

# Distribución y comportamiento de los receptores cutáneos glabros en la planta del pie humano

Paul M. Kennedy y J. Timothy Inglis

*Escuela de Cinética Humana, Universidad de Columbia Británica, Vancouver, Canadá*

Para documentar la actividad de los mecanorreceptores cutáneos en la piel glabra de la planta del pie, se insertaron microelectrodos de tungsteno a través del hueco poplíteo y en el nervio tibial de trece sujetos humanos sanos. Se identificó un total de 104 mecanorreceptores cutáneos en piel glabra del pie. Esta muestra constaba de 15 unidades de adaptación lenta de tipo I (14 %), 16 de adaptación lenta de tipo II (15 %), 59 de adaptación rápida de tipo I (57 %) y 14 de adaptación rápida de tipo II (14 %). La localización de los receptores y el contorno de los campos receptivos se determinaron utilizando monofilamentos de nailon aplicados perpendicularmente contra la superficie de la piel. Esto reveló que los receptores estaban ampliamente distribuidos sin una acumulación de receptores en los dedos de los pies. También se observaron campos receptivos de mayor tamaño predominantemente aislados en la superficie plantar de la región metatarso-tarsiana de la planta del pie. Además, con el pie en posición de descarga, no había actividad de descarga de fondo en ninguno de los receptores cutáneos en ausencia de estimulación aplicada intencionadamente. Estos resultados sugieren que los receptores cutáneos de la planta del pie se comportan de forma diferente a los receptores de la piel glabra de la mano. Esto puede reflejar el papel de los receptores cutáneos de la planta del pie en el control del equilibrio y el movimiento en bipedestación.

(Remitido el 1 de agosto de 2001; aceptado tras revisión el 25 de octubre de 2001)

**Autor correspondiente** J. T. Inglis: School of Human Kinetics, The University of British Columbia, 210-6081 University Boulevard, Vancouver, British Columbia, Canadá, V6T 1Z1. Correo electrónico: [inglis@interchange.ubc.ca](mailto:inglis@interchange.ubc.ca)

La entrada somatosensorial de la extremidad inferior ha sido reconocida desde hace tiempo como una fuente importante de información sensorial en el control del equilibrio en bipedestación (Fitzpatrick *et al.* 1994; Allum *et al.* 1998). Aunque la fuente específica de esta información esencial está por determinar, existen varias clases de receptores en la extremidad inferior que pueden proporcionar información relacionada con la postura y el movimiento. La información propioceptiva de los husos musculares de los músculos de alrededor de la rodilla y el tobillo puede codificar el cambio en el ángulo de la articulación con respecto al tronco (Ivanenko *et al.* 2000), mientras que los órganos tendinosos de Golgi pueden ser responsables de la retroalimentación de fuerza sobre la carga del cuerpo (Pearson, 1995). Por último, los receptores cutáneos de la planta del pie son sensibles a las presiones de contacto (Magnusson *et al.* 1990) y pueden ser sensibles a posibles cambios en la distribución de la presión (Kavounoudias *et al.* 1998). En conjunto, la integración de todas estas entradas somatosensoriales parece proporcionar información importante sobre la posición del cuerpo con respecto a la superficie de apoyo.

Hay varias líneas de evidencia en la literatura reciente que sugieren un papel contribuyente de los receptores cutáneos de la planta del pie en el control del equilibrio en bipedestación. Por ejemplo, se ha demostrado que la estimulación mecánica de la piel plantar durante la bipedestación evoca un balanceo postural altamente correlacionado con los estímulos cutáneos (Maurer *et al.* 2001). La reducción de esta información cutánea, ya sea por enfriamiento o mediante la colocación de un manguito en la pierna, se asocia a

con un aumento del balanceo postural (Orma, 1957; Asai *et al.* 1992). Además, las reacciones compensatorias del paso ante perturbaciones posturales repentinas también se ven afectadas por la reducción de la información del apoyo plantar (Perry *et al.* 2000). Por lo tanto, los receptores cutáneos pueden ser capaces no sólo de detectar el movimiento del centro de presión a medida que se desplaza hacia los límites de la base de apoyo, sino también de iniciar reflejos posturales que promuevan una posición de pie más (Do *et al.* 1990).

Aunque los estudios anteriores ilustran la importancia de la información cutánea en el control del equilibrio en bipedestación, nuestro conocimiento de la información cutánea procedente de la planta del pie se basa en gran medida en pruebas indirectas. Por otro lado, las grabaciones micro-neurográficas de los nervios periféricos han proporcionado un análisis directo de las propiedades funcionales de los receptores cutáneos en respuesta a diversos estímulos (véase Vallbo *et al.* 1979). Hasta la fecha, se ha examinado el comportamiento aferente cutáneo en humanos en la cara (Johansson *et al.* 1988), la extremidad superior (Johansson & Vallbo, 1983; Edin & Abbs, 1991; Edin, 1992; Vallbo *et al.* 1995) y la extremidad inferior (Vallbo & Hagbarth, 1968; Ribot-Ciscar *et al.* 1989; Edin, 2001; Trulsson, 2001). Sin embargo, la mayoría de los estudios relacionados con la extremidad inferior sólo han examinado la piel vellosa de la pantorrilla y el borde del pie. En consecuencia, la información sobre las características de los mecanorreceptores específicos de la planta del pie es limitada.

A menudo se utilizan informes de otras regiones cutáneas para predecir las propiedades de los mecanorreceptores cutáneos de la planta del pie. Aunque puede resultar tentador trasladar al las propiedades de los receptores cutáneos de distintas regiones del cuerpo, tal vez no sea adecuado hacerlo. En primer lugar, existen diferencias anatómicas entre los tipos de piel glabra y vellosa. También hay diferencias claras en la distribución relativa de los receptores entre las regiones de la piel (Vallbo *et al.* 1995), incluida la falta de unidades de tipo II de adaptación rápida en la cara (Johansson *et al.* 1988) y un posible tercer tipo de receptor de adaptación lenta en el muslo (Edin, 2001). A la luz de estas discrepancias, para seguir debatiendo el papel de los mecanorreceptores cutáneos en la postura bípeda, es esencial comprender la distribución y el comportamiento de estos receptores sensoriales en la planta del pie de los seres humanos.

## MÉTODOS

### Temas

Se realizaron 31 sesiones de grabación en trece voluntarios sanos (7 hombres, 6 mujeres) de edades comprendidas entre 22 y 50 años (media de 29,6 años). Ninguno de estos individuos padecía trastornos neurológicos o motores conocidos. Se explicó el protocolo experimental y los sujetos dieron su consentimiento informado por escrito para participar en esta investigación. El comité ético de investigación clínica de la Universidad de British Columbia aprobó los siguientes procedimientos experimentales. Todos los procedimientos experimentales se llevaron a cabo de acuerdo con los principios de la Declaración de Helsinki.

### Montaje experimental

Los sujetos se tumbaron en decúbito prono en una cama ajustable. En esta posición, ambas piernas estaban extendidas y la extremidad de prueba estaba estabilizada sobre un soporte. La piel de la parte posterior de la rodilla se anestesió con una crema tópica (Ametop, tetracaína al 4 %) y, a continuación, se limpió con una solución de alcohol isopropílico al 70 antes de la inserción del electrodo. Se colocó un electrodo de estimulación superficial en la parte posterior de la rodilla para localizar la posición aproximada del nervio tibial. Un estimulador Grass S48 (Grass Instruments, Astro-Med Inc., West Warwick, RI, EE.UU.) administró impulsos eléctricos (1 ms de duración) a una frecuencia de 1 Hz. Para evaluar la localización del nervio se utilizó la respuesta de contracción del grupo muscular del tríceps surae (provocada entre 30 y 90 V) y la sensación parestésica descrita por el sujeto. Para localizar el nervio por vía subcutánea, se introdujo en el hueco poplíteo un electrodo estimulador estéril de referencia (0,2 mm de diámetro, 55 mm de longitud, punta de perfil estándar, Fred Haer Inc., Bowdoinham, ME, EE.UU.) sobre la región predefinida mientras se administraba una corriente eléctrica (1\_15 V) de forma intermitente. La localización del nervio se identificaba cuando se provocaba una contracción a un nivel inferior a 5 V o se evocaba una sensación parestésica persistente que indicaba que la punta del electrodo había penetrado en la vaina neural. Se insertó un microelectrodo de registro estéril (0,2 mm de diámetro, 65 mm de longitud, punta de perfil estándar, Fred Haer Inc.) aproximadamente 10 mm proximal y paralelo al electrodo de estimulación, que ahora funcionaba como electrodo de referencia. La impedancia del electrodo de registro *in situ* se situó entre 50 y 360 kV (media de 150 kV) a 1 kHz.

### Clasificación de los mecanorreceptores cutáneos

El electrodo se introdujo en el nervio tibial a una profundidad variable entre los sujetos (profundidad media de 26 mm, intervalo de 15 a 37 mm). Al manipular manualmente el electrodo dentro del nervio, se detectaron

se pudieron obtener grabaciones. Tras aislar un registro, se utilizaron monofilamentos de nailon Semmes-Weinstein (Stoelting Co., Wood Dale, IL, EE.UU.) para clasificar los aferentes cutáneos. Los monofilamentos eran capaces de aplicar una fuerza de 0,5-5000 mN contra la piel. La localización del terminal receptor, o hotspot, se definió como el punto de umbral mecánico más bajo. Se utilizó un monofilamento de cuatro a cinco veces la fuerza umbral para delimitar el campo receptivo. Para medir el tamaño de las zonas del campo receptivo, se colocó papel transparente contra la piel de la planta del pie. El tamaño del campo receptivo se calculó utilizando un método similar al empleado para la piel glabra de la mano humana (Johansson y Vallbo, 1979).

Los aferentes cutáneos se clasificaron como de adaptación lenta cuando respondían continuamente a las indentaciones mantenidas. Si el receptor sólo respondía al inicio y a la retirada del estímulo, se clasificaba como de adaptación rápida. Los receptores se clasificaron por tipo en función de lo siguiente: los receptores de adaptación lenta de tipo I tenían campos receptivos pequeños con múltiples puntos calientes; los receptores de adaptación lenta de tipo II tenían un único punto caliente con campos receptivos grandes y oscuros y una mayor sensibilidad al estiramiento de la piel; los receptores de adaptación rápida de tipo I tenían campos receptivos pequeños con múltiples puntos calientes; y los receptores de adaptación rápida de tipo II tenían campos receptivos grandes y oscuros con un único punto caliente y una mayor sensibilidad a la vibración. La sensibilidad a la vibración se evaluó a 100 y 250 Hz con un vibrador eléctrico Panasonic de doble ajuste (disponible comercialmente, EE.UU.). En el caso de algunos receptores, la sensibilidad a la fuerza se midió en línea con un transductor de fuerza manual (transductor digital 1601, IITC Inc., Woodland Hills, CA, EE.UU.).

### Análisis y tratamiento de señales

Las grabaciones del nervio tibial se amplificaron w10 000\_25 000 y se filtraron con paso de banda entre 0,3 y 10 kHz (amplificador de microneurografía de Yale hecho a medida). Los datos neuronales se convirtieron (analogicos a digitales) a una frecuencia de muestreo de 25\_50 kHz (Spike2 e interfaz 1401-micro, Cambridge Electronics Design, Reino Unido). Se utilizó un monitor de audio Grass AM8 (Grass Instruments) para la presentación de audio de la señal neural. Se capturaron los picos de una sola unidad y se visualizaron en línea utilizando un osciloscopio (modelo analógico de 20 MHz 2522B, BK Precision, Placentia, CA, EE.UU.) con una base de tiempo de 10 ms. Dado que la mayoría de los potenciales de acción encontrados al utilizar la microneurografía para registrar la actividad aferente somatosensorial tienen una morfología inicial positiva de doble pico que puede cambiar con el tiempo a medida que cambia la posición del electrodo de registro (Inglis *et al.* 1996), es importante monitorizar la forma de todas las unidades registradas. Por consiguiente, la morfología del potencial de acción se realizó fuera de línea utilizando el software de coincidencia de plantilla Spike2. Este software nos permitió recuperar los picos individuales bajo control visual completo utilizando la coincidencia de plantilla de forma de onda.

### Estadísticas

Se utilizó un ANOVA unidireccional para evaluar cualquier diferencia en los umbrales de los receptores entre las regiones de la piel. Se realizó una prueba  $\chi^2$  para examinar la distribución de los tipos de receptores encontrados en la mano *frente a* la planta del pie. Las diferencias entre las medias se consideraron estadísticamente significativas a un nivel de  $P \leq 0,05$ .

## RESULTADOS

### Actividad multiunitaria en la planta del pie

La evaluación de la actividad multiunitaria en la planta del pie proporcionó un esquema de los territorios de inervación fascicular del nervio tibial. Los territorios se definieron como la región cutánea que al contacto con la mano del experimentador

podía evocar una descarga masiva de actividad con una señal/ruido de al menos 2 : 1. La actividad multiunitaria se evocó predominantemente en la cara medial o lateral del pie, correspondiendo a las divisiones nerviosas plantares medial y lateral del nervio tibial. Aunque el tamaño de los territorios multiunitarios variaba entre sujetos, las localizaciones de los campos fasciculares eran similares entre los sujetos. Dado que sólo se evaluó un pequeño número de campos multiunitarios en cada sujeto, se utilizaron los datos de los trece participantes para cartografiar los territorios de inervación de los registros multiunitarios. En conjunto, se delinearon nueve regiones en la planta del pie basadas en la actividad multiunidad observada en los sujetos (Fig. 1). Al igual que en informes anteriores sobre la actividad multiunitaria en la cara (Johansson *et al.* 1988), no se observó actividad en ausencia de estimulación aplicada intencionadamente a la planta del pie. Tras la estimulación, se observó una fuerte respuesta dinámica con distintas descargas de encendido y apagado durante las hendiduras del estímulo.

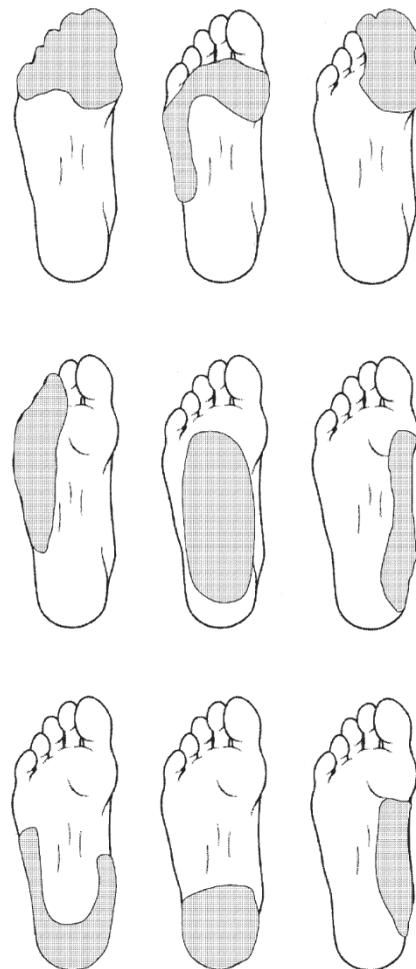
### Grabaciones de una sola unidad nerviosa

De los 126 aferentes registrados consecutivamente, 106 se clasificaron como mecanorreceptores cutáneos con 31 unidades de adaptación lenta (SA) y 75 de adaptación rápida (FA). Los 20 aferentes restantes se registraron a partir de presuntos receptores musculares, que no se tratarán con más detalle en este artículo. Aunque los cuatro tipos de receptores estaban presentes en la planta del pie, ciertos aspectos de las unidades SA dificultaban la clasificación de los receptores SA en tipos II y I. En primer lugar, los campos receptivos de las unidades SAII eran similares a los de las unidades SAI. Además, no había actividad de descarga de fondo aparente en ninguno de los receptores SAII, una de las varias características que se han utilizado para distinguir entre los dos tipos de receptores SA (Johansson y Vallbo, 1983). Para resolver esta discrepancia, examinamos las características de descarga de las unidades SA en respuesta a una hendidura mantenida. Dado que los SAI suelen tener un patrón de disparo irregular y los SAII tienen un ritmo de disparo más regular, este comportamiento SA (véase la Fig. 2) se utilizó junto con el número de puntos calientes y la sensibilidad al estiramiento de la piel para disociar entre los receptores aferentes SA.

De los 106 registros de una sola unidad de aferentes cutáneos, una abrumadora mayoría de estos receptores se registró en la piel glabra de la planta del pie (104 de 106, 98%). Sólo dos aferentes, una FAI y una FAII, tenían el terminal receptor en la piel vellosa de la pantorrilla. Estas dos unidades no se tratarán más adelante con el fin de examinar los mecanorreceptores cutáneos localizados exclusivamente en la planta del pie y, por lo tanto, aislados de la piel glabra. Por consiguiente, según los criterios de clasificación expuestos en Métodos, había 15 SAI (14), 16 SAII (15%), 59 FAI (57%) y 14 FAII (14%) documentadas en la piel glabra del pie. Como se estimó con los monofilamentos de nailon, las unidades FAII tenían los umbrales medios más bajos (5 mN), mientras que las unidades SAII tenían los umbrales medios más altos (115 mN).

Cada una de estas aferentes tenía un único punto caliente, que presumiblemente correspondía a la ubicación de la terminal receptora. En los campos de las unidades de tipo I se midieron aproximadamente 4-6 puntos calientes. Estos aferentes tenían umbrales intermedios, ya que los valores medios de los FAI y SAI eran de 12 y 36 mN, respectivamente.

Los umbrales de activación de los receptores cutáneos de la planta del pie fueron muy variables. Varias unidades FA respondieron a estímulos tan bajos como 0,5 mN, mientras que varios receptores SA no se activaron hasta que se aplicaron fuerzas tan altas como 3000 mN. Basándonos en nuestra muestra el umbral del receptor no parecía depender de la ubicación de dicho receptor. Es decir, los umbrales medios de los receptores cutáneos de los dedos (25 mN; intervalo 0,5-150 mN), el lateral del pie (80 mN; intervalo 0,5-750 mN) y el talón (300 mN; intervalo 0,7-3000 mN) no resultaron ser significativamente diferentes ( $P < 0,14$ ).



**Figura 1. Territorios de inervación multiunitaria en la planta del pie**

Se cartografiaron los campos receptivos fasciculares en los nervios plantares medial y lateral durante la estimulación multiunidad antes de los registros de una sola unidad en todos los sujetos. En la superficie plantar del pie se observaron nueve regiones multiunitarias.

**Tabla 1. Perfiles de los mecanorreceptores cutáneos de la planta del pie**

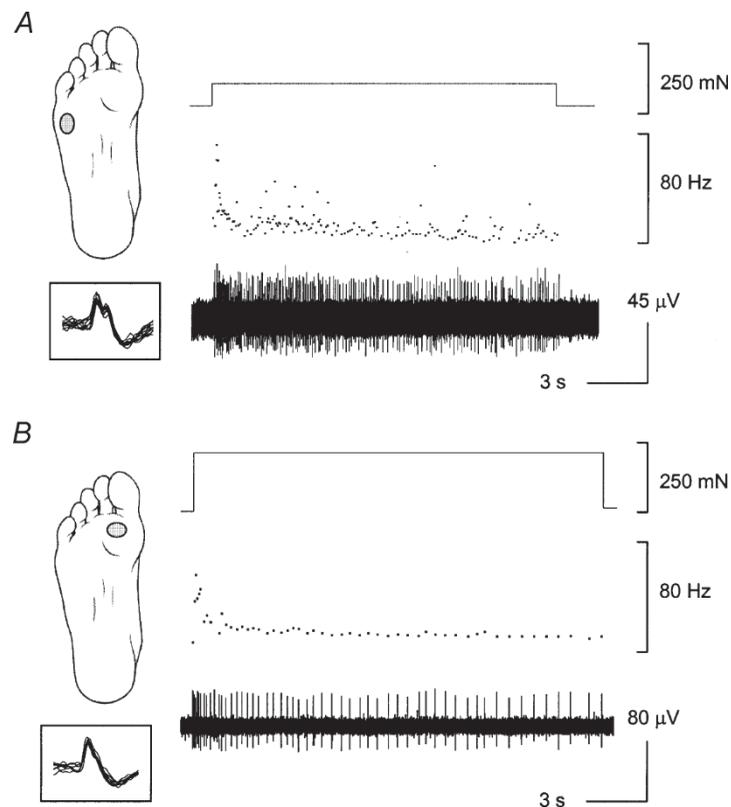
Tipo	Número	Porcentaje del total	Umbral medio (mN)	Gama (mN)	Tamaño del campo receptor (mm <sup>2</sup> )	
					Mediana	Intervalo
SAI	15	14.4	35.6	4-744	70.9	11.8-277.5
SAII	16	15.4	115.3	36-2800	127.4	44.0-296.2
FAI	59	56.7	11.8	0.7-282	38.0	5.8-333.6
FAII	14	13.5	4.0	0.5-2800	284.2	41.7-1248.0
Total	104	100	-	-	-	-

Se calcularon el número total de unidades de cada subpoblación, los niveles umbral estimados con monofilamentos de nailon calibrados y las propiedades del campo receptivo.

### Distribuciones y características del campo receptor

Los campos receptivos de las grabaciones de una sola unidad se aislaron predominantemente en la planta del pie. Dos de estas unidades, un receptor SAI y otro FAII, tenían niveles umbrales iniciales medidos en aproximadamente 3000 mN. El monofilamento más alto utilizado en este estudio podía ejercer 5000 mN de fuerza. Dado que el campo receptivo se delimita con un monofilamento de cuatro a cinco veces el umbral inicial

fuerza, no se pudo medir el área receptiva de estas dos unidades. Además, dos unidades FAII tenían áreas de campo receptivo que se extendían desde la piel glabra hasta la piel vellosa de la pantorrilla, lo que dificultaba la evaluación del tamaño de los campos receptivos. A excepción de estas cuatro unidades, la Fig. 3 ilustra la posición de los receptores y los campos receptivos medibles específicos de la superficie plantar del pie. Se observaron varias similitudes entre



**Figura 2. Tipos de respuestas SA en la planta del pie**

En respuesta a una aplicación de fuerza mantenida, se observaron dos respuestas de adaptación lenta en la planta del pie. Se presenta un ejemplo de la actividad de descarga y la localización de los campos receptivos para un receptor SAI (A) y un receptor SAII (B), así como sus propiedades de adaptación. Diez formas de onda consecutivas están alineadas y superpuestas para demostrar que se trata de grabaciones de una sola unidad. Es importante señalar que no hubo actividad espontánea en ausencia de estimulación aplicada intencionadamente en ninguno de los receptores cutáneos de la planta del pie.

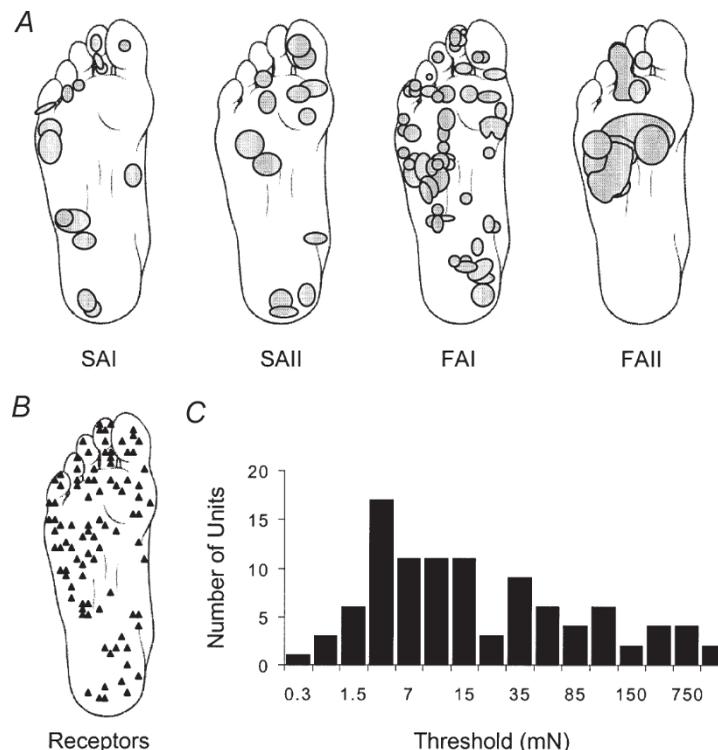
los campos receptivos de las unidades FAI, SAI y SAII. Estas unidades tenían campos receptivos de forma típicamente redonda a ovalada, con el punto o puntos de mayor sensibilidad situados excéntricamente dentro del campo receptivo. Además, las unidades de tipo I mostraban un patrón en el que los bordes del campo estaban marcados por las líneas de flexión de la piel. La mediana del tamaño del campo receptivo de las unidades FAI, SAI y SAII fue de 38 mm<sup>2</sup> (rango 6-334 mm<sup>2</sup>), 71 mm<sup>2</sup> (rango 12-278 mm<sup>2</sup>) y 127 mm<sup>2</sup> (rango 44-296 mm<sup>2</sup>), respectivamente. En comparación, las unidades FAII eran de dimensiones grandes y oscuras. También era muy difícil localizar la ubicación del receptor o punto de mayor sensibilidad. A partir de las unidades FAII medibles, la mediana del tamaño del campo receptivo se estimó en 284 mm<sup>2</sup> (rango 42-895 mm<sup>2</sup>) (véase el resumen en la Tabla 1).

### Respuesta a las indentaciones mecánicas

Los perfiles de respuesta de los receptores se midieron utilizando una variedad de estímulos inocuos que se aplicaron al pie descargado en el plano horizontal. La sensibilidad direccional de los aferentes SAII ha sido bien documentada en la mano (Knibestöl, 1975; Johansson, 1978). Por lo tanto, se evaluó la actividad de descarga de los dieciséis aferentes SAII en la planta del pie durante períodos de estiramiento de la piel en varias direcciones. La sonda de fuerza se colocó perpendicular a la superficie de la piel y pudo evocar el estiramiento de la piel en varias direcciones diferentes.

indicaciones. Antes de la aplicación de la sonda, no había actividad de descarga de fondo en ninguna de estas unidades SA. Cuando se estiró la piel, se utilizaron magnitudes de estiramiento de la piel que no provocaran ningún deslizamiento entre la sonda y la piel. La figura 4 muestra datos de ejemplo de una unidad SAII situada en el talón. A medida que se modifica la dirección del estiramiento de la piel en el sentido de las agujas del reloj desde una dirección anterior a una lateral, aumenta el número de potenciales de acción correspondientes para la misma cantidad relativa de estiramiento de la piel. A pesar de que los dieciséis receptores mostraron un eje preferencial de estiramiento cutáneo, la orientación de este eje no fue la misma para todas las unidades SAII. Aunque esta tensión cutánea preferencial era clara, fue difícil obtener una evaluación precisa de la dirección para cada unidad debido al limitado tiempo de grabación.

El estiramiento de la piel generado por el contacto superficial o el movimiento que deforma la piel que recubre una articulación concreta también podría evocar respuestas en los aferentes cutáneos (Hulliger *et al.* 1979). De los receptores que se aislaron en las articulaciones metatarso-falángicas o cerca de ellas, hubo once grabaciones prolongadas (> 25 min) que nos permitieron evaluar la sensibilidad al movimiento de estas unidades. Estos once receptores consistían en cuatro FAI, cinco SAI y dos SAII. Un movimiento de los dedos del pie lo suficientemente importante como para provocar una deformación cutánea del campo receptivo provocó una respuesta de



**Figura 3. Distribución de los mecanorreceptores cutáneos en la planta del pie**

A, se ilustra el campo receptivo para cada tipo de receptor en la planta del pie. El campo receptivo se delimitó con un monofilamento 4\_5 veces mayor que el valor umbral inicial. B, se representa la posición aproximada de la unidad aferente en la planta del pie para todos los tipos de receptores. C, distribución del número total de receptores documentados y los niveles de umbral correspondientes por unidad en la planta del pie ( $n = 104$ ).

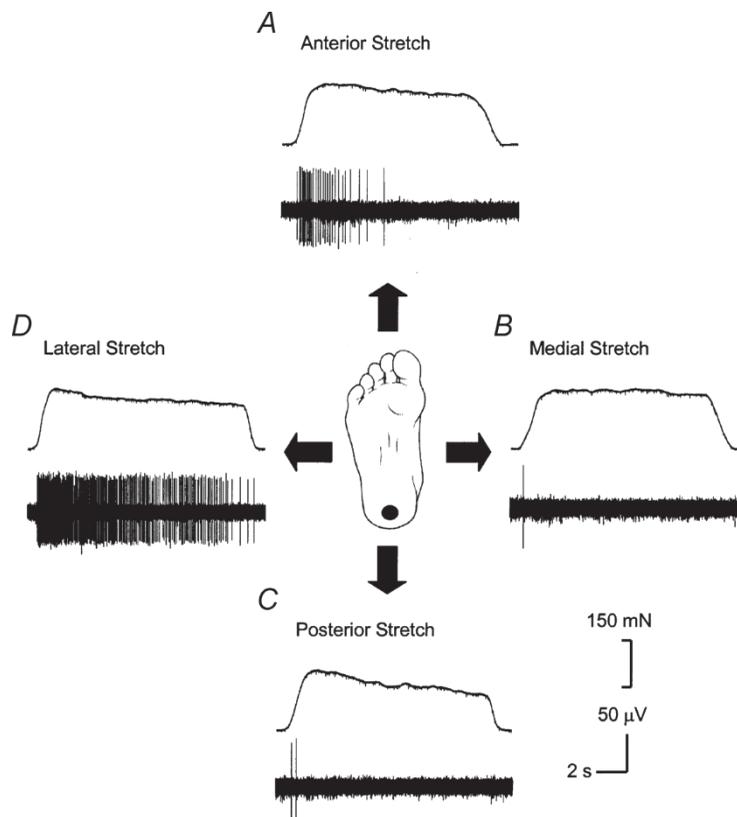
el receptor. Esta respuesta se observó en las once unidades. Con toda probabilidad, los restantes receptores cutáneos, situados cerca de los dedos de los pies, habrían mostrado una respuesta similar a los movimientos de los dedos si las grabaciones hubieran sido lo suficientemente estables.

## DEBATE

Para examinar el papel potencial de los mecanorreceptores cutáneos en el equilibrio en bipedestación es importante comprender las características de los receptores cutáneos de la superficie plantar del pie. Los informes anteriores sobre la extremidad inferior sólo han comentado la distribución y el comportamiento de los mecanorreceptores aislados a lo largo del borde lateral del pie (Vedel & Roll, 1982; Ribot-Ciscar *et al.* 1989; Trulsson, 2001). Por lo tanto, el presente estudio examinó la actividad cutánea en el nervio tibial, registrando así los receptores cutáneos específicos de toda la planta del pie. Los resultados de este muestran que, basándose en esta muestra: (1) un gran porcentaje (73 de 104, el 70 %) de los receptores cutáneos encontrados en la planta del pie son de adaptación rápida con campos receptivos distribuidos aleatoriamente, (2) los receptores cutáneos de la piel glabra del pie tienen umbrales de activación elevados en comparación con la piel glabra de la mano, y (3) existe una

ausencia de actividad de fondo en cualquiera de los mecanorreceptores cutáneos con el pie en posición de descarga.

Los presentes resultados sugieren que existen varias diferencias entre la piel de la planta del pie y la piel glabra de la mano. A pesar de que se documentó una proporción menor de receptores SA en el pie (30 %) que en la mano (44 %; Johansson y Vallbo, 1979), no parece haber diferencias significativas entre los porcentajes de unidades encontradas en cada una de estas regiones. Otras diferencias cuantitativas entre los hallazgos actuales y los informes publicados anteriormente incluyen variaciones en los umbrales de activación de los receptores. Por ejemplo, la mediana de los umbrales de activación de las unidades FAI y FAII en el pie fue de 11,8 y 4,0 mN, respectivamente. En la mano se registraron umbrales considerablemente más bajos, ya que los valores medios para las FAI y FAII fueron de 0,58 y 0,54 mN (Johansson *et al.* 1980). Esta diferencia era aún más pronunciada entre los receptores SA, ya que había umbrales mucho más elevados para las unidades SA del pie (SAI 35,6 mN y SAII 115,3 mN) que para las unidades SA de la mano (SAI 1,3 mN y SAII 7,5 mN; Johansson *et al.* 1980). Los elevados umbrales fisiológicos de los receptores no son



**Figura 4. Medición de la sensibilidad direccional del receptor SAII en el talón**

Se presenta un ejemplo de sensibilidad direccional para uno de los receptores SAII situados en el talón. Un transductor de fuerza manual estiró la piel plantar del pie en un intento de asegurar cantidades reproducibles de estiramiento. Esta figura muestra el nivel de estiramiento aplicado a la piel y la actividad de descarga correspondiente en respuesta al estiramiento anterior (A), estiramiento medial (B), estiramiento posterior (C) y estiramiento lateral de la piel (D).

sorprendente si se tiene en cuenta que los umbrales psicofísicos en el pie también son más elevados en comparación con los umbrales en la mano (Weinstein, 1968). Con toda probabilidad, los umbrales elevados en el pie se debieron a un mayor grosor de la piel en el pie en comparación con la mano.

Las áreas del campo receptivo de las unidades de la planta del pie también eran tres veces mayores que los campos de las unidades encontradas en la mano (Johansson y Vallbo, 1980). Sin embargo, a diferencia de la mano, las posiciones de los campos receptivos estaban distribuidas aleatoriamente por toda la superficie plantar del pie. No parecía haber una acumulación de receptores de tipo I en los dedos, ni tampoco una distribución espacial preferente de los receptores en el pie. En cambio, existe un gradiente de densidad proximodistal para los receptores de la mano, incluida una congregación de receptores de tipo I en los dedos (Johansson y Vallbo, 1979). La disposición espacial de los receptores en la piel palmar permite a la mano adquirir información sobre la deformación de la piel durante la manipulación de objetos (Johansson y Vallbo, 1983). Aunque la información cutánea de la piel plantar también es importante, el pie está implicado principalmente en acciones de carga de peso y no requeriría un nivel de agudeza tan alto como el que se encuentra en la mano.

En comparación con los receptores cutáneos de la piel glabra de la planta del pie, los aferentes táctiles que inervan el borde lateral del pie y la pantorrilla tienen umbrales de fuerza más bajos y campos receptivos más pequeños (Trulsson, 2001). También parece haber una mayor proporción de receptores SA en la piel vellosa de la pierna, incluido un tercer tipo de receptor SA (tipo III) en el muslo (Edin, 2001). Sin embargo, las diferencias entre los receptores cutáneos de la piel glabra del pie y la piel vellosa de la pierna no son sorprendentes. Recientemente se ha demostrado que existen diferencias claras entre los receptores cutáneos de la piel vellosa del antebrazo y los receptores de la piel glabra de la mano (Vallbo *et al.* 1995). Es probable que existan diferencias similares en la extremidad inferior. Esto puede deberse en parte a las variaciones anatómicas entre los dos tipos de piel. La piel glabra tiene conexiones estrechas con los tejidos subcutáneos que no existen en la piel vellosa. En consecuencia, existe un mayor grado de estiramiento en la piel vellosa en respuesta al movimiento articular. Por ello, se cree que los receptores de la piel vellosa desempeñan un papel más importante a la hora de proporcionar información sobre el movimiento y la posición de la articulación (Edin, 1992). Por lo tanto, los aferentes mecanorreceptores de la piel vellosa de la pantorrilla (Trulsson, 2001) pueden ser más adecuados para transmitir información sobre la orientación del tobillo, mientras que los aferentes de la piel glabra del pie serían más importantes para señalar el contacto del pie con el suelo.

En este estudio, el pie no se sometió a ninguna forma de carga significativa, ya que el objetivo principal era evaluar las características de inervación de la piel glabra del pie. Para

Para que toda la planta del pie estuviera disponible para la manipulación y el sondeo, el dorso del pie tenía que estar apoyado con la planta del pie sin sujetar. En esta, no había actividad de descarga de fondo en ninguno de los mecanorreceptores cutáneos encontrados. La presencia de una descarga de fondo se ha utilizado a menudo como criterio para ayudar a disociar entre tipos de receptores SA en la mano (Knibestöl, 1975). Sin embargo, si se manipulaba la piel de la mano para eliminar cualquier estiramiento preexistente, la mayoría de los receptores SAII perdían su descarga de fondo (Johansson, 1978). Sugerimos que la falta de actividad espontánea en el nervio tibial probablemente no sea un atributo único de los receptores cutáneos de la planta del pie. En cambio, el hecho de que no hubiera actividad de fondo en una posición natural y sin carga sugiere que cualquier actividad de los receptores cutáneos de la planta del pie puede ser importante para señalar que el pie está en contacto con la superficie de apoyo (Kavounoudias *et al.* 1998). La amplia dispersión de receptores por toda la planta del pie garantizaría que los receptores cutáneos fueran capaces de codificar las presiones de contacto y, por tanto, la posición del pie con respecto al suelo. Curiosamente, se documentó un número limitado de unidades en el arco longitudinal. Si existe una distribución preferencial, la acumulación de receptores en la cara anterior del pie, el borde lateral y el talón correspondería a las regiones críticas del pie que soportan la mayor parte del peso del cuerpo en condiciones de carga (Perry *et al.* 2000).

El presente estudio es el primero que examina la localización y distribución de los mecanorreceptores cutáneos en la piel glabra del pie. Los informes iniciales sobre los receptores cutáneos en la piel glabra de la mano indicaban que estaba compuesta en gran parte por receptores SA (Knibestöl, 1973, 1975). Sin embargo, más tarde se demostró que había una mayor proporción de receptores FA en la mano de lo que se había indicado anteriormente (Johansson y Vallbo, 1979). Aunque la falta de actividad espontánea en cualquiera de los mecano-receptores cutáneos de la planta del pie puede haber causado una subestimación del número de unidades SAII, en última instancia este número habría sido bajo, ya que las unidades SAII no son muy comunes (Johansson & Vallbo, 1979). Además, en cualquier sesión de grabación, el número de receptores SA nunca superó al número de unidades FA documentadas en todos los sujetos. Por lo tanto, creemos que el porcentaje relativo de receptores FA frente a SA documentado en este estudio refleja la distribución general de receptores en la planta del pie, y puede reflejar la necesidad de una alta sensibilidad dinámica en el control del equilibrio. En la actualidad no está claro cómo pueden responder los receptores cutáneos a la carga parcial del pie ni los cambios que podrían producirse en el comportamiento de los receptores con una carga más fisiológica, como la mitad del peso corporal. En consecuencia, este estudio es el primero de una serie de investigaciones para explorar el papel específico de los mecanorreceptores cutáneos de la planta del pie en el equilibrio en bipedestación.

## REFERENCIAS

- Aquino, J. H., Boem, B. R., Carrienter, M. G., Huque, M. & Hadders-Agra, M. (1998). Proprioceptive control of posture: a review of new concepts. *Gait and Posture* **8**, 214-242.
- Asa, H., Fujiwara, K., Toyama, H., Yamashina, T., Tachino, K., Nara, I. (1992). The influence of foot soles cooling on standing postural control analyzed by tracking the center of foot pressure. En *Posture and Gait: Control Mechanisms*, vol. II, ed. Woolacoot, M. & HORAK, F., pp. 151-154. University of Oregon Books, Eugene, OR, USA.
- Do, M. C., BUSSE, B. & Breniere, Y. (1990). Influence of plantar cutaneous afferents on early compensatory reactions to forward fall. *Experimental Brain Research* **79**, 319-324.
- Edin, B. B. (1992). Quantitative analysis of static strain sensitivity in human mechanoreceptors from hairy skin. *Journal of Neurophysiology* **67**, 1105-1113.
- Edin, B. B. (2001). Cutaneous afferents provide information about knee joint movements in. *Revista de Fisiología* **531**, 289-297.
- Edin, B. B. & Abbs, J. H. (1991). Finger movement responses of cutaneous mechanoreceptors in the dorsal skin of the human hand. *Journal of Neurophysiology* **65**, 657-670.
- Fitzpatrick, R., Rogers, D. K. & McCloskey, D. I. (1994). Stable human standing with lower-limb muscle afferents providing the only sensory input. *Journal of Physiology* **480**, 395-403.
- Huque, M., NORDH, E., Theisen, A. E. & Vaquero, A. B. (1979). Las respuestas de las fibras aferentes de la piel glabra de la mano durante los movimientos voluntarios de los dedos en el hombre. *Journal of Physiology* **291**, 233-249.
- Intrator, J. T., LEE, J. B., BURKE, D. & Gandevia, S. C. (1996). Morphology of action potentials recorded from human nerves using microneurography. *Experimental Brain Research* **110**, 308-314.
- Ivanenko, Y. P., Grasso, R. & Lacquaniti, F. (2000). Influencia de la vibración de los músculos de las piernas en la marcha humana. *Journal of Neurophysiology* **84**, 1737-1747.
- Johansson, R. S. (1978). Tactile sensibility in the human hand: receptive field characteristics of mechanoreceptive units in the glabrous skin. *Revista de Fisiología* **281**, 101-123.
- Johansson, R. S., Trusson, M., Olsson, K. A. & WESTBERG, K. G. (1988). Mechanoreceptor activity from the human face and oral mucosa. *Experimental Brain Research* **72**, 204-208.
- Johansson, R. S. & Vaquero, A. B. (1979). Sensibilidad táctil en la mano humana: densidades relativas y absolutas de cuatro tipos de unidades mecanorreceptoras en la piel glabra. *Journal of Physiology* **286**, 283-300.
- Johansson, R. S. & Vaquero, A. B. (1980). Spatial properties of the population of mechanoreceptive units in the glabrous skin of the human hand. *Brain Research* **184**, 353-366.
- Johansson, R. S. & Vaquero, A. B. (1983). Tactile sensory coding in the glabrous skin of the human hand. *Trends in Neurosciences* **6**, 27-32.
- Johansson, R. S., Vaquero, A. B. & Westberg, G. (1980). Thresholds of mechanosensitive afferents in the human hand as measured with von Frey hairs. *Brain Research* **184**, 343-351.
- Kavounoudias, A., Roach, R. & Roach, J. P. (1998). The plantar sole is a 'dynamometric map' for human balance control. *NeuroReport* **9**, 3247-3252.
- Knibbs, M. (1973). Stimulus-response functions of rapidly adapting mechanoreceptors in the human glabrous skin. *Revista de Fisiología* **232**, 427-452.
- Knibbs, M. (1975). Stimulus-response functions of slowly adapting mechanoreceptors in the human glabrous skin area. *Revista de Fisiología* **245**, 63-80.
- Maunusson, M., Enbom, H., Johansson, R. & Pyykko, I. (1990). Significance of pressor input from the human feet in anterior-posterior postural control. The effect of hypothermia on balance corporal inducido por vibraciones. *Acta Oto-Laryngologica* **110**, 182-188.
- MAURER, C., Merzner, T., Boha, B. & Havacka, F. (2001). Control del equilibrio humano durante la estimulación de la planta del pie. *Neuroscience Letters* **302**, 45-48.
- Orma, E. J. (1957). Los efectos de enfriar los pies y cerrar los ojos en el equilibrio de pie. Different patterns of standing equilibrium in young adult men and women. *Acta Physiologica Scandinavica* **38**, 288-297.
- Pearson, K. G. (1995). Regulación propioceptiva de la locomoción. (Revisión). *Current Opinion in Neurobiology* **5**, 786-791.
- PERRY, S. D., McIlroy, W. E. & MAKIN, B. E. (2000). The role of plantar cutaneous mechanoreceptors in the control of compensatory stepping reactions evoked by unpredictable, multi-directional perturbation. *Brain Research* **877**, 401-406.
- Rohlfing, E., VEDE, J. P. & Roach, J. P. (1989). Vibration sensitivity of slowly and rapidly adapting cutaneous mechanoreceptors in the human foot and leg. *Neuroscience Letters* **104**, 130-135.
- Trusson, M. (2001). Aferentes mecanorreceptivos en el nervio sural humano. *Experimental Brain Research* **137**, 94-102.
- Vaquero, A. B. & Haibarth, K. E. (1968). Activity from skin mechanoreceptors recorded percutaneously in awake human subjects. *Experimental Neurology* **21**, 270-289.
- Vaquero, A. B., Haibarth, K. E., Torebor, H. E. & Waquero, B. (1979). Somatosensory, proprioceptive, and sympathetic activity in human peripheral nerves. (Revisión). *Physiological Reviews* **59**, 919-957.
- Vaquero, A. B., Olsson, H., WESSBERG, J. & Kakuda, N. (1995). Receptive field characteristics of tactile units with myelinated afferents in hairy skin of human subjects. *Revista de Fisiología* **483**, 783-795.
- VEDE, J. P. & Roach, J. P. (1982). Response to pressure and vibration of slowly adapting cutaneous mechanoreceptors in the human foot. *Neuroscience Letters* **34**, 289-294.
- Weinstein, S. (1968). Aspectos intensivos y extensivos de la sensibilidad táctil en función de la parte del cuerpo, el sexo y la lateralidad. En *The Skin Senses*, ed. Kenshalo, D. R., pp. 195-222. Thomas, Springfield, IL, EE.UU.

## Agradecimientos

Los autores agradecen al Dr. S. C. Gandevia y al Dr. D. Burke sus comentarios sobre un borrador de este manuscrito. Este ha sido financiado por el Consejo de Investigación en Ciencias Naturales e Ingeniería de Canadá (J. T. I.) y por una beca NSERC (P. M. K.).