y 250 Hz. (receptores de adaptación rápida) Este arrastre sincrónico del impulso alcanza un umbral, posterior al cual no se permitirá un aumento en la frecuencia de descarga neuronal. A lo largo de la vía somatosensorial, el estímulo se degradará progresivamente en cada relevo neuronal, tanto en sincronía como en frecuencia. A nivel del relevo talámico, la periodicidad y sincronía del estímulo son extremadamente altas, disminuyendo en la corteza somatosensorial primaria (SI), área en la que se demuestra la presencia neuronas sensibles a vibración de baja frecuencia. Contrariamente, en SII se evocan respuestas sincrónicas ante una vibración de alta frecuencia y se estimula una mayor superficie cortical, lo que permite la discriminación del estímulo vibratorio. Finalmente, la presencia de neuronas capaces de responder tanto al estímulo vibro-táctil como al estímulo auditivo, demuestra la coactivación de la corteza somatosensorial y la corteza de asociación auditiva. Esta coactivación depende principalmente de la frecuencia y duración del estímulo sensorial y permite una retroalimentación capaz de facilitar la interacción entre ambos sistemas sensoriales.

DECLARACIÓN DE CONFLICTOS DE INTERESES

No existen potenciales conflictos de intereses para ninguno de los autores, en este informe científico.

FUENTES DE FINANCIAMIENTO

Los autores no han declarado fuente alguna de financiamiento para este informe científico.

REFERENCIAS

1. Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, Siegelbaum SA, Hudspeth AJ. *Principles of Neurosciences* McGraw-Hill 2013.
2. Lumpkin EA, Bautista DM. Lumpkin EA, Bautista DM. Feeling the pressure in mammalian somatosensation. *CurrOpinNeurobiol* 2005; 15: 382-8.
3. McGlone F, Reilly D. The cutaneous sensory system. *Neurosci Biobehav Rev* 2010; 34: 148-59.
4. Roudaut Y, Lonigro A, Coste B, Hao J, Delmas P, Crest M. Touch sense: functional organization and molecular determinants of mechanosensitive receptors. *Channels (Austin)* 2012; 6: 234-45.
5. McCarter GC, Levine JD. Ionic basis of a mechanotransduction current in adult rat dorsal root ganglion neurons. *Mol Pain* 2006; 2: 28.
6. Delmas P, Hao J, Rodat-Despoix L. Molecular mechanisms of mechanotransduction in mammalian sensory neurons. *Nat Rev Neurosci* 2011; 12: 139-53.
7. Macefield VG. Physiological characteristics of low-threshold mechanoreceptors in joints, muscle and skin in human subjects. *Clin Exp Pharmacol Physiol* 2005; 32: 135-44.
8. Rowe MJ, Tracey DJ, Mahns DA, Sahai V, Ivanusic JJ. Mechanosensory perception: are there contributions from bone-associated receptors? *Clin Exp Pharmacol Physiol* 2005; 32: 100-8.
9. Roudaut Y, Lonigro A, Coste B, Hao J, Delmas P, Crest M. Touch sense: functional organization and molecular determinants of mechanosensitive receptors. *Channels (Austin)* 2012; 6: 234-45.
10. Martinez-Salgado C, Benckendorff AG, Chiang LY, Wang R, Milenkovic N, Wetzel C, et al. Stomatin and sensory neuron mechanotransduction. *J Neurophysiol* 2007; 98: 3802-8.
11. Ivanenko YP, Grasso R, Lacquaniti F. Influence of leg muscle vibration on human walking. *J Neurophysiol* 2000; 84: 1737-47.
12. Catania KC, Henry EC. Touching on somatosensory specializations in mammals. *Curr Opin Neurobiol* 2006; 16: 467-73.
13. Talis VL, Solopova IA, Kazennikov OV. Changes in corticospinal excitability in the reactions of forearm muscles in humans to vibration. *Neurosci Behav Physiol* 2010; 40: 21-8.
14. Camarillo L, Luna R, Nácher V, Romo R. Coding perceptual discrimination in the somatosensory thalamus. *ProcNatlAcadSci U S A* 2012; 109: 21093-8.
15. Douglas PR, Ferrington DG, Rowe M. Coding of information about tactile stimuli by neurones of the cuneate nucleus. *J Physiol* 1978; 285: 493-513.
16. Ferrington DG, Rowe M. Differential contributions to coding of cutaneous vibratory information by cortical somato sensory areas I and II. *J Neurophysiol* 1980; 43: 310-31.
17. Prevosto V, Graf W, Ugolini G. Proprioceptive pathways to posterior parietal areas MIP and LIPV from the dorsal column nuclei and the postcentral somatosensory cortex. *Eur J Neurosci* 2011; 33: 444-60.
18. Tommerdahl M, Delemos KA, Whitsel BL, Favorov OV, Metz CB. Response of anterior parietal cortex to cutaneous flutter versus vibration. *J Neurophysiol* 1999; 82: 16-33.
19. Freeman AW, Johnson KO. A model accounting for effects of vibratory amplitude on responses of cutaneous mechanoreceptors in macaque monkey. *J Physiol* 1982; 323: 43-64.
20. Goble AK, Hollins M. Vibrotactile adaptation enhances frequency discrimination. *J AcoustSoc Am* 1994; 96: 771-80.
21. Griffin MJ. Frequency-dependence of psychophysical and physiological responses to hand-transmitted vibration. *Ind Health* 2012; 50: 354-69.
22. Vallbo AB, Johansson RS. Properties of cutaneous mechanoreceptors in the human hand related to touch sensation. *Hum Neurobiol* 1984; 3: 3-14.
23. Gandhi MS, Sesek R, Tuckett R, Bamberg SJ. Progress in vibrotactile threshold evaluation techniques: a review. *J Hand Ther* 2011; 24: 240-55.
24. Diamond J, Gray JAB, Inman DR. The depression of the receptor potential in Pacinian corpuscles. *J Physiol* 1958; 141: 117-31.
25. Bean BP. Inhibition by an excitatory conductance: a paradox explained. *Nat Neurosci* 2009; 12: 530-2.
26. Berglund U, Berglund B. Adaption and recovery in vibrotactile perception. *Percept Mot Skills* 1970; 30: 843-53.

27. Erxleben CF. Calcium influx through stretch-activated cation channels mediates adaptation by potassium current activation. *Neuroreport* 1993; 4: 616-618.
28. Goodwin AW. Paradoxes in tactile adaptation. focus on "vibratory adaptation in cutaneous mechanoreceptive afferents" and "time-course of vibratory adaptation and recovery in cutaneous mechanoreceptive afferents". *J Neurophysiol* 2005; 94: 2995-6.
29. Hollins M, Roy EA. Perceived intensity of vibrotactile stimuli: the role of mechanoreceptive channels. *Somatosens Mot Res* 1996; 13: 273-86.
30. Leung YY, Bensmaïa SJ, Hsiao SS, Johnson KO. Time-course of vibratory adaptation and recovery in cutaneous mechanoreceptive afferents. *J Neurophysiol* 2005; 94: 3037-45.
31. Mendelson M, Lowenstein WR. Mechanisms of receptor adaptation. *Science* 1964; 144: 554-5.
32. O'Mara S, Rowe MJ, Tarvin RP. Neural mechanisms in vibrotactile adaptation. *J Neurophysiol* 1988; 59: 607-22.
33. Bensmaïa SJ, Leung YY, Hsiao SS, Johnson KO. Vibratory adaptation of cutaneous mechanoreceptive afferents. *J Neurophysiol* 2005; 94: 3023-36.
34. Sah P. Ca²⁺-activated K⁺ currents in neurons: types, physiological roles and modulation. *Trends Neurosci* 1996; 19: 150-4.
35. Mahns DA, Perkins NM, Sahai V, Robinson L, Rowe MJ. Vibrotactile frequency discrimination in human hairy skin. *J Neurophysiol* 2006; 95: 1442-50.
36. Schlereth T, Magerl W, Treede R. Spatial discrimination thresholds for pain and touch in human hairy skin. *Pain* 2001; 92: 187-94.
37. Hao J, Delmas P. Multiple desensitization mechanisms of mechanotransducer channels shape firing of mechanosensory neurons. *J Neurosci* 2010; 30: 13384-95.
38. Lowenstein L, Jesse K, Kenton K. Comparison of perception threshold testing and thermal-vibratory testing. *Muscle Nerve* 2008; 37: 514-7.
39. Ferrington DG, Rowe MJ. Functional capacities of tactile afferent fibres in neonatal kittens. *J Physiol* 1980; 307: 335-53.
40. Hollins M, Roy EA, Crane SA. Vibratory antinociception: effects of vibration amplitude and frequency. *J Pain* 2003; 4: 381-91.
41. Talbot WH, Darian-Smith I, Kornhuber HH, Mountcastle VB. The sense of flutter-vibration: comparison of the human capacity with response patterns of mechanoreceptive afferents from the monkey hand. *J Neurophysiol* 1968; 31: 301-34.
42. Inami K, Chiba K, Toyama Y. Determination of reference intervals for vibratory perception thresholds of the lower extremities in normal subjects. *J OrthopSci* 2005; 10: 291-7.
43. LaMotte RH, Mountcastle VB. Capacities of humans and monkeys to discriminate vibratory stimuli of different frequency and amplitude: a correlation between neural events and psychological measurements. *J Neurophysiol* 1975; 38: 539-59.
44. Vázquez Y, Salinas E, Romo R. Transformation of the neural code for tactile detection from thalamus to cortex. *ProcNatlAcadSci USA* 2013; 110: 2635-44.
45. Fisher GR, Freeman B, Rowe MJ. Organization of parallel projections from Pacinian afferent fibers to somatosensory cortical areas I and II in the cat. *J Neurophysiol* 1983; 49: 75-97.
46. Coghill RC, Talbot JD, Evans AC, Meyer E, Gjedde A, Bushnell MC et al. Distributed processing of pain and vibration by the human brain. *J Neurosci* 1994; 14: 4095-108.
47. Zhang HQ, Zachariah MK, Coleman GT, Rowe MJ. Hierarchical equivalence of somatosensory areas I and II for tactile processing in the cerebral cortex of the marmoset monkey. *J Neurophysiol* 2001; 85: 1823-35.
48. Iguchi Y, Hoshi Y, Nemoto M, Taira M, Hashimoto I. Co-activation of the secondary somatosensory and auditory cortices facilitates frequency discrimination of vibrotactile stimuli. *Neuroscience* 2007; 24; 148: 461-72.
49. Caetano G, Jousmäki V. Evidence of vibrotactile input to human auditory cortex. *Neuroimage* 2006; 29: 15-28.