● مجلهٔ دانشگاه علوم پزشکی بابل، دوره نهم، شمارهٔ ٤، مهر – آبان ١٣٨٦، صفحه ٦٥-٧٠
دریافت: ٨٥/١٢/١، ارسال جهت اصلاح: ٨٦/٢/٢٦، پذیرش: ٨٦/٥/٣

نوروفیزیولوژی سیستم دوک عضلانی Muscle Spindle پستانداران

عفت برقی [*1]، ابراهیم میکانیکی [2]

١- استادیار گروه فیزیولوژی و فارماکولوژی دانشگاه علوم پزشکی بابل ٢- استادیار گروه چشم، گوش و حلق بینی دانشگاه علوم پزشکی بابل

سابقه و هدف: تجربیات انجام شده برروی دوک عضلانی Muscle Spindle (MS) موجود در عضله سولئوس در موشهای بیهوش شده نشان داده است که، بعد از تحت تاثیر قرار دادن این عضله با محرک کشش آهسته Slow (SS) Stretch مکانیکی، MS موجود در این عضله در یک وضعیت سکون slack باقی مانده است و یا به عبارتی MS فاقد فعالیت بوده است. این حالت سکون یعنی عدم فعالیت الکترومکانیکی MS را هم چنین در MS ایزوله مشاهده نمودند و این حالت در شرایطی اتفاق افتاد که همواره دوک عضلانی تحت تاثیر حداقل تحریک فیبر های حرکتی گاما (γ) قرار داشت.

با استفاده از محرک ارتعاش (Vibration) پاسیو بر روی دوک عضلنی عضله سولئوس این حالت سکون باز هم مشاهده شد. البته در این تجربه، قبل از این که دوک عضلانی را تحت تاثیر این محرک قرار دهند، ابتداً آن را به وسیله فیبر عصبی γs فعال شده تحریک نموده و عملکرد واضحی در دوک عضلانی مشاهده گردید. اما بر خلاف تاثیر مثبت فیبر عصبی γs بر روی MS ، فیبر عصبی γd قادر به ایجاد فعالیتی در دوک عضلانی نبوده است.

دوک عضلانی در وضعیت سکون هم، همواره دارای تخلیه زمینه یی Resting Discharge (RD) قابل قبولی بوده است به طوری که، هنگام تحت تاثیر قرار دادن MS با محرک SS و بخصوص با تحریک فیبر عصبی γs، RD هم چنان وجود داشته است. ولی تحریک γd اثر قابل ملاحظه یی بر روی MS-RD نداشت.

بنابراین تغییر در فعالیت MS می تواند ناشی از تحت تاثیر قرار گرفتن تغیراتی در طول عضله اسکلتی باشد. پاسخ MS در این روند وابسته به فعالیت فیبر عصبی γs بوده است. ضمناً، تحریک فیبر عصبی γs که خود به دنبال فعال شدن فیبر حسی فیبر زنجیره ای (chain fiber) موجود در MS حاصل گردیده است. بنظر می رسد که در این حلقه عصبی- عضلانی برای فعالیت فیبر کیسه یی (bag fiber) جایگاهی وجود ندارد.

واژه های کلیدی: *فیبرهای MS، فیبرهای عصبی حسی و حرکتی MS، کشش آهسته SS، ارتعاش پاسیو.*

مجلهٔ دانشگاه علوم پزشکی بابل، دوره نهم، شماره ۴، مهر – آبان ۱۳۸۶، صفحه۶۵-۷۰

مقدمه

در طی ۵۰ سال گذشته تحقیقات زیادی درباره عملکرد دوک عضلانی Muscle Spindle(MS) پستانداران به دلیل موقعیت حساس آن در انجام کارهای الکترومکانیکی عضلات اسکلتی انجام گرفت و پیشرفت های قابل ملاحظه ای هم در این زمینه بدست آمده است. اما هم چنان ابهاماتی درباره نحوه عملکرد سیستم MS وجود دارد که بایستی با انجام تحقیقاتی در این راستا در آ ینده روشن گردد. بهر حا ل در طول سالهای۱۹۵۰ الی ۱۹۵۴ انواع فیبرهای عصبی حسی Sensory nerve fibers مربوط به MS مشخص و تعیین گردید (۱و۲). در فاصله زمانی سالهای ۱۹۵۴ تا ۱۹۸۲ در رابطه با فیبرهای حسی MS تحقیقات زیادی شد و Banks در سال ۱۹۸۲ شکل و چگونگی پراکندگی آنها را در دوک عضلانی دقیقاً تعیین نمود (۳). همچنین در باره فیبرهای تشکیل دهنده MS مشخص گردید که آنها از دو نوع فیبر یعنی فیبر دینامیک (dynamic) و فیبر استاتیک static تشکیل یافته اند و البته در زمینه عملکرد این دو نوع فیبر هنوز ابهاماتی وجود دا رد که تحقیقات وسیع و دقیق تری را در آینده طلب می کند (۴-۶). دربا ره

[DOR: 20.1001.1.15614107.1386.9.4.10.7]

فیبرهای عصبی حرکتی (motor nerve fibers) یعنی انواع گاما که عصب دهی فیبرهای MS را بر عهده دارند تحقیقات وسیعی انجام گرفت و هم چنین تحقیقات گستر ده یی هم درباره نحوه عملکرد فیبرهای موجود در MS یعنی فیبر زنجیره یی (chain) و فیبر کیسه ای (bag) انجام شده است (۶-۱۲). در سال ۱۹۸۴ Milburn مراحل تکامل MS را که به تشخیص قطعی وجود دو نوع فیبر دینامیک و استاتیک در MS منجر گردید مشخص کرد (۱۳). اما در این رابطه باید تحقیقات بیشتری انجام شود زیرا نتیجه قطعی عملکرد آنها دقیقاً مشخص نشده است.

MS بعنوان گیرنده حسی عضلات اسکلتی عمل می کند به طوریکه فیبر دینامیک آن را به عنوان فیبر با واکنش سریع (fast fiber) و فیبراستاتیک را فیبر با واکنش کند (slow fiber) تعیین کردند. آکسونهای حرکتی دینامیک (γd) γ-dynamic و استاتیک (γs) γ – static مسئول تحریک فیبر های موجود در MS می باشند (۱۲و۱۴و۱۵). بیشتر تحقیقات بر روی فیبرهای حرکتی MS را مدیون کار پروفسور بوید Boyd پزشک و نرو فیزیولوژیست انگلیسی می دانند که در این زمینه فعالیت و تحقیقات بسیار زیادی داشته است که دکتر گلادن پروژه تحقیقاتی ایشان را در این زمینه ادامه داده است.

کشش آهسته Slow Stretch (SS) به عنوان تحریک مکانیکی: تحقیقی که در دپارتمان neuroscience دانشگاه گلاسکو بر روی نحوه فعالیت فیبرهای عصبی γ با محرک مکانیکی و سپس نحوه تاثیر گذاری فیبر های γ بر روی فیبرهای حسی MS متمرکز شده بود، نشان داد که فیبر آفرنت نوع Ia دارای فعالیت بیشتری نسبت به آفرنت II می باشد (۱۶و۱۷). به علاوه، بررسی ها بر روی سیستم MS نشان داد که آفرنت های MS با کشش مکانیکی پاسیو تحریک شده و ثبت پتانسیل های spike در آنها هم انجام شد (۱۷-۲۲). در ضمن مشخص گردید که خروج ایمپالسهای عصبی از این آفرنت ها همزمان نبوده است. احتمالاً، یکی از فاکتورهای اثر گذار در این کیفیت، می تواند متغیر بودن وضعیت آناتومیکی آفرنت ها باشد. بهرحال آفرنت های فعال شده در اثر کشش، قادر به بروز ایمپالس هایی در فیبر γd بودند و ایمپالس های γd هم ثبت شد (۲۳-۲۶).

یکی از پدیده های ثابت شده بوسیله پروفسور بوید درباره MS این بود که فیبر γd در پاسخ به محرک SS می تواند سبب تحریک فیبر های درون MS شود و این پدیده بنام Servo-Control (SC) نام گذاری شد و SC را برای نگهداری انقباض عضلات اسکلتی لازم و ضروری دانست (۲۷). اما این پدیده با مخالفت تعدادی از محققین مواجه گردید، چرا که آنها عقیده داشتند که سیستم دینامیکی MS قادر به تحریک شدن بوسیله محرک SS نمی باشد، به عبارتی، محرک SS نمی توا ند ایمپالس هایی در فیبر γd بوجود آورد که به دنبال آن تاثیر گذار بر روی انقباض عضلات اسکلتی باشد (۱۵و۲۸و۲۹).

Prochazka در سا ل ۱۹۸۹ در ا ین راستا بیان کرد که سیستم دینامیکی MS همواره یک سیستم کند اثر بوده است، بنابراین این نوع محرک نمی تواند قادر به تحریک عضلات اسکلتی در جهت انقباض نمی تواند باشد. اما در مقابل محرک SS می تواند ایمپالسهایی در فیبرهای عصبی γs بوجود آورد که آنها قادرند فیبرهای استاتیکی MS را تحریک کرده و بالاخره سبب انقباض در عضله اسکلتی گردند (۳۰). بررسی های قبلی نشان داد که سیستم استاتیکی MS مسئول نگهداری انقباض در عضله اسکلتی می باشد (۳۱). عملکرد سیستم استاتیکیMS مورد تایید بعضی از محققین بوده است، به علاوه اهمیت عملکرد سیستم MS بر روی کنترل فعالیت عضلات اسکلتی را به اندازه اهمیت فعالیت CNS برای این نوع عضلات با ارزش و مهم دانسته اند (۳۲و۳۳).

بهرحال، با توجه به بعضی از نظریات بیان شده، فرضیه اهمیت نقش سیستم دینامیکی MS در نگهداری انقباض عضلات اسکلتی کمرنگ بحساب آمد. البته بحث دقیق تری هم درباره محرک SS بر روی سیستم MS انجام شده است، بدین نحو که ا گر MS بدون دخالت نرونهای Fusimotor موجود در سطح نخاع، تحت اثر محرک SS قرار گیرد، این نوع محرک قادر است فعالیت سیستم MS را به حداکثر سطح فعالیت خود برساند، اما تخلیه الکتریکی در غشاء فیبرهای MS با این میزان سطح تحریک، نامنظم می باشند (۲۹و۳۴و۳۵). در بررسی های انجام شده در همین زمینه، با محرک کشش مکانیکی بر روی سیستم MS در قسمت caudal در موشهای بیهوش شده، نتیجه این گونه بدست آمد که علیرغم تقریبا خاموش بودن فعالیت γd، همواره این فیبر دارای حساسیتی به میزان ۱۳±۲/۱۶ µv بوده است. هم چنین در ایمپالس های آفرنت ها MS وجود داشته که این خود می تواند وابسته به خروج منظم تخلیه الکتریکی از غشاء فیبرهای MS باشد (۲۶).

[DOR: 20.1001.1.15614107.1386.9.4.10.7]

تجربیات دیگری هم در این زمینه تحقیقی بدین نحو بود که اگر قبل از وارد کردن محرک SS بر روی فیبرهای MS، ابتدا این فیبرها را بمدت دو ثانیه تحت تاثیر فیبر γd فعال شده قرار داده و سپس محرک SS را بر روی آنها وارد نمایند. پاسخ های فیبرهای MS به محرک SS تنها مختصری زودتر از هنگامی بوده که عدم تحریک فیبر γd فعال شده بر روی آنها عمل کرده اند. به عبارت دیگر، زمان تخلیه الکتریکی در فیبرهای MS تنها کمی سریعتر اتفاق افتاده بود (۳۴و۳۵).

حاصل این نوع تجربه در تراسه های ,A و B در شکل ۱ نشان داده شد. زمانی که تحریک فیبر γd بر روی MS وجود داشته تفاوت چندانی بر روی نتیجه حاصل از اثر مستقیم محرک SS حتی بدون وجود γd بر روی MS ندارد. به عبارت دیگر فیبر γd فعال شده اثر چندانی برای آماده کردن MS برای محرک SS انجام نداده است. در همین شکل در تراسه C تحریک MS ابتدا بوسیله فیبر γs فعال شده انجام شد و سپس تحت تاثیر محرک SS قرار گرفت نتیجه بدست آمده نشان داد که اولا پاسخ MS به محرک SS سریع تر از پاسخ MS با واسطه تحریک γd بود. ثانیا زمان باقی ماندن تغیر شکل MS طولانی تر و کاملاً دارای شکل تراسه متغیری نسبت به تراسه های A و B می باشد و به عبارت دیگر MS برای مدت طولانی تری در وضعیت فعال با محرک SS به موجب زمینه تحریکی γs با قی ما نده بود (۳۶).

شکل۱. نشان دهنده ثبت اثر محرک کشش آهسته(Slow Stretch (SS برروی پاسخهای دوک عضلانی**(MS)** می باشد. تراسه **A** اثر محرک **SS** را برروی **MS** بدون دخالت اثر تحریکی فیبرهای **γ d** و **γs** نشان می دهد. تراسه **B** اثر تحریکی فیبر **γ d** را برروی **MS** نشان می دهد که این فیبر اثر تحریکی چندانی بر روی**MS** جهت آماده کردن **MS**برای اثر گذاری با محرک**SS** ندارد. تراسه**C** ابتداً فیبر **γs** را بر روی **MS** اثر داده و سپس از محرک**SS** برای تحریک**MS** استفاده شده است. خط مورب نشان دهنده تغییر طول عضله بمیزان**5mm** درمدت**.2sec** می باشد.

حساسیت به ارتعاش Vibration Sensitivity: با استفاده از محرک ارتعاش پاسیو بر روی سیستم دینامیکی MS در یافتند که این سیستم قادر است به خوبی سیستم استاتیکیMS به این نوع محرک پاسخ دهد (۳۷-۳۹). در این راستا نکته قابل توجه این است که شدت میزان ارتعاشی که قادر به فعال کردن سیستم دینامیکی MS بوده است، آیا می تواند آکسون حرکتی عضله اسکلتی را هم دپولاریزه کند یا خیر؟ البته جوا ب این سوال احتیاج به تحقیق وسیعی دارد زیرا که پیچیدگی سیستم دینامیکی MS هنوز هم دارای ابهامات زیادی می باشد که باید با انجام آزمایشهای متعددبر روی آن در آینده مشخص گردد. به هرحال حساسیت MS به محرک ارتعاش پاسیو بوسیله Morgan و Proske مورد آزمایش قرار گرفت.

شکل۲. ثبت شدت intensity تخلیه زمینه یی Resting Discharge (RD) به مدت **.sec** در دوک عضلانی **Muscle Spindle (MS)** را نشان میدهد. *تراسه A* پاسخ **MS** به محرک ارتعاش پاسیو، بدون دخالت فیبرهای**γd** و**γs** می باشد که همواره **MS** دارای**RD** بوده است. درتراسه*B* ابتداً **MS** تحت اثر تحریک **γ d** قرار گرفته و سپس محرک ارتعاش پاسیو را بر روی آن اثر داده شد. در تراسه *C* تحریک **γs** توانسته اثر مثبت قابل ملاحظه یی بر میزان **RD** در**MS** بعد از وارد کردن محرک ارتعاش پاسیو داشته باشد.

[DOR: 20.1001.1.15614107.1386.9.4.10.7]

روند بررسی در آزمایش اول بدین ترتیب بود که، MS در وضعیت پتانسیل زمینه یی(Resting Discharge (RD قرار داشت، ابتدا با فیبر γd فعال شده آن را از این وضعیت خارج کرده، سپس MS را تحت تاثیر محرک ارتعا ش پاسیو قرار دادند. در آزمایش دوم، MS که همچنان در وضعیت RD قرار داشت، مستقیماً آنرا تحت تاثیر محرک ارتعاش پاسیو قرار دادند. نتایج بدست آمده از این آزمایشها نشان داد که حتی با تحریک فیبر γd، سیستم دینامیکی MS به محرک ارتعاش پاسیو پاسخ نداده و همچنان در وضعیت خاموش باقی می ماند، در حالی که با تحریک γs کاملاً سیستم استاتیکی MS فعال شده و به ارتعاش پاسیو پاسخ داد (شکل ٢) (٣۶و۴٠).

در همین رابطه Celichowski بیان کرد که سیستم استاتیکی MS حتی بدون تحت تاثیر قرار گرفتن با فیبر γs فعال شده می تواند به وسیله ارتعاش پاسیو سیستم استاتیکیMS از وضعیت RD خارج شود، به عبارتی این سیستم با این نوع محرک فعالیت قابل قبولی را نشان داد (١٢). مسئله قابل توجه این است که چرا و چگونه سیستم دینامیکی MS حتی با تحریک فیبر γd همچنان در وضعیت خاموش باقی می ماند. در صورتی که نتیجه حاصل از آزمایشهای انجام شده درهمین زمینه بر روی موش های بیهوش شده نشان دادند که فیبر γd دارای ولتاژی برابر ۶٢±۴/٢٩ μv بوده و این اندازه ولتاژ برای به تحریک در آوردن سیستم دینامیکی MS یک ولتاژ قابل ملاحظه ای می باشد و عملا این میزان ولتاژ توانسته بود آفرنت Ia را به میزان ١٩٣±۵/٣٩ μv فعال نماید (٢۶). مگر اینکه سیستم دینامیکی MS در آزمایش های انجام شده تحت تاثیر شرایط خاصی قرار داشتند که به این نوع محرک پاسخ ندادند.

نتیجه گیری

پاسخ MS در حالت سکون می تواند حاصل عملکرد فیبر γs باشد که عصب دهی سیستم استاتیکی MS را بر عهده دارد و در ضمن فیبر γd در رابطه با سیستم دینامیکی MS فعالیت می کند. محرکهای SS و ارتعاش پاسیو بر روی سیستم دینامیکی MS اثر قابل ملاحظه یی نداشتند. به طوری که ابتداً با اثر دادن فیبر γd فعال شده بر روی سیستم دینامیکی MS، γd نتوانست تاثیر مثبتی بر عملکرد محرکهای SS و ارتعاش پاسیو بر روی این سیستم ایجاد کند. همچنان این سیستم در وضعیت خاموش قرار داشت. اما در مقابل بوسیله فیبر γs فعال شده، پاسخ مثبتی برای عملکرد محرکهایSS و ارتعاش پاسیو بر روی سیستم استاتیکی MS بدست آوردند.

****

References

1. Burker D. Muscle spindle discharge in response to contraction of single motor units. J Neuro Physio 1983; 49; 291-302.

2. Banks RW. Observations on the primary sensory ending of tenuissimus muscle spindles in the cat. Cell Tissue Research 1986; 246: 309-19.

3. Banks RW, Barker D, Stacey MJ. Form and distribution of sensory terminals in cat hind limb muscle spindles. Philos Trans R Soc Lond Biol Sci 1982; 299(1096): 329-64.

4. Boyd IA. The muscle spindle. J Physio 1970; 210: 23-4.

5. Boyd IA. The mammalian muscle spindle. J Physio 1971; 214: 1-2.

6. Barker D, Proske U, Stacey MJ. Morphological identification and intrafusal distribution of the endings of static fusimotor axons in the cat. J Physio 1973; 230:405-27.

7. Dickson M, Gladden MH. Dynamic and static gamma effects in tenuissimus muscle spindles. J Physio 1990; 423:73-8.

[DOR: 20.1001.1.15614107.1386.9.4.10.7]

8. Emonet Denand F, Laporte, Matthews PB, Petit J. On the subdivision of static and dynamic fusimotor actions on the primary ending of the cat muscle spindle. J Physiol 1977; 268(3): 827-61.

9. Burke D. The activity of human muscle spindle endings in normal motor behavior. Inte Rev Physiol 1981; 25: 91-126.

10. Price RF, Dutia MB. Physiological properties of tandem muscle spindles in neck and hind-limb muscles. Prog Brain Res 1989; 80: 47-56.

11. Proske U, Gregory JE. Thixotropy in skeletal muscle and muscle spindles. Prog Neurobiol 1993; 41(6): 705-21.

12. Celichowski J, Emonet Denend F, Laporte Y, Petit J. Distribution of static γ axons in cat peroneus tertius spindles determined by exclusively physiological criteria. J Neurophysiol 1994; 71(2): 722-32.

13. Milburn A. Stages in development of cat muscle spindles. J Embryol Exp Morphol 1984; 82: 177-216.

14. Matthews PBC. Static and dynamic fusimotor action on the response of Ia fibers to low frequency sinusoidal stretching of widely ranging amplitude. J Physio 1977; 267:811-38.

15. Matthews PBC. Mammalian muscle receptors and their central actions. London, Arnold 1972; 45: 234-47.

16. Gladden MH. Structural features relative to the function of intrafusal muscle fibers in the cat. Prog Brain Res 1976; 44: 51-9.

17. Gladden MH, Barghi E. Background and reflex activity of γ-motoneurones suppling caudal muscle spindle in anaesthetized rats. Physiological Society 1998; 22: 118.

۱۸. برقی ع، محمدی ه. فیزیولوژی صفحه محرکه انتهایی در بیماری میاستنی گراویس. مجله دارو و درمان ۱۳٦٤؛ ٦(۲۰): ۳٦-۹.

19. Barghi E, Mohammadi H. Gamma reflex activity on caudal muscle spindle during pinna reflex, stretches and stimulated EMG in the anaesthetized. Iranian J Neurol 2001; 1(1): 56-7.

۲۰. بر قی ع. فعالیت فیبر های گا ما در وضعیت استر احت و هنگا م کشش ها ی فازیک و تونیک در دوک عضلانی دم rat. مجله علمی-پژوهشی دا نشگا ه علوم پزشکی مازندرا ن ۱۳۷۹؛ ۱۰(۲۷): ۳۲-۹ .

۲۱. بر قی ع. بررسی فعالیت حلقه ها ی گا ما دوک عضلانی و α-γ linkage در دم موش rat . مجله علمی پژوهشی دانشگا ه علوم پزشکی مازندرا ن ۱۳۸۰؛ ۱۱(۳۰): ۸-۱۵.

۲۲. بر قی ع. فلوشیپ نروفیزیولوژی دانشگاه گلاسکو. بررسی سرعت هدا یت عصب حسی دوک عضلانی ناحیه Caudal در rat، دومین همایش الکترونرو فیزیولوژی اعصا ب دانشگاه علوم پزشکی تبریز (با همکاری انجمن علوم ا عصا ب ایرا ن) ۱۳۸۱؛ ۲ : ٦۱-۲.

۲۳. بر قی ع. افزا یش فعا لیت فیبرهای γ(گا ما) در موشهای پا رکینسونی، اولین کنگره پیشگیری از بیما ریها ی غیر وا گیر. مجله پژوهشی دانشکده پزشکی دانشگاه علوم پزشکی و خدمات بهداشتی درمانی شهید بهشتی ۱۳۸۱؛ ۳: ۵۵.

24. Barghi E. Norad and 5- HT effects on caudal loop activity in the anaesthetized rats. IJEM 2001; 2: 57.

25. Barghi E. The effects of pinna–reflex and dynamic stretch on spike discharges of single γ axons. IJPR 2004; 3(111): 48.

26. Barghi E. Efficacy of single pinna-reflex and dynamic stretch on the discharges of caudate muscle spindle nerves in rat, 14th International congress of neurology and clinical electrophysiology. Iranian Neurology Association 2007; 14: 48-9.

[DOR: 20.1001.1.15614107.1386.9.4.10.7]

27. Boyd IA, Roberts TD. Proprioceptive discharges from stretch receptors in the cat. J Physiol Lond 1971; 122(1): 38-58.

28. Macefield VG, BurkeD. The firing rates of human motoneurons voluntarily activated in the absence of muscle afferent feed back. J Physio 1993: 471:429-43.

29. Edin BB, Vallbo AB. Stretch sensitization of muscle spindles. J Physiol 1988; 400: 101-11.

30. Prochazka A. Sensorimotor gain control: a basic strategy of motor system? Prog Neurobiol 1989; 33(4): 281-307.

31. Vallbo AB. Human muscle spindle discharge during isometric voluntary contraction. Acta Physiol Scand 1974; 90(2): 319-36.

32. Matthews PBC. Proprioceptors and their contribution to somatosensory mapping: complex messages require complex processing. Can J Physiol Pharmacol 1988; 66(4): 430-8.

33. Taylor A, Durbaba R. Mesencephalic and diencephalic areas for fusimotor control in the anaesthetized cat. J Physiol 1992; 446: 230-1.

34. Morgan DL, Prochazka A, Proske U. The after-effects of stretch and fusimotor stimulation on the responses of primary endings of cat muscle spindles. J Physiol 1984; 356: 465-77.

35. Gregory JE. Changes in size of the stretch reflex of cat and man attributed to after effects in muscle spindles. J Neurophysiol 1987; 58(3): 628-40.

36. Gregory JE, Mark RF, Morgan DL, Patak A, Polus B, Proske U. Effects of muscle history on the stretch reflex in cat and man. J Physiol 1990; 424: 93-107.

37. Goodwin GM, McCloskey DI. The contribution of muscle afferent to kinaesthesia show by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralysing joint afferents. Brain 1972; 95(4): 705-48.

38. Burke D, Hagbarth KE, Lofstedt L, Wallin BG. The responses of human muscle spindle endings to vibration of non-contracting muscles. J Physiol 1976; 261(3): 673-93.

39. Morgan DL, Proske U, Gregory JE. Responses of primary endings of cat muscle spindles to locally applied vibration. Exp Brain Res 1991; 87(3): 530-6.

40. Proske U, Gregory JE, Morgan DL. Where in the muscle spindle is the resting discharge generated? Exp Physiol 1991; 76(5): 777-85.

* آدرس نویسنده مسئول: بابل، دانشگاه علوم پزشکی، گروه فیزیولوژی و فارماکولوژی، تلفن: ٤-٢٢٢٩٥٩١-٠١١١.

Dr.e_barghi@yahoo.com

[DOR: 20.1001.1.15614107.1386.9.4.10.7]