

PROPRIOCEPTIVNI REFLEKSI I REGULACIJA POKRETA*

J. A. Vučo i R. J. Anastasijević
Institut za medicinska istraživanja, Beograd

Primljeno 10. XI. 1988.

Osim direktnog uticaja nervnih impulsa poreklom iz senzitivnih završetaka neuromišićnih vretena, na skeletnomotorne neurone, veliki deo njihove refleksne aktivnosti nastaje i usled pritanja impulsa koji, posredstvom „gama-petlje“, dospevaju do ovih motornih neurona. Modulacije učestanosti pražnjenja fuzimotornih neurona odvijaju se paralelno sa onima koje se javljaju u aktivnosti skeletnomotornih neurona u trenutku naglog porasta α , takođe, i za vreme malih oscilacija refleksne napetosti *m. triceps surae* decerebrisane mačke. U drugim slučajevima spinalnih refleksnih aktivnosti, aferentni impulsi iz receptora u mišićima mogu aktivirati nezavisno bilo skeletnomotorne, bilo fuzimotorne neurone. Aktivnost fuzimotornih neurona, prema ovim rezultatima, ne bi predstavljala glavni podsticaj refleksnoj aktivnosti skeletnomotornih neurona već bi, u zajednici sa aferentnim pražnjenjem neuromišićnih vretena, ukazivala na odstupanja od očekivane ili planirane putanje pokreta i time predstavljala njen model.

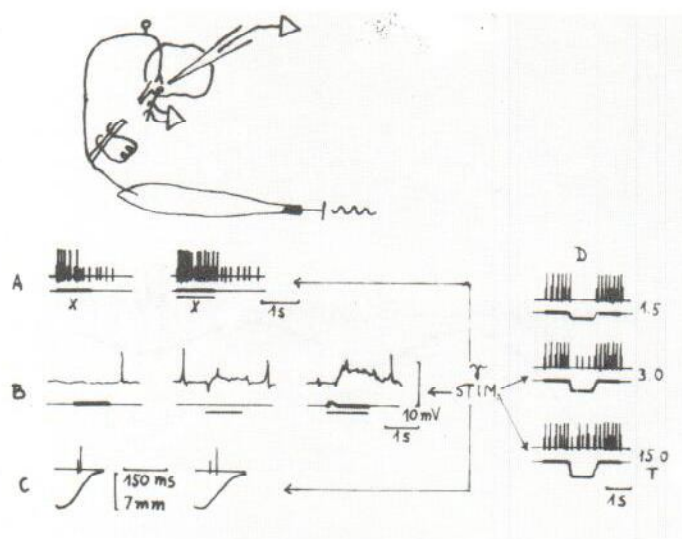
Refleks na istezanje mišića do te mere je rasprostranjen u nervnom sistemu životinja, pogotovu u viših sisara, da se pogrešno smatra da je dovoljno dobro proučen i da zbog toga ne zaslužuje da bude objekat daljih istraživanja. Pojednostavljeno gledano, kako se to danas često čini, sve što se odigrava u ovome spinalnom propioceptivnom refleksu, svodilo bi se na razdraženje primarnih senzitivnih završetaka neuromišićnih vretena koje potom dovodi do monosinaptičke aktivacije motornih neurona mišića koji je bio istegnut, kao i njegovih bliskih sinergista. Međutim, činjenice sakupljene istraživanjima ovoga refleksa, koja su preduzimana tokom približno 3–4 poslednje decenije, nedvosmisleno pokazuju da je njegova jednostavnost samo prividna jer opisane nervne veze predstavljaju samo manji deo kompleksnog mehanizma kojim se obezbeđuje njegovo nesmetano funkcionisanje (1).

* Predavanje održano na sastanku u Zagrebu 9. i 10. XI. 1988. u povodu 40. obljetnice Instituta za medicinska istraživanja i medicinu rada Sveučilišta u Zagrebu.

Među mnogim učesnicima koji, u sklopu spinalnih segmentnih refleksa poreklom iz proprioceptora mišića, sudeluju u regulisanju pokreta, vidno mesto zauzimaju uticaji fuzimotornih (gama) neurona na neuromišićna vretena, kao i fuzimotornog sistema u celini na refleks na istezanje mišića. S obzirom na iskustva stečena u istraživanjima naše laboratorije pokušaćemo da damo odgovore na dva sledeća pitanja: koliko refleksni odgovor skeletnomotornih neurona, izazvan delovanjem adekvatnih nadražaja na neuromišićna vretena, zavisi i od istovremenog uticaja nervnih impulsa »gama-petlje« na ove neurone i u kojoj meri nastaju, pod uticajem autogenih refleksa mišića, paralelne modulacije aktivnosti skeletnomotornih i fuzimotornih neurona.

Procena efikasnosti nervnih impulsa »gama-petlje«

Na osnovi tzv. »servohipoteze« fuzimotornim neuronima pripisivana je prvobitno uloga primalaca »komandnog« ili »kontrolnog« signala koji se, posredstvom »gama-petlje«, dostavlja skeletnomotornim neuronima izazivajući refleksni odgovor ili voljnu kontrakciju odgovarajućih mišića (2). Međutim, posle niza teoretskih razmatranja akcije servomehanizma, kakav se zastupa »servohipotezom«, došlo se do uverenja da se učešće fuzimotornog sistema u regulisanju refleksa na istezanje mišića odvija po tipu »servoasistencije« (3–5). Osim toga, na osnovama podataka dobijenih procenivanjem graničnih vremenskih odnosa aktivnosti skeletnomotornih i fuzimotornih neurona: a) kada su usmerene ka mišićima čija se refleksna kontrakcija izaziva (6–9); b) za vreme lokomotornih pokreta intaktnih mačaka (10, 11); c) pokreta vilica mačaka za vreme žvakanja hrane (12, 13); i, konačno, d) za vreme voljne izometrijske kontrakcije mišića podlaktice ili prstiju šake čoveka (14–18) došlo se do saznanja da su skeletnomotorni i fuzimotorni neuroni najčešće jednovremeno aktivni, tj. da, u opisanim okolnostima, koaktiviraju. Zbog toga se javljaju nervni impulsi i u »gama-petlji« bez obzira na to koji je put, u sastavu spinalnih segmentalnih ili supraspinalnih puteva, otvoren nervnim impulsima ili odabran sa ciljem da se pokret započne i potom obavlja. Odmah se, međutim, postavlja pitanje u kojoj su meri, u pogledu učestanosti, prostornog rasporeda ili vremenskih obrazaca, oni dovoljni i adekvatno prilagođeni da mogu da proizvedu značajne uticaje na skeletnomotorne neurone i, sledstveno tome, na aktivnost mišića. Da nervni impulsi »gama-petlje« u zajednici sa onima poreklom iz senzitivnih završetaka neuromišićnih vretena, nastalih delovanjem istezanja ili vibriranja mišića na ove receptore, dovode do promena refleksnih aktivnosti skeletnomotornih neurona, ustanovljeno je našim ranijim istraživanjima čije rezultate ukratko iznosimo (slika 1). Istezanje ili vibriranje *m. triceps surae* decerebriranih mačaka uz istovremenu električnu stimulaciju distalnog dela presečenog prednjeg (sedmog lumbalnog i prvog sakralnog) korena kičmene moždine, dovoljnog intenziteta da bi se dostigao prag razdražljivosti gama-vlakana, dovodi do: (slika 1.B) porasta vrednosti postsinaptičkog potencijala razdraženja skeletnomotornih neurona i stvaranja propagirane aktivnosti ovih ćelija (19, 20); (A) potencijacije refleksnog pražnjenja skeletnomotornih neurona koju izaziva kratkotrajno ponavljano vibriranje mišića (21); (C) većeg faznog prednjačenja akcionih potencijala skeletnomotornih neurona u odnosu na sinusoidnu promenu dužine mišića (22); (D) kompenzovanje negativnog efekta skraćivanja mišića na aferentno pražnjenje



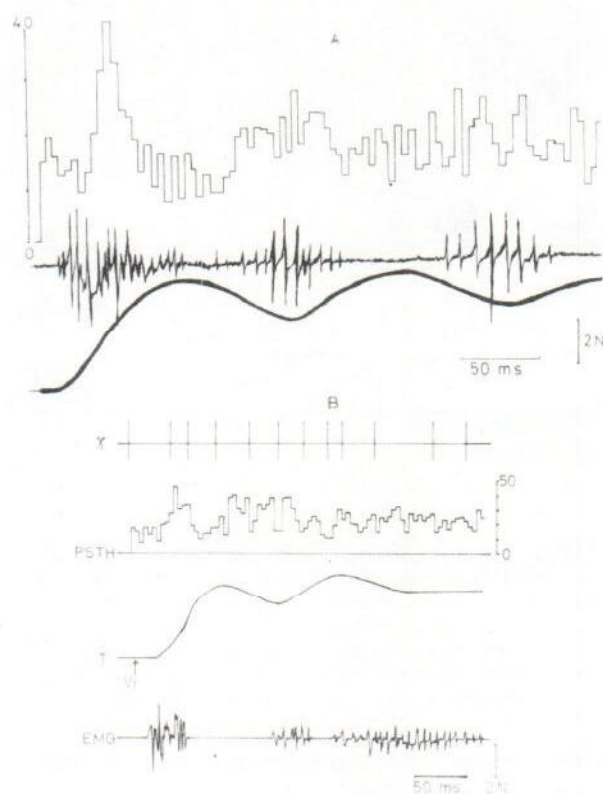
Slika 1. Obrasci refleksnih odgovora skeletnomotornih neurona na istezanje ili vibriranje mišića i stimulaciju aksona fuzimotornih neurona. Gornji deo slike predstavlja shemu eksperimentalnih postupaka. Gornji zapis: A, C i D – akcioni potencijali i B, promene potencijala membrane skeletnomotornih neurona. Donji zapis: miogram, zadebljanje linije poklapa se sa trajanjem vibriranja mišića. Amplituda vibriranja 50 μm , učestanost 200 Hz. Horizontalne linije u A i B označavaju trajanje fuzimotorne stimulacije. Rimski brojevi u A označavaju redni broj perioda vibriranja u seriji. (Modifikovano prema 20)

impulsa neuromišićnih vretena usled rasterećivanja njihovih centralnih senzornih delova (23).

Rezultati prikazanih eksperimenata ukazivali bi na široke mogućnosti regulisanja refleksnog odgovora skeletnomotornih neurona učešćem nervnih impulsa »gama-petlje« da se odmah ne postavlja pitanje da li i u kojoj meri skeletnomotorni neuroni, za vreme lokomocije intaktnih laboratorijskih životinja ili obavljanja voljnih pokreta čoveka zahtevaju aferentnu podršku i onih nervnih impulsa koji se u senzitivnim završecima neuromišićnih vretena istovremeno stvaraju pod uticajem motorne inervacije ovih receptora (24–26). Veliku teškoću u rešavanju ovih pitanja čini to da još uvek, u većini »redukovanih preparata« a pogotovu u intaktnih laboratorijskih životinja, nije moguće za vreme obavljanja pokreta imati precizan uvid u veličinu aferentnih pražnjenja neuromišićnih vretena, koje se javlja usled mehaničkih promena stanja mišića i onoga koje nastaje uticajima motorne inervacije intrafuznih vlakana ovih receptora (27, 28).

Koaktivnost skeletnomotornih i fuzimotornih neurona i uticaji autogenih refleksa mišića

Dugo se smatralo da autogeni refleksi mišića, tj. oni čija aferentna nervna vlakna potiču od receptora u mišiću čija se refleksna aktivnost izaziva, isključivo utiču na

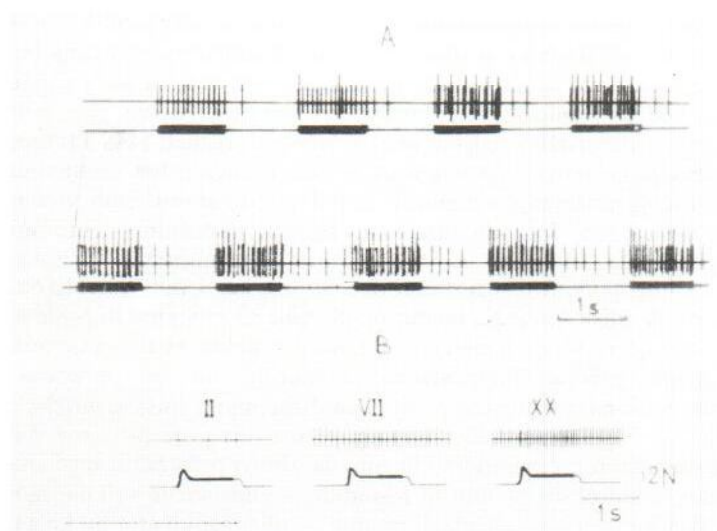


Slika 2. Paralelne modulacije učestanosti pražnjenja fuzimotornih (γ) neurona i oscilacije refleksne napetosti *m. triceps surae* decerebrisane mačke izazvane njegovim vibriranjem. A: gornji zapis – histogram raspodele akcionih potencijala fuzimotornog neurona (brzina provođenja impulsa 24 m/s), srednji zapis – električna aktivnost mišića, donji zapis – promene napetosti u mišiću, zadebljanje označava prisustvo vibriranja. B, odozgo naniže: γ – akcioni potencijali fuzimotornog neurona (brzina provođenja 24 m/s); PSTH – histogram njegove raspodele; T – napetost mišića; EMG – električna aktivnost mišića. Strelica (Vi) označava početak vibriranja. Histogrami u A i B sačinjeni za vreme 128 kontrakcija mišića. Trajanje odeljaka 4 ms. Kalibracija u B – broj akcionih potencijala u odeljku. Učestanost vibriranja u A i B 200 Hz, amplituda 134 μ m, mišić zategnut 3 odnosno 6 mm.

skeletnomotorne neurone odgovarajuće populacije. Pokazano je, međutim, da aferentni nervni impulsi, poreklom iz neuromišićnih vretena i Golgievih tetivnih korpuskula, izazivaju takođe promene aktivnosti fuzimotornih neurona čiji se aksoni upućuju ka mišićima u kojima se nalaze pomenuti mehanoreceptori (29–33). Zbog toga je cilj

naših skorašnjih istraživanja bio da se pokuša definisanje različitih vidova međusobno graničnih vremenskih odnosa, kao i intenziteta aktivnosti skeletnomotornih i fuzimotornih neurona usmerene ka istome mišiću.

Paralelne modulacije učestanosti pražnjenja fuzimotornih neurona, refleksne napetosti i električne aktivnosti mišića ustanovljene su na početku naglog porasta refleksne napetosti izazvane istezanjem ili vibriranjem mišića decerebrisane mačke (34) (slika 2.B). Sudeći na osnovi vremenskih odlika, ustanovljene modulacije aktivnosti oba tipa motornih neurona najverovatnije nastaju kao posledica promena obrazaca aferentne aktivnosti receptora na istezanje mišića (35), kao i snažnog kratkotrajnog pražnjenja Renshaw interneurona, koje prethodi mehaničkim promenama u mišiću (36) i u sklopu lokalnog sistema negativne povratne veze (37) izaziva povratnu inhibiciju oba tipa spinalnih motornih neurona. Učestanost pražnjenja fuzimotornih neurona, čiji aksoni inervišu intrafuzna vlakna neuromišićnih vretena *m. triceps surae* decerebrisanih mačaka, takođe je modulirana paralelno sa pražnjenjem skeletnomotornih neurona koji inervišu isti mišić za vreme malih (manje od 2N) oscilacija napetosti u mišiću (sličnih tremoru) koje su superponovane na već postignutu vrednost narasle sile mišića izazvane njegovim vibriranjem (38) (slika 2.A).



Slika 3. Potencijacije refleksnih odgovora skeletnomotornih neurona (A) i fuzimotornih neurona (B), izazvane serijama kratkotrajnih a ponavljanih vibriranja *m. triceps surae* decerebrisanih mačaka. Gornji zapisi: A, akcioni potencijali dvaju (niži i viši zupci akcionih potencijala) skeletnomotornih neurona. B, akcioni potencijali fuzimotornog neurona čiji akson inervišu intrafuzna vlakna neuromišićnih vretena istoga mišića. Donji zapisi: miogrami, zadebljanja označavaju trajanje vibriranja. Mišiću A paralisiran gallamin triethiodidom. Rimski brojevi u B označavaju redni broj perioda vibriranja mišića primenjenih u sukcesiji.

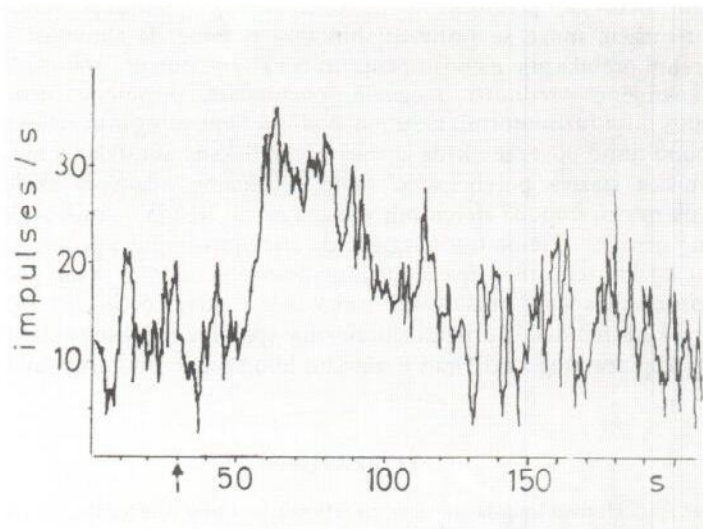
Koaktivacija dveju populacija spinalnih motornih neurona ispoljena je i u uslovima povećane transmisije nervnih impulsa u sastavu autogenih refleksa mišića, kada se u monosinaptičkim i polisinaptičkim putevima kičmene moždine javlja stanje postaktivacione potencijacije. Fuzimotorni neuroni mogu tako da prate ili da reprodukuju, u opsegu svojih frekventnih odlika, postepeni porast učestanosti pražnjenja skeletnomotornih neurona (21) koji nastaje usled niza kratkotrajnih, ali ponavljanih, perioda vibriranja mišića (39–41) (slika 3.A).

Uočljivo je da, i u opisanim okolnostima, modulacije učestanosti pražnjenja fuzimotornih neurona (slika 3.B) nemaju isti intenzitet kao one koje se javljaju u skeletnomotornih neurona. Možemo zbog toga pretpostaviti da prikazane promene učestanosti pražnjenja fuzimotornih neurona kao i vremenskih obrazaca fuzimotorne aktivnosti u celini, jer se takve promene odražavaju i na aferentno pražnjenje senzitivnih završetaka neuromišićnih vretena, odražavaju opseg i varijacije žcljenog ili nameravanog pokreta i time čine njegov model (42).

Nezavisna aktivnost skeletnomotornih i fuzimotornih neurona

Koaktivnost skeletnomotornih i fuzimotornih neurona u različitim vidovima refleksnih aktivnosti mišića nije uvek pravilo. Tako je poznato da se refleksni odgovor skeletnomotornih neurona na istezanje *m. triceps surae* decerebriranih mačaka potencira za vreme restitucije krvotoka u ovim, do tada ishemičnim, mišićima (43). I u toku restitucije krvotoka u do tada ishemičnim mišićima lista čoveka javlja se potencijacija H i T-refleksa; refleks Ahilove tetive, osim toga, izaziva pojavu grča ovih mišića ili povećava njegov intenzitet i trajanje ako je već bio prisutan (44). Pretpostavlja se da opisana potencijacija refleksnog odgovora mišića nastaje usled prethodnog pritanja visokofrekventnog pražnjenja aferentnih impulsa iz neuromišićnih vretena izazvanog ishemijom mišića (45) ka odgovarajućim skeletnomotornim neuronima. U istim uslovima postizanja ishemije *m. triceps surae* decerebriranih mačaka učestanost spontano prisutne aktivnosti fuzimotornih neurona, kao i njihove aktivnosti za vreme kontrakcije ovoga mišića, nije se, međutim, menjala ni za vreme ni posle ishemije (46). Ovi nalazi ukazuju na to da izmenjena aktivnost refleksa na istezanje može doprineti pojavi mišićnih grčeva. Pretpostavku, međutim, da bi povećano pražnjenje fuzimotornih neurona, eventualno provocirano ishemijom mišića, moglo, posredstvom »gama-petlje«, a na principu delovanja mehanizma pozitivne povratne veze, doprineti pojavi postishemičnih grčeva, morali bismo, na osnovi prikazanih rezultata, odbaciti.

Bradikinin, 5-hidroksitriptamin ili histamin – supstancije su koje se oslobađaju u mišićnom tkivu za vreme zapaljenja ili traume – ubrizgani u arteriju koja napaja krvlju *m. triceps surae* anestetisanih mačaka, izazivaju povećano pražnjenje nervnih impulsa u aferentnim nervnim vlaknima grupe III ili IV toga mišića (47–49). Iste ove supstance, ubrizgane u mišić decerebrirane mačke istim putem, dovode i do izrazitog povećanja aktivnosti fuzimotornih neurona čiji aksoni inervišu intrafuzna vlakna neuromišićnih vretena ovih mišića (slika 4). Latencija i vremenski tok povećanja aktivnosti fuzimotornih neurona ukazuje na to da ono može nastati kao posledica pojačanog pražnjenja nervnih impulsa u aferentnim vlaknima grupe III i IV, izazvanog delovanjem



Slika 4. Promene učestanosti pražnjenja fuzimotornog neurona izazvane ubrizgavanjem 26 μg bradikinina (86 $\mu\text{g/ml}$ slobodne baze) u arteriju koja napaja m. triceps surae.

ubrizganih supstanci. Opisani odgovor fuzimotornih neurona bio je, ponekada, posle latencije od 10 do 20 sekundi, praćen i porastom napetosti u mišiću. S obzirom na veoma dugu latenciju, aktivacija skeletnomotornih neurona posredstvom »gama-petlje« ne bi dolazila u obzir. Da li su upotrebljene supstance u stanju da veoma sporo prodru kroz kapsulu neuromišićnih vretena i tako izazovu depolarizaciju primarnih završetaka ovih receptora, ostaje otvoreno pitanje. Ako bi se to i dogodilo, aktivacija skeletnomotornih i fuzimotornih neurona nastajala bi u ovom slučaju učešćem međusobno različitih mehanizama, te se ne bi mogla smatrati koaktivacijom.

Rezultati naših istraživanja udela impulsa »gama-petlje«, kao i različitih vidova koaktivnosti skeletnomotornih i fuzimotornih neurona u mogućoj regulaciji funkcija refleksa na istezanje mišića, doprinose menjanju tradicionalnog gledišta na funkciju ovoga, do sada najviše proučavanog, proprioceptivnog refleksa kičmene moždine. Oni takođe doprinose uverenju da su bila pogrešna shvatanja po kojima bi ispitivanja spinalnih segmentnih refleksa pružala prednosti rada na, kako je i ovde pokazano, samo prividno jednostavnom objektu izučavanja motornog ponašanja (50).

Prikazana istraživanja ukazuju istovremeno i na moguće uloge fuzimotornog sistema u regulisanju funkcija refleksa na istezanje mišića. Iako aktivnost fuzimotornih neurona, kako je to prikazano u ovome tekstu, posredstvom »gama-petlje« znatno utiče na skeletnomotorne neurone, još uvek se postavlja pitanje u kojoj meri pod normalnim okolnostima oni predstavljaju neophodni podsticaj započinjanju i obavljanju pokreta. S obzirom na postojanje paralelnih modulacija aktivnosti skeletnomotornih i

fuzimotornih neurona, prisutnih u širokome opsegu varijacija veličine refleksne napetosti u mišiću, može se prihvatiti hipoteza o tome da aktivnost fuzimotornog sistema u celini pre ukazuje na odstupanja od očekivane putanje pokreta koji se obavlja nego na aktuelne vrednosti njegovih parametara. Promene nivoa aktivnosti skeletnomotornih i fuzimotornih neurona, pod uticajem autogenih refleksa mišića, bile su međusobno tesno povezane kada je izazivana refleksna kontrakcija mišića. Naprotiv, ishemija mišića izaziva potencijaciju samo refleksnog odgovora skeletnomotornih neurona, dok nervni impulsi aferentnih vlakana grupe III i IV iz mišića aktiviraju samo fuzimotorne neurone. Prema tome izgleda da aferentni impulsi proprioceptora mišića obezbeđuju koaktivaciju oba tipa spinalnih motornih neurona kada god treba da se reguliše refleksna napetost mišića, čak i ako tada nastanu oscilacije napetosti veoma slične onima kod tremora. U drugim slučajevima spinalne refleksne aktivnosti aferentni impulsi iz receptora mogu aktivirati nezavisno bilo skeletnomotorne, bilo fuzimotorne neurone.

LITERATURA

1. *Matthews PBC*. Human long-lasting stretch reflexes – a new role for the secondary ending of the muscle spindle. U: Barnes WJP, Gladden MH, ur. *Feedback and Motor Control in Invertebrates and Vertebrates*. London: Croom Helm Ltd. 1985:431–49.
2. *Merton PA*. Speculations on the servo-control of movement. U: Wolstenholme G, ur. *CIBA Foundation Symposium, The Spinal Cord*. London: Churchill 1953:247–60.
3. *Matthews PBC*. Muscle spindles and their motor control. *Physiol Rev* 1964;44:219–88.
4. *Matthews PBC*. Mammalian muscle receptors and their central actions. London: Arnold Ltd 1972.
5. *Stein RB*. Peripheral control of movement. *Physiol Rev* 1974;54:215–43.
6. *Eldred E, Granit R, Merton P*. Supraspinal control of the muscle spindles and its significance. *J Physiol* 1953;122:498–523.
7. *Koeze TH*. The independence of corticomotoneuronal and fusimotor pathways in the production of muscle contraction by motor cortex stimulation. *J Physiol* 1968;197:87–105.
8. *Carli G, Diets-Spiff L, Pompeiano O*. Responses of the muscle spindles and of the extrafusal fibres in an extensor muscle to stimulation of the lateral vestibular nucleus in the cat. *Arch Ital Biol* 1967;103:273–89.
9. *Koeze TH, Philips CG, Sheridan JD*. Threshold of cortical activation of muscle spindles and α -motoneurons of the baboon's hand. *J Physiol* 1968;195:419–49.
10. *Prochazka A, Westerman RA, Ziccone SP*. Discharge of single hindlimb afferents in freely moving cat. *J Neurophysiol* 1976;39:1090–104.
11. *Prochazka A, Westerman RA, Ziccone SP*. Ia afferent activity during a variety of voluntary movements in the cat. *J Physiol* 1977;268:423–48.
12. *Cody FWJ, Harrison JM, Taylor A*. Analysis of activity of muscle spindles of the jaw-closing muscles during normal movements in the cat. *J Physiol* 1975;253:565–82.
13. *Goodwin GM, Luschei ES*. Discharge of spindle afferents from jaw-closing muscles during chewing in alert monkeys. *J Neurophysiol* 1975;38:560–71.
14. *Hagbarth KE, Vallbo AB*. Discharge characteristics of human muscle afferents during muscle stretch and contraction. *Exp Neurol* 1968;22:674–94.
15. *Hagbarth KE, Vallbo AB*. Single unit recordings from muscle nerves in human subjects. *Acta Physiol Scand* 1969;76:321–34.

16. Vallbo AB. Slowly adapting muscle receptors in man. *Acta Physiol Scand* 1970;78:315-33.
17. Vallbo AB. Discharge patterns in human muscle afferents during isometric voluntary contractions. *Acta Physiol Scand* 1970;80:552-56.
18. Vallbo AB. Muscle spindle response at the onset of isometric voluntary contractions in man. Time difference between fusimotor and skeletomotor effects. *J Physiol* 1971;218:405-31.
19. Anastasijević R, Stanojević M, Vučo J. The reflex response of alpha motoneurons to muscle vibration and fusimotor stimulation. *Iugoslav Physiol Pharmacol Acta* 1975;11:241-250.
20. Anastasijević R, Stanojević M, Vučo J. Patterns of motoneuronal units discharge during naturally evoked afferent input. U: Homma S, ur. Understanding the stretch reflex. *Progress in Brain Research*, Vol 44. Amsterdam: Elsevier 1976:267-78.
21. Anastasijević R, Cvetković M, Vučo J. The effect of short-lasting repetitive vibration of the triceps muscle and concomitant fusimotor stimulation on the reflex response of spinal alpha motoneurons in decerebrate cats. *Pflügers Arch* 1971;325:220-34.
22. Anastasijević R, Anojčić M, Todorović B, Vučo J. Effect of fusimotor stimulation on the reflex response of spinal alpha motoneurons to sinusoidal stretching of the muscle. *Exp Neurol* 1969;25:559-70.
23. Anastasijević R, Vučo J. Motoneuronal reflex firing during vibration of the muscle and gamma loop activation. *Pflügers Arch* 1972;333:227-39.
24. Matthews PBC. Evolving views on the internal operational and functional role of the muscle spindle. *J Physiol* 1981;320:1-30.
25. Hulliger M. The mammalian muscle spindle and its central control. *Rev Biochem Pharmacol* 1984;101:1-110.
26. Vučo J, Anastasijević R. Fusimotor activity. Its possible significance in muscle hypertonia. *Scand J Rehabil Medicine* 1988;17(Suppl):133-8.
27. Loeb GD. The control and responses of mammalian muscle spindles during normally executed motor task. *Exercise Sport Sci Rev* 1984;12:157-204.
28. Hasan Z, Stuart DG. Animal solutions to problems of movement control: The role of proprioceptors. *Ann Rev Neurosci* 1988;11:199-223.
29. Ellaway PH, Trott JR. Autogenic reflex action on to gamma motoneurons by stretch of triceps surae in the decerebrated cats. *J Physiol* 1978;276:49-66.
30. Ellaway PH, Murphy PR, Trott JR. Inhibition of gamma motoneurone discharge by contraction of the homonymous muscle in the decerebrated cat. *J Physiol* 1979;291:425-41.
31. Fromm Chr, Noth J. Reflex response of gamma motoneurons to vibration of the muscle they innervate. *J Physiol* 1976;256:117-36.
32. Appelberg B, Hulliger H, Jobansson H, Sojka P. Action of gamma motoneurons elicited by electrical stimulation of group I muscle afferent fibres in the hind limb of the cat. *J Physiol* 1983;335:237-53.
33. Appelberg B, Hulliger H, Jobansson H, Sojka P. Action of gamma motoneurons elicited by electrical stimulation of group II muscle afferent fibres in the hind limb of the cat. *J Physiol* 1983;335:255-73.
34. Anastasijević R, Vučo J. Changes in fusimotor outflow during vibration-induced contraction of triceps surae muscle in decerebrate cats. *Exp Neurol* 1984;85:523-32.
35. Anastasijević R, Vučo J. Activity pattern of muscle stretch receptors at the beginning of muscular reflex contraction and its relation to the silent period. *Exp Neurol* 1982;76:528-37.
36. Anastasijević R, Vučo J. Renshaw cell discharge at the beginning of muscular contraction and its relation to the silent period. *Exp Neurol* 1980;69:589-98.
37. Holmgren B, Merton PA. Local feedback control of motoneurons. *J Physiol* 1953;123:47.

38. Vučo J, Anastasijević R. Modulations of fusimotor discharge induced by tension changes during reflex muscle contraction. U: Boyd IA, Gladden MH, ur. The Mammalian Muscle Spindle. Basingstoke: Macmillan 1985:285-9.
39. Vučo J, Anastasijević R. Activity of fusimotor neurons during reflex muscle contraction. Neurofiziologija (Kiev) 1984;16:630-7.
40. Anastasijević R, Vučo J. Cumulative changes in fusimotor discharge rate during repeated short-lasting muscle vibration. U: Boyd IA, Gladden MH, ur. The Mammalian Muscle Spindle. Basingstoke: Macmillan 1985:291-95.
41. Anastasijević R, Vučo J. Prolonged changes in fusimotor discharge rate induced by sustained and intermittent muscle vibration and stretch. Jugoslav Physiol Pharmacol Acta 1985;21:173-83.
42. Matthews PBC. Muscle spindles: their messages and their fusimotor supply. U: Brooks VB, ur. Handbook of Physiology. The Nervous System III, Motor Control. Bethesda: American Physiological Society 1981:189-228.
43. Vučo J, Todorović B. Postishemična potencijacija alfa tonusnih motornih neurona. Arhiv bioloških nauka XVI, 1964:1-2,1-13.
44. Vučo J, Todorović B, Anojčić M. Postishemična potencijacija tonusnog proprioceptivnog refleksa mišića čovečijeg lista. Posebna izdanja SANU CCCLXXIII Odeljenje medicinskih nauka knj. 17, 1964, 177-186.
45. Matthews BHC. Nerve endings in mammalian muscle. J Physiol 1933;78:1-53.
46. Anastasijević R, Jocić M, Vučo J. Discharge rate and reflex responses of fusimotor neurons during muscle ischaemia. Exp Neurol 1987;97:340-4.
47. Mense S, Schmidt RF. Activation of group IV afferent units from muscle by algescic agents. Brain Res 1974;72:305-10.
48. Franz M, Mense S. Muscle receptors with group IV afferent fibres responding to application of bradykinin. Brain Res 1975;92:369-83.
49. Mense S. Nervous outflow from skeletal muscle following chemical noxious stimulation. J Physiol 1977;267:75-88.
50. Vučo J, Anastasijević R. Proprioceptivni refleksi i regulacija pokreta. Beograd: Naučna knjiga 1989.

Summary

PROPRIOCEPTIVE REFLEXES AND MOVEMENT REGULATION

Apart from the direct influences of muscle spindle sensory endings on skeletomotor neurones a great deal of their reflex drive is provided indirectly via the gamma-loop. Fusimotor neurones modulate their discharge rate in parallel with that of the skeletomotor neurones during the rising phase, as well as during the maintained reflex tension in *m.triceps surae* of decerebrated cat, when small tension oscillations are present in the muscle. However, under other conditions of spinal reflex activities either skeletomotor or fusimotor neurones could be activated independently by impulses from muscle receptors. On the ground of the presented results, it can be supposed that fusimotor firing, together with the afferent firing from muscle spindles, does not provide the main stimulus for the reflex activity of skeletomotor neurones but serves as an indicator of the deviations from the expected or planned movement representing, in this way, its model.

Institute for Medical Research, Belgrade