

فعالیت فیبرهای گاما در وضعیت استراحت و هنگام

Rat کشش‌های فازیک و تونیک در دوک عضلانی دم

* عفت برقی (Ph.D.)

چکیده

سابقه و هدف : دوک عضلانی اساساً بوسیله فیبرهای عصبی گاما عصب دهنده می‌شوند. فیبرهای گاما براساس نوع عملشان به دو گروه تونیک و فازیک تقسیم گردیده و عقیده بر این است که گامای فازیک به تمام انواع فیبرهای دوک عضلانی عصب می‌دهند در حالیکه نوع تونیک آن فقط به فیبرهای عضلانی تونیک و فازیک نوع دوم عصب می‌دهند. هدف از انجام این کار تحقیقی مطالعه فعالیت موتونرونها گاما در هنگام استراحت و در حین کشش‌های فازیک و تونیک در فیبرهای دوک عضلانی و سپس نحوه اثرگذاری آنها بر فیبرهای حسی این ریسپتور کینتیک بود. زیرا آگاهی هرچه بیشتر در این زمینه از مکانیسم‌های فیزیولوژیک اعمال فیبرهای گاما، آوران‌ها و نحوه کنترل آنها، کمک شایانی در کنترل بیماران مبتلا به حرکات غیرارادی و دیستونیک خواهد کرد.

مواد و روش‌ها : در این مطالعه از پاتزده سرموش نر نرمال Sprague Dawely با میانگین وزن ۵۰۰ گرم و محلول داروی بیهوشی اورتان (۱۰۰ml / ۳۰g) با دوز ۱۷۰mg/۱۰۰g وزن بدن موش با تزریق I.P. استفاده گردید. برای بررسی این فیبرهای عصبی Laminectomy در ناحیه کمری-خاجی Lumbosacral صورت گرفت.

نتایج : هنگام تحیریک شدید گوش خارجی در موشهای تحت بیهوشی عمیق، فعالیت فیبرهای گاما افزایش یافته و فیبرهای آوران دوک را تحت تأثیر قرار داده بطوری که فیبر la فعالیت بیشتری در قیاس با فیبرهای گروه II آوران نشان دادند. با ایجاد کشش در دوک‌های عضلانی ابتداً فعالیت فیبرهای عصبی گاما مهار و پس از رهائی از کشش‌های فازیک و تونیک فیبرهای گاما فعال شدند. در نوع کشش فازیک فعالیت آورانهای la دوک عضلانی زیادتر و محسوس‌تر از فیبرهای گروه II آوران بود در حالیکه در کشش تونیک دامنه دپولاریزه la کوتاه شده ولی بهر حال دو نوع فیبر حسی فعالند.

استنتاج : به دنبال فعالیت موتونرونها گاما، فیبرهای آوران دوک عضلانی در همان سگمان نخاعی و حتی یکی یا دو سگمان بالاتر افزایش دامنه دپولاریزه را نشان دادند بطوری که همواره فعالیت فیبرهای دوک عضلانی متناوباً با زمان نوسان داشتند. به هر حال هر دو نوع فیبر آوران در وضعیت سکون مداوم فعالیت la محسوس نبود.

واژه‌های کلیدی : دوک عضلانی، فیبر عصبی گاما، فیبر la، فیبر گروه II آوران

* متخصص فیزیولوژی عمومی و نروفیزیولوژی- استادیار دانشگاه علوم پزشکی بابل
☒: بابل- خیابان گنج افروز- دانشگاه علوم پزشکی

مقدمه

دیگر متفاوت می باشد^(۵). عملکرد عصب گامای تونیک درفعال کردن آورانهای گروه II دوک عضلانی در وضعیت فازیک و تونیک قابل ملاحظه است که گاه ممکن است آورانهای گروه II به وضعیت فازیک دوک عضلانی جواب ندهند^(۶). اما بهر حال فعل شدن فیرهای عضلانی فازیک نوع دوم و فیرهای عضلانی تونیک موجود در دوک عضلانی در فعل کردن آورانهای گروه II مؤثرند^(۷) هرچند که این نوع فیر عضلانی از لحاظ مرغولوژیکی وهیستولوژیکی بایکدیگر اختلاف دارند^(۸). دانستن نظریه های مختلف ذکر شده، هدف از این مطالعه بررسی فعالیت فیرهای حرکتی گاما در شرایط استراحت و کشش های فازیک و تونیک در فیرهای دوک عضلانی و چگونگی تأثیرگذاری آنها بر فعالیت فیرهای آوران می باشد. بنابراین دانستن عصب دهی فیرهای عضلانی فوق العاده با اهمیت است و این تحقیق می تواند راه گشائی برای کنترل بیماران مبتلا به اختلالات حرکات دیستونیک و غیر ارادی باشد.

مواد و روش ها

این مطالعه بر روی ۱۵ سر rat نر نژاد Sprague-Damely با میانگین وزن ۵۰۰ گرم انجام شد. ابتدا با محلول داروی urethane (۳۰g/100ml) با دوز ۱۷۰mg/100g وزن بدن و تزریق داخل صفاتی به موش ها بیهوشی عمیق داده شد. برای ثابت نگهداری سطح بیهوشی در حین عمل جراحی از محلول اورتان به صورت تزریق داخل وریدی استفاده شد. سطح بیهوشی را بوسیله پاسخ دهن رفلکس های pupillary و toe pinch در طول عمل کنترل می گردید. موش ها بر روی شکم (Prone) روی میز جراحی قرار می گرفتند. درجه حرارت بدن حیوان بوسیله ترمومتری که در زیر شکم و یا در آنال حیوان قرار گرفت قابل کنترل بود. در حین جراحی حرارت بدن حیوان در روی میز عمل که دارای دستگاه کنترل حرارت بود همواره بین ۳۶-۳۷ درجه

مشاهدات دو دانشمند کراوماتیس^(۹) (Mathews, Crowe) در سال ۱۹۶۴ نشان دادند که گیرنده های مکانیکی دوک عضلانی پستانداران بوسیله فیرهای گاما عصب دهی می شوند. آنها فیرهای گاما را بر اساس عملکردشان به دو گروه تونیک و فازیک تقسیم نمودند. آنها براین عقیده بودند که فیرهای نوع گامای فازیک مسئول عصب دهی تمام فیرهای موجود در دوک عضلانی هستند. در صورتیکه فیرهای عصبی نوع تونیک تنها به فیرهای نوع دوم فازیک و فیرهای تونیک موجود در دوک عضلانی عصب می دهند^(۱). در حالیکه قبل از دو فیزیولوژیست دیگر بنامهای بوید و اکلس (Boyd, Eccles) در سال ۱۹۶۳ مشخص کردند که فیرهای گامای فازیک فقط مسئول فعالیت فیرهای عضلانی فازیک نوع اول می باشند و نقش مختصه در فعل کردن فیرهای عضلانی تونیک و فازیک نوع دوم دارند. و فیرهای گامای تونیک بر فعالیت فیرهای عضلانی فازیک نوع اول تأثیر اندک دارند در صورتی که بر فعالیت فیرهای فازیک نوع دوم و فیرهای تونیک اثر قابل ملاحظه ای می گذراند^(۲). جالب اینکه مورفی و همکارانش (Murphy et al.) در سال ۱۹۹۰ مشخص کردند که فیرهای گامای فازیک حتی در هنگام استراحت هم فعل اند و همچنین احتمالاً نگهداری پدیده فازیک فیرهای عضلانی در مدت حرکت هم بر عهده این دسته از فیرهای عصبی است. در صورتی که فیرهای گامای تونیک تنها مسئول نگهداری وضعیت تونیک این دسته از فیرهای عضلانی می باشند^(۳). از خصوصیات نرون های نوع گامای فازیک این است که با شدت تحریک کم دپولاژیزه می شوند در حالیکه نرون های گامای تونیک با شدت تحریکات بالا دپولاژیزه می گردند، اما سطح آستانه تحریکات مهاری برای نرون های گامای فازیک کمی بالاتر از سطح آستانه تحریکی آنها می باشد^(۴). نکته قابل توجه دیگر اینکه بانکس (Banks) عقیده داشت عملکرد فیرهای عصبی گاما از یک گیرنده دوک عضلانی به گیرنده

الکتروودها به آمپلی فایر و CRO متصل بود و در مسیر این ارتباط دستگاههای دیگری چون فیلتر و استیمولیتور وجود داشت.

نتایج

نتایج بدست آمده نشان داد در صورت قراردادن دم حیوان در راستای بدن و بدون هیچ تحریک خارجی در حالیکه موشها تحت بیهوشی عمیق با دوز یادشده اورتان بودند، فیبرهای حرکتی گاما فعالیت داشتند. بطوريکه این فعالیت قابل رکورددگیری بود (تصویر شماره ۱ تراسه بالا).

اگرچه اندر و (Andrew) در سال ۱۹۷۴ با همین شرایط آزمایش نتوانست رکورددی برای فیبرهای گاما ثبت نماید و بیان کرد که تحت بیهوشی عمیق موتونرونهای گاما فعالیتی ندارند. تحقیق اخیر خلاف این نظریه را به اثبات رسانید. تصویر شماره ۱ مشخص می کند که فعالیت فیبرهای حرکتی گاما که با زمان نوسان دارند، بر روی فیبرهای آوران تأثیر گذاشته است (تصویر شماره ۱ تراسه پائین) و سبب ادامه تحریک آنها شده است.

BACKGROUND

Ventral root

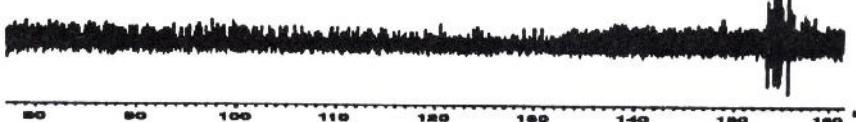
(γ -motor)



MUSCLE STRETCH

Dorsal root

(spindle afferent)

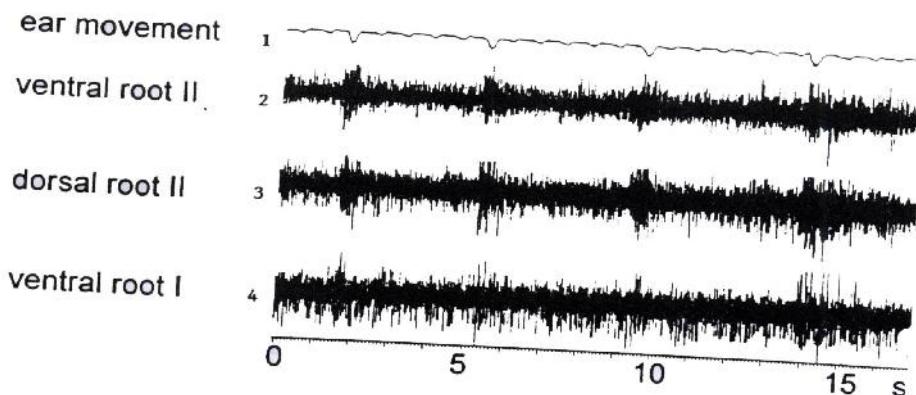


تصویر شماره ۱: علیرغم اینکه دوک عضلانی در استراحت است ما فیبرهای آورانهای آن دارای فعالیت می باشد. این معانیتها در هر دو تراسه با زمان نوسان نشان می دهد در هنگام کشش دوک عضلانی فعالیت لکتریکی فیبرهای آوران بینتر بخصوص در ۱۲۰ دینه می شود در حالی که فیبر ۲ مهار شده است.

در حد خط زمینه بود یعنی فعالیت آنها مهار می گردید در صورتی که فیرهای آوران دوک بخصوص فیرهای la شدیداً دپولاریزه می شدند. در صورت رهائی از کشش فعالیت فیرهای گاما دباره آغاز می گردید و این بار فعالیت فیرهای آوران دوک بستگی مستقیم به میزان ایمپالسهای عصبی دریافت شده از فیرهای حرکتی گاما داشتند.

در صورت مستقیم بودن دم حیوان در راستای بدن (در وضعیت استراحت) با تحریک شدید گوش خارجی (Fluttering بوجود آمد (تصویر شماره ۱ تراشه ۱) و اگر تحریک ادامه می یافت موجب حرکت سرموش می گردید حتی اگرموش دریبوشی عمیق می بود. همزمان با این تحریکات فیرهای گاما در ریشه دوم حرکتی Caudal تحریک می شدند و فیرهای حرکتی گاما افزایش در تعداد فرکانس و دامنه پتانسیل های عمل داشتند. بطوريکه پتانسیل های عمل در آنها از خط زمینه دورتر می شدند (تصویر شماره ۲ تراشه ۲).

مهار فعالیت فیرگاما برای مدت خیلی کوتاه حدود ثانیه (تراشه بالا) مربوط به زمانی است که با دست، کشش در دوک عضلانی بوجود آمده است. در این زمان فیرهای آوران در ریشه خلفی نخاع (تصویر شماره ۱ تراشه پائین) فعالیت بیشتری را نشان می داد؛ بطوريکه پتانسیل های عمل در آنها از خط زمینه دورتر شده بود. لازم بذکر است که افزایش دامنه دپولاریزه در فیرهای آوران la واضح تر از فیرهای گروه II بود. چنانکه مهار از روی فیرهای عصبی گاما برداشته می شد سریعاً افزایش پتانسیل عمل در آنها ظاهر می گردید (تصویر شماره ۱ تراشه بالا) در حالیکه فیرهای آوران، در ابتدا کاهش در دامنه دپولاریزه خود نشان می دادند (شکل ۱ تراشه پائین). بطور خلاصه فیرهای گاما در استراحت مطلق هم دارای فعالیت بودند و ایمپالسهای حاصل شده سبب دپولاریزه قابل انتشار در آورانهای دوک عضلانی می گردید. با ایجاد کشش مکانیکی در دوکهای عضلانی فعالیت فیرهای گاما



تصویر شماره ۲: تراشه ۱ بث متحی های مربوط به تحریکات گوش خارجی را نشان می دهد که همزمان با این تحریکات در تراشه های ۲ و ۳ نجمی از پتانسیل های بزرگی به چشم می خورد. در تراشه ۴ افزایش فعالیت التکریکی مربوط به تحریک اضافی هسته Diller's است که این پدیده در تراشه ۴ هم بث گردیده است.

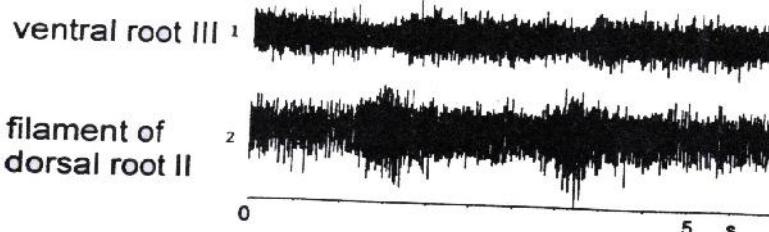
دپولاریزه همراه با افزایش تعداد فرکانس در ریشه دوم خلفی مشاهده گردید (تصویر شماره ۳ تراشه ۲). در همین تراشه فیبرهای la بطور واضح فعالیت بیشتری نسبت به فیبرهای گروه II آوران نشان دادند، بطوری که همواره فعالیت آنها یک فاز عقب تراز فیبرهای la ثبت گردیده است. در حالی که با همین موقعیت پتانسیل های عمل در ریشه سوم حرکتی در دامنه فعالیت خود کاهش داشتند که در واقع می توان گفت بطور رفلکسی آنها مهار شده اند (تصویر شماره ۳ تراشه ۱). حال با کاهش کشش فعالیت فیبرهای آوران کم شده بطوریکه دامنه پتانسیل عمل در آنها به خط زمینه نزدیک تر می گردید (تصویر شماره ۳ تراشه ۲)، اما دامنه فعالیت فیبرهای گاما افزایش می یافت (تصویر شماره ۳ تراشه ۱). در این حال با نگهداری کشش، در ریشه سوم حرکتی دپولاریزه شدن فیبرهای گاما وجود داشت (تصویر شماره ۳ تراشه ۳) که در صورت رهایی از کشش تونیک فعالیت فیبرهای گاما با شدت بیشتری شروع می شدند و سپس به حد متعادل فعالیت می رسیدند. همزمان با تغییر تحریک در فیبرهای گاما، در مدت کشش تونیک ریشه دوم خلفی افزایش فعالیت داشتند (شکل ۳ تراشه ۴) که پس از برداشت این مهار ابتدا کاهش در دامنه دپولاریزه فیبرهای آوران دوک عضلانی مشاهده شد و سپس فیبرهای آوران بخصوص گروه II فعالیت داشتند.

به طور خلاصه می توان گفت در کشش فازیک فعالیت آور آنها la بیشتر و محسوس تراز فیبرهای la گروه II بود. اما در کشش تونیک دامنه دپولاریزه la کوتاه شده ولی بهر حال هر دو نوع فیبر فعال بودند.

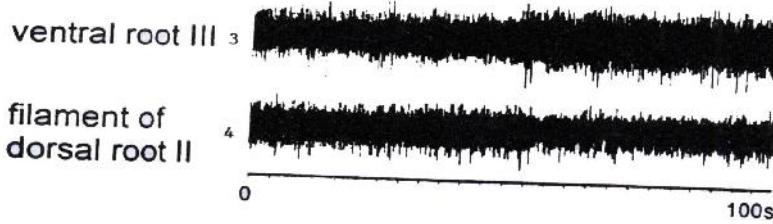
بدنیال فعالیت فیبرهای گاما، فیبرهای آوران در ریشه دوم خلفی caudal با کمی تأخیر دپولاریزه شده و روی صفحه اسکوپ افزایش تعداد فرکانس همراه با زیاد شدن دامنه پتانسیل عمل ظاهر می گردید. بطوریکه فیبرهای la دامنه بی بلندتر از فیبرهای گروه II را نشان می دادند (تصویر شماره ۲ تراشه ۳). بهر حال این پدیده نشان داد که فعال شدن فیبرهای گاما موجب فعالیت فیبرهای آوران دوک عضلانی می گردد بطوری که فیبرهای la ایمپالسهای خیلی سریع تری در مقایسه با فیبرهای گروه II داشتند. از طرف دیگر با تحریکات شدید گوش خارجی نه تنها موتونرونها گاما در ریشه دوم حرکتی caudal فعال شده بلکه تحریکات به دیگر سگمانهای نخاعی گسترش یافته و با فعال کردن نرونها واسط تحریکی یا بدون وجود آنها موجب فعالیت موتونرونها از جمله ریشه اول حرکتی caudal شده بود (تصویر شماره ۲ تراشه ۴). در همین شکل در صورت عدم تحریک گوش خارجی ایمپالسهای عصبی در فیبرهای گاما کاهش یافته و دامنه دپولاریزه در آنها کوتاه می شد (تراشه ۲). بدنیال این واقعه فیبرهای آوران هم از این روند پیروی می کردند (تراشه ۳). بطور خلاصه تحریکات گوش خارجی سبب افزایش فعالیت در موتونرونها گاما شده بطوریکه این افزایش فعالیت موجب افزایش فعالیت فیبرها بخصوص بیشتر از گروه II آوران می گردد. تحریک گوش خارجی تنها موتونرونها یک سگمان نخاعی رافعال نمی کرد. بلکه موتونرونها گاما را دریکی دو سگمان بالاتر هم فعال می نمود.

هنگام ایجاد کشش فازیک در دوک عضلانی که با چرخش دم صورت می گرفت، ابتدا در طرف مقابل به زاویه خمیدگی contralateral افزایش دامنه

PHASIC STRETCH



TONIC STRETCH



تصویر شعاره # کشش فازیک منجر به افزایش دامنه پتانسیل ها در ریشه دوم خلفی نخاع گردیده است. ریشه سوم قدامی تقریباً همزمان با تراشه^۲ خلفی کاهش فعالیت رانشان می دهد که به خوبی در تراشه مربوطه مشخص است. پتانسیل های عمل در کشش تونیک به حداقل رسیده است اما به هر حال فعالیت در هر دو تراشه^۳ و^۴ دیده می شود.

بحث

آوران همزمان نیستند و فیرهای la به تحريكات ارتعاش مانند سریعاً پاسخ می دهند که این نشانه حساسیت فیرهای عضلانی فازیک نوع اول است. در حالی که همین دسته از فیرهای دوک عضلانی حساسیت زیادی در برابر تحريكات تونیک ندارند. از طرفی فعالیت فیرهای آوران این گیرنده مکانیکی که با کشش دوک عضلانی آغاز گردیده، خود می تواند موجب فعالیت موتونرونهاي گاما شود. بهر حال ادامه این فعالیت ها از طریق حلقه گاما تأمین می شود. حال ممکن است این تصور پیش آید که فعال شدن موتونرونهاي گاما ناشی از تحريك آورانهاي دوک عضلانی نبوده بلکه به موجب دیولاریزه فیرهای آوران اجسام پاسینی فرم است که در این نواحی قرار دارند. البته فیرهای حسی اجسام پاسینی فرم با موتونرونهاي گاما سیناپس دارند و

اندرو (Andrew) در سال ۱۹۷۴ با تزریق داخل صفاقی از محلول اورتان (۳۰g/100ml) نتوانست پتانسیل های عمل فیرهای گاما را در ناحیه دم موش ثبت کند^(۹). اما در پژوهش حاضر با دوز مشابه از فیرهای گاما رکورد گیری شد. علیرغم اینکه فعالیت موتونرونهاي گاما همواره تحت تأثیر ایمپالسهای عصبی سیستم های حرکتی اعصاب مرکزی می باشد، تحريك گوش خارجی سبب فعال شدن هسته Deiter's از هسته های Vestibular می گردد بطوريکه ايمپالسهای آن موجب فعال شدن موتونرونهاي گامای Lumbosacral نخاع می شود. شروع فعالیت فیرهای آوران دوک عضلانی بدنبال ادامه فعالیت فیرهای گاما است که تماس با صفحه محركه انتهایی دو سرفیرهای دوک عضلانی دارند اما فعالیت فیرهای la و گروه II

اپلبرگ و همکارانش (Appelberg et al.) در سال ۱۹۶۶ بیان کردند که فیبرهای گامای تونیک تنها قادرند آورانهای گروه II دوک عضلانی را فعال نمایند و اثری بر روی فعالیت فیبرهای Ia ندارند (۱۳). در همین زمینه ادین و همکارانش (Edin et al.) در سال ۱۹۹۰ تعیین کردند که بعضی از فیبرهای عصبی آوران اساساً به اعمال تونیک فقط پاسخ می‌دهند و برخی دیگر با تحیریکات فازیک تنها فعال می‌شوند (۱۴). اما کار تحقیقی اخیر خلاف نظریه فوق را نشان داد. زمانیکه دم موش بطور مستقیم و در حال استراحت مطلق قرار داشت یعنی تحیریکی به دوک عضلانی وارد نگردید (تصویر شماره ۱) فیبرهای آوران la دوک عضلانی دارای فعالیت بودند اما فعالیت گروه II هم کاملاً مشخص بود. در همین شکل کشش حاد منجر به افزایش فعالیت la نسبت به گروه II شده که این پدیده در حین انجام انواع کشش‌ها بطور واضح تر در تصویر شماره ۳ آشکار گردیده است. در ضمن فرکانس هر دو نوع فیبر آوران هم با زمان نوسان دارند که این وضعیت نشان می‌دهند فعالیت این دسته از فیبرها می‌تواند تحت تأثیر فعالیت فیبرهای گاما باشد در حالیکه فیبرهای گاما خود تحت کنترل سیستم‌های حرکتی اعصاب مرکزی هستند. بطور خلاصه la می‌توان نتیجه گرفت که در حالت استراحت فیبرهای la در دوکهای عضلانی دارای فعالیت کمتری در مقایسه با گروه II دارند بنابراین فعالیت دوکها تحت کنترل گروه II می‌باشد. فعالیت قابل توجه la با یک تحیریک حاد که با افزایش تعداد فرکانس و دامنه دپولاریزه مشخص شده است. البته این افزایش فعالیت می‌تواند بستگی به ضخامت فیبرها داشته باشد و هم چنین سایر فاکتورهای آنatomیک بی تأثیر نیستند. اما آنچه که مسلم است آوران های Ia حساسیت زیادی به تحیریکات

این پدیده بشرطی قابل قبول است که میزان شدت تحیریکات وارد شده به دوک عضلانی در حدی باشد که بتواند این نوع گیرنده‌ها را فعال نماید. در صورتی که در این بررسی شدت تحیریکات مکانیکی خیلی جزئی و در حد ایجاد حالت دپولاریزه در فیبرهای Tip β نبوده است. هم چنین ارلانگر (Erlanger) در سال ۱۹۳۷ نشان داده بود که فعال شدن فیبرهای آوران گروه II دوک عضلانی با فعالیت فیبرهای عصبی گروههای IV, III همراه هستند (۱۰) که فیبرهای یادشده قادر به تحیریک و یا مهار موتونرونها گاما خم کننده و یا بازکننده عضلات می‌باشند و نهایتاً باعث فعالیت و یا عدم فعالیت فیبرهای آوران دوک عضلانی خواهند شد. به همین دلیل جهت جلوگیری از دخالت این دسته از فیبرها و برای اینکه موتونرونها گاما در این بررسی کاملاً تحت تأثیر تحیریکات آوران دوک عضلانی باشند پوست ناحیه با عمل جراحی برداشته شد. فیبر Ib از دسته فیبرهای آوران حذف می‌شود زیرا استگ (Steg) در سال ۱۹۶۴ بیان کرد که در این ناحیه دستگاه گلزار وجود ندارد (۱۱). بنابراین در کشش‌ها عامل ایجاد تحیریک در موتونرونها گاما تنها فیبرهای آوران دوک عضلانی می‌باشند. تفکیک فیبرهای آوران دوک عضلانی از یکدیگر از روی دامنه دپولاریزه و سرعت انتقال ایمپالسها در آنها امکان پذیر بود. در تصویر شماره ۳ فعالیت آورانهای la و خصوصاً گروه II دوک عضلانی با فعالیت فیبرهای گامای تونیک همواره فعالیتی را نشان می‌دهند و فیبرهای la نشان داده شده که بیشتر به تحیریکات حاد و ارتعاشی جواب می‌دهند (تراسه ۲ تصویر شماره ۳). بهر حال الاولی و همکارانش (Ellaway et al.) نیز در سال ۱۹۹۸ با این پدیده موافق و آنرا تأیید کرده بودند (۱۲). در صورتی که پیش از این

حالت سکون و یا حرکت باید به فعالیت فیبرهای گاما و آورانهای دوک عضلانی توجه نمود.

فازیک دارند در حالی که گروه II به تحريكات تونیک حساسترند. بنابراین در مطالعه حرکات دیستونیک در

ف
ه
ر
س
ت

م
ن
ا
ب
ع

- 1- Crowe A, Matthews PBC. Further studies of static and dynamic fusimotor fibers. *J. physiol.* 1964; 174: 139-51.
- 2- Boyd IA, Eccles JC. Fast and slow conduction small motor fibers in nerves of mammalian skeletal muscle. *J. physiol.* 1963; 165: 29-30.
- 3- Murphy PR. et al. Gamma motoneurone discharge patterns during fictive locomotion in the decerebrate cat. *Exp. physiol.* 1990; 107- 10.
- 4- Johansson H. Action gamma activity elicited by electrical stimulation of cutaneous afferent fibres in the hindlimb of cat. *J. physiol.* 1985; 366: 343-63.
- 5- Banks RW. The distribution of γ_s in the tenuissimus muscle of the cat. *J. physiol.* 1991; 442: 489-512.
- 6- Jami L. et al. Glycogen depletion method of intrafusal distribution of axons that increase sensitivity of spindle secondary endings. *J. Neurophysiol.* 1980; 43: 16-26.
- 7- Emont- Denand F. et al. Functional consequences of bag and chain fibers co-activation by static γ axons in cat spindle. *J. Neurophysiol.* 1997; 77: 1425-31.
- 8- Barker D, Banks RW. The muscle spindle. Newyork:McGraw-Hill, vol.1, 1994; 330- 60.
- 9- Andrew BL. Control of muscle spindle between fusimotor and mixed skeleto-fusimotor fibers in rat caudal muscle. *J. Experi. Physiol.* 1947; 59: 331-49.
- 10- Erlanger J. Electrical signs of nervous system university of Pennsylvania, press, Philadelphia. 1936; 540-54.
- 11- Steg G. Efferent muscle innervation and rigidity. *Acta. Physiol. Scand.* 1964; 61. suppl. 223: 1-53.
- 12- Wllaway PH. et al. Static and clymamic fusimotor action during locomotion in the

- decerebrate cat. J. Society Cardiff. Meeting. 1998; 135.
- of cat's spindle. J. physiol. 1996; 185: 160-71.
- 13- Appelberg B. et al. Action of static and dynamic fusimotor fibers on group II fibers
- 14- Edin BB. Muscle afferent responses to isometric contractions and relaxations in humans.J.Neurophysiol.1990;65: 1397-13.