

فهرست

۹	بخش ۱ - فیزیولوژی سلولی
۱۰	فصل ۱ - اصول عملکرد سلول و غشاء
۲۹	فصل ۲ - هومئوستاز؛ حجم و ترکیب قسمت‌های مایع بدن
۵۱	فصل ۳ - تبدیل سیگنال، گیرنده‌های غشاء، پیامبرهای ثانویه و تنظیم بیان ژن
۷۱	بخش ۲ - فیزیولوژی سیستم عصبی
۷۲	فصل ۴ - سیستم عصبی؛ مقدمه‌ای بر سلول‌ها و سیستم‌ها
۸۸	فصل ۵ - تولید و هدایت پتانسیل‌های عمل
۱۱۱	فصل ۶ - انتقال سیناپسی
۱۴۴	فصل ۷ - سیستم حسی پیکری
۱۶۸	فصل ۸ - حس‌های ویژه
۲۱۳	فصل ۹ - سازمان‌دهی عملکرد حرکتی
۲۷۳	فصل ۱۰ - اعمال برتر سیستم عصبی
۲۹۵	فصل ۱۱ - سیستم عصبی خودمختار و کنترل مرکزی آن
۳۱۵	بخش ۳ - فیزیولوژی عضله
۳۱۶	فصل ۱۲ - فیزیولوژی عضله اسکلتی
۳۵۰	فصل ۱۳ - عضله قلبی
۳۶۵	فصل ۱۴ - عضله صاف
۳۹۱	بخش ۴ - فیزیولوژی سیستم گردش خون
۳۹۲	فصل ۱۵ - مروری بر سیستم گردش خون
۳۹۶	فصل ۱۶ - اصول پایه عملکرد قلب
۴۴۹	فصل ۱۷ - ویژگی‌های سیستم عروقی
۵۰۲	فصل ۱۸ - تنظیم قلب و سیستم عروقی
۵۳۲	فصل ۱۹ - کنترل جامع سیستم قلبی عروقی
۵۶۳	بخش ۵ - فیزیولوژی سیستم تنفسی
۵۶۴	فصل ۲۰ - مقدمه‌ای بر سیستم تنفسی
۵۸۰	فصل ۲۱ - ریه استاتیک و ویژگی‌های مکانیکی قفسه سینه
۵۹۱	فصل ۲۲ - ریه دینامیک و ویژگی‌های مکانیکی قفسه سینه
۶۰۳	فصل ۲۳ - تهویه (\dot{V})، جریان خون (\dot{Q}) و روابط $\frac{\dot{V}}{\dot{Q}}$
۶۲۱	فصل ۲۴ - انتقال اکسیژن و دی‌اکسیدکربن
۶۳۲	فصل ۲۵ - کنترل تنفس
۶۴۴	فصل ۲۶ - اعمال غیر تنفسی ریه: دفاع میزبان و متابولیسم

فهرست

- بخش ۶ - فیزیولوژی دستگاه گوارش ۶۵۹
- فصل ۲۷ - آناتومی عملکردی و اصول کلی تنظیم در مجرای گوارشی ۶۶۰
- فصل ۲۸ - پاسخ‌های جامع فازهای سری، دهانی و مروی به یک وعده غذایی ۶۷۱
- فصل ۲۹ - فاز معده‌ای پاسخ جامع به وعده غذایی ۶۸۲
- فصل ۳۰ - فاز روده کوچک پاسخ جامع به یک وعده غذایی ۶۹۷
- فصل ۳۱ - فاز کولونی پاسخ جامع به یک وعده غذایی ۷۱۸
- فصل ۳۲ - اعمال متابولیک و انتقال در کبد ۷۲۹
- بخش ۷ - فیزیولوژی سیستم کلیوی ۷۴۵
- فصل ۳۳ - اجزاء عملکردی کلیه ۷۴۶
- فصل ۳۴ - انتقال آب و مواد محلول در طول نفرون: عملکرد کلیه ۷۷۳
- فصل ۳۵ - کنترل اسمولالیتیه و حجم مایعات بدن ۷۹۷
- فصل ۳۶ - هومئوستاز پتاسیم، کلسیم و فسفات ۸۲۷
- فصل ۳۷ - نقش کلیه‌ها در تنظیم تعادل اسید - باز ۸۵۵
- بخش ۸ - فیزیولوژی سیستم اندوکرین ۸۷۵
- فصل ۳۸ - مقدمه‌ای بر سیستم درون‌ریز ۸۷۶
- فصل ۳۹ - تنظیم هورمونی متابولیسم انرژی ۸۹۰
- فصل ۴۰ - تنظیم هورمونی متابولیسم کلسیم و فسفات ۹۲۲
- فصل ۴۱ - هیپوتالاموس و غده هیپوفیز ۹۳۶
- فصل ۴۲ - غده تیروئید ۹۶۱
- فصل ۴۳ - غده آدرنال ۹۷۸
- فصل ۴۴ - سیستم تولید مثلی زن و مرد ۱۰۰۳
- واژه‌یاب ۱۰۵۶

سیستم حسی پیکری

اهداف یادگیری

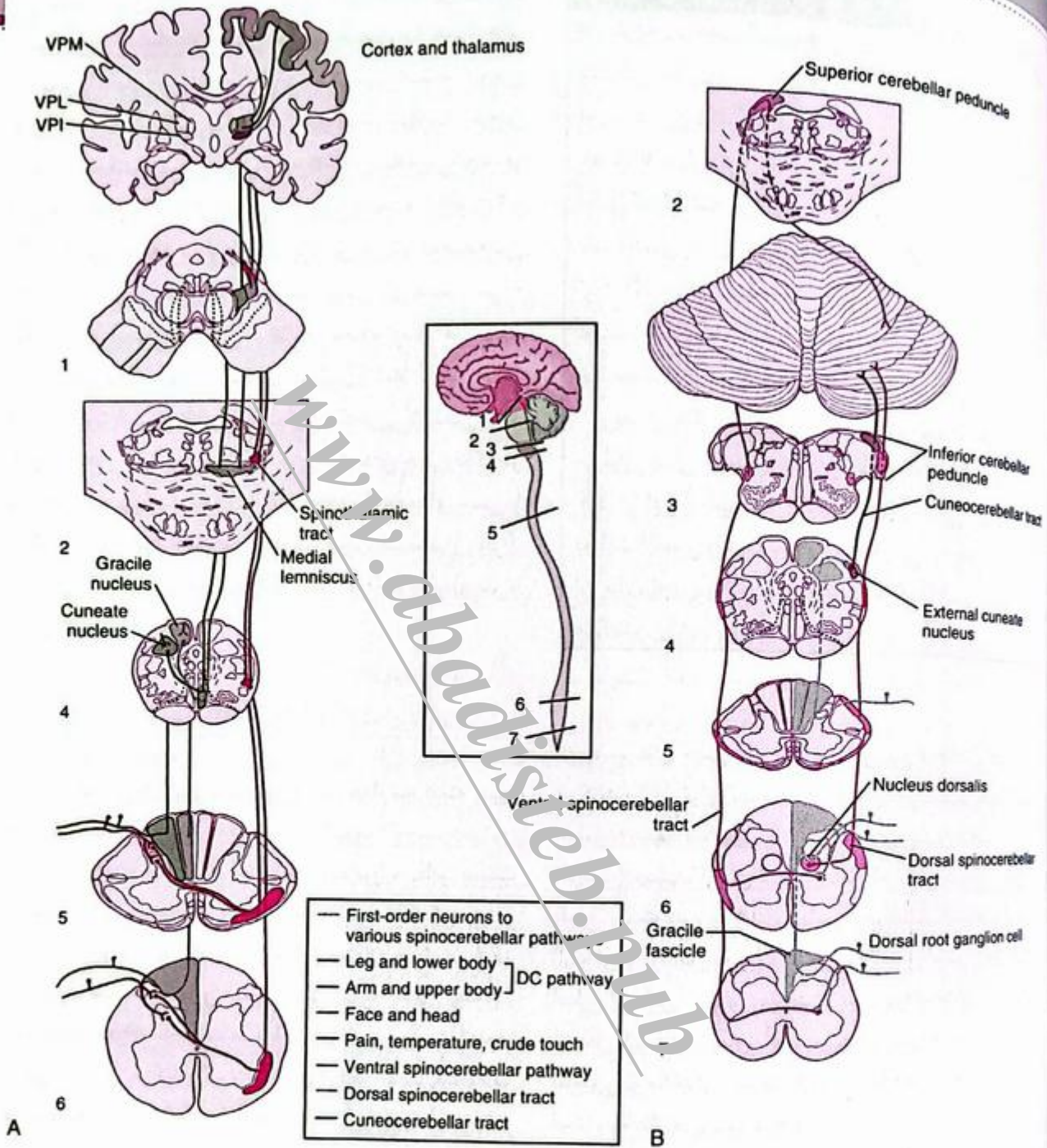
- دانشجو پس از مطالعه این فصل باید قادر باشد به سؤالات زیر پاسخ دهد:
۱. مودالیت‌های اصلی اطلاعات حس پیکری چه هستند و چه مسیرهایی از محیط به قشر حسی پیکری اولیه اطلاعات را منتقل می‌کنند.
 ۲. کدام قسمت‌های بدن و چه گروهی از اطلاعات، اجزای اکستروسپتئو، پروپریوسپتئو و انتروسپتئو سیستم حسی پیکری هستند؟
 ۳. گیرنده‌های اصلی احساس تماس ظریف/ تمایزی چیست؟
 ۴. چه نوعی از اطلاعات حسی پیکری وارد مخچه می‌شوند؟
 ۵. گیرنده‌های اصلی احساس‌های درد، دما - لمس کدام هستند؟
 ۶. پدیده درد رجوعی چیست؟
 ۷. کدام پروتئین‌ها در تبدیل گروه‌های مستف اطلاعات حسی پیکری نقش دارند؟
 ۸. چگونه مسیرهای نزولی (پایین‌رو)، جریان فعالیت در مسیرهای حسی پیکری صعودی (بالارو) را تنظیم می‌کنند؟

سیستم حسی پیکری اطلاعات مربوط به حالت بدن و تماس آن با دنیای اطراف را به CNS منتقل می‌کند و این کار را با استفاده از گیرنده‌های حسی مختلف انجام می‌دهد که این گیرنده‌ها انرژی‌های مکانیکی (فشار، کشش و ارتعاش) و حرارتی را به سیگنال‌های الکتریکی تبدیل می‌کنند. این سیگنال‌های الکتریکی، پتانسیل‌های مولد یا پتانسیل‌های گیرنده نامیده می‌شوند که در انتهای دیستال اولین نورون حسی پیکری به وجود می‌آیند. این پتانسیل‌ها می‌توانند پتانسیل‌های عمل متوالی

ایجاد کنند و این پتانسیل‌های عمل، اطلاعات مربوط به ویژگی‌های محرک را منعکس می‌کنند (فصل ۵). اجسام سلولی این نورون‌ها در گانگلیون‌های ریشه پشتی (شکل ۱۸-۷ و ۸-۴) و گانگلیون‌های اعصاب جمجمه‌ای قرار دارند.

هر سلول گانگلیونی (سلول تک قطبی کاذب نامیده می‌شود) آکسونی دارد که پس از طی فاصله کوتاهی از جسم سلولی دو شاخه شده و یک شاخه به PNS و شاخه دیگر به CNS می‌رود. زوایای محیطی با هم ادغام شده و اعصاب محیطی را به وجود می‌آورند. یک عصب حسی خالص، فقط حاوی آکسون سلولهای گانگلیونی است در حالی که اعصاب مختلط که عضلات را عصب‌دهی می‌کنند، دارای فیبرهای آوران (حسی) و فیبرهای وابران (حرکتی) هستند. در یک اندام هدف، زوایای محیطی یک آکسون آوران به طور مکرر تقسیم می‌شود و انتهای هر شاخه یک گیرنده حسی است. در بیشتر موارد، انتهای عصبی آزاد به عنوان گیرنده عملکردی عمل می‌کند اما در بعضی از موارد انتهای عصبی توسط سلول‌های کمکی احاطه می‌شود (انتهای عصبی همراه با سلول‌های همراه آن) و کل ساختار، گیرنده را به وجود می‌آورد.

زائده مرکزی آکسون‌های سلول‌های گانگلیونی یا از طریق ریشه پشتی وارد نخاع می‌شوند و یا اینکه از طریق عصب جمجمه‌ای وارد ساقه مغز می‌شوند. زائده مرکزی نیز به شاخه‌های فراوانی منشعب می‌شود که این شاخه‌های عصبی ممکن است با انواع متنوعی از سلول‌ها، مانند دومین نورون‌ها مسیر حسی پیکری تشکیل سپناپس دهند. محل ختم این شاخه‌های مرکزی بسته به نوع اطلاعات منتقل شده متفاوت است. بعضی از این شاخه‌های نورونی در همان سطحی که زائده مرکزی آکسون‌ها وارد شده‌اند یا نزدیک به آن قرار دارند، ختم می‌شوند در حالی که بقیه به هسته‌های ساقه‌های مغز فرستاده می‌شوند.



شکل ۷-۱. مسیرهای حسی پیکری صعودی بدن. (A) نورون‌های سطوح اول، دوم و سوم در دو مسیر اصلی که اطلاعات پوستی بدن را به قشر مغز منتقل می‌کنند، نشان داده شده است. مسیرهای ستون پشتی - لیمنسکوس میانی و نخاعی - تالاموسی دو مسیر اصلی هستند. توجه کنید که در هر دو مسیر، نورون‌های سطح دوم از خط میانی متقاطع می‌شوند. بنابراین اطلاعات حسی یک طرف بدن به طرف مقابل مغز منتقل می‌شود. اما سطوحی که این تقاطع انجام می‌شود در دو مسیر متفاوت است و از همدیگر فاصله دارند. مسیرهای مرکزی مشابهی اطلاعات مربوط به سر را انتقال می‌دهند. این مسیرها از هسته تری‌ژمینال شروع می‌شوند، جزئیات آنها در متن توضیح داده شده ولی در اینجا به طور کاملاً واضح نشان داده نشده است. (B) مسیرهای نخاعی - مخچه‌ای اصلی اطلاعات لامسه و پروپریوسپتو قسمت‌های فوقانی و تحتانی بدن را به مخچه منتقل می‌کنند. باز هم یادآور می‌شویم که مسیرهای مشابهی که از هسته تری‌ژمینال شروع می‌شود اطلاعات مربوط به سر را انتقال می‌دهند که برای وضوح بهتر تصویر در شکل نشان داده نشده است. مقطع میدسازیتال (سهمی میانی)، سیستم عصبی برش‌های عرضی در سطوح نخاع و ساقه مغز را در شکل‌های A و B نشان می‌دهد.

در کلینیک

عملکردهای حسی گیرنده‌های حسی متعدد پوستی توسط تکنیک میکرونوروگرافی در انسان مورد مطالعه قرار گرفته است. در این تکنیک، میکروالکتروود باریک فلزی در تنه عصب پا یا بازو برای ثبت پتانسیل عمل در یک آکسون حسی کار گذاشته می‌شود. به وسیله ثبت پتانسیل‌های عمل یک آکسون حسی می‌توان میدان دریافت آن را به دست آورد. اکثر انواع گیرنده‌های حسی که در آزمایشات حیوانی توسط این تکنیک شناسایی شده بودند، در انسان نیز وجود آنها مورد تأیید قرار گرفته است.

بعد از اینکه میدان دریافت آکسون حسی مشخص شد، می‌توان همان آکسون حسی را به وسیله الکتروود تحریر کرد. در این آزمایشات از افراد در مورد محلی که میدان دریافت آکسون را درک می‌کنند، سوال می‌شود و در نتیجه از آن برای تعیین و تشخیص میدان دریافت آکسون استفاده می‌کنند.

دومین نورون‌های مسیر حسی پیکری که قسمتی از مسیر مربوط به درک اطلاعات حسی پیکری هستند، به هسته‌های تالاموسی خاصی فرستاده می‌شوند که در این هسته‌ها سومین نورون‌های مسیر حسی پیکری قرار دارند. در نهایت سومین نورون‌ها به قشر حسی پیکری اولیه (S-I) فرستاده می‌شوند. در قشر مغز، اطلاعات حسی پیکری در درون ناحیه S-I و دیگر نواحی قشری متعدد سطوح بالاتر پردازش می‌شوند. همچنین اطلاعات حسی - پیکری توسط دومین نورون‌های مسیر حسی - پیکری برای ایجاد هماهنگی حرکتی به مخچه ارسال می‌شوند. سازمان‌دهی سیستم حسی - پیکری کاملاً از حس‌های دیگر متفاوت است و دارای اهمیت آزمایشگاهی و کلینیکی است. به ویژه محل قرارگیری گیرنده‌ها در سیستم‌های حسی دیگر در یک اندام خاصی است که در این اندام خاص، گیرنده‌های حسی با تراکم بالا قرار گرفته‌اند (مثلاً چشم برای سیستم بینایی). برعکس، گیرنده‌های حسی - پیکری در سرتاسر بدن (و سر و گردن) توزیع شده‌اند.

اجزای سیستم حسی - پیکری

مسیرهای حسی پیکری را براساس نوع اطلاعاتی که منتقل می‌کنند نیز می‌توان تقسیم‌بندی کرد. بر این اساس، دو گروه عملکردی مهم شناسایی شده‌اند که دارای چندین ساب‌مودالیت (کیفیت) هستند. اولین گروه شامل احساس لمس تمایزی ظریف است که خود شامل تماس آرام، فشار، ارتعاش، لرزش (ارتعاش با فرکانس پایین) و کشش یا تانسیون است. دومین گروه اصلی، احساس درد و دما است. ساب‌مودالیت‌های این گروه شامل گرما و سرمای آسیب‌رسان و غیر آسیب‌رسان، درد شیمیایی و مکانیکی است؛ خارش نیز تا حدی به درد مربوط است و به نظر می‌رسد فیبرهای ویژه‌ای که با سیستم درد مرتبط هستند، اطلاعات آن را منتقل می‌کنند.

مهم است بدانیم که فیبرهای آورانسی که این ساب‌مودالیت‌های حسی پیکری را به CNS منتقل می‌کنند دارای اندازه‌های متفاوتی هستند و برخی از آنها توسط میلین عایق شده‌اند. به یاد بیاورید پتانسیل عمل مرکبی که از یک عصب محیطی ثبت می‌شود (فصل ۵، جدول ۱-۵) دارای چندین قله است که نشان می‌دهد آکسون‌های موجود در عصب دارای قطرهای متفاوتی هستند و تمام آکسون‌ها به یک اندازه نیستند. اطلاعات احساس‌های تماس به وسیله فیبرهای میلینه دارای قطر بزرگ $A\beta$ منتقل می‌شوند، در حالی که اطلاعات درجه

سیستم حسی پیکری براساس توزیع گیرنده‌ها، سه دسته وسیع اطلاعات را دریافت می‌کند. گروه اکستروپتیبوسپتیبوس (exteroceptive) مسئول دریافت اطلاعات درباره تماس پوست با اشیاء دنیای خارج است و گیرنده‌های متنوع مکانیکی، درد و حرارتی موجود در پوست به این منظور استفاده می‌شوند. فهم این گروه، هدف اصلی این فصل است. گروه پروپریوسپتیبوس (proprioceptive) اطلاعات مربوط به حرکت و موقعیت اندام‌ها و بدن را ارسال می‌کند و گیرنده‌های موجود در مفاصل، عضلات و تاندون‌ها این اطلاعات را فراهم می‌کنند. با وجود این، مسیر صعودی مرکزی که از این گیرنده‌ها شروع می‌شود و عملکردهای پروپریوسپتیبوس خود آگاه و ناخودآگاه را بر عهده دارد بعداً در این فصل توضیح داده خواهد شد. چون این گیرنده‌ها مسیری را شروع می‌کنند که در نهایت در کنترل حرکت نقش دارند، بنابراین این قسمت در فصل ۹ توضیح داده خواهد شد. در نهایت گروه **انتروسپتیبوس** گیرنده‌هایی دارد که حالت داخلی بدن را کنترل می‌کنند و شامل گیرنده‌های مکانیکی است که مسئول درک اتساع روده و پرشدگی مثانه هستند. جنبه‌های مختلف انتروسپتیبوس در فصل ۱۱ توضیح داده خواهد شد و مربوط به اعمال اتونوم می‌شوند.

حرارت و درد از طریق فیبرهای میلینه کوچک (Aδ) و فیبرهای غیرمیلینه C منتقل می‌شود. این امکان وجود دارد که یک گروه از اکسون‌های دارای قطر مشخص را مسدود یا تحریک کرد و از این طریق ساب‌مودالیت‌های حسی - پیکری مختلف را به طور جداگانه مورد مطالعه قرار داد.

لمس تمایزی و درک پروپریوسپتیو

عصبدهی پوست

گیرنده‌های مکانیکی دارای آستانه پایین

پوست اندام حسی مهمی است و بنابراین عجیب نیست که با گیرنده‌های حسی پیکری و اوران‌های مرتبط متعددی عصبدهی شده است. ما ابتدا انواع اوران‌های مربوط به لمس دقیق را در نظر می‌گیریم. این اوران‌ها، با گیرنده‌های مکانیکی دارای آستانه پایین در ارتباط هستند. عصبدهی گیرنده‌های درد و حرارت در قسمت‌های بعدی این فصل توضیح داده خواهد شد. برای مطالعه پاسخدهی گیرنده‌های تماسی با یک استوانه یا سیم باریک به نواحی معینی از پوست فشار وارد می‌کنیم. با این تکنیک، دو نوع پاسخ پایه از فیبرهای اوران حسی ثبت می‌شود. در این تکنیک پاسخ‌های با سازگاری سریع (FA) و پاسخ‌های با سازگاری آهسته (SA) ثبت می‌شوند (شکل ۲-۷). تعداد پاسخ‌های مثبت از هر دو نوع مشابه است. وقتی که استوانه به پوست فشار وارد می‌کند، فیبرهای FA، انفجاری از پتانسیل عمل‌ها را در مدت زمان کوتاهی نشان می‌دهند ولی در پاسخ به فشار مداوم، پاسخدهی این فیبرها متوقف می‌شود. آن‌ها همچنین موقع برداشته شدن محرک، انفجاری از پتانسیل عمل را به وجود خواهند آورد (مثل موقعی که استوانه از روی پوست برداشته می‌شود). برعکس، پاسخدهی فیبرهای SA از هنگام شروع محرک آغاز شده (یا اینکه تعداد شلیک‌های آنها در واحد زمان افزایش می‌یابد) و تا زمانی که محرک وجود داشته باشد این فیبرها به ایجاد پتانسیل عمل ادامه می‌دهند.

فیبرهای اوران FA و SA براساس ویژگی‌های دیگر میدان دریافتشان به گروه‌های متعددی تقسیم می‌شوند. میدان دریافت، ناحیه‌ای از پوست است که اعمال محرک در آن ناحیه سبب به وجود آمدن پاسخ در اکسون می‌شود (یعنی پاسخدهی اکسون اوران تغییر می‌کند). فیبرهای نوع ۱ دارای میدان‌های دریافت کوچک با حاشیه‌های کاملاً مشخص هستند. به ویژه در نواحی بدون موی پوست (مانند کف دست و کف پا)، میدان‌های

دریافت دارای شکل گرد یا بیضی بوده و حساسیت آنها در درون میدان دریافت به محرک‌ها، بالا و نسبتاً یک شکل است ولی حساسیت این میدان‌های دریافت در حاشیه‌های آن به شدت کاهش می‌یابد (شکل ۳-۷). واحدهای نوع ۱ به ویژه واحدهای SA۱ به لبه محرک‌ها بهتر پاسخ می‌دهند. بنابراین وقتی که لبه یک محرک به میدان دریافت آنها برخورد می‌کند نسبت به موقعی که کل محرک به میدان دریافتشان برخورد کند، پاسخ بزرگ‌تری خواهند داد.

میدان دریافت واحدهای نوع ۲ بزرگ‌تر است ولی حاشیه‌های این میدان‌های دریافت کاملاً مشخص نیست. در مرکز میدان دریافت بیشترین حساسیت به محرک وجود دارد و هر قدر از این مرکز دورتر شویم به طور تدریجی حساسیت کمتر خواهد شد (شکل ۳-۷). میدان دریافت واحد نوع ۱ تقریباً چهار شیار موجود در نرگ انگشت است، در حالی که میدان دریافت واحد نوع II بیشتر یا کل یک انگشت را در بر می‌گیرد.

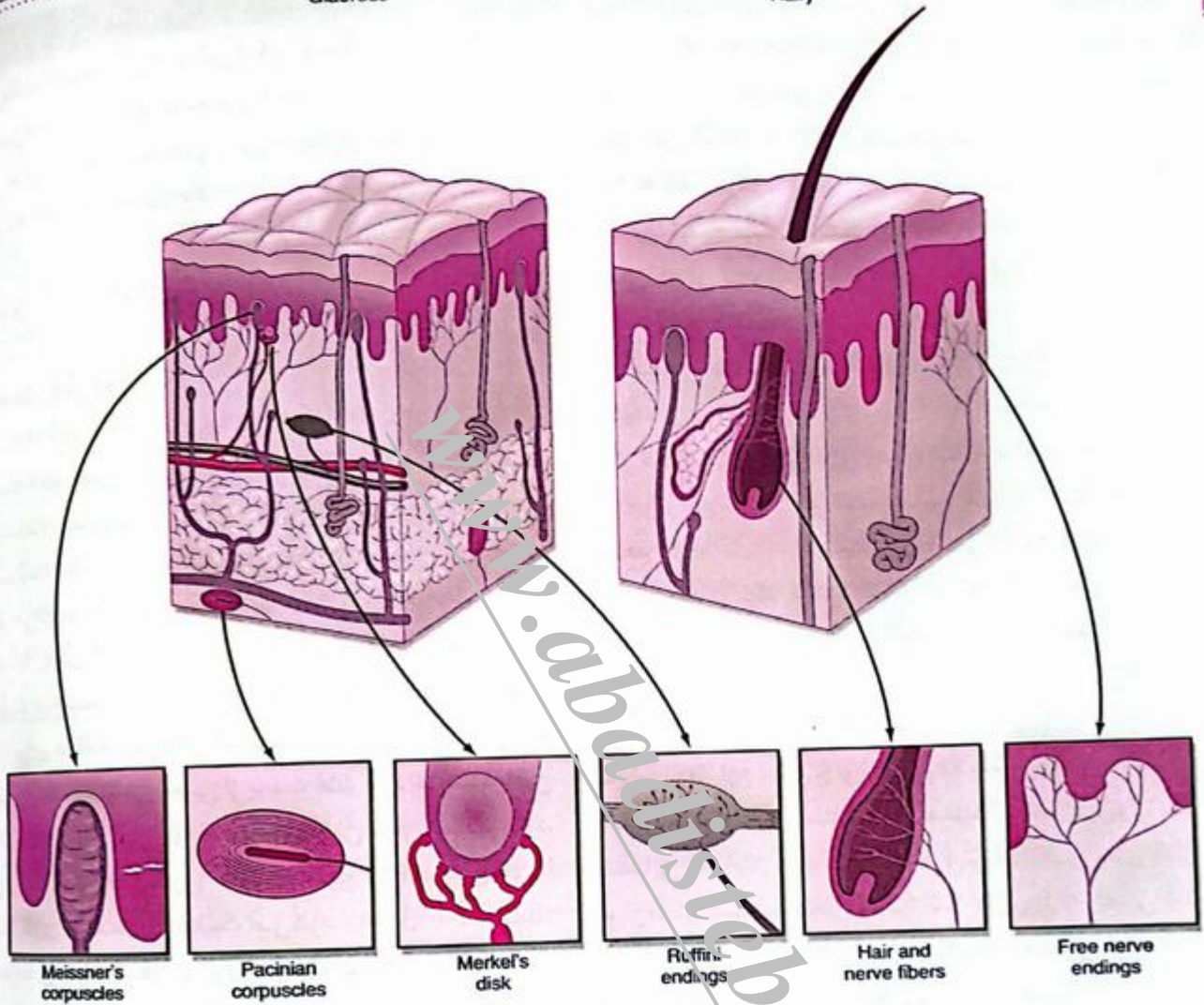
ویژگی‌های میدان دریافت

بنابراین چهار نوع اصلی از اوران‌هایی که به محرک‌های مکانیکی حساس بوده و دارای آستانه پایین هستند، از نظر فیزیولوژیک شناسایی شده‌اند (FA۱، FA۲، SA۱ و SA۲). اکسون‌های این اوران‌ها در قسمت محیطی ممکن است دارای پایانه عصبی آزاد مرتبط با فولیکول مو یا درون ساختار گیرنده تخصصی شده که از سلول‌های حمایت‌کننده ساخته شده است، باشند.

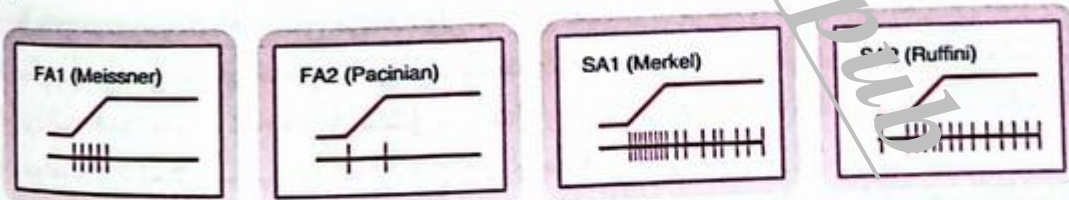
در نواحی بدون موی بدن، این چهار دسته اوران با چهار نوع گیرنده اختصاصی کپسول‌دار مرتبط هستند که محل و مشخصات فیزیکی آنها به توضیح ویژگی‌های پاسخدهی این اوران‌های حسی کمک می‌کند. اوران‌های FA۱ به اجسام مایسنر ختم می‌شوند. در حالی که اوران‌های SA۱ به دیسک‌های مرکل وصل می‌شوند. در هر دو مورد، کپسول به طور سطحی در پوست قرار گرفته است. دیسک‌های مرکل در اپیدرم پایه‌ای قرار دارند و اجسام مایسنر در زیر اپیدرم واقع شده‌اند (شکل ۲-۷). این کپسول‌ها کوچک هستند و به محرک‌هایی پاسخ می‌دهند که در بالای این کپسول‌ها، پوست را به طرف پایین فشار دهند. اوران‌های FA۱ و SA۱ دارای میدان‌های دریافت کوچکی هستند. در نواحی بدون موی پوست، اوران‌های SA۲ به انتهای رافینی و اوران‌های FA۲ به کپسول‌های پاچینی ختم می‌شوند. هر دوی این گیرنده‌ها به طور عمقی‌تر در درم و بافت همبند قرار گرفته‌اند و به محرک‌هایی که به سطح بزرگ‌تری وارد

Glabrous

Hairy



A



B

شکل ۲-۷. گیرنده‌های مکانیکی پوستی و الکروهای پاسخ فیبرهای آوران مرتبط با آنها. (A) تصویر شماتیک ترتیب قرارگیری گیرنده‌های مکانیکی اصلی در نواحی بدون مو و مودار بدن نشان داده شده است. (B) در این شکل الکروهای پاسخ‌دهی فیبرهای آوران اولیه متعددی نشان داده شده که گیرنده‌های مکانیکی کپسول‌دار پوستی دارای آستانه پایین را عصب‌دهی می‌کنند.

در نواحی مودار پوست، رابطه بین انواع آوران‌ها و گیرنده‌ها مانند نواحی بدون مو است. فیبرهای SA1 و SA2 به انتهای مرکل و رافینی وصل می‌شوند، همانند آنچه که در پوست بدون مو وجود دارد. کپسول‌های پاچینی همچنین مسئول ویژگی‌ها و

می‌شوند، پاسخ می‌دهند. هر دو کپسول پاچینی و مایسنر به محرک‌های دارای تغییرات آهسته یا محرک‌های ثابت پاسخ نمی‌دهند بلکه آنها به طور انتخابی به محرک‌های در حال تغییر پاسخ می‌دهند.