

یک مطالعه کیفی از کنترل مغزی فعالیت فیوزیموتور در عضله تنیوسیماس در گربه‌های بیهوش

علیرضا عسگری Ph.D*، مارگارت گلادین Ph.D**

• دانشگاه علوم پزشکی بقیه... - دانشکده علوم پزشکی - بخش فیزیولوژی

•• بریتانیا - دانشگاه گلاسگو - بخش فیزیولوژی

• آدرس مکاتبه: تهران - صندوق پستی ۱۱۳۶۵-۶۷۷۷

چکیده

*** هدف:** مطالعه نحوه بسیج شدن آکسونهای گاما از نوع استاتیک و دینامیک در زمان تحریک قشر حسی-حرکتی (سنسوریموتور) گربه در عضله تنیوسیماس پای گربه.

*** نوع مطالعه:** تجربی

*** مواد و روشها:** گربه‌های ۲ تا ۳/۸ کیلوگرم با سدیم پنتوباریتون (۴۵mg/kg) بیهوش، تراشه باز و تیوب‌گذاری شد. عصب ایتوراتور و فمورال در هر دو پا قطع و عصب کلیه عضلات پای چپ، بجز تنیوسیماس در قسمت خلفی جانبی پای عقب، قطع شد (عصب سیاتیک راست نیز قطع شد). یک تا سه دوک عضلانی در هر عضله تنیوسیماس تشریح شد و در زیر دوربین ویدئو در حمام یافتی که با محلول کربس مشروب می‌شد قرار گرفت. قشر حسی-حرکتی (SMC) راست نیز ظاهر و یک استخر روغن معدنی در بالای سر حیوان، با استفاده از پوستهای سر، ساخته و از روغن پارافین ۳۷ درجه سانتیگراد پُر گردید (عمق حداقل یک سانتیمتر). مغز با الکتروود پلاتین با جریانهای ۰/۳ تا ۳ میلی‌آمپر بصورت آنودال و کاتودال تحریک و تغییرات در حرکات برانگیخته در تارهای داخل دوکهای عضلانی معرّف بسیج شدن انواع مختلف نرونهای گاما تلقی گردیده و مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت.

*** یافته‌ها:** نتایج حاضر نشان می‌دهد که انواع نرونهای حرکتی گاما از نوع استاتیک بطور مستقل از یکدیگر توسط کورتکس مغز کنترل می‌شوند و یک نقشه توپوگرافی نیز در (SMC) قابل ترسیم است. اثرات استاتیک با تحریک ناحیه وسیعی از SMC بروز می‌کند، در صورتیکه پاسخهای دینامیک، فقط با تحریک ناحیه محدودی در پشت قدامی بوجود آمدند. عمق بیهوشی نیز در ایجاد پاسخهای تکرارپذیر بسیار حیاتی است، به حدی که ممکن است هرگونه تغییر، اثر مهارى را به تحریکی یا بالعکس تبدیل نماید. جلوگیری از خروج CO₂ از مغزی که تنها لایه داخلی منژ را دارد عامل مهمی در حفظ سلامت قشر مغز در محیط آزمایشگاه است.

*** نتیجه‌گیری:** تحریک قشر SMC در گربه‌های بیهوش می‌تواند به گونه‌ای مستقل، انواع آکسونهای گاما استاتیک و گامادینامیک را بسیج نماید که این اثر به عمق بیهوشی و وضعیت فیزیولوژیک قشر مغز ارتباط زیادی دارد.

کل واژگان: نرونهای حرکتی گاما، تارهای داخل دوکی، قشر حسی - حرکتی، عضله تنیوسیماس

مقدمه

دوز تکمیلی داروی بیهوشی و محلول دکستران یا مخلوطی از D-گلوکز و بی‌کربنات در طول آزمایش، ورید سفالیک پای جلو، کانول‌گذاری شد. شریان فمورال راست نیز بمنظور ثبت و کنترل فشارخون شریانی، کانول‌گذاری شد و به میڈل فشار (Elcomatic EM 752) متصل شد. اعصاب فمورال و آبتوراتور (Obturator) چپ قطع شد. سپس حیوان به روی شکم خوابانده شده و پوست پای عقب و چپ حیوان از بیخ دم تا ناحیه جانی زانو بریده شد. لبه جانی عضله دو سر ران از بافت‌های اطراف آزاد شد و عضله به بالا کشیده شد تا سیاتیک رؤیت شده و کلیه اعصاب عضلات پای چپ به جز عصب عضله تنبوسیماس قطع شد. در این صورت عضله تنبوسیماس در طول عصب سیاتیک و در کنار آن بصورت عضله‌ای صورتی رنگ و بسیار نازک (حدود یک میلی‌متر) با عرض ۳-۴ میلی‌متر و طولی به بلندی عضله دو سر، قابل رؤیت است که از بافت‌های اطراف جدا شده و پس از اندازه‌گیری طول فیزیولوژیک آن، دو سر آن بریده و با دقت کافی، داخل حمام بافتی قرار داده شد؛ به نحوی که تغذیه عصبی و خونی عضله کمترین آسیب را ببیند. محلول Krebs در حمام بافتی شامل (به میلی‌مول) 119 NaCl ، $4/7 \text{ KCl}$ ، $1/2 \text{ KH}_2\text{PO}_4$ ، $2/4 \text{ NaHCO}_3$ ، $2/5 \text{ CaCl}_2$ ، $1/2 \text{ MgSO}_4$ و یک گرم در لیتر گلوکز است که با مخلوطی از گازهای اکسیژن (۹۵٪) و گازکربنیک (۵٪) پرفیوز شد (۳، ۱۰). برای سهولت انتقال عضله به حمام بافتی، نیاز است که عصب سیاتیک در محدوده بالای زانو، کمی پایین‌تر از نقطه‌ای که عصب تنبوسیماس از آن خارج می‌شود، قطع شود. حمام بافتی روی یک صفحه میکروسکوپ (Wild-Heerbrugg) به نحوی قرار داده شد که از زیر به عضله، نور تابانده شود.

پس از جایگزینی عضله در حمام بافتی و کنار زدن تارهای اسکلتی، کپسول دوک عضلانی در زیر میکروسکوپ رؤیت و میکروتشریح آغاز شد. آنچه پس از حداقل دو ساعت تشریح یک دوک عضلانی دیده شد، تارهای داخل دوکی بودند که از طریق دوربین Phillips بر روی مانیتور ظاهر و در ویدئوکاست Eumatic برای آنالیز بعدی ضبط شد. اندازه تارهای NC، آنها را از کیسه‌ایها مجزا می‌نمود. بعضی مواقع می‌توانستیم Db_1 و Sb_p را از رفتار مکانیکی آنها تشخیص دهیم؛ ولی اگر اینگونه میسر نمی‌شد، آزمایش بافت‌شناسی، بعد از آزمایش اصلی، آنها را از یکدیگر مشخص می‌کرد.

پس از ظاهر نمودن حداقل دو دوک عضلانی، قشر حسی - حرکتی (SMC) طرف مخالف با ایجاد سوراخی در مغز حیوان به قطر حدود دو سانتیمتر ظاهر شد (در ناحیه آهیانه و قدامی)، برای جلوگیری از آمبولی هوا، بلافاصله پس از Nebble کردن، لبه استخوانهای خرد شده سر با واکس ارتوپدی پُر شد. پوست سر را به حلقه‌ای که در بالای سر حیوان نصب شده، دوخته و سر از پارافین مایع (37°C) به عمق حداقل

دوک عضلانی^۱ (MS) گیرنده تغییر طول در عضله اسکلتی است که یک خصوصیت انحصاری آنها را از سایر گیرنده‌های محیطی، مجزا می‌سازد. این اعضای حسی، علاوه بر آورانهای اولیه و ثانویه، دارای نرونهای حرکتی گاما (γ) هستند که سرعت هدایت پیامشان یک پنجم نرونهای حرکتی آلفاست و به تارهای اسکلتی یا خارج دوکی^۲ در عضلات اسکلتی وارد می‌شوند و با انقباض خود نیروی عضله را تأمین می‌کنند. نقش آکسونهای گاما در تنظیم حساسیت دوک عضلانی در زمان انقباض عضله، بیشتر است. روشهای متعددی برای مطالعه فعالیت نرونهای γ وجود دارد که هر کدام امتیازات خاصی دارند. اگر فعالیت نرونهای γ تنها از نوع استاتیک یا دینامیک باشد، مشابه آنچه Vedel و Mouillac-Baudevin گزارش نمودند (۲، ۱)، مشکل چندانی در پیش روی محقق نیست ولی اگر پاسخ ایجاد شده در اثر تحریک الکتریکی قشر مغز، نسبتی از هر دو پاسخ دینامیک و استاتیک را داشته باشد تفسیر نتایج مشکل خواهد شد. McWilliam و Gladden برای اولین بار در ۱۹۷۷ فعالیت آکسونهای γ را با مشاهده مستقیم دوکهای عضلانی ارزیابی نمودند (۳). آنها گزارش نمودند که سیستم عصبی مرکزی می‌تواند تارهای کیسه‌ای دینامیک^۳ (Db_1) را در دوک عضلانی کاملاً مستقل از تارهای استاتیک کیسه‌ای^۴ (Sb_p) و هسته - زنجیره‌ای^۵ (NC)، در گربه‌های بیهوش کنترل نماید. متعاقباً Gladden گزارش نمود که در بیهوشی‌های سبک، Db_1 آخرین تارهایی بودند که فعالیت خودبخودی از خود نشان دادند و در عمیق شدن بیهوشی، اولین تارهایی بودند که فعالیتشان متوقف شد (۴). اهمیت این تکنیک در این بود که اولین شواهد مستقیم بر کنترل قشری فعالیت آکسونهای γ بود.

Barker و همکاران (۵)، Bessou و Pages (۶) و Boyd و همکاران (۷) نشان دادند که آکسونهای گاما، NC، Sb_p و یا هر دو را عصب‌کشی می‌کنند. در ۱۹۸۶، Boyd، نرونهای گاما استاتیک (γ_s) را به دو گروه تقسیم کرد: یک گروه که در تمام دوکهای عضلانی عمدتاً به تارهای Sb_p و برخی NCها وارد می‌شوند (۸). گروه دیگر از آکسونهای گاما از نوع استاتیک، عمدتاً به تارهای NC و برخی Sb_p ها وارد می‌شوند. Gladden و Sutherland در ۱۹۸۹ نشان دادند که γ_s ها از سه نوعند: نوع اول عمدتاً به تارهای Sb_p و برخی تارهای NC، نوع دوم عمدتاً به تارهای NC و کمی از تار Sb_p ، و نوع سوم که اختصاصاً به تارهای NC وارد می‌شوند (۹). آزمایش حاضر با هدف بررسی نحوه بسیج نرونهای گاما از قشر حسی - حرکتی و استقلال آنها در گربه انجام گرفت. عضله تنبوسیماس انتخاب شد زیرا بیش از چند دوک عضلانی (در یک ردیف) ندارد و از شدت باریکی در زیر میکروسکوپ نوری شفاف دیده می‌شود.

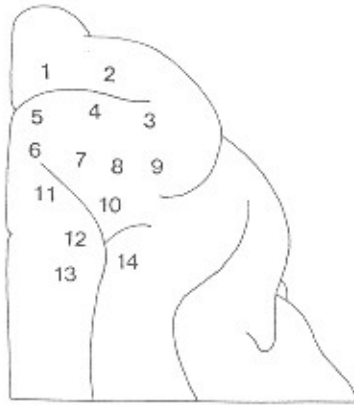
۵۰

مواد و روشها

هشت گربه با وزن ۲ تا ۳/۸ کیلوگرم مورد استفاده قرار گرفتند. حیوان با تزریق داخل صفاقی سدیم پنتوباریتون (May and Baker) به میزان ۴۵mg/kg بیهوش شد. نای تیوب‌گذاری شد و برای تزریق

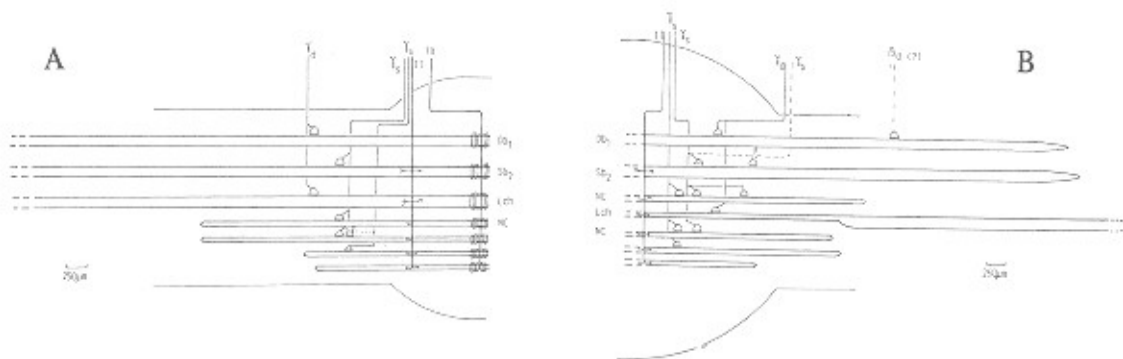
1. Muscle Spindle
2. Extrafusal Fibers
3. Dynamic Bag Fiber
4. Static Bag Fiber
5. Nuclear Chain Fiber





شکل ۱: دیاگرام قشر قدامی کورتکس راست گربه. اعداد نقاط اصلی تحریک را نشان می‌دهند. شیار Cruciate در پشت نقاط ۱ و ۲، شیار Ansate تقریباً در نقطه ۶ ختم می‌شود و ۸ منطبق با فرورفتگی Postcruciate یا Pod است.

برای فرایند بافت‌شناسی و تشخیص تارهای کیسه‌ای از یکدیگر، چهار دوک عضلانی با آمسیوم تتراکسید ($\text{pH} = 7/4$) و سپس با اتانول فیکس شده و در رزین آردالایت قرار گرفتند. مقاطع سری ۲-۱ میکرومتری توسط اولترانوم Reichert-Jung (مدل ۲۰۵۰) تهیه و بعد از رنگ آمیزی با تولوئیدین آبی یک درصد با میکروسکوپ نوری مطالعه شد. شکل ۲ عصب‌کشی تارهای داخل دوکی، آورانها و وبرانهای دوکهای شماره ۸ (قطب چپ) و شماره ۱۱ (قطب راست) را نشان می‌دهد.



شکل ۲: الکوی عصب‌کشی قطب چپ دوک شماره ۸ (A) و قطب راست دوک شماره ۱۱ (B) از جدول ۲ بر پایه مطالعات میستولوژیک.

نرونهاي γ_4 که به Db_1 وارد می‌شوند، بسیج شدند. در فعال شدن نرونهاي γ_8 چین‌خوردگیهای موجود در تارهای NC از بین رفتند و این یک نشانه مطمئن در بسیج آنها بود. در شکل ۳، تارهای NC در دوک بالای شریان، مکرراً در تحریک آندی فرورفتگی Pcd¹ و سایر نقاط در SMC مستقیم شدند و چین‌خوردگی‌شان از بین رفت. تارهای داخل دوکی در دوک عضلانی پایینی نیز رفتاری مشابه از خود نشان دادند. توجه شود که در دوک بالایی تارهای NC به سمت راست و در دوک پایینی به سمت چپ کشیده می‌شوند (در هر دو، از استوا دور و به سمت قطبها نزدیک می‌شوند).

یافته‌ها

جمعاً هفده دوک عضلانی از هشت عضله تنبوسیماس تشریح شد. با بیهوشی سبک گربه‌ها، تارهای داخل دوکی در سیزده مورد، فعالیت خودبخودی نشان دادند. نیمه باز بودن مردمک چشم گربه و رفلکس عقب کشیدن در فشار کف پا، از علائم سبک بودن بیهوشی حیوان بود. فعالیت خودبخودی به ترتیب در تارهای NC و Sb_7 شایع بود. جدول ۱ این گونه فعالیت دوکها را به نمایش می‌گذارد. تار Db_1 فقط در سه دوک فعالیت خودبخودی از خود نشان داد، آن هم مواقعی بود که گربه به دوزهای تکمیلی داروی بیهوشی نیازمند می‌شد.

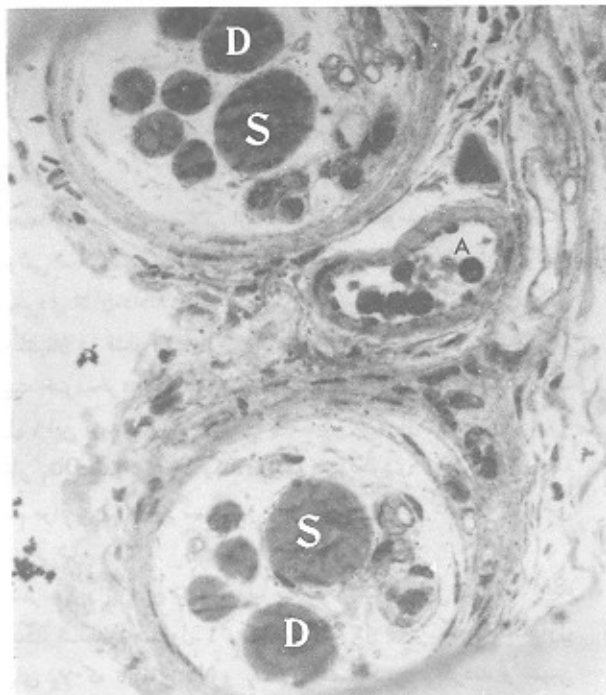
در بیشتر موارد تارهای NC تقریباً با تحریک تمامی نقاط SMC، تحریک شدند (جدول ۱ و ۲). همیشه در تحریک SMC، اول نرونهاي γ_8 که تارهای NC و Sb_7 را عصب‌کشی می‌کردند و سپس

جدول ۱: فعالیت خودبخودی و فعال شدن تارهای داخل دوکی با تحریک SMC در هر دو عضلانی از عضله تنیوسیماس کره بیهوش

فعالیت خودبخودی				فعال شدن تارهای داخل دوکی با تحریک SMC				شماره دوک
Sbs	NCs	Sb ₂ +NCs	Sb ₂ +Db ₁ +NCs	Sbs	NCs	Sb ₂ +NCs	Sb ₂ +Db ₁ +NCs	
	+				+			1
n	n	n	n	n	n	n	n	2
+	+	+	+	+	+	+	+	3
+		+	+	n	n	n	n	4
	+	+		+	+			5
+		+	+				+	6
n	n	n	n	n	n	n	n	7
	+	+		+	+	+		8
	+				+		+	9
	+				+	+	+	10
+		+		+		+		11rp
+				+				11lp
n	n	n	n	n	n	n	n	12
+			+	+			+**	13
		+	+	+		+	+	15
	+	+			+	+		16
	+			?	±	+		17

rp معرف قطب راست و lp معرف قطب چپ، n معرف نداشتن فعالیت

۵۶



شکل ۳: مقطع عرضی دوکهای شماره ۹ (بالا) و ۱۰ (پایین) که با یک شریان (A) از همدیگر جدا شده‌اند. دو تار کیسه‌ای نزدیک به شریان Sb_۲ بودند. D معرف Db_۱ و S معرف Sb_۲ است.

شکل ۴، دوکی را نشان می‌دهد که حداقل دو نوع نرون γ_8 از تحریک Pcd بسیج شدند. دوک عضلانی حداقل دو تار کیسه‌ای و سه تار NC داشت. دو تار NC پایینی ریتم فعالیت خودبخودی یکسانی داشتند که قویاً نشانگر عصب‌کشی مشترک آنها بود. تار NC دیگر، در نزدیکی Sb_p ، مستقل از آن دو، عصب دریافت کرده بودند. از آنجائی که حرکات این تار NC با Sb_p رخ می‌داد، به نظر می‌رسد که یک عصب مشترک دارند.

تحریک ناحیه قدامی و میانی SMC در بسیج نمودن Db_1 در هشت دوک از سیزده دوک عضلانی مؤثر بود (جدول ۲).

جدول ۲: فعالیت خودبخودی و چگونگی بسیج تارهای داخل دوکی در دوکهای عضلانی ایزوله شده در عضله تنیوسیماس.

Db_1	Nc	Sb_2	
۵	۱۲	۹	فعالیت خودبخودی
۷	۱۰	۱۱	فعال شدن با تحریک SMC

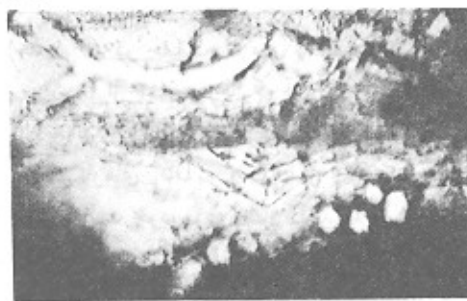
نکته قابل توجه این که هیچ گاه تارهای Db_1 به تنهایی بسیج نشدند و همیشه همراه با تارهای Sb_p و NC متقبض شدند. نکته مهم دیگر اینکه تارهای Db_1 هرگز قبل از تارهای Sb_p و NC فعال نشدند، شاید به این معنی است که آنها دارای آستانه یا ترشولد بالاتری بودند.

شکل ۴، دوکی را نشان می‌دهد که حداقل دو نوع نرون γ_8 از تحریک Pcd بسیج شدند. دوک عضلانی حداقل دو تار کیسه‌ای و سه تار NC داشت. دو تار NC پایینی ریتم فعالیت خودبخودی یکسانی داشتند که قویاً نشانگر عصب‌کشی مشترک آنها بود. تار NC دیگر، در نزدیکی Sb_p ، مستقل از آن دو، عصب دریافت کرده بودند. از آنجائی که حرکات این تار NC با Sb_p رخ می‌داد، به نظر می‌رسد که یک عصب مشترک دارند.

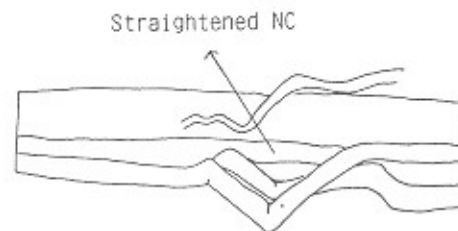
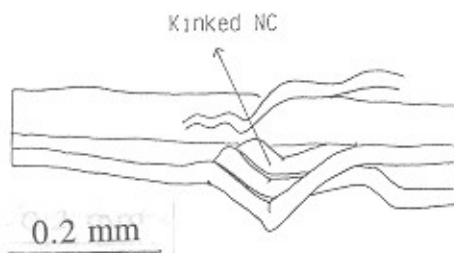
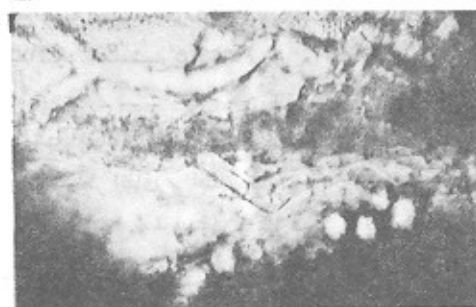
تحریک ناحیه قدامی و میانی SMC در بسیج نمودن Db_1 در هشت دوک از سیزده دوک عضلانی مؤثر بود (جدول ۲). نکته قابل توجه این که هیچ گاه تارهای Db_1 به تنهایی بسیج نشدند و همیشه همراه با تارهای Sb_p و NC متقبض شدند. نکته مهم دیگر اینکه تارهای Db_1 هرگز قبل از تارهای Sb_p و NC فعال نشدند، شاید به این معنی است که آنها دارای آستانه یا ترشولد بالاتری بودند.

شکل ۴، دوکی را نشان می‌دهد که حداقل دو نوع نرون γ_8 از تحریک Pcd بسیج شدند. دوک عضلانی حداقل دو تار کیسه‌ای و سه تار NC داشت. دو تار NC پایینی ریتم فعالیت خودبخودی یکسانی داشتند که قویاً نشانگر عصب‌کشی مشترک آنها بود. تار NC دیگر، در

A



B



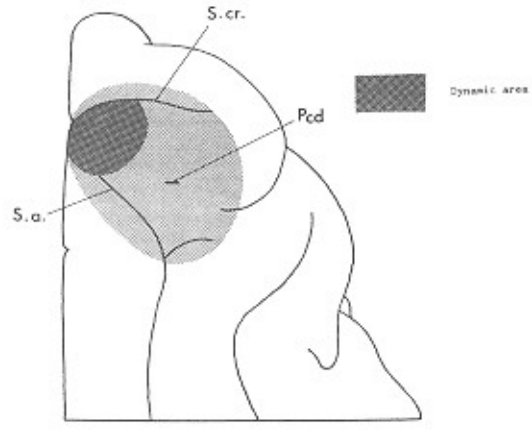
شکل ۴: اثر تحریک نقطه ۵ (دایره توپر) بر فعالیت خودبخودی ۲ تار NC در دوک شماره ۱۷. در این شکل فقط فعال شدن یک NC به نمایش گذاشته شده و امکان نمایش مهار دو NC پایینی از این طریق وجود نداشت.

مسلم است، این است که عضله فوق، نمی‌تواند نیروی چندانی بوجود آورد. این عضله به دلیل نداشتن تاندون گلژی و شفاف بودن عضله در زیر میکروسکوپ نوری، مورد توجه فیزیولوژیست‌ها قرار گرفته است. از طرف دیگر حضور انواع مختلف نرونهای استاتیک گاما اولین بار در

بحث

عضله تنیوسیماس، بدلیل وجود اطلاعات وسیع و جامع بر روی ساختمان دوک عضلانی آن، مورد استفاده قرار گرفت. اثر فیزیولوژیک این عضله که دو مفصل لگن و زانو را طی می‌کند، مشخص نیست. آنچه

نتایج حاضر در سطح کلان با یافته‌های McWilliam و Gladden مبنی بر بسیج شدن انواع بیشتری از آکسونهای گاما در سبک شدن بیهوشی همخوانی دارد (۳). آنها نتیجه گرفتند که سیستم عصبی مرکزی می‌تواند نرونهای γ_d را کاملاً مستقل از نرونهای γ_s کنترل نماید. از طرفی، یافته‌های حاضر بیانگر این مطلب است که می‌توان فعالیت Db_1 را از ناحیه محدودی در قسمت قدامی-میانی قشر SMC مستقل از تارهای Sb_1 کنترل نمود. این ناحیه را می‌توان "ناحیه دینامیک" نامید (شکل ۵).



شکل ۵. دیاگرام ناحیه دینامیک (تیره‌تر) و ناحیه استاتیک (روشن‌تر). S.Cr. : Superior area, S.a. : Cruciate, Sibar : Ansate.

از این گذشته، مطالعه حاضر ثابت کرد که کنترل فعالیت نرونهای γ_s نیز مستقل از یکدیگر اتفاق می‌افتد. بعبارت دیگر، یک نرون γ_s که منحصراً به Sb_1 وارد می‌شود مستقل از γ_s دیگر که یک Sb_1 و Nc را عصب‌کشی می‌کند، بسیج شد. از این گذشته، در دوک عضلانی شماره ۱۷ که ترکیب تارهای آن در شکل ۴ نمایش داده شده، Sb_1 و یک Nc عصب‌کشی مشترک داشتند و دو تار Nc در پایین تصویر، نرون γ_s دیگری دریافت کرده بودند که با شدت محرکی برابر یک میلی‌آمپر توانستیم دو Nc پایینی را مهار و همزمان Sb_1 و Nc فوقانی را تحریک نماییم، پاسخ فوق حتی با جریانهای کمتر و یا بیشتر، قابل تکرار بود. این یافته نیز قبلاً گزارش شده بود (۱۲).

نکته قابل توجه اینکه روش دیگری که غیرمستقیم فعالیت نرونهای گاما را مشخص می‌نماید ثبت از ریشه‌های خلفی در نخاع است. از آنجا که تحریک نرونهای گاما موجب انقباض تارهای داخل دوکی می‌شود و به نوبه خود فرکانس فعالیت آورانهای Ia و II را متأثر می‌کند، می‌توان در ریشه‌های خلفی از آورانها ثبت گرفت و تغییرات فعالیت آنها را به بسیج شدن نرونهای گاما نسبت داد. ولی باید توجه داشت، آنگونه که می‌توان از مشاهده مستقیم به نحوه بسیج شدن نرونهای گاما از قشر SMC پی برد، نمی‌توان از یافته‌های ثبت از آورانها در ریشه خلفی استفاده کرد، اگرچه آن تکنیک به نوبه خود در وسعت زیادی بکار

این عضلات به اثبات رسیده و چنین اطلاعاتی در مورد عضلات دیگر به این اندازه کامل نیست.

در مطالعاتی که توسط McWilliam و Gladden انجام گرفت، قشر مغز مرطوب نگاهداشته شده بود (۳، ۱۰). تحریک نقاط مختلف SMC در گربه‌های مختلف، جوابهای یکسانی را بوجود نیاورد. نبودن مغز یا پارافین مایع، موجب فرار CO_2 از سطح مغز و در نتیجه بروز مکانیزمهای خود تنظیم شد. این مکانیزم قطر شریانهای موجود در موضع را کاهش داده و در نهایت موجب ضایع شدن جریان خون مغز شد. بنابراین، حیاتی است که از فرار CO_2 از مغز جلوگیری شود و این یکی از نکاتی بود که در این پژوهش مورد توجه قرار گرفت. Kuschinsky و همکاران مغز را با مقدار قابل توجهی، روغن معدنی^۱ گرم پوشاندند و نشان دادند که جریان خون مغز در این حالت تقریباً ثابت می‌ماند (۱۱).

تجزیه و تحلیل نتایج بر این فرضیه استوار است که فعال شدن تار Db_1 معرف بسیج شدن نرونهای γ_s و حرکت تارهای Nc و Db_1 معرف بسیج شدن نرونهای γ_s در اثر تحریک SMC است.

برخلاف Gladden و McWilliam (۳، ۱۰) و Gladden (۴) که در هر ۱۶ دوک عضلانی فعالیت خودبخودی تارهای Sb_1 را گزارش نمودند (در گربه‌های Decerebrate و یا بیهوش)، نتایج ما نشان داد که فقط در ۹ مورد از ۱۴ مورد، Sb_1 ها به طرز خودبخودی فعالیت داشتند (جدول ۲). در حقیقت، تارهای Nc در دوکهای بیشتری فعال بودند (به میزان ۱۱ از ۱۴). در حالیکه آنها گزارش کرده بودند که تارهای Nc به اندازه Sb_1 ها دارای فعالیت خودبخودی نیستند. در آزمایش حاضر تارهای Db_1 در ۵ دوک از ۱۴ دوک عضلانی، در ۵ گربه متفاوت فعالیت خودبخودی نشان دادند که در مقایسه با سایر مطالعات بیشتر بود. شاید Decerebrate بودن گربه در آزمایشات Gladden دلیل فعالیتهای خودبخودی کمتر در Db_1 در دوکهای عضلانی بود (۴). با فعال شدن Db_1 ، تارهای Sb_1 و Nc نیز فعال شدند، بجز یک مورد که فقط Sb_1 با Db_1 بسیج شد. این نتیجه، تأیید دیگری بر یافته Gladden، مبنی بر دشواری بسیج نمودن Db_1 به تنهایی در تحریک SMC (۴) بود. این پدیده ممکن است با دو مکانیزم احتمالی توضیح داده شود:

۵۴

(۱) با فرض آستانه یکسان، زمانی که آکسونهای γ_d در بیهوشی سبک فعال می‌شوند، دیگر آکسونهای γ_s نیز که از قبل فعال شده‌اند، هر دو در تحریک SMC بسیج می‌شوند.

(۲) مکانیزم احتمالی دیگر را می‌توان با واگرایی مسیرهای نزولی به روی نرونهای حرکتی γ در نخاع توضیح داد.

اکنون واضح است که نرونهای γ در سطح نخاع حداقل از دو نوعند: یک عدد دینامیک و دو عدد استاتیک. لزومی ندارد که سه مسیر نزولی مجزا نیز برای این سه نوع نرون حرکتی گاما وجود داشته باشد؛ زیرا یک مسیر نزولی می‌تواند با حضور مدارهای پیچیده در سطح نخاع و تحریک پذیری متفاوت در آنها، فعال شدن مستقل آنها را تأمین کند.

1. Mineral Oil
2. Dynamic Area



گرفته شده و حجم قابل توجهی از داده‌ها از آن طریق استخراج شده است. بعبارت دیگر این دو روش، به صورت مکمل مورد استفاده قرار می‌گیرند، نه جایگزین.

مشاهده مستقیم تارها در این آزمایش نمی‌تواند یافته‌های شواهد تخلیه گلیکوژن در مطالعات Barker و همکاران (۱۳) و Laporte (۱۴) را تأیید و یا رد کند. آنها گزارش نمودند که نرون γ می‌تواند تار Db_1 را نیز عصب‌کشی کند. البته شاید بسیج توأم Db_1 و Sb_1 در آزمایشات حاضر مؤید نکته فوق باشد ولی شاهد کافی نیست و نیاز به شواهد هیستولوژیک و الکتروفیزیولوژیک دارد. برای اثبات این موضوع، ثبت داخل سلولی توسط Gladden آزمایش شد و گزارش کرد که این پدیده اتفاق نمی‌افتد (۴). ولی آنچه می‌توان گزارش کرد این است که در یکی از دوکها که مقاطع سری بافت‌شناسی در یک قطب دوک عضلانی تهیه شد، سه تار ضخیم وجود دارد: یک Db_1 ، یک Sb_1 و یک Nc طولی، که طی این تحقیق نشان داده شد که Db_1 و Nc طولی، عصب‌کشی مشترک دارند. البته برای گزارش قطعی می‌بایست، قطب دیگر دوک عضلانی نیز مورد مطالعه هیستولوژیک قرار گیرد تا طولی بودن نوع Nc محرز شود، زیرا Nc طولی در یک قطب، ضخیم و طولانی و در قطب دیگر معمولی است.

یکی از محدودیتهای این روش این است که نمی‌تواند فعال شدن خفیف تارهای کیسه‌ای را آشکار سازد. Boyd چنین ادعا نموده است: «از آنجا که پتانسیل عمل در تارهای کیسه‌ای اتفاق نمی‌افتد، اگر با فرکانسی کمتر از ۱۵-۱۰ بار در ثانیه تحریک شوند منقبض نمی‌شوند (۱۵)». اگر از هر طریقی (به طور مثال تحریک SMC) نرونها گاما به طور خفیف فعال شوند، نه این روش و نه روش ثبت از آورانهها نمی‌تواند آن را نمایان سازد. بعبارت دیگر، اگر تحریک SMC موجب بسیج نرونها γ یا γ_d شود یا در حدی باشد که نتواند موجب انقباض تارهای مربوطه شود، شهادی بر این ادعا وجود نخواهد داشت مگر

intrafusar distribution of the endings of static fusimotor axons in the cat. J Physiol; 230: 405-427, 1973.

6. Bessou P, Pages B; Cinematographic analysis of contractile events produced in intrafusar muscle fibers by stimulation of static and dynamic fusimotor axons. J Physiol; 252: 397-427, 1975.

7. Boyd IA, Gladden MH, McWilliam PN, Ward J; Control of dynamic and static nuclear bag fibers and nuclear chain fibers by gamma and beta axons in isolated cat muscle spindles. J Physiol; 265: 133-162, 1977.

8. Boyd IA; Two types of static gamma axons in cat muscle spindle. Q J Exp Physiol; 71: 307-327, 1986.

9. Gladden MH, Sutherland FI; Do cats have three types of static gamma axons? J Physiol; 414: 19P, 1989.

10. Gladden MH, McWilliam PN; The activity of

اینکه از تارهای کیسه‌ای، ثبت سلولی شود.

از آنجا که هرگونه تحریک تارهای اسکلتی موجب انقباض عضله و تار شدن تصویر در میکروسکوپ می‌شود، نمی‌توان بسیج نرونها گاما را همزمان با نرونها آلفا مشاهده نمود. ولی اغلب مواردی که انقباض تنوسیماس رخ می‌داد، Db_1 و Sb_1 کمی قبل از انقباض منقبض شده بودند. شاید این تأخیر در بسیج نرونها آلفا، در مقایسه با گاما، بدلیل بروز پدیده جمع فضایی در نرونها تراکت هرمی^۱ در نزدیکی نقطه تحریک در SMC باشد. Phillips ادعا نموده است که: حتی با تحریکات زیر ترشولد، نرونها هرمی در قشر مغز در شعاعی به اندازه چهار میلیمتر نیز از خود، قطاری از پتانسیل عمل نشان می‌دهند (۱۶). بنابراین با این شواهد، غیرممکن نیست که با شدت محرک زیر آستانه^۲ در نرونها هرمی جمع فضایی عارض شده و در نهایت موجب انقباض عضله تنوسیماس شوند. از طرف دیگر ممکن است، آکسونهای بتا^۳ که هم تارهای عضله اسکلتی (خارج دوکی) و هم تارهای داخل دوکی را عصب‌کشی می‌کنند؛ در تحریک SMC بسیج شده باشند. با توجه به اصل Henneman، آکسونهای بتا دینامیک (β_d) قبل از نرونها آلفا که منحصرأ به تارهای اسکلتی می‌روند بسیج می‌شوند (۷). McWilliam این آکسونها را مطالعه نمود و گزارش داد که سرعت هدایت پیام عصبی در آنها کمتر از نرونها آلفا است (۱۸).

بنابراین مطالعه حاضر نشان می‌دهد که در گریه نه تنها SMC، می‌تواند نرونها دینامیک و استاتیک گاما را مستقل از یکدیگر کنترل کند، بلکه این توانایی را دارد که حداقل دو نوع از سه نوع نرونها گاما استاتیک را نیز مستقل از یکدیگر کنترل نماید.

1. Pyramidal Tract
2. Sub-Threshold
3. Beta (β) Axons

منابع

1. Vedel JP, Mouillac-Baudevin J; Control de l'activite des fibers fusimotrices dynamiques et statiques par la formation reticulee mesencephalique chez le chat. Exp Brain Res; 9: 307-345, 1969 [Translated to english].
2. Vedel JP, Mouillac-Baudevin J; Controle pyramidal de l'activite des fibers fusimotrices dynamiques et statiques chez le chat. Exp Brain Res; 10: 39-63, 1970 [Translated to english].
3. Gladden MH, McWilliam PN; The activity of intrafusar muscle fibers during cortical stimulation in the cat. J Physiol; 273: 28-29P, 1977a.
4. Gladden MH; The activity of intrafusar muscle fibers during central stimulation in the cat. In Muscle receptors and movement, eds. Taylor A and Prochazka A, PP.109-122. London: MacMillan, 1981.
5. Baker D, Emonet-DEnand F, Laporte Y, Proske U, and Stacey MJ; Morphological identification and



intrafusal muscle fibers in anesthetized, decerebrate and spinal cats. *J Physiol*; 273: 49-50P, 1977b.

11. Kuschinsky W, Wahl M, Bosse O, Thureau K; Perivascular potassium and pH as determinants of local pial arterial diameter in cats. *Circ Res*; XXXI: 240-247, 1972.

12. Asgari A, Gladden MH; Recruitment of intrafusal muscle fibres from the sensorimotor cortex in tenuissimus muscles of cats under barbiturate anaesthesia. *J Physiol*; 429: 9P, 1990.

13. Barker D, Emonet-DEnand F, Harker DW, Jami L, Laporte Y; Distribution of fusimotor axon to intrafusal muscle fibers in cat tenuissimus spindle as determined by the glycogen-depletion method. *J Physiol*; 261: 49-69, 1976b.

14. Laporte Y; On the intrafusal distribution of dynamic

and static fusimotor axons in cat muscle spindles. *Prog Brain Res*; 50: 3-10, 1979.

15. Boyd IA; The response of fast and slow nuclear bag fibers and nuclear chain fibers in isolated cat muscle spindles to fusimotor stimulation and the effect of intrafusal contraction on the sensory endings. *Q J Exp Physiol*; 61: 203-254, 1976.

16. Philips CG; Cortical motor threshold and the thresholds and distribution of excited betz cell in the cat. *Q J Exp Physiol*; 41: 70-84, 1956.

17. Henneman E, Somjen G, Carpenter Do; Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *J Neurophysiol*; 28: 560-580, 1965.

18. McWilliam PN; The incidence and preparation of β axons to muscle spindles in the cat hindlimb. *Q J Expl Physiol*; 60: 25-36, 1975.

