

Efecto de la amplitud y frecuencia de la estimulación sinusoidal sobre la distorsión armónica de la respuesta de las terminaciones sensoriales del huso muscular

J. M. Ortiz, J. Simón* y J. J. García-Seoane

Departamento de Fisiología
Facultad de Medicina
UCM
28040 Madrid

(Recibido el 17 de enero de 1986)

J. M. ORTIZ, J. SIMON and J. J. GARCIA-SEOANE. *Effect of Amplitude and Frequency of Sinusoidal Stimulation on the Harmonic Distortion of the Muscle Spindle Sensory Endings Response*. Rev. esp. Fisiol., 42 (4), 497-506, 1986.

Harmonic distortion (HD) from 1,055 responses of muscle spindles sensory endings to sinusoidal stretches (frequency range 0.0008 to 0.8333 Hz, amplitude range 0.019 to 3.09 mm) has been studied in the cat soleus muscle. Sixty-six per cent were primary afferents (Ia) and 34 % secondary (II). HD mean value (0.28) did not show any significant differences between both types of endings. Analysis of variance for HD versus stimulation amplitude showed a greater HD when stretch amplitudes were beyond 1.599 mm or less than 0.031 mm on primary afferents ($p < 0.001$) and less than 0.070 mm on secondary ($p < 0.001$). The effect of stimulus frequency was also significant ($p < 0.01$ Ia and $p < 0.001$ II), however only at 0.8333 Hz and in secondary endings HD was significantly higher. The silent period in the response, at release of stretch, caused by half wave rectification could explain about 50 % of measured HD.

Key words: Muscle spindle. Harmonic distortion.

El huso muscular es un órgano sensorial cuya participación en la sensación consciente no ha sido aún aclarada. Así, existe información contradictoria respecto de la posibilidad de evocar alguna sensación mediante el estiramiento muscular (7, 15), mientras que los resultados de la experimentación psicofísica y neurofisiológica

sugieren que la información procedente de los receptores musculares puede ser utilizada por el sistema nervioso central en la percepción de la sensación de posición y movimiento articular (3, 5, 8, 14, 19, 21). Por otra parte se conoce desde hace tiempo que la relación estímulo-respuesta, para los dos tipos de terminaciones sensoriales que se encuentran en el huso muscular de los mamíferos, es típicamente no li-

* A quien debe dirigirse la correspondencia.

neal (1, 13). Puesto que los movimientos de la marcha en los vertebrados superiores son movimientos periódicos, que suponen cambios de la longitud muscular en dicho rango, se ha considerado de interés el estudio de la capacidad de transmitir información sobre la longitud del músculo —cuando ésta varía en forma sinusoidal—, por medio de las aferentes primarias y secundarias con origen en el huso muscular, mediante la medida del grado de distorsión de la respuesta sensorial ante estiramientos de amplitud y frecuencia variables.

Material y Métodos

Se han utilizado 28 gatos adultos, anestesiados con nembutal (40 mg/kg peso i.p.) y manteniendo un nivel suficiente para eliminar los reflejos de retirada con inyecciones repetidas cada hora (10 mg/kg peso i.v.). Cada 8 h se administra sulfato de atropina (0,5 mg i.m.). Se mantiene al animal intubado y en respiración espontánea y la temperatura se conserva, mediante calor radiante, entre 36,5-38,5°C.

Registro de las fibras sensoriales. Se denerva la pata posterior izquierda del animal, manteniendo intacto exclusivamente el nervio para el músculo sóleo. La inserción del tendón de éste, junto con una porción de hueso, se separa del calcáneo y se fija mediante una pinza de acero al sistema de estimulación mecánica. El animal es inmovilizado en un extereotáxico para médula espinal y se fijan las diáfisis femoral y tibial, mediante un par de clavos de acero, a la mesa de operaciones. Se practica una laminectomía desde L2 a S1, se secciona la médula espinal a nivel L3 y se disecan las raíces dorsales L7 y S1 en filamentos, hasta obtener en el registro la descarga correspondiente a una sola fibra aferente procedente del sóleo. La localización periférica y el tipo de receptor innervado por la fibra se identifica por los métodos habituales y se clasifica en primaria o secundaria mi-

diendo su velocidad de conducción. Para el registro, amplificación y estimulación eléctrica se utiliza un sistema modular para electrofisiología Digitimer (Neurolog).

Estimulación mecánica. El músculo sóleo es estirado mediante tracción sobre la pinza metálica fijada al calcáneo, que es movida por un vástago en contacto con una excéntrica, que rota en el eje de un sistema de engranajes dentados movido por un motor síncrono. Se provoca así un estiramiento sinusoidal en el que la frecuencia depende de la relación de desmultiplicación del sistema de engranajes y la amplitud de la excentricidad de la rueda motriz. La frecuencia de estimulación puede ser modificada en diez escalones, desde 0,8 hasta 0,0008 Hz y la amplitud en 11 escalones de 3,1 a 0,02 mm. Un sistema optoelectrónico acoplado al eje de rotación proporciona una señal, en fase con el estiramiento, que se utiliza como origen de tiempos. El desplazamiento se mide con un transductor DCDT-50 (Hewlett Packard) montado en paralelo con el vástago móvil.

Análisis de datos. Un experimento típico consiste en la estimulación con cada una de las combinaciones de frecuencia y amplitud posibles, que se aplican en todos los experimentos en el mismo orden según un patrón establecido al azar al inicio del trabajo. Se registra simultáneamente en cinta magnética la salida del transductor de longitud y la descarga sensorial. Transcurridos algunos ciclos de estimulación, con objeto de conseguir un estado estacionario, se procede al análisis de las dos señales. La longitud muscular es muestreada 32 veces por ciclo a partir de la señal de sincronización mediante un convertidor analógico digital con una resolución de 200 cuentas/V. La descarga de impulsos se analiza mediante un histograma de ciclo. Para ello, y utilizando la señal de sincronización como origen de tiempos, se cuenta el número de impulsos registrados en cada una de las 32 casillas, sumando las respues-

tas a varios ciclos de estimulación (32 para las frecuencias más altas y dos para las más bajas). A partir del histograma se estima la frecuencia de disparo dividiendo el número de cuentas en cada casilla por la duración de ésta y por el número de ciclos (sistema de análisis DIDAC-800, Intertechnique). Los datos proporcionados por el analizador se graban en cinta y son transmitidos a la memoria RAM de un microordenador PET-2032 (Commodore) procediéndose a su análisis definitivo mediante una serie de programas escritos en lenguaje de código de máquina y BASIC. A partir de los 64 puntos almacenados en memoria que representan el estímulo y la respuesta se calcula el espectro de potencia para los 16 primeros armónicos de las dos señales, mediante análisis de Fourier. La potencia del primer armónico del estímulo medida como porcentaje de la potencia total de éste fue por término medio del 99,5 %. La distorsión de la respuesta se valora como el porcentaje de la potencia (PA) total del histograma de ciclo que representa el armónico fundamental utilizando la expresión:

$$PA = 100(a_1^2 + b_1^2) / \sum_{i=1}^{i=16} (a_i^2 + b_i^2)$$

donde a y b son la parte real e imaginaria de los coeficientes de la serie de Fourier, y que se relaciona con la distorsión armónica (DA) utilizada por otros autores (18) mediante la ecuación:

$$PA = 100 / (1 + DA^2)$$

El estudio de diferencias entre respuestas con distintos parámetros de estimulación se realiza mediante análisis de la varianza, utilizándose el test de Scheffe (4) para investigar la significación de la diferencia entre valores promedio, en los casos en que existían diferencias significativas entre grupos. Se considera como suficientemente significativo un nivel de probabili-

dad conforme a la hipótesis nula menor que 0,05.

Resultados

Se obtuvieron registros estables de 53 fibras aferentes, lográndose datos suficientes para un análisis cuantitativo (respuesta por lo menos a cuatro amplitudes de estimulación distintas para cada una de las frecuencias empleadas) en 21 casos, de los cuales 14 (66 %) correspondían a aferentes primarias, velocidad de conducción media $105,9 \text{ m s}^{-1}$ (sem 5,7, rango 75-140 m s^{-1}) y siete a aferentes secundarias con velocidad de conducción promedio de $44,9 \text{ m s}^{-1}$ (sem 2,4, rango 33-49 m s^{-1}).

Se obtuvieron 1.166 respuestas a distintos patrones de amplitud y frecuencia de estimulación, de las cuales fueron eliminadas 111 (9,5 %) en las que la PA representaba menos del 80 % de la potencia total de la respuesta (67 se obtuvieron en aferentes primarias y 44 en secundarias, diferencia no significativa) y en ambos casos la mayor parte de las respuestas rechazadas (66 %) fueron obtenidas con amplitudes de estimulación menores de 0,2 mm. El valor medio de PA de la señal en los 1.055 casos a los que se refiere el estudio fue de 92,84 % (sem 0,17).

Efecto de la amplitud de estimulación. Los resultados obtenidos en una terminación primaria y una secundaria ante un estiramiento muscular de 0,406 mm de amplitud y 0,0416 Hz de frecuencia muestran cómo el estímulo provoca una modulación de la frecuencia de descarga de las fibras aferentes cuyo período es similar al del estímulo (fig. 1). Es típico el cese de la descarga en la fase de acortamiento del músculo, más pronunciado en la respuesta de las terminaciones primarias, cuando se emplean amplitudes de estimulación superiores a las centenas de micras. En la misma figura se ha representado el espectro de potencia de cada una de las respuestas.

Tabla I. Valores promedio de distorsión armónica de la respuesta de las terminaciones primarias del huso muscular en función de la frecuencia y amplitud del estímulo.

Amplitud mm	Frecuencia Hz									Media
	0,8333	0,3333	0,1667	0,0833	0,0416	0,0167	0,0083	0,0016	0,0008	
3,090	0,34	0,33	0,35	0,36	0,35	0,36	0,42	—	—	0,36
2,313	0,43	—	—	0,40	—	—	—	—	—	0,41
1,599	0,30	0,30	0,29	0,29	0,34	0,36	0,36	0,34	0,23	0,31
1,230	0,35	0,22	0,19	0,37	0,17	0,28	0,26	—	—	0,28
0,811	0,31	0,28	0,27	0,26	0,32	0,36	0,32	0,32	0,25	0,30
0,406	0,31	0,26	0,21	0,21	0,19	0,21	0,22	0,28	0,20	0,24
0,197	0,30	0,23	0,19	0,17	0,16	0,22	0,19	0,18	0,19	0,21
0,070	0,28	0,27	0,20	0,20	0,25	0,16	0,20	0,25	0,24	0,23
0,031	0,32	0,33	0,23	0,24	0,27	0,29	0,31	0,28	0,42	0,29
0,019	0,41	0,49	—	0,39	0,32	0,31	0,37	—	—	0,39
Media	0,31	0,29	0,24	0,25	0,26	0,28	0,28	0,27	0,23	0,27

En las tablas I y II se recogen los valores promedio de DA obtenidos para cada combinación de amplitud y frecuencia de estimulación en terminaciones primarias y secundarias. Las distorsiones menores de la media se encuentran, en el caso de las terminaciones primarias, siempre que la amplitud de estimulación esté por debajo de 1,599 mm y por encima de 0,019 mm y la frecuencia de estimulación sea inferior a 0,8333 Hz. En el caso de las terminaciones secundarias es posible encontrar distorsio-

nes por debajo de la media, con tal que la amplitud de estimulación supere los 0,031 mm y la frecuencia esté por debajo de 0,8333 Hz.

El análisis de la varianza para la PA frente a las distintas amplitudes de estimulación (tabla III) demuestra en las terminaciones primarias la existencia de diferencias entre los grupos con un nivel de significación suficiente. Analizadas las diferencias entre medias se encuentra que la PA es significativamente menor cuando se

Tabla II. Valores promedio de distorsión armónica de la respuesta de las terminaciones secundarias del huso muscular en función de la frecuencia y amplitud del estímulo.

Amplitud mm	Frecuencia Hz									Media
	0,8333	0,3333	0,1667	0,0833	0,0416	0,0167	0,0083	0,0016	0,0008	
3,090	0,32	0,23	0,14	0,20	0,17	0,20	0,17	—	—	0,22
2,313	0,24	0,22	0,24	0,25	0,31	0,32	0,27	—	—	0,26
1,599	0,27	0,17	0,18	0,20	0,22	0,25	0,20	—	0,17	0,21
1,230	0,29	0,18	0,17	0,16	0,20	0,18	0,19	—	—	0,20
0,811	0,29	0,21	0,21	0,21	0,22	0,26	0,24	—	0,08	0,23
0,406	0,35	0,25	0,16	0,20	0,16	0,16	0,17	—	0,33	0,22
0,197	0,38	0,29	0,28	0,24	0,29	0,21	0,24	—	0,23	0,27
0,070	0,44	0,27	0,34	0,27	0,21	0,18	0,25	—	0,53	0,29
0,031	0,38	0,40	—	0,29	—	0,35	0,32	—	—	0,34
0,019	—	—	—	0,49	—	—	0,48	—	—	0,49
Media	0,33	0,23	0,21	0,23	0,22	0,22	0,23	—	0,28	0,24

estimula con amplitudes de 3.090, 1.599, 31 y 19 μ que cuando el estímulo tiene una amplitud de 406, 197 ó 70 μ . No se puede demostrar diferencia significativa cuando la amplitud de estimulación es de 2.313 μ , lo que probablemente se deba al pequeño número de casos estudiados con esta amplitud.

La respuesta obtenida en las terminaciones secundarias (tabla IV) muestra asimismo que es posible rechazar la hipótesis de que no existe diferencia en las respuestas. El test de diferencia de medias permite detectar que la PA media que se obtiene con amplitudes de 19 μ es significativamente menor que los promedios que se obtienen cuando se utiliza una amplitud de 70 μ o superior.

Efecto de la frecuencia de estimulación. Las distintas frecuencias de estimulación sobre la PA de la respuesta, en las terminaciones primarias, muestran unos valores (tabla III) que permiten aceptar la hipótesis de que los resultados difieren. Sin embargo y aunque significativo, el valor de F encontrado es casi la cuarta parte del que se obtuvo para la amplitud. Mediante el test de diferencia de medias no es posible detectar como significativamente distinto

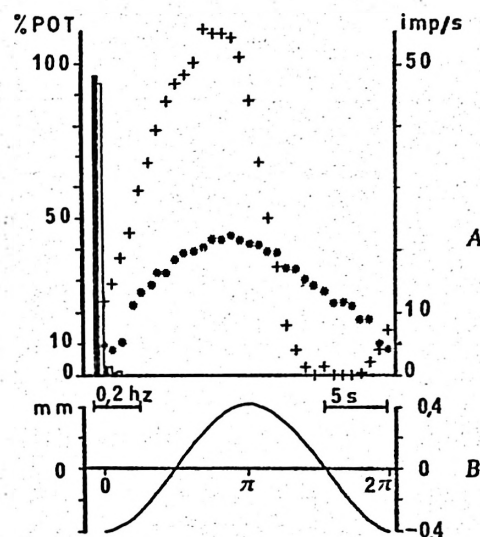


Fig. 1. Respuesta tipo de una terminación primaria y una secundaria, a un estiramiento muscular sinusoidal.

A) Histograma de ciclo de la descarga y espectro de potencia. La frecuencia de descarga se expresa en impulsos s^{-1} y el espectro como porcentaje de la potencia de cada armónico respecto de la energía total de la señal. + aferente primaria (velocidad de conducción 107 $m s^{-1}$). * aferente secundaria (velocidad de conducción 33 $m s^{-1}$). B) Curso temporal del estiramiento. Amplitud 0,406 mm, frecuencia 0,0414 Hz.

Tabla III. Análisis de la varianza para el porcentaje de potencia del primer armónico respecto de la potencia total de la respuesta de las terminaciones primarias del huso muscular en función de la amplitud y frecuencia de estimulación.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Media cuadrática	Valor F	Nivel de significación
AMPLITUD					
Entre grupos	9	2.506,53	278,50	12,44	< 0,001
En los grupos	504	11.281,49	22,38		
Total	513	13.788,02			
FRECUENCIA					
Entre grupos	7	602,70	86,10	3,27	< 0,01
En los grupos	494	13.009,64	26,34		
Total	501	13.612,34			

Tabla IV. Análisis de la varianza para el porcentaje de potencia del primer armónico respecto de la potencia total de la respuesta de las terminaciones secundarias del huso muscular en función de la amplitud y frecuencia de estimulación.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Media cuadrática	Valor F	Nivel de significación
AMPLITUD					
Entre grupos	9	1.484,95	164,99	6,73	< 0,001
En los grupos	307	7.531,59	24,53		
Total	316	9.016,54			
FRECUENCIA					
Entre grupos	7	923,61	131,94	5,04	< 0,001
En los grupos	309	8.092,94	26,19		
Total	316	9.016,54			

el valor promedio de PA para alguna frecuencia de estimulación.

El caso de las terminaciones secundarias es algo diferente y así, la razón F obtenida cuando se analiza la respuesta a distintas frecuencias es de un rango similar al encontrado para las amplitudes. Los valores promedio obtenidos para cada frecuencia muestran que la potencia obtenida con la frecuencia de estimulación más alta (0,8 Hz) es significativamente menor que la obtenida con cualquiera otra de las empleadas.

En cuanto a las diferencias entre las dos poblaciones de fibras el valor promedio de PA para las terminaciones primarias resultó de 92,4 (sem 1,22) y para las secundarias de 93,68 (sem 1,63) con una diferencia que no es estadísticamente significativa.

Discusión

Aunque la respuesta del huso muscular a la estimulación sinusoidal ha sido extensamente estudiada (1, 6, 9-13, 16-18, 20) existe poca información cuantitativa sobre la distorsión de la respuesta sensorial. Esto se debe a que los autores que han tratado el tema se limitan a utilizar la DA como un in-

dicador de linealidad sin analizar en detalle sus modificaciones con los parámetros del estímulo. ROSENTHAL *et al.* (18) refieren valores de DA en el huso muscular del orden de 0,253 cuando está desferentado y de 0,05 a 0,2 (PA = 95-99 %) cuando se trata de animales descerebrados y por lo tanto sometidos a un cierto grado de estimulación gamma estática que parece incrementar el rango de respuesta lineal. En experimentos *in vitro* (17) se refiere un rango para la DA, en la zona de respuesta lineal del huso, entre 2 y 12 % (PA = 88-98 %) siempre que la respuesta no suponga más de un 50 % de modulación sobre la descarga estática. En los dos casos se utilizaron estímulos dentro del rango de respuesta lineal del receptor, con amplitud del orden de las decenas de micras para registros *in vitro* y de algunas centenas para husos sometidos a estimulación gamma estática. En ambos trabajos y en otros, que se refieren sólo de forma marginal al tema, se han excluido las respuestas con valores de DA altos por lo que los datos publicados se refieren, de forma casi exclusiva, a cambios en la longitud muscular muy por debajo de los realizados en el curso de los movimientos articulares en el animal íntegro.

Los datos presentados corresponden a respuestas obtenidas tanto dentro como

fuera del rango de respuesta lineal del receptor, por lo que es de esperar valores más altos de distorsión que los hallados con amplitudes de estimulación menores. De hecho sucede así y el valor medio para el total de respuestas analizadas, en los dos tipos de terminaciones, implica una DA del orden de 0,28. Sin embargo, esto no explica el alto valor de DA encontrado con estímulos de menos de 70 μ de amplitud. Es posible que el aumento de distorsión, en este caso, se deba a que el grado de modulación de la respuesta esté próximo al rango de variabilidad de la descarga sensorial en condiciones estáticas. A favor de esta interpretación estaría el hecho de encontrar el mismo resultado para los dos tipos de terminaciones en respuesta a bajas amplitudes de estimulación y, sobre todo, que el efecto es más marcado en las terminaciones secundarias, cuya menor sensibilidad implica un menor grado de modulación ante estímulos de pequeña amplitud.

El efecto de la frecuencia de estimulación es menos claro y aunque el análisis de la varianza proporciona un nivel de significación suficiente, sólo se ha podido comprobar diferencia significativa, en la respuesta de las terminaciones secundarias, con la frecuencia de estimulación más alta. Estos resultados se podrían explicar teniendo en cuenta que el rango de frecuencias que se ha estudiado es relativamente restringido en relación con el rango de respuesta del receptor, que se extiende más de dos décadas por encima del límite superior empleado que, a su vez, está por debajo de la frecuencia esquina (13, 17). Sin embargo, se debe destacar que el comportamiento de los dos tipos de terminaciones no parece diferir en cuanto a su respuesta a la frecuencia de estimulación, lo que está de acuerdo con los datos publicados para la estimulación sinusoidal (9-13, 16-18, 20).

Los resultados permiten explicar parte de la no linealidad de la respuesta sensorial del huso neuromuscular. Una de las condiciones que debe cumplir un sistema lineal

ante un estímulo sinusoidal es que la respuesta sea sinusoidal y de la misma frecuencia que el estímulo. Sin embargo, en las respuestas obtenidas, el primer armónico sólo supone, por término medio, el 92 % del total de energía de la señal transmitida. Hasta qué punto se trata de una no linealidad atribuible al mecanismo de transducción o al proceso de codificación puede ser inferido en base a los datos publicados sobre el potencial de receptor para el que se encuentra una modulación sinusoidal y con escasa distorsión (17, 18). La posibilidad de modular con una amplitud superior al nivel promedio, que implica en el potencial de membrana de la terminación sensorial una hiperpolarización (10, 11), provoca una rectificación de la respuesta cuando se considera como tal la frecuencia de descarga. A su vez la rectificación de una onda sinusoidal supone un incremento notable de la DA que pasa de 0,03, cuando el porcentaje de ciclo sin descarga es el 15 %, a 0,28 cuando la descarga es nula durante el 40 % del ciclo. Estos resultados con un 0,28 % de DA promedio y un porcentaje de silencio en el ciclo del 28 % explicarían casi el 50 % de la DA encontrada y sugieren que parte del comportamiento no lineal de la respuesta es atribuible a la imposibilidad de codificar frecuencias negativas cuando la profundidad de modulación supera la descarga media durante el ciclo.

Si esta hipótesis es correcta es de esperar que el estiramiento previo del músculo, al incrementar el valor medio de descarga, dé lugar a una disminución de la DA y lo que tiene mayor interés, a un incremento en la amplitud de la respuesta, sin necesidad de recurrir a un cambio en la sensibilidad del receptor para comprender el hecho en su totalidad. De la misma forma se podría explicar un incremento del rango lineal de la respuesta ante la estimulación fusimotora gamma estática siempre que ésta supusiera un incremento en la descarga estática. En ambos casos el efecto debería presentarse cuando la amplitud del estiramiento fuese

relativamente grande y estar ausente con amplitudes de estimulación menores. De acuerdo con esta hipótesis los efectos dependientes de la amplitud deben ser más evidentes para las terminaciones primarias que para las secundarias dada la menor sensibilidad de estas últimas y el rango de linealidad debería ser mayor con estímulos por debajo de la frecuencia esquina del receptor.

Los datos publicados confirman las conclusiones que se deducen de esta hipótesis. Así, es un hallazgo general que el rango lineal de las terminaciones secundarias es mayor que el de las primarias (13, 17, 20), se ha comprobado que el incremento de la longitud muscular incrementa el rango lineal y no afecta la sensibilidad cuando la amplitud de estimulación es pequeña (13), la estimulación gamma estática incrementa de forma notable el rango lineal (2, 18) y, finalmente, el efecto típico de incrementar la amplitud del estímulo es una disminución en la sensibilidad (6, 13, 16, 18) o lo que es lo mismo, la amplitud de la respuesta es menor de lo que sería de esperar en una respuesta de tipo proporcional.

En conclusión, se propone que una parte importante del comportamiento no lineal de las terminaciones sensoriales del huso muscular ante la estimulación sinusoidal es atribuible a la rectificación que provoca la incapacidad del sistema de codificación del terminal sensorial para transmitir frecuencias negativas, cuando la amplitud de la modulación del potencial de receptor supera en valor absoluto el valor medio durante el ciclo, además de la no linealidad del mecanismo de transducción, que podría explicar la no linealidad restante. Esto puede tener implicaciones funcionales importantes. En efecto, aunque es posible estimar a partir de la respuesta la amplitud de modulación y la frecuencia portadora, para ello es necesario no tener en consideración, en el ajuste, el período silente. Es difícil aceptar que en el procesamiento de la señal, los elementos de la cadena sensorial se comporten de esta forma,

y ante estímulos fuera del rango lineal, la amplitud sería infravalorada. Por ello, para la medida de la posición articular se requeriría una convergencia de las proyecciones de músculos antagonistas que permitiera detectar la posición durante la fase de relajación pasiva en que los husos musculares cesan su descarga, cada vez que la excursión del movimiento a nivel muscular supera algunas centenas de micras.

Resumen

Se estudia la distorsión armónica (DA), en 1.055 registros de la respuesta de los husos musculares del músculo sóleo de gato a estiramientos sinusoidales de frecuencias comprendidas entre 0,0008 y 0,8333 Hz y amplitudes entre 0,019 y 3,09 mm. El 66 % de las fibras estudiadas corresponde a aferentes primarias (Ia) y el 34 % a aferentes secundarias (II). El valor medio de DA es de 0,28 sin diferencias significativas entre ambos tipos de terminaciones sensoriales. El análisis de la varianza de la DA, frente a la amplitud de estimulación, muestra un incremento para amplitudes superiores a 1,599 mm e inferiores a 0,031 mm, en las terminaciones primarias ($p < 0,001$) y menores de 0,070 mm, en las secundarias ($p < 0,001$). El efecto de la frecuencia de estimulación es también significativo ($p < 0,01$ Ia y $p < 0,001$ II); sin embargo, solamente a 0,8333 Hz y, en las terminaciones secundarias se encuentra una DA significativamente mayor. El período de silencio en la respuesta, en la fase de acortamiento muscular, causado por la imposibilidad de codificar frecuencias negativas, podría explicar casi el 50 % de la DA encontrada.

Bibliografía

1. Anderson, B. F., Lennerstrand, G. y Thoden, U.: *Acta Physiol. Scand.*, 73, 234-250, 1968.
2. Brown, M. C., Lawrence, D. G. y Matthews, P. B. C.: *Brain Res.*, 14, 173-187, 1969.
3. Burgess, P. R., Clark, F. J., Simón, J. y Wei, J. Y.: *Ann. Rev. Neurosci.*, 5, 171-187, 1982.
4. Colquhoun, D.: *Lectures of Biostatistics*. Oxford University Press, Oxford, 1971.
5. Eklund, G. J.: *Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 35, 606-611, 1972.

6. García-Seoane, J. J.: Tesis Doctoral. Facultad de Medicina, Universidad Complutense de Madrid, 1983, p. 310.
7. Gelfan, S. y Carter, S.: *Exptl. Neurol.*, **18**, 469-473, 1967.
8. Goodwin, G. M., McCloskey, D. I. y Matthews, P. B. C.: *Brain*, **95**, 705-748, 1972.
9. Hasan, Z. y Houk, J. C.: *J. Neurophysiol.*, **38**, 663-672, 1975.
10. Hunt, C. C. y Ottoson, D. J.: *Neurophysiol.*, **40**, 1113-1120, 1977.
11. Hunt, C. C. y Wilkinson, R. S.: *J. Physiol.*, **302**, 241-262, 1980.
12. Lippold, O. C. J., Redfearn, J. W. T. y Vuco, J.: *J. Physiol.*, **144**, 373-386, 1958.
13. Matthews, P. B. C. y Stein, R. B.: *J. Physiol.*, **200**, 723-743, 1969.
14. McCloskey, D. I.: *Physiol. Rev.*, **58**, 763-820, 1978.
15. Moberg, E.: *Hand*, **4**, 201-206, 1972.
16. Ortiz, J. M.: Tesis Doctoral. Facultad de Medicina, Universidad Complutense de Madrid, 1975, p. 400.
17. Poppele, R. E. y Bowman, R. J.: *J. Neurophysiol.*, **33**, 59-72, 1970.
18. Rosenthal, N. P., McKean, T. A., Roberts, W. J. y Terzuolo, C. A.: *J. Neurophysiol.*, **33**, 713-749, 1970.
19. Simón, J., Wei, J. Y., Randic, M. y Burgess, P. R.: *Somatosensory Res.*, **2**, 127-147, 1984.
20. Stuart, D., Ott, K., Ishikawa, K. y Eldred, E.: *Exptl. Neurol.*, **13**, 82-97, 1965.
21. Wei, J. Y., Simón, J., Randic, M. y Burgess, P. R.: *Exp. Brain Res.*, **54**, 7-22, 1984.

