

طولانی شدن یک سیگنال توسط یک مجتمع نورونی - تخلیه متعاقب

تاکنون ما سیگنالهایی را در نظر گرفته‌ایم که صرفاً از یک مجتمع نورونی انتقال می‌یابند. اما در موارد متعدد، سیگنالی که وارد مجتمع می‌شود موجب یک تخلیه طولانی از قسمت خروجی مجتمع موسوم به تخلیه متعاقب after discharge می‌شود که حتی برای چند میلی‌سکند تا چندین دقیقه بعد از خاتمه سیگنال ورودی ادامه می‌یابد. مهمترین مکانیسمهایی که توسط آنها تخلیه متعاقب به وجود می‌آید به قرار زیرند:

تخلیه متعاقب سیناپسی - هنگامی که سیناپسهای تحریکی روی سطوح دندریتها یا جسم نورون تخلیه می‌شوند یک پتانسیل پس سیناپسی در نورون به وجود می‌آید که حدود چندین میلی‌سکند طول می‌کشد بویژه هنگامی که پاره‌ای از مواد میانجی سیناپسی با اثر طولانی دخالت داشته باشند. تا زمانی که این پتانسیل ادامه دارد می‌تواند به تحریک نورون ادامه داده و همان طور که در فصل ۴۵ شرح داده شد آن را وادار به ارسال مداوم ایمپالسهای خروجی کند. به این ترتیب در نتیجه این مکانیسم تخلیه متعاقب سیناپسی به تنهایی، برای یک سیگنال لحظه‌ای ورودی امکانپذیر می‌شود که موجب بروز یک سیگنال خروجی مداوم (یک سری تخلیه‌های مکرر) شود که تا چندین میلی‌سکند طول می‌کشد.

مدار انعکاسی (نوسانی) به عنوان یک علت طولانی شدن سیگنال - یکی از مهمترین مدارها در تمامی سیستم عصبی مدار انعکاسی reverberating یا نوسانی oscillatory است. این قبیل مدارها بوسیله فیدبک مثبت در داخل مجتمع نورونی به وجود می‌آیند که فیدبک کرده و ورودی همان مدار را مجدداً تحریک می‌کند. در نتیجه، همین که این مدار تحریک شد برای مدتی طولانی به طور تکراری تخلیه می‌شود.

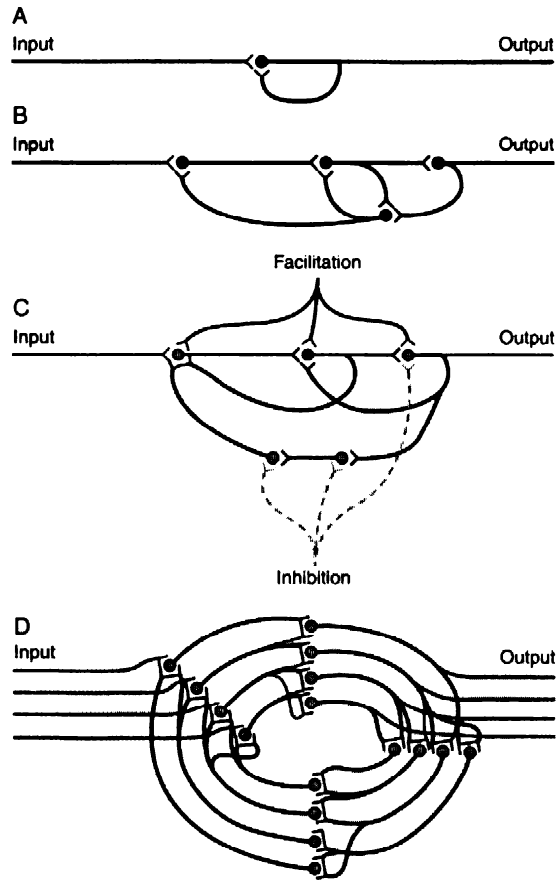
چندین نوع مختلف ممکن مدارهای نوسانی در شکل ۱۴-۴۶ تصویر شده‌اند. ساده‌ترین مدار نوسانی مداری است که در شکل ۱۴-۴۶ A نشان داده شده و فقط یک نورون واحد را در بر می‌گیرد. در این مورد، نورون خروجی یک فیبر عصبی جانبی را مجدداً به دندریتها یا جسم خود می‌فرستد تا خود را مجدداً تحریک کند. اگرچه وجود این نوع مدار به اثبات نرسیده، اما به طور تئوریک، به مجرد این که نورون تخلیه می‌شود، استیمولوسهای فیدبکی می‌توانند نورون را برای مدتی طولانی بعد از آن در حال تخلیه نگاه دارند.

شکل ۱۴-۴۶ B چند نورون اضافی را در مدار فیدبکی نشان می‌دهد که تأخیر زمانی بیشتری بین تخلیه اولیه و سیگنال فیدبکی به وجود می‌آورند. شکل ۱۴-۴۶ C سیستم بازهم پیچیده‌تری را نشان می‌دهد که در آن هم فیبرهای تسهیلی و هم فیبرهای مهاری وارد یک مجتمع نوسانی می‌شوند. یک سیگنال تسهیلی شدت و فرکانس نوسان را افزایش می‌دهد در حالی که یک سیگنال مهاری نوسان را تضعیف می‌کند یا متوقف می‌سازد.

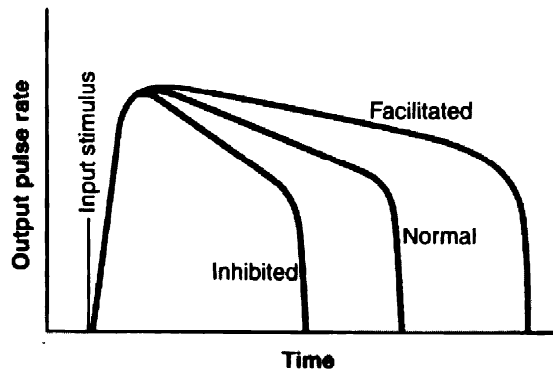
شکل ۱۴-۴۶ D نشان می‌دهد که بیشتر مسیرهای نوسانی از تعدادی فیبرهای عصبی موازی تشکیل شده‌اند و در هر ایستگاه سلولی فیبرلهای انتهایی به طور وسیعی گسترده می‌شوند. در یک چنین سیستمی سیگنال نوسانی کل می‌تواند بسته به تعداد فیبرهای عصبی موازی که در هر لحظه در نوسان شرکت می‌کنند ضعیف یا قوی باشد.

مشخصات طولانی شدن سیگنال از یک مدار نوسانی - شکل ۱۵-۴۶ سیگنالهای خروجی از یک مدار نوسانی را نشان می‌دهد. استیمولوس ورودی فقط کافی است حدود یک میلی‌سکند طول بکشد اما با این وجود خروجی سیستم می‌تواند برای چندین میلی‌سکند یا حتی چندین دقیقه ادامه یابد. این شکل نشان می‌دهد که شدت سیگنال خروجی معمولاً در ابتدای نوسان تا یک حد بالا افزایش می‌یابد و سپس تا یک حد بحرانی کاهش پیدا می‌کند و در این حد ناگهان به طور کامل قطع می‌شود. علت این قطع ناگهانی نوسان خستگی محلل‌های تماس سیناپسی در مدار است زیرا خستگی در ورای یک حد بحرانی معین، تحریک نورون بعدی در مدار را به پایینتر از حد آستانه کاهش می‌دهد به طوری که فیدبک مدار ناگهان شکسته می‌شود.

مدت ادامه سیگنال قبل از قطع آن نیز می‌تواند توسط سیگنالهای صادره از قسمت‌های دیگر مغز که مدار را مهار یا



شکل ۱۴ - ۴۶ - مدارهای نوسانی با پیچیدگی فزاینده.



شکل ۱۵ - ۴۶ - طرح سیگنال خروجی از یک مدار نوسانی متعاقب یک استیمولوس ورودی واحد که اثرات مهار و تسهیل را نشان می‌دهد. منحنی سمت راست نمودار تسهیل، منحنی میانی نمودار حالت طبیعی و منحنی سمت چپ نمودار مهار است.

تسهیل می‌کنند کنترل شود. تقریباً همین طرحهای دقیق سیگنالهای خروجی از اعصاب حرکتی تحریک کننده یک عضله که در رفلکس خم کننده دخالت دارند متعاقب تحریک دردناک پا (که در شکل ۱۸-۴۶ نشان داده شده) ثبت شده‌اند.

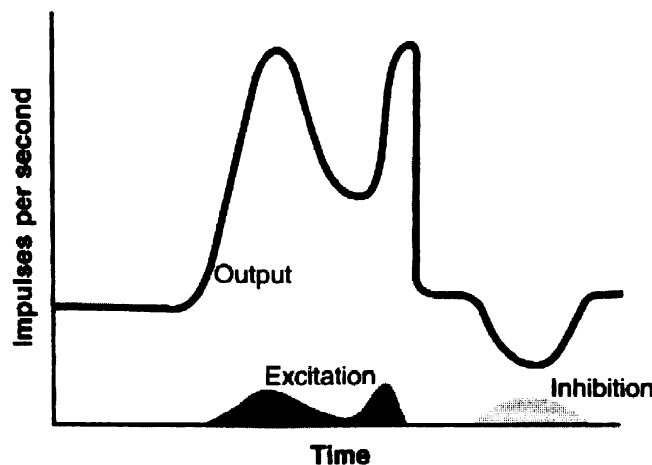
سیگنالهای خروجی مداوم از بعضی مجتمعهای نورونی

پاره‌ای از مدارهای نورونی سیگنالهای خروجی را به طور مداوم حتی بدون سیگنالهای ورودی تحریکی از خود صادر می‌کنند. لاقفل دو مکانیسم می‌توانند موجب پیدایش این اثر شوند: (۱) تخلیه نورونی ذاتی مداوم و (۲) سیگنالهای نوسانی مداوم.

تخلیه مداوم ناشی از تحریک پذیری ذاتی نورونها - نورونها مانند سایر بافتهای تحریک‌پذیر در صورتی که سطح پتانسیل تحریکی غشای آنها از یک حد آستانه معین بالاتر می‌رود به طور مکرر تخلیه می‌شوند. پتانسیل غشای بسیاری از نورونها حتی به طور طبیعی آن قدر بالاست که موجب می‌شود این نورونها به طور مداوم ایمپالس از خود صادر کنند. این موضوع بویژه در تعداد زیادی از سلولهای منجه و در بیشتر نورونهای واسطه‌ای نخاع وجود دارد. فرکانس صدور ایمپالس از این نورونها را می‌توان بوسیله سیگنالهای تسهیلی افزایش و بوسیله سیگنالهای مهاري کاهش داد. سیگنالهای مهاري غالباً می‌توانند فرکانس صدور ایمپالس را به صفر کاهش دهند.

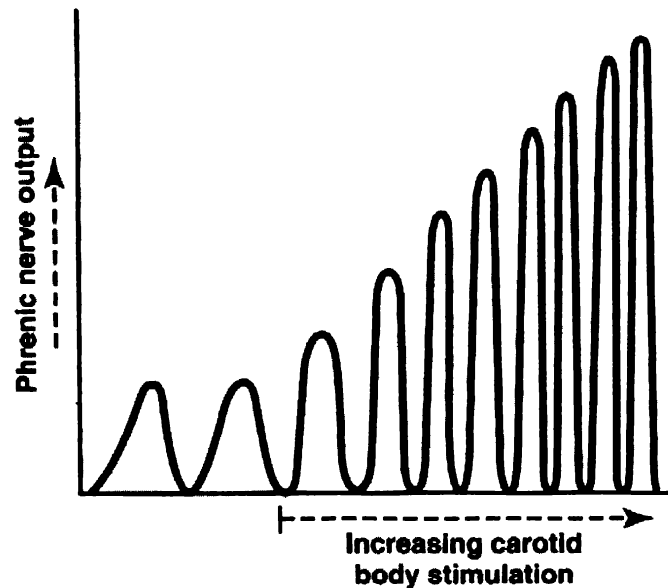
سیگنالهای مداوم صادر شده از مدارهای نوسانی به عنوان وسیله‌ای برای انتقال اطلاعات - یک مدار نوسانی که به اندازه کافی خسته نمی‌شود که از نوسان باز ایستد می‌تواند یک منبع ایمپالسهای مداوم باشد. ایمپالسهای تسهیلی که وارد مجتمع نوسانی می‌شوند می‌توانند سیگنالهای خروجی را زیاد کنند در حالی که ایمپالسهای مهاري می‌توانند سیگنالهای خروجی را کم کرده یا خاموش سازند.

شکل ۱۶-۴۶ یک سیگنال خروجی مداوم را از یک مجتمع نورونی نشان می‌دهد. این مجتمع ممکن است ایمپالسها را به علت تحریک‌پذیری ذاتی نورونها یا در نتیجه نوسان از خود صادر کند. توجه کنید که یک سیگنال ورودی تحریکی سیگنال خروجی را به مقدار زیادی افزایش می‌دهد. در حالی که یک سیگنال ورودی مهاري سیگنال خروجی را به مقدار زیادی کاهش می‌دهد. دانشجویانی که با طرز کار فرستنده‌های رادیویی آشنا هستند متوجه شده‌اند که این امر یک نوع انتقال اطلاعات به روش موج حامل carrier wave است به این معنی که سیگنالهای کنترل کننده تحریکی و مهاري مولد



شکل ۱۶ - ۴۶ - صدور مداوم ایمپالس از یک مدار نوسانی یا از یک مجتمع نورونهای با تخلیه ذاتی. این شکل همچنین اثر سیگنالهای ورودی تحریکی یا مهاري را نشان می‌دهد.

شکل ۱۷ - ۴۶ - ایمپالسهای عصبی جمع شده خروجی ریتمیک از مرکز تنفسی که نشان می‌دهد که تحریک افزایش یابنده جسم کاروتید هم شدت و هم فرکانس سیگنال عصب فرینک و دیافراگم را افزایش می‌دهد تا تنفس را افزایش دهد.



سیگنال خروجی نیستند بلکه سطح متغیر شدت آن را کنترل می‌کنند. توجه کنید که این سیستم موج حامل موجب کاهش و همچنین افزایش شدت سیگنال می‌شود در حالی که انواع انتقال اطلاعات را که ما تا این جا شرح دادیم فقط اطلاعات مثبت بوده‌اند نه اطلاعات منفی. این نوع انتقال اطلاعات توسط سیستم عصبی خودمختار برای کنترل اعمالی از قبیل تنوس رگی، تنوس روده، درجه تنگ شدن عنبیه در چشم و تعداد ضربان قلب مورد استفاده قرار می‌گیرد. به این معنی که سیگنال تحریکی عصبی برای هر یک از این اعمال می‌تواند توسط سیگنالهای ورودی فرعی به داخل مسیر نورونی نوسانی کننده افزایش یا کاهش یابد.

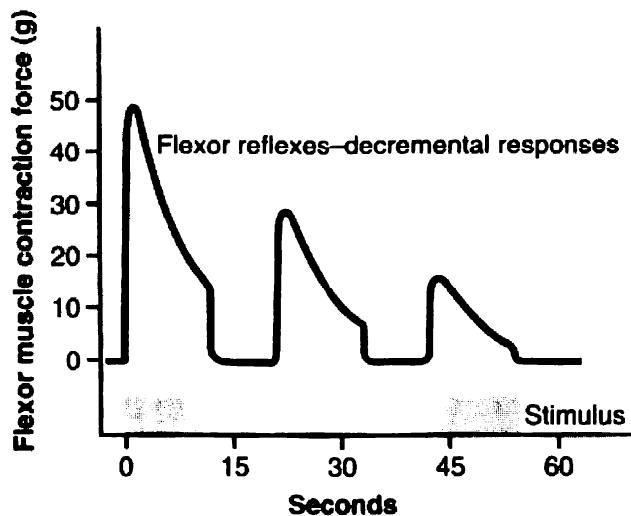
صدور ریتمیک سیگنالها

مدارهای نورونی زیادی سیگنالهای خروجی ریتمیک صادر می‌کنند - به عنوان مثال، یک سیگنال ریتمیک تنفسی از مراکز تنفسی بصل النخاع و پل مغزی سرچشمه می‌گیرد. این سیگنال ریتمیک تنفسی در سراسر زندگی ادامه می‌یابد. سایر سیگنالهای ریتمیک از قبیل سیگنالهایی که موجب حرکت خاراندن بوسیله پای خلفی سگ یا حرکت راه رفتن در یک حیوان می‌شوند نیاز به ارسال استیمولوسهای ورودی به داخل مدارهای مربوطه دارند تا موجب شروع این سیگنالهای ریتمیک شوند. تمام یا تقریباً تمام سیگنالهای ریتمیکی که تاکنون به طور تجربی بررسی شده‌اند ناشی از مدارهای نوسانی یا یک توالی از مدارهای نوسانی پشت سرهم بوده‌اند که سیگنالهای تحریکی یا مهاری را در یک مسیر دایره‌ای از یک مجتمع نورونی به مجتمع دیگر تغذیه می‌کنند.

سیگنالهای تسهیلی یا مهاری نیز می‌توانند دامنه سیگنال خروجی ریتمیک را افزایش یا کاهش دهند. شکل ۱۷-۶۷ به عنوان مثال سیگنال ریتمیک تنفسی را در عصب فرینک نشان می‌دهد. هنگامی که جسم کاروتید بوسیله کمبود فزاینده اکسیژن شریانی تحریک می‌شود هم فرکانس و هم دامنه سیگنال ریتمیک خروجی به تدریج افزایش می‌یابد.

ناپایداری و پایداری مدارهای نورونی

تقریباً هر قسمتی از مغز چه به طور مستقیم و چه به طور غیر مستقیم با هر قسمت دیگری از مغز مربوط است و این



شکل ۱۸ - ۴۶ - رفلکسهای خم کننده متوالی که خستگی هدایت از طریق مسیر رفلکسی را نشان می دهند.

موضوع یک مشکل جدی را به وجود می آورد. اگر قسمت اول قسمت دوم را تحریک کند، قسمت دوم قسمت سوم را تحریک کند، قسمت سوم قسمت چهارم را تحریک کند و این عمل همین طور ادامه یابد تا این که سرانجام سیگنال مجدداً قسمت اول را تحریک کند، آشکار است که هر سیگنال تحریکی که وارد هر بخشی از مغز شود موجب برقراری یک سیکل مداوم از تحریک مجدد تمام قسمتها خواهد شد. در صورت حدوث چنین امری، مغز در معرض هجوم سیلی از سیگنالهای نوسانی کنترل نشده قرار خواهد گرفت - سیگنالهایی که هیچ نوع اطلاعاتی را انتقال نمی دهند اما با این وجود مدارهای مغز را به کار می گیرند به طوری که هیچ گونه سیگنالهای حامل اطلاعات نمی توانند انتقال داده شوند. یک چنین اثری در جریان حمله های صرع در مناطق وسیعی از مغز به وجود می آید. سیستم عصبی مرکزی چگونه از به وجود آمدن این حالت در تمامی اوقات جلوگیری می کند؟ به نظر می رسد که پاسخ این پرسش در دو مکانیسم پایه باشد که در سراسر سیستم عصبی مرکزی عمل می کنند: (۱) مدارهای مهاري و (۲) خستگی سیناپسها.

مدارهای مهاري به عنوان مکانیسمی برای پایدار کردن عمل سیستم عصبی

دو نوع از مدارهای مهاري در مناطق گسترده ای از مغز به جلوگیری از انتشار بیش از حد سیگنالها کمک می کنند: (۱) مدارهای فیدبکی مهاري که از ترمینالهای راه های عصبی مجدداً به نورونهای تحریکی اولیه در همان راه عصبی برمی گردند - این مدارها عملاً در تمام مسیرهای عصبی حسی وجود دارند و یا نورونهای ورودی یا نورونهای واسطه ای را در هنگامی که ترمینالها به میزان بیش از حد تحریک می شوند مهار می کنند، و (۲) پاره ای از مجتمع های نورونی که کنترل مهاري کلی روی مناطق گسترده ای از مغز اعمال می کنند - به عنوان مثال، بسیاری از عقده های قاعده ای مغز اثرات مهاري در سراسر سیستم کنترل حرکتی اعمال می کنند.

خستگی سیناپسی در سیناپسها به عنوان وسیله ای برای پایدار کردن سیستم عصبی

معنی ساده خستگی سیناپسی این است که هرچه مرحله تحریک طولانیتر و شدیدتر باشد سیگنال به طور پیشرونده ضعیفتر می شود. شکل ۱۸-۴۶ سه منحنی پشت سرهم یک رفلکس خم کننده را در حیوانی نشان می دهد که با

ایجاد درد در کف پنجه‌اش بروز کرده است. در این سه منحنی توجه کنید که شدت انقباض به طور پیشرونده‌ای کم شده یعنی شدت آن کاهش یافته است. قسمت زیادی از این کاهش از خستگی سیناپسها در مدار رفلکس خم کننده ناشی می‌شود. علاوه بر آن، هرچه فاصله بین رفلکسهای خم کننده متوالی کوتاهتر باشد شدت پاسخ رفلکسی بعدی کمتر می‌شود.

تنظیم اوتوماتیک کوتاه مدت حساسیت مسیرهای عصبی توسط مکانیسم خستگی - حال این پدیده خستگی را در مورد مسیرها در مغز انطباق می‌دهیم. مسیرهایی که مورد استفاده بیش از حد قرار می‌گیرند معمولاً خسته می‌شوند و لذا حساسیت آنها کاهش می‌یابد. برعکس، مسیرهایی که کمتر از حد معمول مورد استفاده قرار می‌گیرند استراحت می‌کنند و حساسیت آنها افزایش می‌یابد. به این ترتیب، خستگی و رفع خستگی یک وسیله کوتاه مدت مهم برای تعدیل حساسیت مدارهای مختلف سیستم عصبی را تشکیل می‌دهند و به عمل کردن آنها در محدوده‌ای از حساسیتها که عمل مؤثر آنها را امکانپذیر می‌سازد کمک می‌کنند.

تغییرات درازمدت در حساسیت سیناپسی ناشی از تنظیم کاهشی یا افزایشی اوتوماتیک تعداد رسپتورهای سیناپسی - حساسیت‌های درازمدت سیناپسها را می‌توان توسط کاهش دادن تعداد پروتئینهای رسپتوری در سیناپسها هنگامی که فعالیت بیش از حد وجود دارد و زیاد کردن تعداد رسپتورها هنگامی که فعالیت کمتر از حد وجود دارد به طور عظیمی تغییر داد. مکانیسم این عمل به قرار زیر است: پروتئینهای رسپتوری به طور مداوم بوسیله سیستم رتیکولوم آندوپلاسمیک - دستگاه گلژی ساخته شده و به طور مداوم به داخل غشای سیناپسی نورون رسپتورگنجانده می‌شوند. اما هرگاه سیناپسها مورد استفاده بیش از حد قرار گیرند به طوری که مقدار بیش از حدی از ماده میانجی با پروتئینهای رسپتوری ترکیب شود بسیاری از این رسپتورها به طور دائمی غیرفعال می‌شوند و از غشای سیناپسی حذف می‌گردند.

در واقع جای خوشوقتی است که کاهش یا افزایش تعداد رسپتورها و همچنین سایر مکانیسمهای کنترلی برای تنظیم فعالیت سیناپسی به طور مداوم حساسیت را در هر مدار تقریباً به طور دقیق در حد مورد نیاز برای عمل مناسب آن تنظیم می‌کنند. برای لحظه‌ای فکر کنید که اگر قرار بود حساسیت فقط معدودی از این مدارها به طور غیرطبیعی بالا بود چه وضع وخیمی پیش می‌آمد. در این حال انسان به طور تقریباً مداوم انتظار قولنجهای عضلاتی، تشنجات، اختلالات روانی، توهمات، فشار عصبی یا سایر اختلالات عصبی را داشت. اما خوشبختانه کنترل‌های اوتوماتیک به طور طبیعی هر بار که مدارها شروع به فعالیت بیش از حد کنند یا بیش از حد تضعیف شوند حساسیت آنها را مجدداً در محدوده قابل کنترل واکتش‌پذیری تنظیم می‌کنند.

حسهای پیکری:

۱ - سازمانبندی عمومی، حسهای تماسی و وضعی

حسهای پیکری مکانیسمهای عصبی هستند که اطلاعات حسی را از سراسر بدن جمع‌آوری می‌کنند. این حسها در مقابل حسهای ویژه قرار دارند که منظور از آنها به طور اختصاصی بینایی، شنوایی، بویایی، چشایی و تعادل است.

تقسیم‌بندی حسهای پیکری

حسهای پیکری را می‌توان به سه نوع فیزیولوژیک تقسیم‌بندی کرد: (۱) حسهای پیکری مکانیکی شامل حسهای تماسی و وضعی که بوسیله جا به جا شدن مکانیکی پاره‌ای از بافتهای بدن تحریک می‌شوند، (۲) حسهای حرارتی که وجود گرما و سرما را تشخیص می‌دهند و (۳) حس درد که بوسیله هر عاملی که به بافتها آسیب برساند فعال می‌گردد. این فصل با حسهای پیکری مکانیکی تماسی و وضعی سروکار دارد و فصل ۴۸ حسهای حرارتی و درد را مورد بحث قرار می‌دهد. حسهای تماسی شامل حسهای لمس، فشار، ارتعاش و قلقلک و حسهای وضعی Position sense شامل حس وضعی استاتیک یا سکونی و حس سرعت حرکت هستند.

سایر تقسیم‌بندیهای حسهای پیکری - حسهای پیکری غالباً با یکدیگر در گروه‌های دیگری به ترتیب زیر قرار داده می‌شوند.

حسهای خارجی یا اکستروپتیو exteroceptive حسهای مربوط به سطح بدن هستند. حسهای پروپریوسپتیو proprioceptive حسهایی هستند که با حالت فیزیکی بدن سروکار دارند و عبارتند از: حسهای وضعی، حسهای تری و عضلانی، حس فشار از کف پا، و حتی حس تعادل (که عموماً به جای یکی از حسهای پیکری جزء حسهای ویژه در نظر گرفته می‌شود).

حسهای احشایی visceral حسهای مربوط به احشای بدن هستند. هنگام استعمال این عبارت منظور به طور اختصاصی حسهای مربوط به اندامهای درونی است.

حسهای عمقی حسهایی هستند که از بافتهای عمقی از قبیل نیامها، عضلات و استخوانها می‌آیند. این حسها به طور عمده شامل حسهای فشار عمقی، درد، و ارتعاش هستند.

تشخیص و انتقال حسهای تماسی

روابط متقابل میان حسهای تماسی لمس، فشار و ارتعاش - اگرچه لمس، فشار و ارتعاش غالباً به صورت

احساسهای جداگانه تقسیم‌بندی می‌شوند همگی آنها بوسیله همان انواع گیرنده‌ها گرفته می‌شوند. سه اختلاف عمده میان آنها وجود دارد: (۱) احساس لمس عموماً ناشی از تحریک گیرنده‌های تماسی در پوست یا در بافت‌هایی است که بلافاصله در زیر پوست قرار گرفته‌اند، (۲) احساس فشار عموماً ناشی از تغییر شکل بافت‌های عمقی است، و (۳) احساس ارتعاش ناشی از سیگنال‌های حسی تکراری با فرکانس سریع است اما پاره‌ای از همان انواع گیرنده‌های لمس و فشار مورد استفاده قرار می‌گیرند. **گیرنده‌های تماسی** - لااقل شش نوع کاملاً متفاوت از گیرنده‌های تماسی وجود دارند اما تعداد بیشتری گیرنده مشابه این گیرنده‌ها نیز وجود دارند. پاره‌ای از این گیرنده‌ها در شکل ۱-۴۶ نشان داده شده‌اند و مشخصات ویژه آنها به قرار زیرند.

اولاً، پاره‌ای از انتهای عصبی آزاد که در همه جای پوست و در بسیاری از بافت‌های دیگر یافت می‌شوند می‌توانند لمس و فشار را تشخیص دهند. به عنوان مثال، حتی تماس مختصر یک جسم خارجی با قرنیه چشم که محتوی نوع دیگری گیرنده به غیر از انتهای عصبی آزاد نیست می‌تواند احساس لمس و فشار را تولید کند.

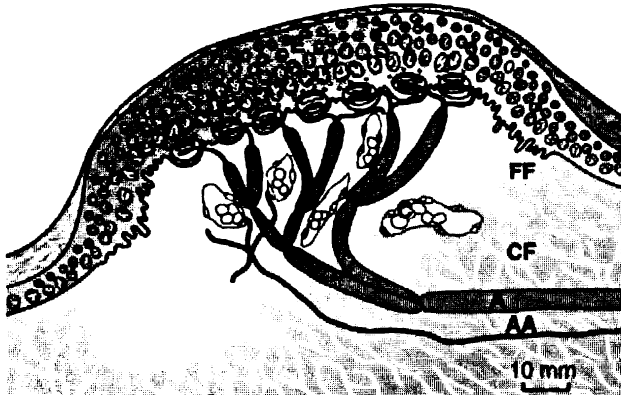
ثانیاً، یک گیرنده لمسی با حساسیت ویژه، جسم مایسنر است (شکل ۱-۴۶) که یک انتهای عصبی کپسول‌دار دراز یک فیبر عصبی قطور میلین‌دار حسی (A بتا) است. در داخل این کپسول تعداد زیادی رشته‌های عصبی انتهایی منشعب شونده وجود دارد. این گیرنده‌ها در نواحی بدون موی پوست وجود داشته و مخصوصاً در نوک انگشتان، لبها و مناطق دیگر بدن که قدرت شخص برای تمیز مشخصات فضایی احساس‌های لمسی در آنها تکامل زیادی پیدا کرده است به فراوانی یافت می‌شوند. اجسام مایسنر در ظرف جزئی از یک ثانیه بعد از این که تحریک شدند تطابق پیدا می‌کنند و این بدان معنی است که این گیرنده‌ها مخصوصاً نسبت به حرکت اشیاء روی سطح پوست و همچنین نسبت به ارتعاشات با فرکانس کم حساس هستند.

ثالثاً، نوک انگشتان و سایر مناطقی که محتوی تعداد زیادی اجسام مایسنر هستند محتوی تعداد زیادی گیرنده‌های تماسی با انتهای متسع شده نیز هستند که یک نوع آن دیسک‌های مرکب است که در شکل ۱-۴۷ نشان داده شده است. قسمت‌های مودار پوست نیز با وجود این که تقریباً فاقد اجسام مایسنر هستند تعداد متوسطی گیرنده‌های با انتهای متسع شده دارند. این گیرنده‌ها از این نظر با اجسام مایسنر تفاوت دارند که یک سیگنال ابتدایی قوی اما با تطابق نسبی صادر کرده و سپس به صدور یک سیگنال ضعیف‌تر که به آهستگی تطابق پیدا می‌کند ادامه می‌دهند. بنابراین، این گیرنده‌ها احتمالاً مسؤول تولید سیگنال‌های پایداری هستند که به شخص امکان می‌دهند تا تماس مداوم اشیاء را با سطح پوست تشخیص دهد.

دیسک‌های مرکب غالباً با یکدیگر جمع شده و در یک اندام گیرنده واحد موسوم به گیرنده گنبدی ایگو Iggo قرار می‌گیرند که همان طور که در شکل ۱-۴۷ نیز نشان داده شده در جهت رو به بالا در سطح زیرین اپیتلیوم پوست برآمدگی پیدا می‌کنند. این موضوع سبب می‌شود که اپیتلیوم در این نقطه به طرف خارج برآمدگی پیدا کرده و یک گنبد ایجاد کند و یک رسیپتور فوق‌العاده حساس به وجود می‌آورد. همچنین توجه کنید تمام این گروه از دیسک‌های مرکب از یک فیبر عصبی قطور میلین‌دار (نوع A - بتا) عصب می‌گیرد. این گیرنده‌ها همراه با جسم مایسنر که در بالا شرح داده شد نقش فوق‌العاده مهمی در لوکالیزه کردن احساس‌های تماسی به نواحی ویژه سطح بدن و نیز در تعیین بافت Texture چیزی که لمس می‌شود بازی می‌کنند.

رابعاً، حرکت خفیف هر مویی روی بدن فیبر عصبی احاطه کننده قاعده آن را تحریک می‌کند. به این ترتیب، هر مو و فیبر عصبی قاعده آن که اندام انتهایی مو hair end - organ نامیده می‌شود نیز یک گیرنده لمسی است. این گیرنده به سرعت تطابق پیدا می‌کند و بنابراین، مانند اجسام مایسنر به طور عمده (الف) حرکت اشیاء روی سطح بدن یا (ب) تماس ابتدایی با بدن را تشخیص می‌دهد.

خامساً، در لایه‌های عمقی پوست و همچنین در بافت‌های عمقی درونی بدن تعداد زیادی اندام‌های انتهایی رافینی قرار



شکل ۱ - ۴۷ - گیرنده گنبدی ایگو. به تعداد زیاد دیسکهای مرکب که از یک فیبر میلین دار قطور عصب می‌گیرند و به طور محکم در سطح زیرین اپیتلیوم قرار گرفته‌اند توجه کنید.

گرفته‌اند که همان طور که در شکل ۱-۴۶ در فصل گذشته نشان داده شده، انتهای کپسول‌دار چند شاخه‌ای هستند. این انتهاها تطابق بسیار اندکی دارند و بنابراین برای علامت دادن حالت مداوم تغییر شکل بافت‌های عمقی از قبیل سیگنال‌های لمسی شدید و مداوم و سیگنال‌های فشار اهمیت دارند. این گیرنده‌ها در کپسول‌های مفصلی نیز یافت شده و به علامت دادن درجه چرخش مفاصل کمک می‌کنند.

سادساً، اجسام پاچینی که به تفصیل در فصل ۴۶ شرح داده شدند بلافاصله در زیر پوست و همچنین به طور عمقی بافت‌های نیامی بدن قرار گرفته‌اند. اجسام پاچینی فقط توسط فشرده شدن موضعی سریع بافت‌ها تحریک می‌شوند زیرا این گیرنده‌ها در چند صدم ثانیه تطابق می‌یابند و بنابراین، برای تشخیص ارتعاش بافت یا تغییرات سریع دیگر در حالت مکانیکی بافت‌ها اهمیت ویژه‌ای دارند.

انتقال احساسهای تماسی در فیبرهای عصبی محیطی - تقریباً تمام گیرنده‌های حسی تخصص عمل یافته از قبیل اجسام مایسنر، گیرنده‌های گنبدی ایگو، گیرنده‌های مو، اجسام پاچینی و انتهای رافینی سیگنال‌های خود را از طریق فیبرهای عصبی نوع A- بتا که دارای سرعت هدایت ۳۰ تا ۷۰ متر در ثانیه هستند انتقال می‌دهند. برعکس، گیرنده‌های تماسی با انتهای عصبی آزاد سیگنال‌های خود را به طور عمده از طریق فیبرهای کوچک میلین دار نوع A- دلتا که دارای سرعت هدایت ۵ تا ۳۰ متر در ثانیه هستند ارسال می‌کنند.

پاره‌ای از انتهای عصبی آزاد تماسی سیگنال‌های خود را از طریق فیبرهای بدون میلین C با سرعت جزئی از یک متر تا دو متر در ثانیه انتقال می‌دهند و این گیرنده‌ها سیگنال‌ها را به نخاع و قسمت تحتانی تنه مغزی می‌فرستند و احتمالاً به طور عمده مربوط به حس قلقلک هستند.

انواع دقیقتر سیگنال‌های حسی - سیگنال‌هایی که به تعیین محل دقیق تحریک روی پوست، تعیین تغییرات بسیار خفیف در شدت، یا تغییرات سریع در شدت سیگنال حسی کمک می‌کنند - همگی در فیبرهای عصبی حسی با هدایت سریعتر انتقال می‌یابند. برعکس، دیگر، انواع خامتر سیگنال‌ها از قبیل حس فشار خام و حس لمس بدون تعیین محل دقیق تحریک و بویژه قلقلک از طریق فیبرهای عصبی بسیار کوچکتر آهسته‌تر یعنی فیبرهایی که نیاز به فضای کمتری از فیبرهای سریعتر در تنه عصبی دارند انتقال می‌یابند.

تشخیص ارتعاش

تمام گیرنده‌های تماسی مختلف در تشخیص ارتعاش دخالت دارند اگرچه گیرنده‌های مختلف ارتعاشات با

فرکانسهای متفاوت را تشخیص می دهند. اجسام پاچینی می توانند ارتعاشاتی تا ۳۰ تا ۸۰۰ سیکل در ثانیه را تمیز دهند زیرا با سرعت فوق العاده زیادی به تغییر شکلهای سریع و بسیار اندک بافتها پاسخ می دهند و سیگنالهای خود را نیز از طریق فیبرهای عصبی A- بتا انتقال می دهند که قادر به انتقال بیش از هزار ایمپالس در ثانیه هستند. ارتعاشات با فرکانسهای پایین از ۲ تا ۸۰ سیکل در ثانیه. برعکس، گیرنده های دیگر و بویژه اجسام مایسنر را تحریک می کنند که دارای تطابق آهسته تری از اجسام پاچینی هستند.

تشخیص قفلک و خارش توسط انتهاهای عصبی آزاد مکانوسپتو

تجربیات نوروفیزیولوژیک وجود گیرنده های مکانیکی از نوع انتهاهای عصبی آزاد بسیار حساس با تطابق سریع را نشان داده اند که فقط موجب احساس قفلک و خارش می شوند. علاوه بر آن، این انتهاهای عصبی تقریباً به طور انحصاری در لایه های سطحی پوست یافت می شوند که تنها بافتی است که می توان در آن احساس قفلک و خارش ایجاد کرد. احساس قفلک و خارش توسط فیبرهای بدون میلین بسیار باریک نوع C انتقال می یابد که مشابه با فیبرهای عصبی هستند که درد نوع سوزشی آهسته را انتقال می دهند.

هدف احساس خارش ظاهراً معطوف کردن توجه شخص به استیمولوسهای خفیف سطحی از قبیل خزیدن یک کک روی پوست یا یک مگس در شروع نیش زدن است و آن گاه سیگنالهای تولید شده رفلکس خاراندن پوست یا اعمال دیگری را تحریک می کنند که میزان را از عامل تحریک کننده رهایی می بخشند. خارش موقعی می تواند توسط خاراندن تسکین یابد که خاراندن بتواند عامل محرک را حذف کند یا خاراندن به اندازه کافی قوی باشد که درد ایجاد کند. معتقدند که سیگنالهای درد در نخاع بوسیله روند مهار جانبی که در فصل ۴۸ شرح داده شده سیگنالهای خارش را سرکوب می کنند.

مسیرهای حسی برای انتقال سیگنالهای پیکری به داخل سیستم عصبی مرکزی

تقریباً تمام اطلاعات حسی از قطعات پیکری بدن از طریق ریشه های خلفی اعصاب نخاعی وارد نخاع می شود. سیگنالهای حسی از نقطه ورود به نخاع تا مغز از طریق یکی از دو مسیر حسی حمل می شوند: (۱) سیستم ستون خلفی - لمنیسکوس میانی و (۲) سیستم قدامی جانبی. این دو سیستم مجدداً به طور نسبی در سطح تالاموس به هم می رسند. سیستم ستون خلفی - لمنیسکوس میانی همان طور که از نامش برمی آید سیگنالها را به طور عمده در ستونهای خلفی نخاع و سپس بعد از سیناپس دادن و رفتن به طرف مقابل در بصل النخاع در جهت رو به بالا از راه لمنیسکوس میانی از طریق تنه مغزی به تالاموس حمل می کند.

برعکس، سیگنالهای سیستم قدامی جانبی بلافاصله بعد از آن که ابتدا از راه ریشه های خلفی نخاعی وارد نخاع می شوند در شاخهای خلفی ماده خاکستری نخاع سیناپس می دهند، سپس به طرف مقابل نخاع می روند و از طریق ستونهای ماده سفید قدامی و جانبی نخاع صعود می کنند و در تمام سطوح قسمت پایین تنه مغزی و در تالاموس ختم می شوند. سیستم ستون خلفی - لمنیسکوسی از فیبرهای عصبی قطور میلین دار تشکیل شده که سیگنالها را با سرعت ۳۰ تا ۱۱۰ متر در ثانیه به مغز انتقال می دهند در حالی که سیستم قدامی جانبی از فیبرهای میلین دار کوچکتر تشکیل شده که ایمپالسها را با سرعت چند متر تا ۴۰ متر در ثانیه انتقال می دهند.

اختلاف دیگر بین این دو سیستم آن است که سیستم ستون خلفی - لمنیسکوس میانی دارای درجه تکامل بسیار زیادی از نظر وضع قرار گرفتن فضایی فیبرهای عصبی نسبت به منشاء آنها در بدن است در حالی که سیستم قدامی جانبی دارای درجه تکامل بسیار کمتری از نظر وضع قرار گرفتن فضایی فیبرها است. این اختلافات موجود بین این دو سیستم بلافاصله نوع اطلاعات حسی که می توانند از راه این دو مسیر انتقال داده شوند را مشخص می سازند. به این معنی که

اطلاعات حسی که بایستی به طور سریع و با فیدلیته زمانی و فضایی انتقال داده شوند به طور عمده از طریق ستون خلفی - لمنیسکوس میانی ارسال می‌گردند در حالی که آن دسته از اطلاعات حسی که نیاز به انتقال سریع یا فیدلیته فضایی زیادی ندارند به طور عمده از طریق سیستم قدامی جانبی ارسال می‌شوند.

سیستم قدامی جانبی دارای قابلیت ویژه‌ای است که سیستم ستون خلفی فاقد آن است: قابلیت انتقال یک طیف وسیع از مودالیت‌های حسی - درد، گرما، سرما و احساسهای تماسی خام - که بیشتر آنها به تفصیل در فصل ۴۸ شرح داده خواهند شد. سیستم ستون خلفی فقط محدود به انواع دقیقتر حسهای مکانیکی است.

اکنون با در نظر داشتن این تفکیک می‌توانیم انواع حسهایی را که در این دو سیستم انتقال می‌یابند فهرست‌وار ذکر کنیم.

سیستم ستون خلفی - لمنیسکوس میانی

- ۱- حسهای لمسی که نیاز به درجه زیادی از تعیین محل دقیق نقطه تحریک دارند
- ۲- حسهای لمسی که نیاز به انتقال اختلافات بسیار ظریف از نظر شدت تحریک دارند
- ۳- حسهای فازیکی از قبیل احساسهای ارتعاشی
- ۴- حسهایی که حرکت اجسام روی پوست را علامت می‌دهند
- ۵- حسهای وضعی از مفاصل
- ۶- حسهای فشاری که با درجات ظریف قضاوت دقیق در مورد شدت فشار ارتباط دارند

سیستم قدامی جانبی

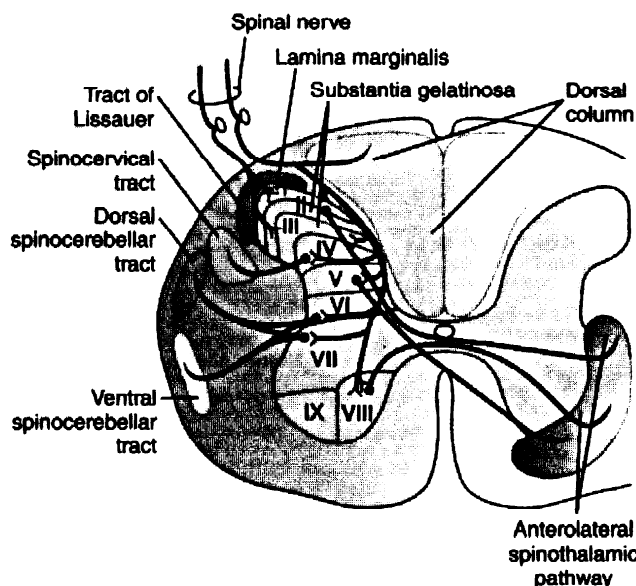
- ۱- درد
- ۲- حسهای حرارتی شامل احساس گرما و احساس سرما
- ۳- حسهای لمس و فشار خام که دارای قابلیت وضعی از نظر تعیین نقطه تحریک روی سطح بدن هستند
- ۴- حسهای قلقلک و خارش
- ۵- حسهای جنسی

انتقال در سیستم ستون خلفی - لمنیسکوس میانی

تشریح سیستم ستون خلفی - لمنیسکوس میانی

فیبرهای میلین‌دار قطور از گیرنده‌های مکانیکی تخصص عمل یافته پس از ورود به نخاع از طریق ریشه‌های خلفی اعصاب نخاعی، تقریباً بلافاصله تقسیم شده و یک شاخه میانی و یک شاخه جانبی تشکیل می‌دهند که در شکل ۲-۴۷ توسط فیبر سمت راست که از طریق ریشه خلفی نخاع وارد شده نشان داده شده است. شاخه میانی در ستون خلفی ابتدا به طرف وسط و سپس به طرف بالا می‌چرخد و از طریق مسیر ستون خلفی در تمامی مسیر تا مغز پیش می‌رود.

شاخه جانبی وارد شاخ خلفی ماده خاکستری نخاع شده و به دفعات زیاد تقسیم می‌شود و ترمینالهایی تشکیل می‌دهد که با نورونهای موضعی در قسمتهای بینابینی و قدامی ماده خاکستری نخاع سیناپس می‌دهند. این نورونهای موضعی به نوبه خود سه عمل را انجام می‌دهند: (۱) بخش عمده‌ای از آنها فیبرهایی از خود خارج می‌کنند که وارد ستونهای خلفی نخاع می‌شوند و سپس به طرف بالا به مغز سیر می‌کنند. (۲) بسیاری از فیبرها بسیار کوتاه بوده و به طور موضعی در ماده خاکستری نخاع ختم می‌شوند و موجب تولید رفلکسهای نخاعی موضعی می‌شوند که در فصل ۵۴ شرح داده خواهند شد.

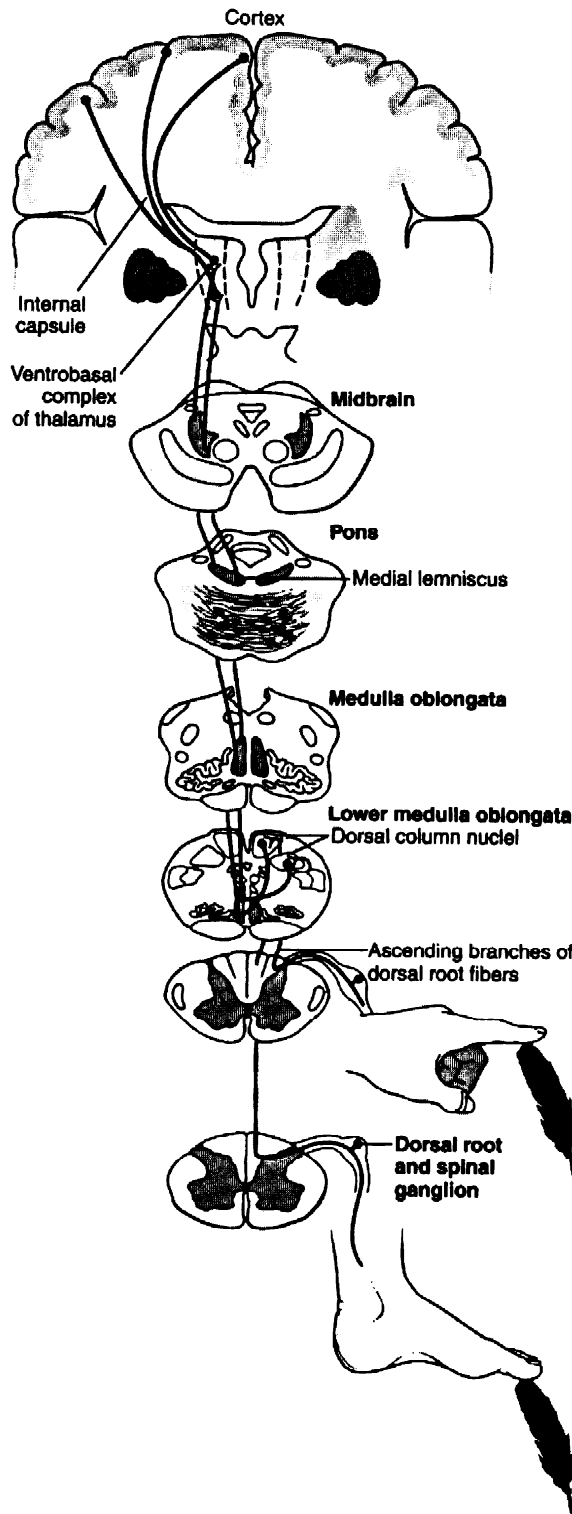


شکل ۲ - ۴۷ - مقطع نخاع که تشریح ماده خاکستری نخاع و راه‌های حسی صعودی در ستونهای سفید نخاع را نشان می‌دهد.

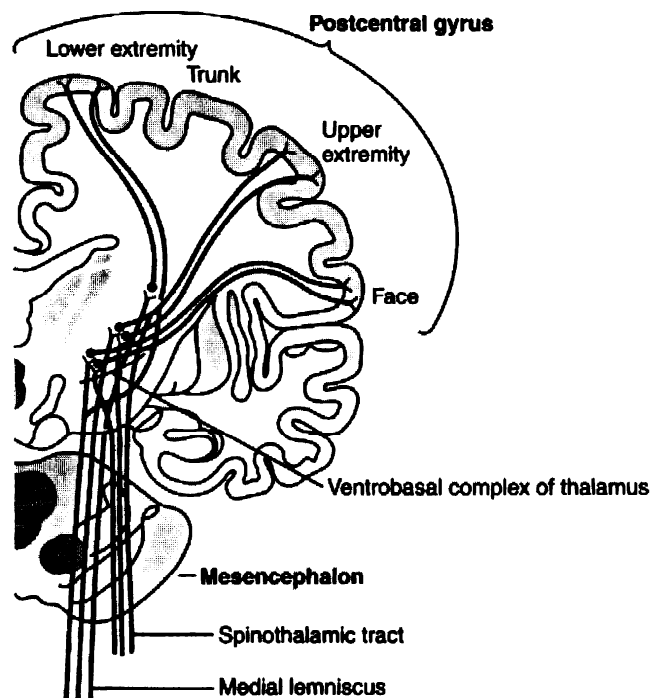
(۳) سایر فیبرها راه نخاعی - مخچه‌ای را تشکیل می‌دهند که در فصل ۵۶ در رابطه با عمل مخچه شرح داده خواهند شد. مسیر ستون خلفی - لمنیسکوس میانی - در شکل ۳-۴۷ توجه کنید که فیبرهای عصبی که وارد ستونهای خلفی می‌شوند بدون انقطاع تا بصل نخاع پیش می‌روند و در آن جا در هسته‌های ستون خلفی (هسته‌های cuneate و gracile) سیناپس می‌دهند. از این هسته‌ها، نورونهای درجه دوم بلافاصله از خط وسط گذشته و به طرف مقابل تنه مغزی می‌روند و سپس از طریق لمنیسکوسهای میانی تا تالاموس بالا می‌روند. در هنگام عبور از تنه مغزی، فیبرهای اضافی از هسته‌های حسی عصب سه قلو به لمنیسکوس میانی ملحق می‌شوند. این فیبرها همان اعمال حسی را برای سر انجام می‌دهند که فیبرهای ستون خلفی برای بدن انجام می‌دهند. در تالاموس، فیبرهای لمنیسکوس میانی در ناحیه تالاموسی رله کننده سیگنالهای حسی موسوم به کمپلکس یا مجموعه شکمی - قاعده‌ای را تشکیل می‌دهند. از مجموعه شکمی - قاعده‌ای، فیبرهای عصبی درجه سوم همان طور که در شکل ۴-۴۷ نشان داده شده، به طور عمده به شکنج خلف مرکزی قشر مغز که ناحیه حسی پیکری I نامیده می‌شود می‌روند (شکل ۶-۴۷ نشان می‌دهد که این فیبرها به ناحیه کوچکی در قشر گیجگاهی جانبی موسوم به ناحیه حسی پیکری II نیز می‌روند).

وضع قرار گرفتن فضایی فیبرهای عصبی در سیستم ستون خلفی - لمنیسکوس میانی

یکی از صفات متمایز کننده سیستم ستون خلفی - لمنیسکوس میانی وضع قرار گرفتن فضایی مشخص فیبرهای مربوط به هر یک از قسمت‌های انفرادی بدن است که در سراسر مسیر حفظ می‌گردد. به عنوان مثال، در ستونهای خلفی نخاع فیبرهای مربوط به قسمت‌های پایین بدن به طرف مرکز نخاع قرار می‌گیرند در حالی که فیبرهایی که به تدریج در سطح قطعات بالاتر وارد نخاع می‌شوند لایه‌های پشت سرهمی در طرف خارج تشکیل می‌دهند. این وضع قرار گرفتن مشخص فضایی کماکان در تالاموس حفظ می‌شود به این معنی که انتهای تحتانی بدن در جانبیترین قسمت‌های مجموعه شکمی قاعده‌ای و سر و صورت در قسمت میانی این مجموعه تصویر می‌گردند. به علت تقاطع



شکل ۳ - ۲۷ - راه ستون خلفی -
 لمنیسکوس میانی برای انتقال انواع
 دقیق سیگنالهای تماسی.



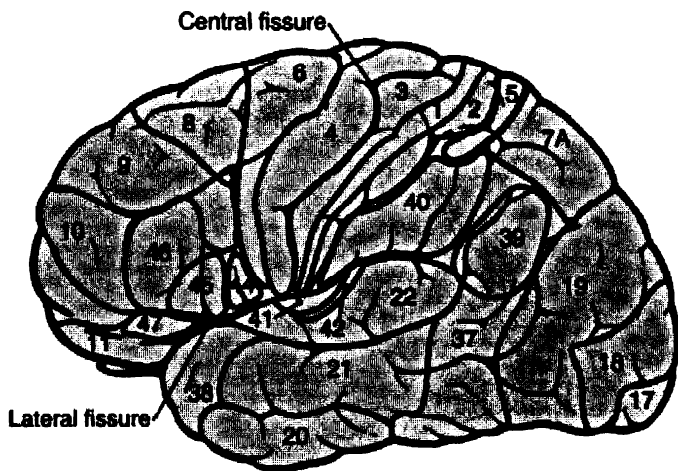
شکل ۴ - ۴۷ - تصویر شدن سیستم ستون خلفی - لمنیسکوس میانی از تالاموس به قشر حسی پیکری.

لمنیسکوسهای میانی در بصل النخاع، نیمه چپ بدن در طرف راست تالاموس و نیمه راست بدن در طرف چپ تالاموس تصویر می‌شوند.

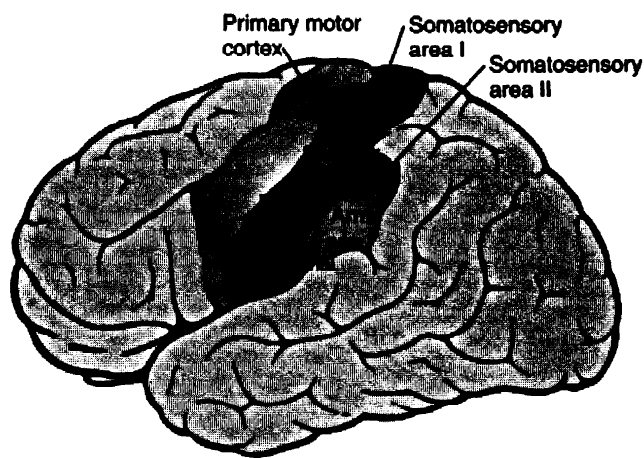
قشر حسی پیکری

قبل از شرح نقش مغز در ادراک حسهای پیکری لازم است که نواحی مختلف قشر مغز مشخص شوند. شکل ۵-۴۷ نقشه قشر مغز انسان است که نشان می‌دهد که به حدود ۵۰ ناحیه مجزا موسوم به نواحی برودمن Brodmann براساس اختلافات ساختار بافتی تقسیم شده است. این نقشه اهمیت دارد زیرا نواحی شماره گذاری شده آن عملاً توسط تمام نوروفیزیولوژیستها و نورولوژیستها برای رجوع دادن به نواحی عملی مختلف مغز انسان مورد استفاده قرار می‌گیرد. در این شکل به شیار بزرگ مرکزی (سولکوس مرکزی) توجه کنید که به طور افقی در عرض مغز کشیده شده است. به طور کلی، سیگنالهای حسی از تمام انواع مودالیت‌های حسی در قشر مغز در عقب شیار مرکزی ختم می‌شوند. به طور کلی، نیمه قدامی لوب آهیانه‌ای تقریباً به طور کامل با درک و تفسیر سیگنالهای حسی پیکری و نیمه خلفی آن با سطوح باز هم بالاتر تفسیر سروکار دارد.

سیگنالهای بینایی در لوب پس سری، و سیگنالهای شنوایی در لوب گیجگاهی ختم می‌شوند. برعکس، بخشی از قشر مغز در جلوی شیار مرکزی که نیمه خلفی لوب پیشانی را تشکیل می‌دهد تقریباً به طور کامل وقف کنترل عضلات و حرکات بدن شده است. سهم عمده‌ای از این کنترل حرکتی در پاسخ به سیگنالهای دریافتی از بخشهای حسی قشر مغز انجام می‌شود که قشر حرکتی را در مورد وضعها و حرکات قسمتهای مختلف بدن آگاه می‌سازند.



شکل ۵ - ۴۷ - نواحی مجزای ساختاری موسوم به نواحی برودمن قشر مغز انسان. بویژه به نواحی ۱، ۲ و ۳ که ناحیه حسی پیکری اولیه را تشکیل می‌دهند و نواحی ۵ و ۷ که ناحیه ارتباطی حسی پیکری را تشکیل می‌دهند توجه کنید.

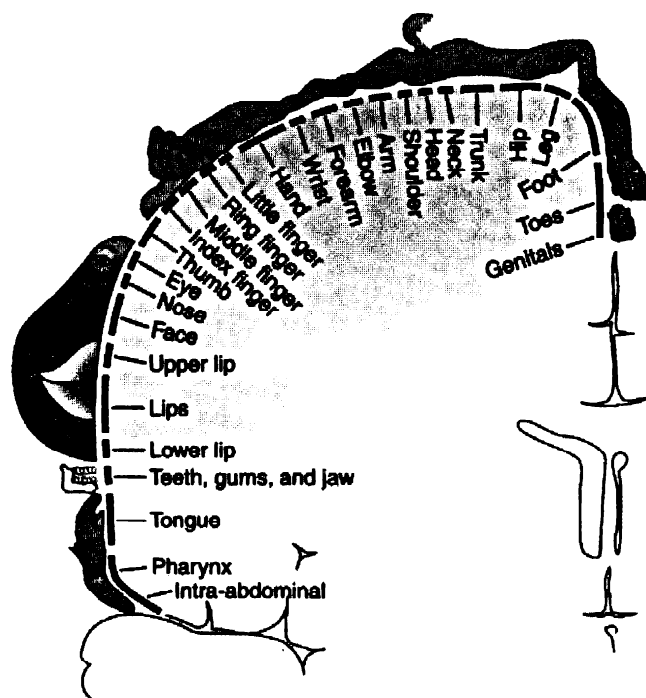


شکل ۶ - ۴۷ - دو ناحیه قشری حسی پیکری یعنی نواحی حسی پیکری I و II

نواحی حسی پیکری I و II - شکل ۶-۴۷ دو ناحیه حسی جداگانه در لوب آهیانه‌ای قدامی موسوم به ناحیه حسی پیکری I و ناحیه حسی پیکری II را نشان می‌دهد. دلیل این تقسیم به دو ناحیه آن است که یک جهت قرار گرفتن فضایی متمایز و جداگانه از قسمت‌های مختلف بدن در هر یک از این دو ناحیه تشکیل می‌شود. اما ناحیه حسی پیکری I به قدری وسیعتر و به قدری مهمتر از ناحیه پیکری II است که در اصطلاح عامه، عبارت «قشر حسی پیکری» تقریباً همیشه به معنی ناحیه I است.

ناحیه حسی پیکری I دارای یک درجه بالای لوکالیزاسیون قسمت‌های مختلف بدن است که توسط اسامی عملاً تمام قسمت‌های بدن در شکل ۶-۴۷ نشان داده شده است. برعکس، لوکالیزاسیون در ناحیه حسی پیکری II ناچیز است اگرچه به طور تقریبی صورت در قسمت قدامی، دستها در قسمت مرکزی و پاها در قسمت خلفی تصویر شده‌اند.

شکل ۷ - ۴۷ - تصویر شدن
قسمتهای مختلف بدن در ناحیه
حسی پیکری I در قشر مغز.



اطلاعات کمی درباره عمل ناحیه حسی پیکری II معلوم شده است. معلوم شده که بعضی سیگنالها از تنه مغزی وارد این ناحیه می شوند که در جهت رو به بالا از کناره های بدن انتقال می یابند. علاون بر آن، سیگنالهای متعددی به طور ثانویه از ناحیه حسی پیکری I و نیز از سایر نواحی حسی مغز و حتی از نواحی بینایی و شنوایی می آیند. فیبرهای ورودی از ناحیه حسی پیکری I برای عمل ناحیه حسی پیکری II مورد نیازند. اما خارج کردن بخشهایی از ناحیه حسی پیکری II اثر آشکاری روی پاسخ نوروها در ناحیه حسی I ندارد. به این ترتیب، قسمت زیادی از آنچه ما مورد حس پیکری می دانیم به نظر می رسد که توسط اعمال ناحیه حسی پیکری I قابل توجیه باشد.

جهت قرار گرفتن فضایی سیگنالهای قسمتهای مختلف بدن در ناحیه حسی پیکری I - ناحیه حسی پیکری I بلافاصله در عقب شیار مرکزی واقع شده که در شکنج خلف مرکزی قشر مغز انسان (در نواحی ۱، ۲، ۳ برودمن) قرار گرفته است.

شکل ۷-۴۷ مقطعی از مغز در در سطح شکنج خلف مرکزی تصویر کرده و تصویر شدن قسمتهای مختلف بدن در مناطق جداگانه ناحیه حسی پیکری I را نشان می دهد. اما توجه کنید که هر طرف قشر مغز اطلاعات حسی را به طور تقریباً انحصاری از نیمه مخالف بدن دریافت می کند.

پاره ای از مناطق بدن بوسیله نواحی بزرگی از قشر حسی نشان داده می شوند. لبها بزرگترین ناحیه را اشغال می کنند و بعد از آنها صورت و انگشت شست دست قرار دارند در حالی که سراسر تنه و قسمتهای تحتانی بدن بوسیله نواحی نسبتاً کوچکی نشان داده می شوند. وسعت این نواحی نسبت مستقیم با تعداد گیرنده های حسی تخصص عمل یافته در هر ناحیه محیطی مربوطه بدن دارد. به عنوان مثال، تعداد زیادی انتهای عصبی تخصص عمل یافته در لبها و شست یافت می شوند در حالی که فقط معدودی گیرنده در پوست تنه وجود دارند.