

## KAS İĞCİKLERİ II. FİZYOLOJİK İZELLİKLER

x) Dr. Üner TAN

### Ö Z E T :

*Kas iğciklerinin uygun uyararı ekvatoryal bölgenin uzamasıdır. Bu mekanik olay miyelinsiz aferent sonlanmaların depolarizasyonuna ve aferent lifin miyelinli kısmında aksiyon potansiyellerinin oluşmasına neden olur. Kas iğcikleri, hassas hareketlerin yapılmasını sağlayan kaslarda relatif olarak fazla sayıda bulunurlar. Postür kaslarında da çok sayıda kas iğciği mevcuttur. Ekstrafuzal kasın uzatılması esnasında özellikle primer aferentlerde (dinamik cevap), devamlı uzama halinde ise özellikle sekonderlerde (statik cevap) impuls aktivitesi artar. On mikron gibi çok küçük amplitütlü, 200-300 Hz gibi yüksek frekanslı vibrasyonda özellikle primerler aktive edilebilirler. Sekonderlerin çoğu vibrasyondan etkilenmez. Dinamik gama lifleri kas iğciğinin dinamik cevabını, statikler ise statik cevabını artırırılar. Kas iğcikleri miyelinsiz sempatik sinir lifleri tarafından da sinirlendirilirler. Bu liflerin uyarılması kas iğciği impuls aktivitesini önce artırır sonra azaltır.*

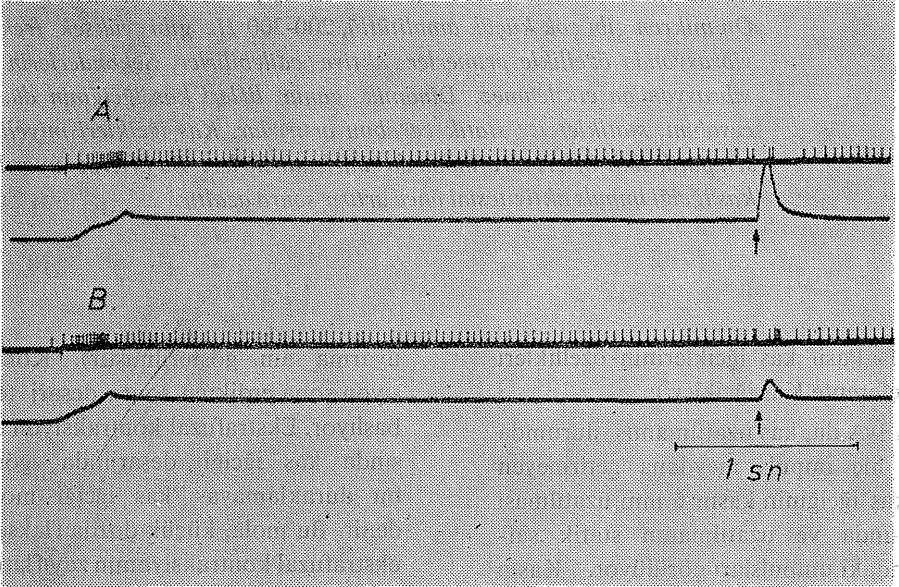
1- Pasif kas iğciklerinin özellikleri (De-eferente Kas iğcikleri);

Şekil 1-A da, kas uzatılmamış durumda iken hiç impuls meydana getirmeyen bir kas iğciğinin kasın 6 mm uzatılması esnasında ve uzatılmanın statik safhasındaki uimpulsları görülüyor. Kasın 6 mm uzatıldığını gösteren bu kas iğciği deşarjı, ekstrafuzal kasa tatbik edilen bir uyararla kontraksiyon meydana geldiği zaman duruyor, (okla

uyarma anı gösterilmiştir). Kontraksiyon sona erdikten sonra deşarj tekrar başlıyor. Ekstrafuzal kontraksiyon esnasında kas iğciği deşarjında görülen bu duraklamaya "kas iğciği molası" denir. Bu mola, küçük dozda flaksedille ekstrafuzal kontraksiyonun zayıflatılması ile kısılır (şekil : I B). Kontraksiyon esnasında meydana gelen kas iğciği molasının nedeni, kas iğciklerinin ekstrafuzal kas liflerine paralel olmaların

dan dolayı, kasın uzatılması ile bu reseptörlerinde kısılmasıdır. Bazı kas içcikleri, eferent sinirin alfa liflerinin uyarılması esnasında, kontraksiyonun başlan-gıcında deşarj meydana getirirler Ekstra-fuzal lifleri sinirlendiren alfa lifleri tara-fından innervé edilen bu kas içcikleri, ektrafuzal kantraksiyonun gevşeme saf-hasında da bir gurup impuls meydana getirirler (şekil : 1 A ve B). Bu gevşeme esnasında meydana gelen kas iç-ciği uzamasına bağlanıyor. Fakat flak-sedille ektrafuzal kontraksiyon ve bu-nun sonucu uzama azaltıldığında bu deşarjin dahada artığı görülür (Şekil: 1 B , Tan: Yayınlanmamış bulgu). Bu nedenle, gevşeme esnasında meydana gelen kas iç-ciği aktivitesini sadece post-kontraktıl uzamaya bağlamak doğru olmaz kanısındayım.

a) *Pasif primerlerin uzatılması:* Pri-merler, kasın uzama hızını ve statik uzunluğunu ölçerler. Bunların deşarj frekansı, kasın uzama hızı ve uzun-luk miktarı ile artar (Matthews, 1933). Kasın uzatılmasının dinamik safhası bittikten sonra 8-10 saniye içinde primerlerin deşarj frekansı statik değere ulaşır. Bu hıza duyarlı faza "dinamik faz" son sabit hızlı fazada "statik faz" denir (Katz 1950 a., b). Jeneratör po-tansiyelinde de bu iki fazı görmek mümkündür. Primerlerde deşarjın mey-dana gelişini açıklayan bugünkü teori "mekanik teori"dir. Bu teoriye göre intrafuzal liflerin elastik akvatoryal bölgesinin herhangi bir şekilde uza-tılması, bu bölgeyi saran miyelinsiz primer sonlanmaların depolarizasyonuna sebep olur. Primer sonlanma-



Şekil : 1. Ektrafuzal kasın uzatılması esnasında kaydedilen kas iç-ciği impulsarı. A. Gastrocnemius kasının 30 mm/sn hızla 6 mm uzatılması arasında meydana gelen kas iç-ciği impulsarı (yukarda; aşağıda miyogram). Okla gösterilen anda kas indirekt olarak uyarıldı: kas iç-ciği molası ve kontraksiyonun gevşeme fazında "burst". B aynı kas iç-ciği, fakat ektrafuzal kontraksiyon flaksedeille zayıflatıldıktan sonra: kas iç-ciği molasında kasılma ve kontraksiyonun gevşeme fazında izlenen kas iç-ciği aferent deşarjının artışı (kendi laboratuvarımızdan, yayınlanmamış bulgu).

larında oluşan jeneratör potansiyeli de, ilk komşu Ranvier düğümünde depolarizasyon meydana getirerek iletilen aksiyon potansiyellerini doğurur. Zincir çekirdekli lifleri saran primerler muhtemelen, dinamik fazdan statik faza geçişi sağlarlar.

#### b) Pasif sekonderlerin uzatılması:

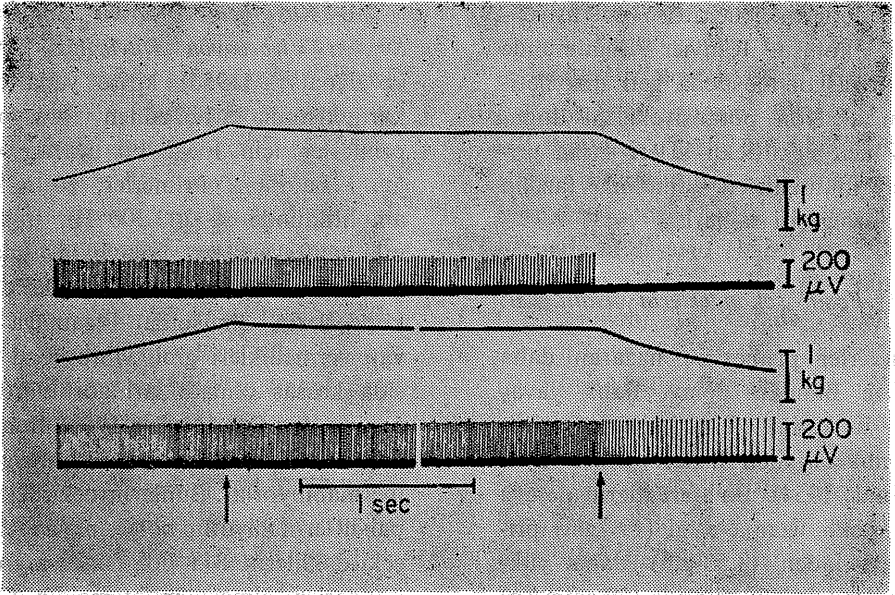
Sekonderler primerlere nazaran daha ince ve bundan dolayı daha yavaş ileten kas içiği eferentleridir. Çapları 4-12 mikron, ileti hızları 24-72 m/sn dir (Hunt, 1954). Bu aferentlerin deşarjı için gerekli uzama eşiği (19 gm) primerlerinkinden (3,5 gm) daha yüksektir. Uzama hızı eşiğide (29 smm/sn) primerler kinden (3 smm/sn) yüksek bulunmuştur (Tamaki, 1967).

Sekonderlerin en önemli özelliği, dinamik fazlarının ancak önemsiz derecede belirgin oluşudur. Primerler daha çok kasın uzama hızındaki değişiklikleri bildirdikleri halde, sekonderler hem dinamik hemde statik uzunluğunu ölçerler (Lundberg ve Winsbury, 1960; Harwey ve Mathews, 1961). Şekil 2 de bir primer (üstte) ve bir sekonder (altta) aferent lifinde kas uzatılmasının dinamik ve statik fazlarında meydana gelen impulslar görülüyor. Kasın geçmesi esnasında primerlerin deşarjı birden bire durduğu halde, sekonderlerin deşarjı ancak tedricen azalıyor. Sekonderlerin bu özelliği, intrafuzal liflerdeki lokalizasyonlarına bağlı olabilir. Sekonderler primerler gibi ekvatoryal bölgenin santral kısmında, yani en fazla elastik olan bölgesinde bulunmuş, daha visköz bölgede olduklarından primerler kadar elastik ve visköz kuvvetlerin etkisine maruz kalmazlar.

c- Kas içiği Aferent Sonlanmalarında Virbrasyon Duyarlığı: Granit ve Henatsch (1956), kirşe yada kasın karın kısmına tatbik edilen vibrasyonun primerler için ideal bir uyaran olduğunu buldular. Primerler, 10 mikron amplitüdünde ve 200-300 Hz frekans-taki vibrasyonları kolaylıkla takibedebilirler (Brown ve ark. 1967). Sekonderlerin sinüsoidal uzamaya cevap vermedikleri gibi, vibrasyona karşıda kassas olmadıkları görüldü (Bianconi ve Van Der Meulen, 1963). Bununla beraber, bazı sekonderler vibrasyonla uyarılabilirler. Bunların çekirdek torbalı liflerin miyotüp bölgesini yada zincir çekirdekli S 1 bölgesini saran sekonderler olması muhtemeldir. Genel olarak, kas içiği aferentlerinin vibrasyon duyarlılığının ileti hızı ile arttığı söylenebilir (bakn. Bianconi ve Van Der Meulen, 1963). Grüsser ve Thiele (1963)'ye göre, sekonderler 150 Hız lik vibrasyonları takibedebilirler. Fakat bu araştırmacılar 6 mm gibi yüksek vibrasyon amplitüdü kullandılar ve kası önceden 4-5 mm gerdiler.

d- Ekstrafuzal kontraksiyonun kas içiklerine etkileri: Primerlerin çoğu, şekil 1 A da görüldüğü gibi, ekstrafuzal kontraksiyon esnasında "mola" meydana getirirler. Sekonderlerde de kas içiği molası mevcuttur. Fakat bunun için daha kuvvetli kontraksiyona ihtiyaç vardır (Bessou ve Laporte, 1962).

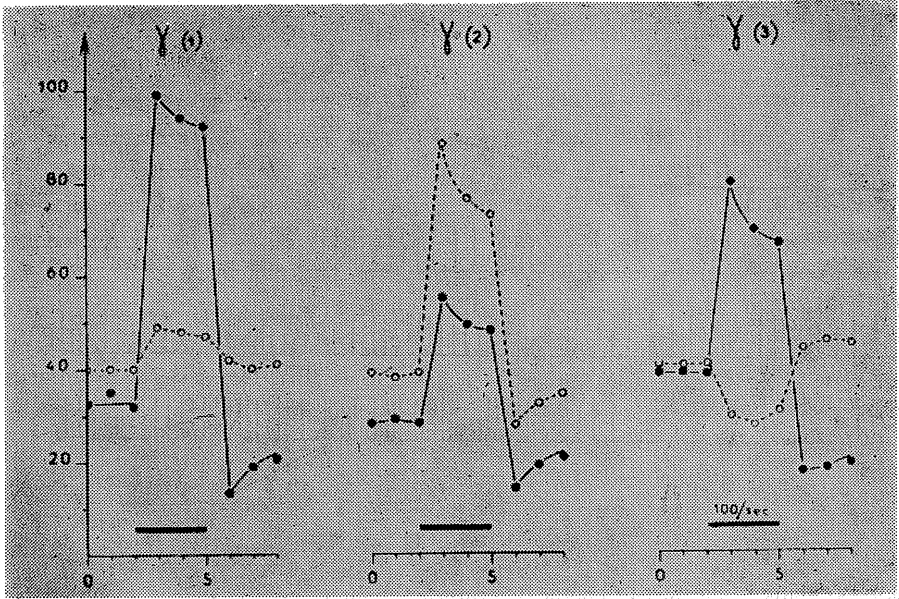
II. Kas içiklerinin Fuzimotor Lifler Tarafından Aktivasyonu: İtrafuzal liflerin kontraktıl enine çizgili polar bölgeleri kasıldığı zaman ekvatoryal bölge uzar ve bu bölgeyi saran aferent spirali çeker. Bunun böyle olduğu Boyd (1966) tarafından gösterildi. Böylece mekanik olarak uyarılan aferent liflerde eksitas-



Şekil: 2. Primer ve sekonder aferentin ektrafuzal kas uzatılması ve gevşetilmesinde verdiği cevaplar. Üstten birinci ve üçüncü sırada miyogram; üstten ikinci ve dördüncü sıralarda, sırası ile, bir primer ve bir sekonder aferentin meydana getirdiği impulsalar.

yon başlar ve iletilir. Polar bölgede sonlanan fuzimotor liflerin repetitif uyarılması esnasında, ektrafuzal kontraksiyonun sebep olduğu mola koybolur ve impulsarla doldurulur (Matthews, 1933; Leksell, 1945). Granit ve Kaada (1952) kas içciklerinin ve bunları sinirlendiren gama liflerinin, beyin sakında, serebrum ve serebellumda bulunan çeşitli bölgeler tarafından aktive edildiği yada inhibisyona uğratıldığını gösterdiler. Primer ve sekonderler, gama lifleri tarafından çok farklı şekilde etkilenebilirler. Bunun böyle olduğunu Bessou ve Laporte (1962) şöyle bir deneyle göstrediler (şekil: 3). Kedinin tenuissimus kasında bulunan bir kas iççiğinden bir primer ve birde sekonder aferent fonksiyonel olarak izole edildi. Birinci gama lifi (gama 1) 100 Hz ile tetanize edildiğinde, primer aferentteki deşarj frekansının (kapalı

yuvarlaklar) çok fazla, sekonder aferentteki deşarj frekansının (açık yuvarlaklar) az arttığı bulundu. İkinci bir (gama eferentinin game 2) tetanizasyonu esnasında ise tersi görüldü. Buna karşılık üçüncü gama lifinin (gama 3) tetanizasyonu esnasında sekonder aferent deşarj frekasında azalma, primer aferent deşarj frekansında artma meydana geldi. O halde bazı gama lifleri primerlerin, diğerleri sekonderlerin aktivitesini özellikle arttırıyor. Gama 3 lifi çekirdek torbalı lifi uyarılmış olabilir. Bu esnada zincir çekirdekli lif kısalabileceğinden bunun aktivitesinde azalma meydana gelebilir. Boyd (1966), tenuissimus kas içciklerinde, fuzimotor stimülasyonu esnasında, zincir çekirdekli liflerin kasıldığını ve çekirdek torbalı lifin çekilerek kısalıldığını mikroskop altında izledi. O halde, fuzimotor etkilerin en azından



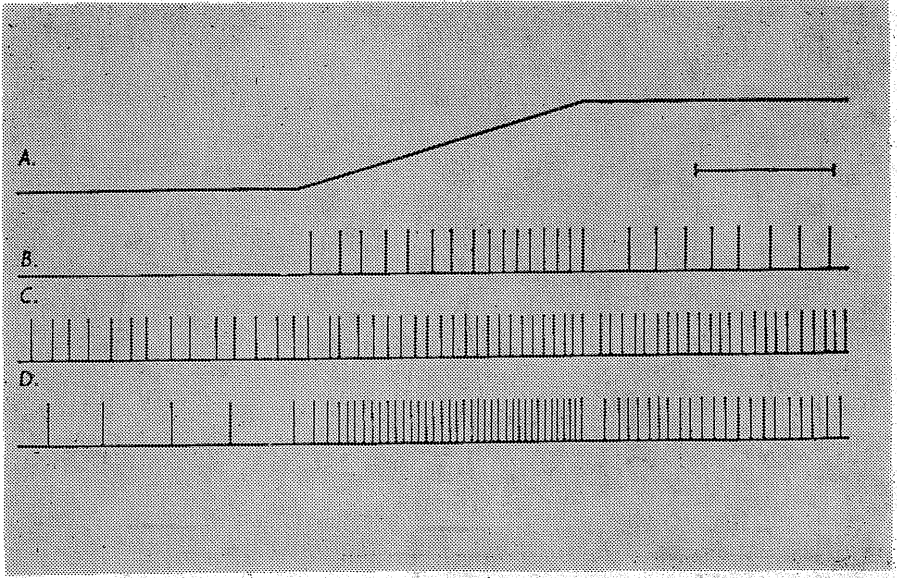
Şekil 3, Bir primer (kapalı yuvarlaklar) ve bir sekonder (açık yuvarlaklar) aferentin impuls aktivitesine üç ayrı gama lifinin tetanizasyonuna etkileri. Ordinat: Aferent impuls frekansı, Absbis: zaman. Primerin aferent deşarj frekansında artma meydana geldi. O halde bazı gama lifleri primerlerin, diğerleri sekonderlerin aktivitesini özellikle artırıyor. Gama 3 lifi çekirdek torbalı lifi uyarılmış olabilir, gelebilir. Bu esnada bunun aktivitesinde azalma meydana

bir kısmı, intrafuzal lifler arasındaki mekanik etkileşim ile açıklanabilir.

a) *Dinamik ve Statik Fuzimotor Lifleri:* Fuzimotor gama lifleri, dinamik ve statik olmak üzere iki grupta toplanabilirler (Metthews, 1962). Dinamik gama lifleri, primerlerin aktivitesini kasın dinamik durumunda artırır (şekil: 4).

Statik gama lifleri sekonderlerin ve primerlerin impuls aktivitesini statik fazda artırır; fakat dinamik gama lifleri sekonder aferent deşarjda herhangi bir değişikliğe sebep olmuyorlar (Appelberg ve ark. 1965). Ektrafuzal kas-

ın triangular uzatılması esnasında fuzimotor gama stimülasyonu ayrıntılı olarak Lennerstrand (1968) tarafından araştırıldı. Bütün primer sonlanmalarda, pozisyon duyarlılığının dinamik gama liflerinin uyarılması esnasında değişmediği yada azaldığı görüldü. Buna karşılık, uzama hızını ölçen dinamik aktivitede artış kaydedildi. Statik fuzimotor gama liflerinin uyarılması iki etki gösteriyor; birinde durum duyarlılığı artmıyor yada azalıyor; diğerinde ise kas içiğinin durum duyarlılığı artıyor. Bu etki aferentin primer yada sekonder oluşuna göre değişmiyor.



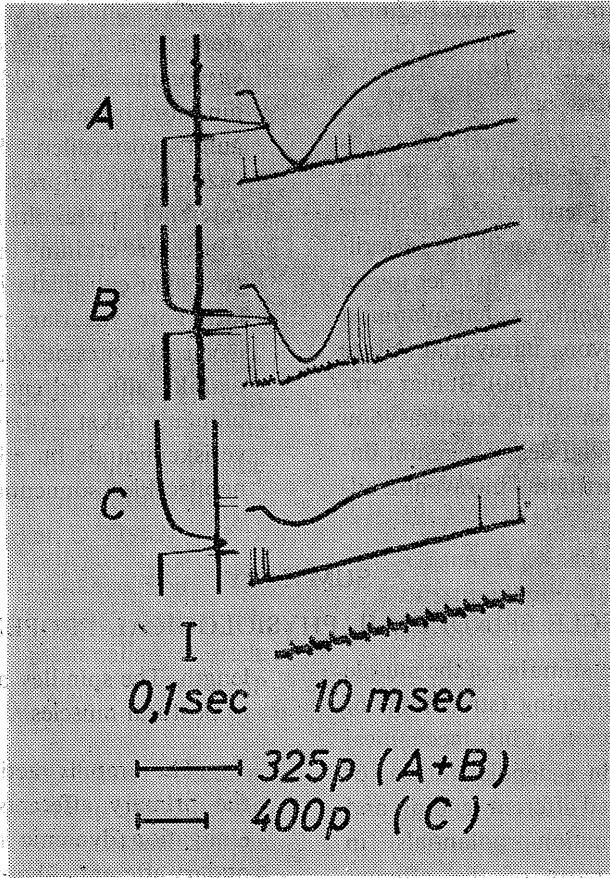
Şekil : 4. Statik ve dinamik fuzimotor liflerin uyarılmasının primer aferent impuls etkivitesine etkileri. A. (üstte) myogram; B. kas 30 mm/sn hızla 6 mm uzatılmış durumda kaydedilen impulslar; C. statik fuzimotor lifin uyarılması esnasında; D. dinamik fuzimotor lifin uyarılması esnasında kaydedilen impulslar. Statik gama lifleri sekonderlerin ve primerlerin impuls aktivitesini statik fazda artırır; dinamik gama lifleri sekonder aferent deşarjda herhangi bir değişikliğe sebep olmuyorlar (Appelberg ve ark. 1965). Ekstrafuzal kasın triangular uzatılması esnasında fuzimotor gama stimülasyonu ayrıntılı olarak Lennerstrand (1968) tarafından araştırıldı. Bütün primer sonlanmalarda, pozisyon duyarlığının dinamik gama liflerinin uyarılması esnasında değişmediği yada azaldığı görüldü. Buna karşılık, uzama hızını ölçen dinamik aktivitede artış kaydedildi. Statik fuzimotor gama liflerinin uyarılması iki etki etki gösteriyor; birinde durum duyarlığı artmıyor yada azalıyor; diğesinde ise kas içiğinin durum duyarlığı artıyor. Bu etki aferentin primer yada sekonder oluşana göre değişmiyor.

b) *Intrafuzal Liflerin Alfa Innervasyonu*: Motor sinirin uyarılması ile meydana getirilen ekstrafuzal kontraksiyon esnasında, bazı kas içiciklerinin deşarj molasının başlangıcında, ekstrafuzal kontraksiyonun ayağında, sayısı birden üçe kadar değişen impulslar görüldü (Hunt ve Kuffler, 1951 b). Şekil 5 de böyle bir kas içiği görülüyor. Kas miyografa asılmadan kasa giren sinir tek şokla uyarılırsa, kas içiği molasının başlangıcında üç adet impuls mey-

dana geliyor (şekil : 5 A, solda mola, sağda üç impuls). Bunlara Hunt ve Kuffler tarafından "early discharge" (erken deşarj) adı verildi. Kas miyografa asıldıktan sonra, kasın sınırı alfa şiddetinde uyarılırsa, ekstrafuzal kontraksiyonun uyarar şiddeti ile arttığı, bu esnadaki kas içiği molası ve erken deşarjlar şekil 5, B C ve D de gösterilmiştir. Hunt ve Kuffler bu deşarjın kas içiciklerinin alfa lifleri tarafından uyarılması sonucu meydana geldiğini ka-

bul etmediler. Çünkü, ön kök liflerinin ayrılarak uyarılması esnasında bu deşarjın kaybolduğunu gördüler. Buna karşılık, Haase, Meuser ve Tan (1966) Ön köktesi alfa eferent liflerini tek liflere ayırmağa ve tek alfa lifinin uyarılması ile de bu deşarjın meydana geldiğini göstermeğe muvaffak oldular. Ayrıca bu araştırmacılar, bir kas içiğindeki erken deşarjın birkaç komşu segmentteki alfa liflerinin bu kas içiğine konvergensi sonucu meydana gelebildiğini izlediler.

Böylece erken deşarjın kas içiğlerinin alfa innervasyonu sonucu meydana geldiği gösterildi. Bu konuda önemli bir soru alfa innervasyonunun direkt olarak alfa motonöronlarının aksonları tarafından mı yoksa kurbagalarda olduğu gibi ekstafuzal kas liflerinin innervasyonunu sağlayan alfa aksonunun bir yandaldı (beta lifi, Barker, 1967) tarafından mı oluştuğuna ilişkindir. Haase gurubu bağımsız alfa innervasyonu tezini savunurken, Laporte gurubu (Bessou,



Şekil: 5. Alfa kas içiği A, kas miyoğrafa asılmamış durumda kaydedilen spontan (solda) ve alfa eferentinin uzatılması esnasında kaydedilen impulsar (sağda) B, C ve D kas miyoğrafa asıldıktan sonra artan uyarın şiddetlerinde kasın indirekt olarak uyarılması esnasında kaydedilen ekstafuzal kontraksiyonlar (en solda) spontan deşarj esnasında meydana gelen kas içiği motoları (soldan ikinci sırada) ve erken deşarjlar (en sağda, miyogramla birlikte).

Enonou, Emoniet - Denend ve Laporte, 1965) ikinci olasılık üzerinde durdu. Bununla ilgili son çalışma Laporte gurubundan geldi (Elleway ve ark., 1972). Bu arařtırıcılar, tibialis anterior, extensor digitorum logus ve flexor hallucis longus kaslarını innerve eden, ileti hızları 50-105 m/sn olan 1813 aksondan 1793 (% 98) ünün uyarılması esnasında ektrafuzal kas liflerinde aksiyon potansiyeli meydana geldiğini kabul ettiler. Çünkü bu lifler kasiğciklerinide etkiliyorlardı. Bu sonuçlara göre Laporte gurubu bağımsız kas iğciğı alfa innervasyonunun olamayacağını gösterdiler.

III. *Kas iğciklerinin Sempatik Innerasyonu*: Çeşitli arařtırıcılar tarafından memeli kas iğciklerinin ince miyelinsiz lifler tarafından innerve edildiğı gösterildi (bakn. Barker, 1948). Bu lifler uygun sempatik ganglionların haraplanması sonucu dejenerasyona uğruyorlar (Hines ve Tower. 1928, Hunt 1960). Bunlar sempatik liflerin uzun süreli tetanizasyonu esnasında, kas iğciğı deşarj eşiğinin önce azalıp sonra arttığını, intravenöz ad-

renalin enjeksiyonu ile bu etkilerin yeniden meydana getirilebildiğini buldu. Ayrıca yüksek dozlarda adrenalinin kas iğciğı impuls aktivitesini azalttığı görüldü. Adrenalinin bu etkisi vazokonstriksiyona bağılandı (Paintal, 1959â; Bhools ve ark. 1962). Noradrenalin, iskemi ve adrenerjik olmayan vazokonstriktör madde vazopressinin kas iğciğı impuls aktivitesine etkileri ayrıntılı olarak Kayaalp ve ark., (1970) tarafından arařtırıldı. Bu arařtırıcılar, noradrenalinin bütün primer ve sekonder aferentlerde meydana gelen impuls aktivitesini azalttığını, eferentlerin % 30 unda başlangıç aktivasyonuna sebep olduğunu, vazopressinin noradrenalinden daha zayıf olduğunu gösterdiler. Buna karşılık bir vazodilatatörle (prostaglandin E 1, izoprotorenol, metakolin) birlikte verilirse depressör etkinin antagonize edildiğı yine aynı çalışmada izlendi. Bu sonuçlara göre yazarlar, noradrenalinin kas iğciğı aktivitesine olan etkilerinin esas olarak alfa adrenerjik etkiye bağı olduğu, fakat vazokonstriksiyonun ve iskemininde bu etkiye katkıda bulunabilecekleri sonucuna vardılar.

## SUMMARY

### MUSCLE SPINDLES: II. PHYSIOLOGICAL PROPERTIES

The adequate stimulus of the muscle spindle is a lengthening (stretching) of the equatorial region. This mechanical stimulus results in a depolarization of the non-myelinated afferent ending and production of action potentials in the myelinated parts of the afferent fibres.

There are relatively more muscle spindles that are responsible for high-skill motions with minor differences in

length. The spindles also are abundant in postural muscles.

The impuls activity increases in the primary afferents during muscle elongation (dynamic response) the secondary afferents show increased activity when the muscle is already lengthened (static response).

Vibration of high-frequency (200-300 Hz). and very low amplitude (10 micron)



activates especially the primary endings. Most of the secondary endings are not affected by vibration.

The dynamic Gamma fibers increase the dynamic response of the muscle spindle; the static fibers increase the static response.

#### K A Y N A K L A R

- 1- Appelberg, B., Bessou, P., Laporte, Y. : Effects of dynamic and static fusimotor gamma fibers on the responses of primary and secondary endings belonging to the same spindle. *J. Physiol.* 177: 29-30P (1965).
- 2- Barker, D.: The innervation of the mammalian skeletal muscle. In: *Myotatic, Kinesthetic and vestibular Mechanisma.* Ciba Symposium (1967).
- 3- Bessou, P., Laporte, Y. : Responses from primary and secondary endings of the same neuromuscular spindle of the tenuissimus muscle of the cat. *Symposium on Muscle Receptors.* ed. by Barker, D. (1962).
- 4- Bhoola, K. D., Diete-Spiff, K., Webster, R. A. : The effect of adrenaline on mammalian muscle spindles. *J. Physiol.* 164: 16P (1962).
- 5- Bianconi, R., Van Der Meulen, J. P.: The response to vibration of the end organs of mammalian muscle spindles. *J. Neurophysiol.* 26: 177-190 (1963).
- 6- Boyd, I. A. ; Davey, M. R.: The distribution of two types of small motor nerve fibre to different

The muscle spindles are also innervated by non-myelinated sympathetic nerve fibers. The excitation of these fibers first increases then decreases the impulse activity of the muscle spindles.

- muscles in the hind limb of the cat. *Muscular Afferents and Motor Control.* Nobel Symposium I, by Granit, R., Stockholm (1966).
- 7- Brown, M. C., Engberg, C., Matthews, P. B. C.: The relative sensitivity to vibration of muscle receptors of the cat. *J. Physiol.* 192 : 773-800 (1967).
- 8- Elleway, P. H., Emonet - Denend, F., Juffray, M., Laporte, Y. : La of exclusively fusimotor alpha axo extensor leg muscles of the cat. *J. Neurophysiol.* 3: 1489-153 (1972).
- 9- Granit, R., Henatsch, H.-D.: Gamma control of dynamic properties of muscle spindles. *J. Neurophysiol.* 19: 346-366 (1956).
- 10- Granit, R., Kaada, S.B. R.: Influence of stimulation of central nervous structures on muscle spindles in the cat. *Acta physiol. Scand.* 27: 130-160 (1952).
- 11- Grüsser, O. J., Thiele, B.: Reaktionen primärer und sekundärer Muskelspindelafferenzen auf sinusförmige mechanische Reizung. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* 300: 161-184 (1968).
- 12- Haase, J., Meuser, F. P., Tan. Ü: Die Konvergenz fusimotorischer alpha Impulse auf de-efferente Flex-

- crspindeln den Katze. Pflügers Arch. ges. Physiol. 289: 50-58 (1966).
- 13- Haywey, R. J., Matthews, P. B. C.: The response of de-efferented muscle spindles endings in the cat's soleus to slow extension of the muscle. J. Physiol. 157: 37-392 (1961).
- 14- Hines, M., Tower, S. S. : Studies on the innervation of skeletal muscles. II. of muscle spindles in certain muscles of the kitten. Bull. Johns Hopkins Hosp. 42: 264-308 (1928).
- 15- Hunt, C. C.: The effect of sympathetic stimulation on mammalian muscle spindles. J. Physiol. 151: 332-341 (1969).
- 16- Hunt, C. C., Kuffler, S. W. : Stretch receptor discharges during muscle contraction. J. Physiol. 113: 298-316 (1951 b).
- 17- Katz, B. : Depolarization of sensory terminals and the interaction of impulses in the muscle spindle. J. Physiol. 111: 261-282 (1950 b).
- 18- Katz, B. : Action potentials from a sensory nerve ending. J. Physiol. 111: 248-260 (1950 a).
- 19- Kayaalp, S. O., Kucera, J., Smith, C. M. : Analysis of muscle spindle afferent responses to norepinephrine and ischemia. In: Research in muscle development and the muscle spindle. pp.: 422-435 (1970).
- 20- Leksell, L.: The action potential and excitatory effects of the small ventral root fibres to skeletal muscle. Acta physiol. Scand. 10: suppl. 31 (1945).
- 21- Lennerstrand, G. : Dynamic analysis of muscle spindles in the cat. Thesis, Korallinske Institutet, Stockholm (1968)
- 22- Lloyd, D.P.C.: Neuron patterns controlling transmission of ipsilateral hind limb reflexes in cat. J. Neurophysiol. 6: 293-314 (1943).
- 23- Lundberg, A., Winsbury, G.: Selective adequation activation of large afferents from muscle spindles and Golgi tendon organs. Acta physiol. Scand. 49: 155-164 (1960).
- 24- Matthews, B.H.C.: Nerve endings in mammalian muscle. J. Physiol. 78: 1-33 (1933).
- 25- Matthews, P.B.C.: The differentiation of two types of fusimotor fibre by their effects on the dynamic response of muscle primary ending. Quart. J. exp. Physiol. 47: 324-333 (1962).
- 26- Paintal, A.S.: Facilitation and depression of muscle stretchreceptors by repetitive antidromic stimulation, adrenaline and asphyxia. J. Physiol. 148: 252 (1959)
- 27- Tamaki, T. : Muscle spindle and tendon organ discharges during phasic muscle stretching. J. Chiba Med. Soc. 43: 35-36 (1967).