

γ 系의 姿勢 및 運動에 對한 調節機能에 關하여*

—Stretch reflex feed back system 에 있어서 γ 系의 作用을 中心으로—

全南大學校 醫科大學 生理學教室

金 在 決

=Abstract=

The Role of the Gamma System in Movement and Posture

Jeh Hyub Kim, M.D.

*Department of Physiology Chonnam University Medical School
Kwangju, Korea*

Since the discovery of the muscle spindle by Hassall (1851), an intensive studies of its anatomical and physiological characteristics had been undertaken. Recent morphological studies of Boyd (1962) demonstrated that the muscle spindles have two different intrafusal muscle fibers, nuclear bag and nuclear chain fiber, and these intrafusal fibers are under independent motor innervation by γ_1 and γ_2 motor neurone.

Neurophysiological studies of Hunt and Kuffler (1951) showed regulatory effect of γ motor neurone upon the excitability of the spindle afferents. Harvey and Mathews (1961) observed the dynamic and static characteristics of the two different spindle afferents, the primary and secondary ending. Furthermore, Mathews (1962) postulated the functional existance of two kind of γ motor neurones, namely, the dynamic and static fusimotor fiber. Recent report of Kim and Partridge(1969) pointed out that the descending vestibular signals had increased the slope of the length-tension relationship in stretch reflex; Kim (1967) demonstrated that the descending vestibular impulses act upon the stretch reflex loop through the γ motor pathway.

These experimental evidences from the morphological and neurophysiological studies on the muscle spindles support the concept that the stretch reflex action of the skeletal muscle operates as a negative feedback control system. The author had discussed the way by which the γ system participates in the control of stretch relfex feed back system. that was taken for a prototype of posture and movement.

1. 서 론

모든 운동은 일정한 자세로부터 시작되고 그 운동이 끝나면 다시 일정한 자세로 돌아간다. 이 자세나 운동을 유지하고 조절함에 있어서는 척수로부터 대뇌피질에 이르는 넓은 영역(領域)의 중추가 관여하나, 척수를 중심으로 야기(惹起)되는 골격근의 신장반사(伸長

反射, stretch reflex) 작용이 하나의 기본적 기구로써 작용한다(Sherrington, 1931). 따라서 자세나 운동을 이해함에 있어서는 생리적 상태하에서 이 신장반사에 의하여 영위되고 조절되는가를 탐구함이 첫 과제라 하겠다.

이 신장반사는 골격근내의 신장 수용체(伸長受容體, stretch receptor)인 근방추(筋紡錘, muscle spindle)로부터 야기되는 척수반사(脊髓反射, spinal reflex)로서 일종의 Feed-back system 으로 논의 되어 왔으며 근

* 本 論文의 要旨는 第 21 回 大韓生理學會에서 特別演題로 發表하였음.

태에는 근방추 자체에 대한 원심성 신경로(遠心性 神經路)인 방추운동섬유(fusimotor fibre, γ -motor neurone)의 작용이 밝혀짐으로서 신장반사를 일종의 Biological control system 으로 취급하는 경향을 보게 되었다. 저자는 1) 신장반사에 있어서 수용체(受容體, receptor)로 작용하는 근방추의 형태적 특징을 기술하고 2) 근방추의 기능 및 신장반사에 대한 실험적 근거를 요약소개 한 후 3) 이 근방추 및 신장반사에 대한 지견(知見)을 바탕으로 γ -system의 Stretch reflex feedback system에 있어서의 조절적 작용(regulatory function)을 논술하고자 한다.

II. 근방추(筋紡錘)의 형태

근방추는 1851년에 Hassall에 의하여 처음 발견되었으며 그후 Kühne (1863)는 포유류에서 근방추를 관찰하였으며 오늘날의 근방추란 이름은 그의 Muskelspindeln 이란 명명에서 유래 되었다. Kerschner (1888)는 근방추를 일종의 감각신경 종말(Sensory ending)이라 보았으며 Onanoff (1890)는 후근신경총(後根神經叢)의 파괴 및 전근절단(前根切斷) 후의, 근방추내 신경섬유의 변성(變性)을 관찰하여 근방추내에 원심성 신경의 지배를 증명하였다. 그후 Sherrington (1894)은 전근(前根) 및 후근(後根)의 경뇌막내절단(硬腦膜內切斷)법을 사용해서 전근(前根)을 통한 원심성 섬유단의 선택적변성을 일으키고 근방추내의 풍부한 구심성 신경지배를 증명하였다.

Ruffini (1897)의 관찰에 의하면 근방추의 길이는 5~8 mm에 달하며 횡경이 6~28 μ 의 근방추내 근섬유(intrafusal muscle fibre)를 2~12개 포함하고, 하나의 근방추는 그 중심부의 횡경이 80~200 μ 에 달하며 일종의 피낭(capsule)으로 둘러 쌓여 있어 임파섬액을 포함한다. 방추내 근섬유의 양단은 횡문이 뚜렷하고 그 중심부는 횡문은 없으나 수 많은 핵(核)을 가지고 있다. Ruffini (1898)는 근방추내에 지배하는 신경섬유를 1) Primary ending, 2) Secondary ending 3) Plate ending 등의 3종으로 구별 하였다. Primary ending은 근방추의 중심부에서 방추내 근섬유를 감고 끝남으로 윤나선상 종말(輪螺旋狀 終末, annulo-spiral ending)이라고도 하였고, Secondary ending은 Primary ending보다 적은 신경섬유로써 방추내 섬유를 따라 분포되며 그말단은 불규칙하여 일명 꽃가지 종말(flowery spray ending)이라고 하였다. Plate ending은 더욱 적은 섬유로써 방추내 근섬유의 양단에 분포되어 있다.

그후 Boeke (1927), Hinsey (1934), Hines 및 Tower

(1928)등의 전근, 후근 및 교감신경절 절단에 의한 변성 실험(degeneration experiment)결과로써, 근방추는 Primary ending 및 Secondary ending 등의 구심성 신경섬유 뿐만 아니라 원심성 신경 즉 γ -motor neurone (이는 Ruffini의 plate ending에 해당함)의 지배를 받으며 교감신경섬유의 지배는 없음을 믿게 되었다.

근방추는 일반 근섬유와 평행하여 배열하고 있으며 주로 핵양구조(nuclear structure)의 집합부인 중심부(equatorial region)와 주로 근섬유로 된 양극부(polar region)로 이루어져 있다. 최근 Boyd (1958, 1960, 1961, 1962)에 의하면 근방추내에는 Nuclear bag fibre와 Nuclear chain fibre의 양종 근섬유가 존재한다. 이 양종 방추내 근섬유는 그 중심부의 구조로써 구별되며, Nuclear bag fibre는 핵의 집합(nuclear aggregation)으로 되어있고 Nuclear chain fibre는 핵이 단순히 일열로 배열한 상태를 보인다. 한개의 근방추는 1~2개의 Nuclear bag fibre와 3~4개의 Nuclear chain fibre로써 구성되며 근방추의 중심부의 후경(厚經)은 300 μ 내외(內外)나 된다. 방추내 근섬유의 크기로서는 Nuclear bag fibre는 7~8 mm 내외(內外)의 길이와 25 μ 내외(內外)의 횡경(diameter)을, Nuclear chain fibre는 3~4 mm의 길이와 12 μ 내외의 횡경을 가지고 있다. 근방추에 대한 구심성 및 원심성 신경지배의 양상을 요약하면 구심성 신경섬유로써 Primary ending은 12 μ 내외의 횡경(전도속도 80 m/sec)으로 Equatorial region에, Secondary ending은 6 μ 내외의 횡경(전도속도 60 m/sec)으로 Polar region에 각각 분포되며, 원심성 신경섬유(γ -motor neurone)는 Polar region에 국한되어 지배하며 비교적 큰 섬유(3~4 μ)로 된 γ_1 fibre와 보다 작은 섬유로 된 γ_2 fibre가 있어서 전자는 Nuclear bag fibre의 Polar region에, 후자는 Nuclear chain fibre의 Polar region에만 분포되어 있다(Fig. 1 참조).

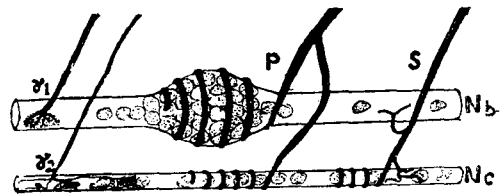


Fig. 1. Schematic diagram of the central region of the muscle spindle after Boyd. Nb, nuclear-bag fibre; Nc, nuclear-chain fibre; P, primary ending; S, secondary ending; γ_1 , γ motor neurone of type 1; γ_2 , γ motor neurone of type 2.

III. 근방추의 기능

근방추는 방추의근섬유(紡錘外筋纖維, extrafusal fiber)와 평행하여 병렬(並列, parallel)로 배열하고 있으며 근이 신장됨에 따라 흥분하므로 일종의 신장 수용체(stretch receptor)라고 볼 수 있다.

Hunt 및 Kuffler (1951)는 고양이에서 근을 인위적으로 수축 또는 이완 시켜 근장력(muscle tension)의 변화를 기록하고 동시에 동근의 근방추로부터 나오는 구심성 흥분을 후근에서 기록하였다. 즉 전근(前筋)을 통하여 동근(同根)의 α -motor neurone 을 자극하면 방추의근섬유의 수축으로 근장력(筋張力)은 증가되나 근방추로부터의 구심성 충격(求心性衝擊)은 중지되고 α -motor neurone 의 자극 정지로 방추의근섬유 수축이 정지되면 근방추로부터의 구심성 충격은 다시 회복됨을 보았다. 이는 근방추가 근의 신장된 상태에서만 흥분하며, 근이 수축하여 근의 길이가 단축된 상태에서는 흥분이 감소되거나 정지됨을 의미한다고 하였다. 전근(前根)에서 α -motor neurone 뿐만 아니라 동일근에 지배하는 γ -motor neurone 까지 동시에 자극했을 때는 근수축 중에도 근방추로부터의 구심성 흥분을 기록할 수 있었고 이는 γ -motor neurone 이 근방추내 근섬유의 장력을 증가 시켜서 이차적(二次的)으로 근방추의 흥분성을 증가시키기 때문이라고 해석하였다.

즉 γ -motor neurone 은 직접 근섬유(방추외근섬유) 수축을 일으켜 근장력의 변화를 초래할 수는 없으나 근방추의 흥분성을 조절 하므로써 간접적으로 신장반사를 조절함을 보았다.

Harvey 및 Mathews (1961)는 근을 일정한 속도(3 mm/sec)로 신장 시키면서 후근(後根)에서 동근으로부터의 Primary ending(천도속도, 40 m/sec)의 흥분을 각각 기록 관찰하였다. Primary ending 은 신장속도(stretch velocity)의 변화에 따라 흥분성(pulse/sec)이 변화 되었으나, Secondary ending 은 신장속도에 따라 흥분성의 변화를 보이지 않으며 신장을 계속하는 기간이나 신장을 중지 한 후에도 별 변화가 없음을 보았다. 따라서 Primary ending 은 자극(여기서는 신장, Stretching)의 Dynamic component 인 신장의 속도에 따라 예민하게 반응하고, Secondary ending 은 자극의 Static component 즉 근의 길이 또는 근의 위치(position)의 변화에 따라 반응하는 것이라고 해석하였다.

Mathews (1962)는 근을 신장 시키면서 근의 길이, 근장력의 변화 및 동근의 근방추의 Primary ending 으로 부터의 구심성 충격(求心性衝擊, afferent impulse/sec)

을 동시에 기록하여 관찰하면서 전기 Boyd 등의 γ_1 type 의 Fusimotor neurone 과 γ_2 type 의 fusimotor neurone 의 전기자극 효과가 서로 상이함을 보았다. γ_1 -neurone 을 자극하였을 때는 Primary ending 의 Velocity sensitivity 가 증가됨에 반하여 γ_2 -neurone 을 자극하였을 때는 그 Velocity sensitivity 가 증가되지 않음을 보아 전자를 Dynamic fusimotor neurone, 후자를 Static fusimotor neurone 이라고 구분하였다.

Kim 및 Partridge (1969)는 제뇌(除腦) 고양이에서 비장근(腓腸筋)을 Spring dash-pot device 를 사용하여 기계적으로 신장 시켰으며 이때 근장(筋張)의 증가와 근장력(筋張力)의 변화를 동시에 기록하여 근장 장력 곡선(筋長張力曲線, length-tension curve)의 경사(slope)로서 신장반사를 관찰하였다. 이때 내이(內耳) 미로내 타원낭 신경(橢圓囊神經, utricular nerve)을 자극하여 자극 빈도에 따라 근장 장력 곡선의 경사가 현저히 증가함을 관찰하였으며 이는 근방추로부터의 상행성 시그널(ascending stretch signal)과 미로핵으로부터의 하행성 시그널(descending vestibular signal)이 상승적 결합(multiplicative combination)을 일으키고 Stretch reflex feed-back system 에 있어서 Gain 이 증가한 것이라고 보았다.

金 (1967)은 일측 내이(內耳) 미로신경을 Dynamic stimulus(modulated stimulus)로써 자극하여 비장근(腓腸筋)에서 얻은 근전도(筋電圖)에서 자극의 주기에 따라 변동하는 주기적 α 섬유활동(rhythmic α -activity)을 관찰하였고 이러한 근반응은 후근의 절단으로 소실됨을 증명하여 미로핵으로부터의 하행성 시그널은 일차적으로 γ -motor neurone 에 작용하는 것이라고 해석하였다. 이는 고위 중추들의 신장반사에 대한 조절성 기능의 한 양식을 관찰한 것이다.

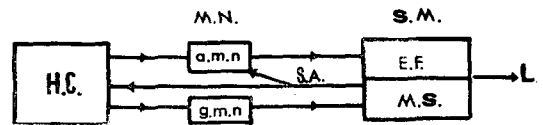


Fig. 2. Schematic diagram of the alpha and gamma motor pathways and spindle afferent pathways in controlling the position of a muscle.

M.C., higher center; M.N., motor neuron; S.M., skeletal muscle; L., load; a.m.n., alpha motor neuron; g.m.n., gamma motor neuron; S.A., spindle afferent; E.F., extrafusal fiber; M.S., muscle spindle.

IV. 신장반사(stretch reflex)의 feed back loop

신장반사는 생물계에 존재하는 대표적인 Feed back system 으로 논의되고 있으며 상기한 근방추의 형태적 및 기능적 특징은 그러한 개념을 뒷받침 해준다. Fig. 2는 근을 지배하는 α 및 γ 운동신경로와 구심성 신경로를 표시하는 Stretch reflex loop를 나타내며 여기에서 근에 작용하는 Load는 근의 신장을 일으키는 자극으로 간주한다. 이 Load에 대항하여 근의 수축을 일으킬 때는, 우선 α 운동뉴런이 흥분하게 되고 방추 외근섬유(extrafusal muscle fiber)가 수축하게 된다. 만일 이 Load가 증가하게 되면 근은 신장되어 근장(筋張)을 길어지고, 근방추는 더욱 흥분하여 구심성 신경로를 통하여 올라가는 구심성 Impulse는 증가되어서 더욱 많은 α 운동뉴런이 흥분하게 되어 보다 강한 근수축을 야기하여 증가된 Load를 지탱할 것이다. 반대로 만일 load가 감소되면, 근장은 단축되고 근방추의 흥분은 감소되어 구심성 Impulse의 감소로 α -운동뉴런의 흥분도 저하되고 근수축이 감소됨으로서 근장(筋長)은 재조절된다(Mathews, 1964, Randall, 1962). 그와 같은 근의 Position에 따르는 Feed-back 작용이 없으면 근은 다만 장력(tension)을 생산할 뿐 관절을 중심으로 하는 길항근들의 Position 즉 관절각(joint angle)이나 자세(posture)의 조절은 불가능하게 될 것이고 또한 근으로부터의 구심성 신경로인 후근(後根)을 절단하면 그러한

반사성 조절이 불가능함이 실험적으로 증명된다.

신장반사는 일종의 기본적인 Position control system 이라고 볼 수 있다. 이러한 Position control이 어떤 제한속에 고정되지 않고 넓은 범위의 조절이 가능 하도록 γ 운동뉴런이 방추내 근섬유(intrafusal fiber)를 조절함으로써 근방추의 예민성(sensitivity 또는 set point)을 조절하게 된다. 제뇌동물(decerebrate animal)에서와 같이 γ -뉴런의 흥분(γ -output)이 증가된 상태에서는 제뇌 경직(decerebrate rigidity)이 발생하게 되는데 이는 신장반사용 있어서 근장 장력 관계(length-tension relationship, $\Delta T/\Delta L$)의 변화 즉 Gain의 증가를 의미한다.

Fig. 3은 신장반사를 일종의 Feed-back system으로 보고, Control system의 Flow diagram으로 표시한 것이다(Milsum, 1966, Milhorn, 1966). 여기에서 근에 대한 Command signal은 운동 피질(motor cortex)로부터의 하행성 Impulse이며, Effector로써는 근의 방추의 근섬유가 작용하고, Sensor로써는 근방추가 작용한다. 근방추는 근장(筋張 L) 즉 Position 또는 그 Position이 변화하는 속도에 따라 구심성 신경로(Primary ending 및 Secondary ending)를 통하여 척수로 구심성 Impulse를 보냄으로써 Position의 변화를 구심성 Impulse(afferent impulse, PPS)로 변화시키는 일종의 Transducer의 역할을 한다고 하겠다.

α -운동뉴런에 전달되는 Command signal과 근방추에

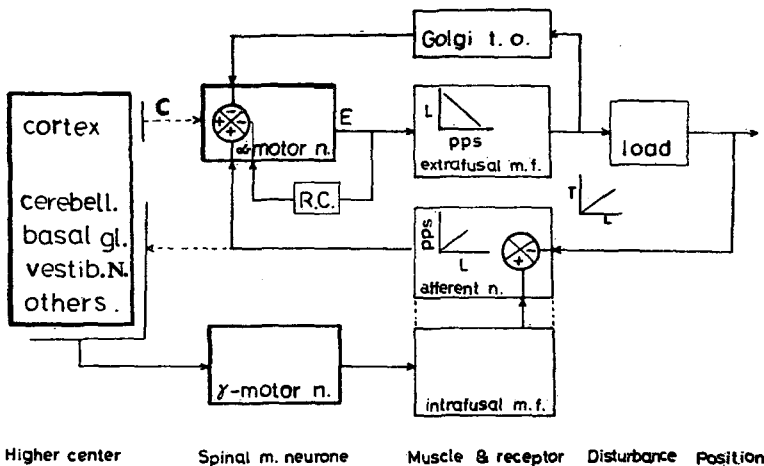


Fig. 3. A block diagram of the stretch reflex feed back system.
 ⊗ signal summing point; C, command signal; E, error signal; L, length of muscle; T, tension of muscle; PPS, number of impulses per second; Golgi T.O., Golgi tendon organ; R. C., Renshaw cell.

서 올라가는 Feed back signal은 이 Feed back loop의 Summing point에서 결합 되어서 Error signal을 만들게 되고 이 Error signal이 근의 수축을 좌우한다. 즉 Error signal(PPS)이 크면 클수록 근수축은 증가되고 따라서 근장(L)은 단축된다. 만일 외부로부터의 Load가 증가하여 근장이 길어지면 근방추의 흥분이 증가되어서 구심성 Impulse (PPS)가 증가되고 다시 α -운동뉴런의 흥분이 보강 되어서 근의 길이는 원 위치로 회복될 것이며 이 Load가 감소되면 근장은 단축되고 근방추의 흥분도 저하되어 구심성 Impulse의 저하로 근장은 원 위치로 회복되고 안정될 것이다.

그러나 이러한 Closed loop system에서는 전도시간 (conduction time)에 따르는 Lag 또는 Delay time을 피할 수 없다. 근방추로부터 중추로 다시 중추로부터 근섬유에 이르는, Impulse(또는 signal)의 전도시간이 문제가 되며 어떤 동적변화(dynamic change)하에 있는 근의 길이를 측정하여 중추에 보고하고 Effector인 근에 의한 정확한 교정(correction)이 이루어지기 위해서는 Sensor의 역할을 하는 근방추의 기능에 있어서도 Dynamic function을 필요로 하게 된다. 전기한 Harvey 및 Mathews (1961)의 관찰에서와 같이 근방추의 Primary ending은 근의 길이가 변화하는 속도에 대하여 예민하게 반응한다. 즉 Velocity sensitive하게 작용하기 때문에 어떤 순간의 근의 길이 뿐만 아니라 근의 길이에 대한 예고(prediction)를 할 수 있다. 이 Primary ending의 Velocity sensitive function은 소위 "Predictive control"을 가능하게 하고 Closed loop system에 있어서 Nerve conduction time에 의한 Lag를 극복하여 진동(Oscillation)이나 Overshot 등의 현상이 신속하고 정밀한 동작을 영위할 수 있게 한다.

γ -운동뉴런은 이 Closed loop에 있어서 Sensor로 작용하는 근방추의 방추내섬유에 작용하여 방추내섬유의 길이를 통하여 근방추의 흥분성을 조절하는 것으로 보인다. γ -운동뉴런에 있어서 γ_1 운동뉴런(dynamic component)은 근방추의 Primary ending에 작용하여 Anticipatory control에 관여하고, γ_2 뉴런(static component)은 일정한 근장하에서 Secondary ending에 작용하고 각각 근방추의 예민성을 조절하는 것이라고 한다(Mathews 1962). 이 γ -뉴런의 근방추 흥분성에 대한 조절은 대뇌 피질, 소뇌, 기저핵, 미로핵, 기타 중추의 여러 부위가 관계되어 복잡한 양상을 보이나 아직 정설은 없다.

Golgi teedon organ은 근이 생산한 장력에 따라 흥분하고 α 운동뉴런에 작용하는 Feed back component로

작용하여 과증한 장력으로 인한 근의 파열을 방지하기 위한 일종의 Breaking system의 역할을 하는 것으로 보이며 또한 Renshaw cell은 α 운동뉴런의 흥분이 근에 도달하기 전에 α 운동뉴런의 흥분을 받아 다시 α 운동뉴런에 Feed-back하므로서 척수내에서 α 운동뉴런의 Output를 조절하는 것으로 보인다.

V. 결 론

Hassal (1851)에 의하여 근방추가 발견된 이래 근방추에 대해서는 많은 연구 보고가 있었으며 최근의 실험적 근거들에 의하면 근방추는 신장반사를 통한 자세 및 운동의 반사적 조절에 중대한 역할을 영위함이 알려졌다.

Boyd (1962)의 형태적 연구에 의하면 근방추내에는 2종의 근섬유 즉 Nuclear bag fibre와 Nuclear chain fibre를 구별할 수 있고 이들은 각각 γ_1 및 γ_2 motor neurone에 의한 개별적 신경지배하에 있다.

신경 생리학적 연구에 있어서는 다각적인 연구가 이루어졌으며, Hunt 및 Kuffler (1951)는 γ -운동뉴런의 작용으로 근방추의 구심성 흥분이 조절됨을 관찰하였고, Harvey 및 Mathews(1961)은 근방추의 구심성 섬유에 Dynamic component인 Primary ending과 Static component인 Secondary ending의 작용을 기능적으로 구별하였고, Mathews (1962)는 γ -운동뉴런을 기능적으로 Dynamic fusimotor neurone 및 Static fusimotor neurone의 2종으로 구분하였다.

Kim 및 Partidge (1969)은 하행성 미로 사그날(descending vestibular signal)이 신장반사에 있어 근장장력 관계(length-tension relation)의 경사(slope)를 증가 시킴을 관찰하였고 또한 Kim을 하행성 미로사그날이 신장반사에 적용함에 있어 일차적으로 γ 계에 작용하는 것으로 보았다.

저자는 이상의 형태적 기능적 실험 보고를 중심으로, γ 계가 자세 및 운동의 기본형으로 간주되는 신장반사에 대하여 여하히 작용하여 조절성 기능을 영위하는가를 기술하였으며 아울러 신장반사를 일종의 Control system 즉 Feed back system으로 취급하여 그 작용기전을 논의하였다.

REFERENCES

- Booke, J.: *Die morphologische Grundlage der Sympathischen Innervation der Quergestreiften Muskelfasern. Z. Mikroskop-anat. Forsch.*, 8: 561, 1927.

- Boyd, I.A.: *The innervation of mammalian neuromuscular spindles. J. physiol.*, 140:14, 1958.
- Boyd, I.A.: *The diameter and distribution of the nuclear bag and nuclear chain muscle fibers in the muscle spindles of the cat. J. Physiol.*, 153:23, 1960.
- Boyd, I.A.: *The motor innervation of mammalian muscle spindles. J. Physiol.*, 159, 1961.
- Boyd, I.A.: *The structure and innervation of the nuclear bag muscle fiber system in mammalian muscle spindle. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B.*, 245:81, 1962.
- Harvey, R.J., and P.B.C. Mathews: *Some effects of stimulation of the muscle nerve on afferent endings of muscle spindles, and the classification of their responses in to type A₁ and A₂. J. Physiol.*, 156:470, 1961.
- Hines, M. and S.S. Tower: *Studies on the innervation of skeletal muscles. Bul. Johns Hopkins Hosp.*, 42:264, 1928.
- Hinsey, J.C.: *The innervation of skeletal muscle. Physiol. Rev.*, 14:514, 1934.
- Hunt, C.C., and S.W. Kuffler: *Stretch receptor discharge during muscle contraction. J. Physiol.*, 113:298, 1951.
- Kerschner, L.: *Bemerkungen über ein besonders Muskelsystem im Willkürlichen Muskel. Anat. Anz.*, 3:126, 1888.
- 金在浹: 前庭脊髓筋系의 *Dynamic stimulation*에對한反應. 現代醫學. 7:171, 1967.
- Kim, J.H., and L.D. Partridge: *Observations on types of response to combinations of neck, vestibular, and muscle stretch signals. J. Neurophysiol.*, 32:239, 1969.
- Kühne, W.: *Über die Endigung der Nerven in den Muskeln. Virchows Arch. Pathol. Anat. Physiol.*, 28:528, 1863.
- Mathews, P.B.C.: *Central regulation of the activity of skeletal muscle. In: The role of the gamma system in movement and posture. 1st. Ed. P. 26. New York, 1964.*
- Mathews, P.B.C.: *The differentiation of two types of fusimotor fibre by their effects on the dynamic response of muscle spindle primary endings. Quart. J. Exptl. Physiol.*, 47:324, 1962.
- Milsum, J.H.: *Biological control system analysis. 1st. Ed. P.342. McGraw-Hill, New York, 1966.*
- Milhorn, H.T.: *The application of control theory to physiological systems. 1st. Ed. p. 238. W.B. Saunders, Philadelphia, 1966.*
- Onanoff, M.I.: *Sur la nature des faisceaux neuromusculaires. Compt. Rend. Soc. Biol.*, 42r432, 1890.
- Ruffini, A.: *Observations on sensory nerveendings in voluntary muscles. Brain*, 20:368, 1897.
- Ruffini, A.: *On the minute anatomy of the neuromuscular spindles of the cat, and their physiological significance. J. Physiol.*, 23:190, 1898.
- Randall, I.E.: *Control system. In: Elements of Biophysics. 2nd. Ed. p. 91. Year Book Medical Publisher, Chicago, 1962.*
- Sherrington, C.S.: *Quantitative management of contraction in lowest level coordination. Brain*, 54:28, 1931.
- Sherrington, C.S.: *On the anatomical constitution of nerves of skeletal muscles. J. Physiol.*, 17:211, 1894.