

α - γ Linkage بررسی فعالیت حلقه های گاما دوک عضلانی و در دم موش (Rat)

عفت برقی * (Ph.D.)

چکیده

سابقه و هدف: دوک عضلانی مسؤول کنترل کار فیرهای عضلات اسکلتی در هنگام استراحت و در سیکل حرکت می باشد و از آن به عنوان یک عامل Servo برای حرکات ارادی یاد شده است. کار این رسپتور کینتیک کاملاً به فعالیت فیرهای گاما بستگی دارد، به طوری که فعالیت حلقه گاما سبب فعالیت la و آوران های گروه II دوک عضلانی می شود. همچنین بین دو فیر آلفا و گاما همکاری نزدیکی وجود دارد که در تنظیم کار عضلات مخطط مهم می باشند. هدف از انجام این کار تحقیقی مطالعه دقیق تر فعالیت حلقه گاما در یک و دو سگمان متوالی نخاع و همچنین بررسی فعالیت فیرهای آلفا با توجه به α - γ linkage بوده است، زیرا در ک هر چه دقیق تر مکانیسم های فیزیولوژیکی حلقه گاما و دانستن نحوه کنترل محیطی آنها، شاید راهی برای پی بردن به علل عوامل محیطی باشد که در بروز اختلالات حرکات غیر ارادی و دیستونیک نقش مؤثری دارند و از این طریق بتوان به این دسته از بیماران مبتلا کمک نمود.

مواد و روش ها: در این مطالعه از پانزده سر موش نر نرمآل Sprague-Dawley و محلول داروی بیهوشی (30g/100ml) با دوز 170mg/100g وزن بدن با تزریق داخل پریتوئن استفاده گردید. برای بررسی حلقه های II، لامینکتومی در ناحیه کمری- خاجی و جراحی در نیمه اول پوست ناحیه دم صورت گرفت.

نتایج: فعالیت موتونرون های گاما در یک سگمان نخاعی به موجب تحریک مکانیکی گوش خارجی، سبب فعالیت حلقه های گاما در یک و یا دو سگمان متوالی نخاع به طور Ipsilateral شد. به طوری که افزایش دپولاریزه در la و آوران های گروه II دوک عضلانی Caudal به دنبال افزایش فعالیت یک یا بیش از یک فیر گاما بود. از طرفی la همواره فعالیت بیشتری در مقایسه با فیرهای آوران گروه II بر روی فعالیت موتونرون های هم نام نشان دادند. در حالی که فعالیت فیرهای آوران گروه III ناشی از تحریک پوست Caudal موجب فعالیت این دسته از موتونرون های گاما نشدند. با توجه به α - γ linkage دامنه پتانسیل های عمل در فیرهای آلفا در بیهوشی عمیق در حد ریتم زمینه بودند.

استنتاج: به موجب تحریک مکانیکی گوش، موتونرون های گامای هم نام فعل شده در یک و یا دو سگمان متوالی نخاع به طور Ipsilateral سبب فعالیت بیشتری در la در قیاس با آوران های گروه II در یک و یا بیش از یک دوک عضلانی گردید، اما آوران گروه III فعل شده به وسیله تحریک پوست Caudal اثر تحریکی روی موتونرون های گاما همنام نداشتند. همچنین با توجه به α - γ linkage فعالیتی در فیرهای آلفا مشاهده نگردید.

واژه های کلیدی: دوک عضلانی، فسر عصی گاما، فسرهای la و آوران های گروه II، فیر آلفا، فیرهای آوران III

مقدمه

در سال ۱۸۹۸ بیان کرد که دوک های عضلانی نقش اصلی و اساسی را در کنترل کار فیبرهای عضلات اسکلتی در سیکل حرکت و در هنگام استراحت بر عهده دارند^(۱). فعالیت دوک عضلانی قویاً به تخلیه فیبرهای گاما در صفحه محرکه انتهایی - MEP(motor-end-plate) که در دو قطب دوک عضلانی وجود دارند، بستگی دارد^(۲). در سال ۱۹۶۱ Cooper تعیین کرد که فیبرهای la حساسیت فازیکی بیشتری از فیبرهای آوران گروه II دارند^(۳). هم در سال ۱۹۶۲ Mathews نظریه Cooper را تأیید کرد و او نیز بیان نمود که فیبرهای آوران la و گروه II هر دو به تحیریکات تونیک پاسخ می دهند^(۴). اگرچه Murphy در سال ۱۹۹۳ افزایش دامنه پناسیل های عمل را برای فیبرهای la در سیکل قدم زدن بیان می کند^(۵). در سال ۱۹۹۶ Prochazka با ایجاد تغیرات مکانیکی بر روی طول دوک عضلانی در حیوان پستاندار بیهوش شده، توانست در هر دو نوع فیبر آوران، تحیریکی قابل رکورددگیری ایجاد نماید، اما او هیچ گونه اختلافی در میزان فعالیت آنها پیدا نکرد^(۶). در صورتی که در بخشی از کار تحقیقی اخیر، ثبت شده در مقاله قبلی، در ارتباط با فعالیت فیبرهای آوران دوک عضلانی در حیوان بیهوش شده با محلول Urethane ، در زمان کشش فازیک فعالیت فیبرهای la به طور محسوس زیادتر از فعالیت آوران های گروه II بود که به وسیله ENG ثبت گردید. در کشش تونیک علی رغم کاهش دامنه پناسیل های عمل در فیبرهای la در مقایسه با کشش فازیک، در هر دو نوع فیبرهای آوران فعالیت تحیریکی مشاهده گردید. از طرفی همواره بین فعالیت موتونزون های آوران و آلفایک رابطه تنگاتنگی وجود دارد، و فیبرهای آوران دوک عضلانی سبب تحیریک هر دو نوع موتونزون به طور همزمان و Ipsilateral می گردند^(۷) و تعادلی هم بین فعالیت این دو نوع فیبر حرکتی وجود دارد^(۸). در

مواد و روش ها

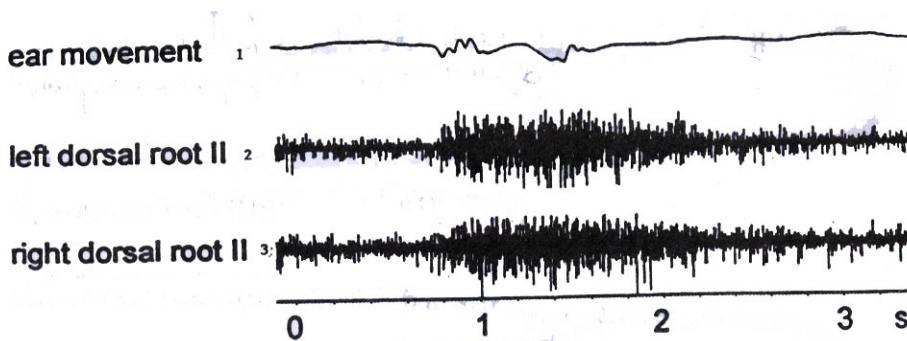
مطالعه بر روی ۱۵ سرموش (Rat) نر نژاد Sprague-Dawley با میانگین وزن ۵۰۰ گرم انجام شد. در ابتدا با محلول داروی بیهوشی Urethane با دوز 30g/100ml (30ml/100g) وزن بدن و تزریق داخل پریتوئن به موش ها بیهوشی عمیق داده شد. برای ثبیت سطح بیهوشی در طول آزمایش ها از محلول Urethane با تزریق داخل وریدی استفاده شد. میزان سطح بیهوشی به وسیله پاسخ دهی رفلکس های Toe Pinch و Pupillary در طول عمل کنترل می گردید. موش ها دمر و بر روی شکم (Prone) روی میز جراحی قرار می گرفتند. درجه

وسیله محلول نرمال سالین مروطوب نگهداشته می شد. جهت جلوگیری از خونریزی از Bone wax استفاده می گردید. برای ثبت فعالیت اعصاب مورد آزمایش از الکترودهای قلابدار به ضخامت ۱ میلی متر از جنس نقره استفاده گردید. الکترودها تماماً به آمپلی فایر و CRO متصل بودند و در مسیر این ارتباط دستگاه های دیگری چون فیلتر وجود داشت.

نتایج

در حالی که موش ها تحت بیهوشی عمیق با دوز یاد شده محلول Urethane بودند و بر روی شکم روى میز جراحی با شرایط خاص آزمایش قرار داشتند و دم حیوان در راستای بدنش بود، آزمایش ها انجام شد و نتایج به دست آمده از این قسمت از کار تحقیقی نشان داد که تحريك مکانیکی گوش خارجی که با فلش های متعددی در بالای تراسه ۱ در تصویر شماره ۱ مشخص شده است، سبب افزایش فعالیت در ریشه II قدامی Caudal همان طرف (Ipsilateral) می گردد (تصویر شماره ۱، تراسه ۲).

حرارت بدن حیوان به وسیله ترمومتری که در زیر شکم و یا در آنال حیوان قرار می گرفت، قابل کنترل بود. در طول مدت جراحی حرارت بدن حیوان در روی میز عمل که دارای دستگاه کنترل حرارت بود، همواره بین ۳۶ تا ۳۷ درجه سانتی گراد ثابت نگه داشته می شد. تنفس حیوان با قرار دادن لوله مخصوص در تراشه و اتصال آن به ماشین کنترل گازهای تنفس، کنترل می گردد و P_{CO_2} همواره بین ۳ تا ۵ درصد نگه داشته می شد. برای کنترل فشار خون از شریان رانی که ابتدا کانوله و سپس توسط یک لوله مبدل به دستگاه فشار سنج متصل می شد، استفاده می گردد. فشارخون شریانی در سطح $\frac{116}{90}$ میلی متر جیوه نگه داری می شد. جهت جلوگیری از ترومبوز در درون لوله از نرمال سالین $pH = 7/4$ استفاده می گردد. برای بررسی فعالیت حلقه های گاما ابتدا عمل لامینکتومی در ناحیه کمری - خاجی (Lumbosacral) انجام گرفت. پس از آشکار شدن ریشه های اعصاب مریبوطه، یک حوضچه از نرمال سالین و پارافین در آن ناحیه ایجاد می گردد. برای بررسی فیبرهای حرکتی در نیمه اول Caudal عمل جراحی بر روی پوست ناحیه دم صورت گرفت و در تمام طول آزمایش فیبرهای عصبی به

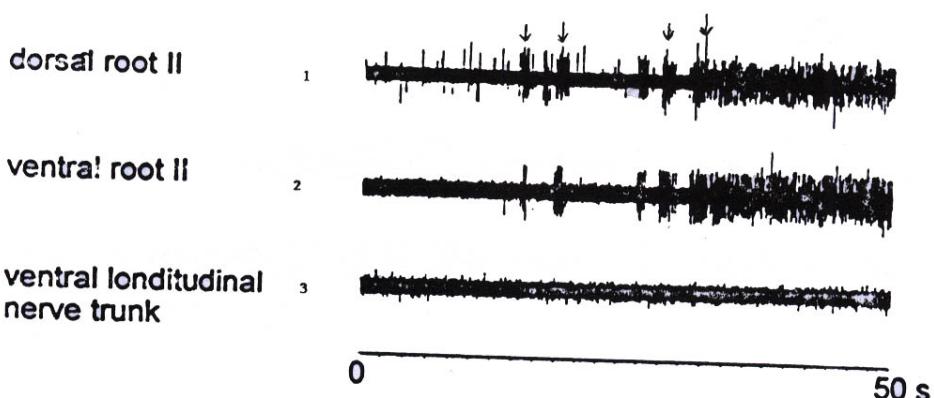


تصویر شماره ۱ تراسه ۱: فعالیت دو طرفه فیبرهای گاما بمحض تحريك گوش خارجی سبب افزایش دامنه پتانسیل های عمل در ریشه II خلفی طرف راست و چپ یک سگمان نخاعی می گردد.

لمس و تحریک پوست قاعده Caudal بوده که فیرهای آوران گروه III را فعال کرده است. این طور به نظر می رسد که فعالیت فیرهای آوران گروه III، این دسته از موتونرون های گاما را در نخاع مهار کرده اند (تصویر شماره ۱، ابتدای تراسه ۲). در صورتی که در هنگام تحریکات مداوم گوش به مدت کمتر از ۲۰ ثانیه در هر دو ریشه II خلفی و ریشه II قدامی Caudal، افزایش دامنه دپولاریزه که همراه با افزایش تعداد فرانس است، به طور مداوم دیده می شود (تصویر شماره ۱، تراسه ۱)، از طرفی همزمان با تحریکات گوش خارجی و یا حتی عدم تحریک آن در طول مدت ENG از عصب حرکتی تنہ طولی قدامی Caudal، رکوردنی قابل توجه ثبت نگردید و پتانسیل های عمل خیلی کوچک و در حد ریتم زمینه که بیانگر عدم فعالیت در این عصب بود (تصویر شماره ۱، تراسه ۳).

افزایش دپولاریزه در ریشه های II خلفی Caudal طرف راست و چپ یک سگمان نخاعی به طول مدت بیش از یک ثانیه که به موجب تحریک حدود ۲-۱ ثانیه گوش خارجی بود رکورد گیری شد (تصویر شماره ۲).

به طوری که افزایش دامنه پتانسیل های عمل و زیادی تعداد فرانس در فیرهای گاما واضح و محسوس است. با قطع تحریک، کاهش شدیدی در دامنه پتانسیل های عمل مشاهده شده که آنها را به ریتم زمینه نزدیک می کند. نتیجه این که فعالیت موتونرون های گاما تحت تأثیر تحریکات هسته های حرکتی مغز می باشد. تقریباً همزمان با تحریک گوش، افزایش فعالیت در ریشه II خلفی Caudal به طور Ipsilateral دیده می شود (تصویر شماره ۱، تراسه ۱) که عملاً با قطع تحریکات مکانیکی دامنه دپولاریزه در آنها کوتاه و به ریتم زمینه نزدیک Caudal می گردد. بنابراین ادامه فعالیت ریشه II خلفی به فعالیت فیرهای گاما مربوطه بستگی دارد. در ابتدای تراسه ۱ در همین تصویر، با وجود این که قطع تحریک گوش خارجی که با قطع فعالیت گاما همراه است، در ریشه II خلفی، پتانسیل های عمل کم و بیش و همراه با کاهش تعداد فرانس مشاهده می گردد که عملاً این تحریکات پتانسیل اثری بر روی فعالیت موتونرون های گاما موجود در همان سگمان نخاعی ندارند و در ENG رکوردنی هم ثبت نشده است (تصویر شماره ۱، تراسه ۲). در این زمان، فعالیت ریشه II خلفی همواره ناشی از

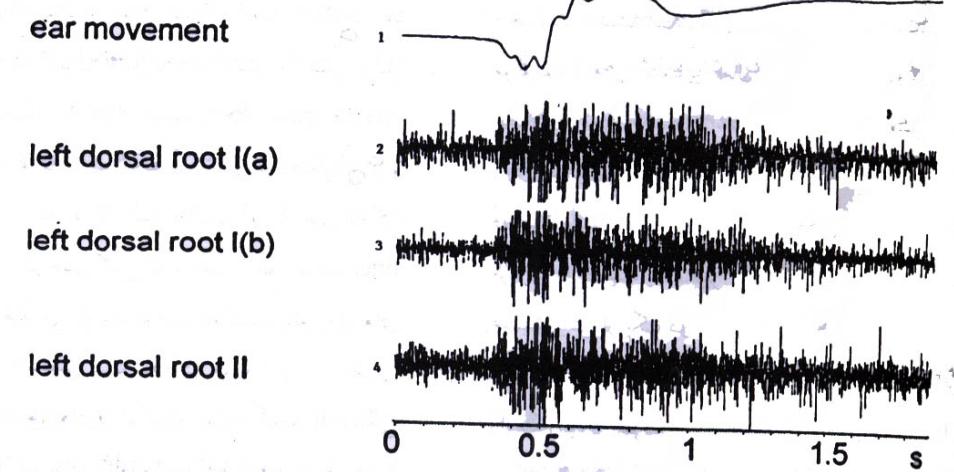


تصویر شماره ۱ تراسه ۲: علیرغم فعالیت فیرهای گاما، فعالیتی در فیرهای حرکتی تنہ طولی قدامی caudal مشاهده می گردد و دامنه پتانسیل های عمل در حد ریتم زمینه می باشد.

شدن ریشه های I و II خلفی Caudal همان طرف (Ipsilateral) گردیده است (تصویر شماره ۳، تراسه های ۲a، b، ۲b). در هر سه تراسه، دامنه پتانسیل های عمل در فیبرهای la خیلی بلندتر از آوران های گروه II می باشند، اما دامنه پتانسیل های عمل فیبرهای آوران در تراسه ۲a بیشتر از تراسه های ۲b و ۳ است. به طور کلی کاهش دامنه دپولاریزه در هر دو ریشه خلفی I و Caudal بعد از قطع تحريك مشاهده می شود. اما گهگاهی در ریشه II خلفی Caudal پتانسیل های عمل بلندتر از پتانسیل های ریشه I خلفی Caudal ثبت گردید. این اختلاف پتانسیل های عمل می تواند مربوط به نحوه و چگونگی تخلیه فیبرهای گاما در MEPs دوک های عضلانی مربوطه و یا سایر فاکتورهای آناتومیک باشد. به هر حال با توجه به رکوردهای ENG می توان نتیجه گرفت که فعالیت فیبرهای گاما با منشاء یک سگمان نخاعی سبب فعالیت ریشه های I و II خلفی Caudal دو سگمان نخاعی در همان طرف شده اند، به طوری که موتونرون های فعل شده اثری یکسان و مشابه بر روی فعالیت فیبرهای la و آوران های گروه II داشتند.

دقیقاً دامنه پتانسیل های عمل در تراسه های ۲ و ۳ در این تصویر یکسان می باشند. حتی حدوداً بیش از نیم ثانیه بعد از قطع تحريك مکانیکی، افزایش دپولاریزه همراه با افزایش تعداد فرکانس در ریشه های II خلفی Caudal در هر دو طرف سگمان نخاعی به طور مشابه مشاهده می شود. نکته جالب در تصویر شماره ۲ این است که افزایش فعالیت دو طرفه فیبرهای گاما به طور یکسان سبب افزایش فعالیت فیبرهای la و آوران های گروه II همان طرف و طرف مقابل همان سگمان نخاعی به طور همزمان شده اند. این پدیده نشان می دهد که هماهنگی نزدیکی بین فعالیت فیبرهای گاما وجود دارد که البته ثابت می کند که موتونرون های گاما تحت کنترل هسته های حرکتی مغزی می باشند. نتیجه این که فعالیت های یکسان و مشابه ریشه های II خلفی Caudal در دو طرف یک سگمان نخاعی حتماً باشیست به وسیله موتونرون های گاما هم نام همان طرف فعل شده باشند.

تصویر شماره ۳ تراسه ۱ ثبت رکورد تحريك و یا عدم تحريك مکانیکی گوش خارجی را نشان می دهد. تحريكات مکانیکی گوش به طور همزمان موجب فعال



تصویر شماره ۱ تراسه ۳: فعالیت گاما ناشی از تحريك گوش خارجی موجب فعالیت ریشه های I و II خلفی در یک طرف سگمان نخاع شده است.

بحث

تحریک مکانیکی گوش و فعالیت فیرهای گاما هماهنگی ندارند (تصویر شماره ۱). این افزایش فعالیت مربوطه به تحریکات سطح پوست ناحیه قاعده Caudal می باشد که در حین آزمایش صورت گرفته و ناشی از فعالیت فیرهای آوران گروه III است که معمولاً با فیرهای آوران گروه II دوک عضلانی همراه هستند. البته Erlanger هم در سال ۱۹۳۷ از فعالیت آنها یاد کرده است (۱۵). نکته جالب توجه دیگری که در بررسی فعالیت فیرهای گاما در این آزمایش‌ها به دست آمد و رکوردگیری شد، فعالیت ریشه‌های خلفی Caudal در دو سگمان نخاعی بود، که به موجب فعالیت فیر و یا شاید فیرهای گاما فعال شده از یک سگمان نخاعی می باشد. به طوری که فیرهای la و آوران‌های گروه II دوک عضلانی در هر دو سگمان تقریباً دارای افزایش دامنه دپولاریزه و تعداد فرکانس یکسانی بودند. البته کوتاهی و یا بلندی مختصراً که در دامنه پتانسیل‌های عمل در تراسه‌های مربوطه دیده می شود، بستگی به شدت یکنواخت ایمپالس‌های گاما ندارد و احتمالاً مربوط به نحوه چگونگی سینپاس فیر یا فیرهای گاما با MEPs و مقدار Ach است و یا شاید سایر فاکتورهای آناتومیک در این امر دخالت داشته‌اند. آنچه که مسلم است (۱) یا موتونرون‌های گامایی فعال شده بر روی دوک‌های عضلانی اثری یکسان داشته که موجب اثر مشابهی بر روی فعالیت فیرهای آوران گشته‌اند (۲) یا این که فعالیت یکسان فیرهای آوران دوک عضلانی می‌تواند مربوط به فعالیت یک فیر گاما باشد که احتمالاً موجب فعالیت بیش از یک دوک عضلانی گردیده است.

به هر حال Celichowski هم در سال ۱۹۹۴ در این رابطه بیان کرده است که فعالیت فیرهای آوران دوک‌های عضلانی مشابه هم و دارای فعالیت یکسانی بر روی موتونرون‌های گامایی مربوطه می‌باشند (۱۶).

تحریکات گوش خارجی از طریق عصب گرانیال مربوطه، ایمپالس‌های عصبی را به هسته Deiter's از هسته‌های Vestibular که در کناری ترین قسمت میلین سفالون قرار دارد منتقل کرده و سپس از طریق راه‌های عصبی مربوطه موجب افزایش موتونرون‌های گاما در قطعات کمری- خاجی نخاع می‌گردد. در صورتی که تحریکات گوش دو طرفه باشد، افزایش فعالیت فیرهای la و آوران‌های گروه II دوک‌های عضلانی قاعده Caudal در هر دو طرف سگمان نخاعی به موجب افزایش فعالیت دو طرفه فیرهای گاما مربوطه می‌باشند. در هنگام قطع تحریکات، به علت ادامه تخلیه الکتروکمیکال فیرهای گاما در MEPs می‌باشند. به مدت بیش از ۵-۶ ثانیه مدت تحریک در فیرهای آوران دو طرف سگمان نخاعی افزایش فعالیت مشاهده شده است. یکسان بودن فعالیت در گردید و رکوردگیری شد. یکسان بودن فعالیت در فیرهای آوران la و گروه II در طرفین یک سگمان نخاعی، نهایتاً به موجب ایمپالس‌های عصبی یکسان هسته‌های Deiter's از مغز است. با وجود این که فعالیت فیرهای گاما در دو طرف یک سگمان نخاع کاملاً به طور مستقل عمل می‌کنند، اما در تحقیق اخیر نشان داده شد که میزان پتانسیل‌های عمل و تعداد فرکانس‌ها همواره تحت کنترل کامل CNS است. به همین دلیل است که همیشه بین میزان ایمپالس‌های عصبی فیرهای گاما در دو طرف یک سگمان نخاعی هماهنگی وجود دارد (تصویر شماره ۲). البته فعالیت آوران‌های دوک عضلانی با تأخیر خیلی کمی که به علت وجود پدیده Jitter می‌باشد، دقیقاً می‌توانند موجب فعالیت موتونرون‌های گاما گرددند (تحقیق ثبت شده در مقاله قبلی). از طرفی ادامه فعالیت فیرهای la و آوران‌های گروه II بستگی کامل به فعالیت حلقة گاما دارد. گاهی افزایش در دامنه پتانسیل‌های فیرهای آوران مشاهده می‌گردد که با

فعالیت فیرهای دوک‌های عضلانی قاعده Caudal همراه بود، هیچ گونه فعالیت قابل ملاحظه ای در این عصب حرکتی مشاهده نشد و در ENG پتانسیل‌های عمل خیلی کوچک و در حد ریتم زمینه بودند. به طور یقین این کیفیت ناشی از عدم وجود دپولاریزه کافی در این فیر عصبی می‌باشد. از طرفی، به احتمال قوی می‌توان بیان کرد که عدم فعالیت این نوع فیرهای گاما در این دسته فیر عصبی به دلیل عدم وجود دوک‌های عضلانی مربوطه در عضلات Caudal Intertransverse مشابه عضلات Interosseus می‌باشد. اگرچه Steg در سال ۱۹۶۴ خلاف این پدیده را بیان کرده بود^(۱۷). Kidd در سال ۱۹۶۹ گفته Steg را تأیید کرد^(۱۸). همچنین Thompson در سال ۱۹۷۰ به وجود دوک عضلانی در این عضلات در ناحیه Caudal اشاره می‌کند^(۱۹). اما Part (۱۹۷۴) هم نتوانست فعالیت فیرهای گاما را در عصب تنه طولی قدامی Caudal رکورد‌گیری کند^(۲۰). چنانچه در تحقیق اخیر هم در این فیر عصبی توان نتیجه گرفت که با توجه به پدیده Linkage α - γ (۱۰,۹) چون حیوان در طول مدت آزمایش دریبوهوشی عمیق بامحول Urethane بود، بنابراین فعالیتی در فیر آلفا مشاهده نشده است. البته این پدیده احتیاج به بررسی بیشتر و دقیق تری دارد، زیرا می‌تواند دارای اهمیت ویژه‌ی در کنترل بیماران مبتلا به حرکات دیستونیک به خصوص در ناحیه دیستال اندام‌ها باشد و همچنین می‌تواند به شناخت منشاء و چگونگی شروع این حرکات غیر ارادی کمک زیادی نماید.

- Sherrington, C.S. Decerebrate rigidity and reflex coordination of movements. *J. Physiol. Lond.* 1898; 22: 319-22.

خلاصه این که اولاً فیرهای آوران دوک عضلانی فعال شده به طور Ipsilateral تنها با موتونرون های سگمان محرك خود سیناپس نمی‌کنند، بلکه سبب فعالیت یک سگمان بالاتر، یا پایین تر و یا شاید هر دو سگمان می‌گردد که نتیجه آن تحریک و افزایش فعالیت موتونرون های گاما اما هم نام است. در ثانی، فیرهای آوران la و گروه II در زمان‌های متفاوت در فعالیت موتونرون های گاما هم نام شرکت دارند. در حالی که Appelbera در سال ۱۹۸۳ تحریک فیرهای گاما هم نام را به طور غیر اختصاصی و فقط به آوران‌های گروه II ارتباط داده^(۱۳) و Jankowske در سال ۱۹۹۷ فعالیت این دسته از موتونرون‌ها را به طور اختصاصی و تنها به فعالیت آوران‌های گروه II دوک عضلانی مرتبط می‌داند^(۱۴). در صورتی که در تحقیق اخیر همان طوری که ENG نشان می‌دهد هر دو فیرهای la و آوران‌های گروه II در فعالیت این دسته از فیرهای حرکتی دخالت دارند. حتی می‌توان قویاً بیان کرد که فیرهای la مسؤولیت بیشتری در مقایسه با آوران‌های گروه II در تحریک و افزایش فعالیت موتونرون های گاما هم نام برعهده دارند. به هر حال این نکته را باید در نظر داشت که در حرکات دیستونیک پیشرفت‌هه احتلال دوگره در هر

عضلات خم کننده و بازشوند ظاهر می‌شود. موضوع دیگری که در کنار فعالیت فیرهای گاما موردنبررسی قرار گرفت، فعالیت عصب حرکتی تنه طولی قدامی Caudal بود که در سراسر طول دم کشیده شده است. در هنگام تحریک گوش خارجی که با افزایش

فهرست منابع

- Ruffini A. On the minute anatomy of the neuromuscular spindles of the cat on their physiological significance. *J. Physio.* 1898; 23: 190-208.

3. Mathews PBC. Nerve endings in mammalian muscle. *J. Physio.* 1933; 78: 1-53.
4. Leksell L. The action potential and excitatory effects of the small ventral root fibres to skeletal muscle. *Acta. Physio. Scan.* 1945 suppl; 10: 31.
5. Cooper S, Daniel PM. Muscle spindles in human eye muscles. *Brain.* 1961;27:1-24.
6. Mathews PBC. The central control of the dynamic response of muscle spindle receptors. *J. Physio.* 1962; 161: 357-78.
7. Murphy PR, Hammond GR. The locomotor discharge characteristics of ankle flexor γ - motoneurones in the clecerebrate cat. *J.Physio.* 1993;462: 59-70.
8. Prochazka A. *Proprioceptive feedback and movement regulation.* American Physiological Society, New York. 1996; PP: 89-127.
9. Burke D, et al. Muscle spindle activity induced by vibration in man, In: *progress in clinical nurophysiol.* J. E. Desmedt, Basal S. Karger (ed) 1980; PP: 243-53.
10. Grunner JA, Altman J. Swimming in the rat: Analysis of locomotor performance in comparison to stepping. *Exp. Brain Research.* 1980; 40: 374-82.
11. Prochazka A, Stephens JA, Wand P. Muscle spindle discharge in normal and obstructed movements. *J. Physio.* 1981; 287: 57-66.
12. Mathews PBC. Evolving views on the internal operation and functional role of the muscle spindle. *J. Physio.* 1981; 320: 1-30.
13. Appelberg B, Hulliger M, Sojka P. Actions on γ - motoneurones elicited by electrical stimulation of group II muscle afferent fibres in the hind limb of the cat. *J. Physio.* 1983; 335: 255-73.
14. Jankowska E, Riddell J. Difference in input from group II afferents to γ - motoneurones of five hind limb muscle. *J. Physio.* 1996; 505, PP: 76-77
15. Erlanger J. *Electrical signs of nervous system* University of Pennsylvania Press, Philadelphia, 1937.
16. Celichowski J, Laporte Y. Primary and secondary efferent discharges from the same spindle during chain contraction. *Exp. Physio.* 1994; 79: 694-704.
17. Steg G. Efferent muscle innervation and rigidity. *Acta.Physio.Scand.* 1964 Supple; 223, PP: 1-53.
18. Kidd GLJ. Muscle spindle innervation in the intertransverse caudal muscle of the rat. *J. appl. Physio.* Inpress. 1969.
19. Thompson J. Parallel spindle systems in the small muscles of the rat tail. *J. Physio.* 1970; 11: 782-797.
20. Part NJ. The division of control of muscle spindles between fusimotor and mixed skeletofusimotor fibres in rat caudal muscle. *Quar. J. Exper. Physio.* 1974; 59: 331-340.