مجلـة جامعـة تشرين للدراسـات والبحـوث العلمية
المجلـد ٥ ـ العـدد ٢ مـن ٢١ إلـى ٤٨

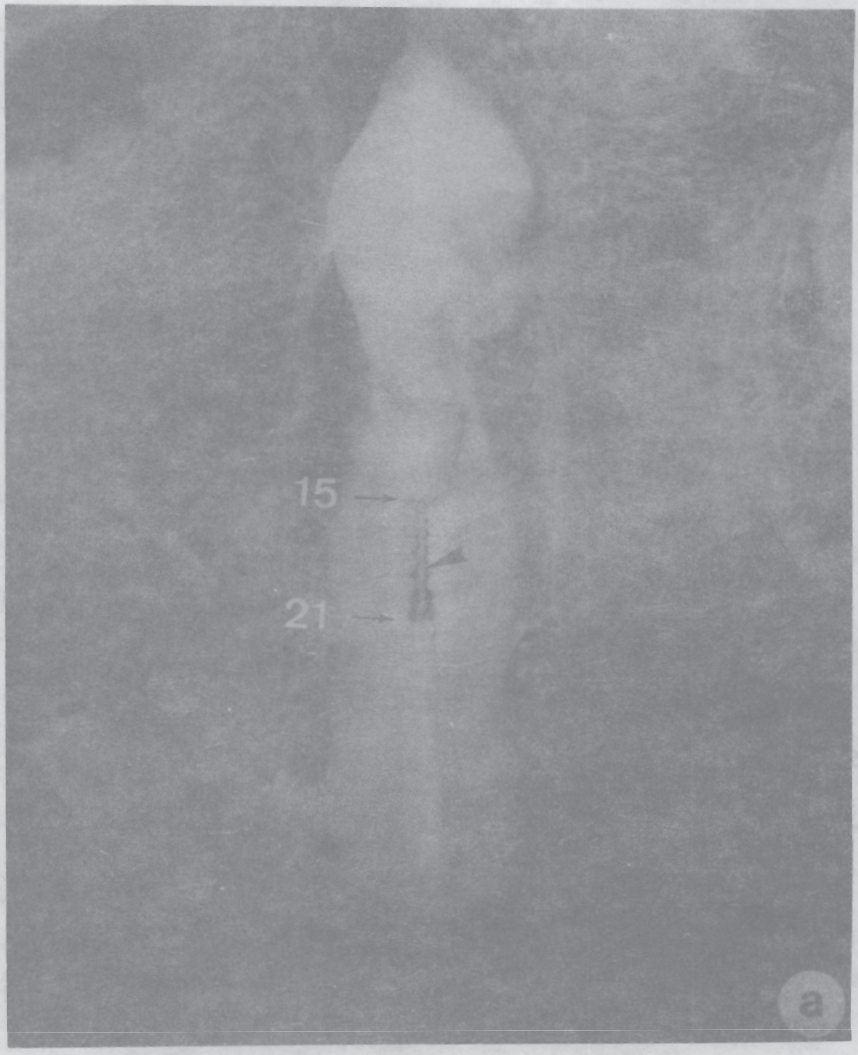
شعبان ١٤٠٢هـ
حزيران ١٩٨٢م

التشكل العضلي والأعصاب

III

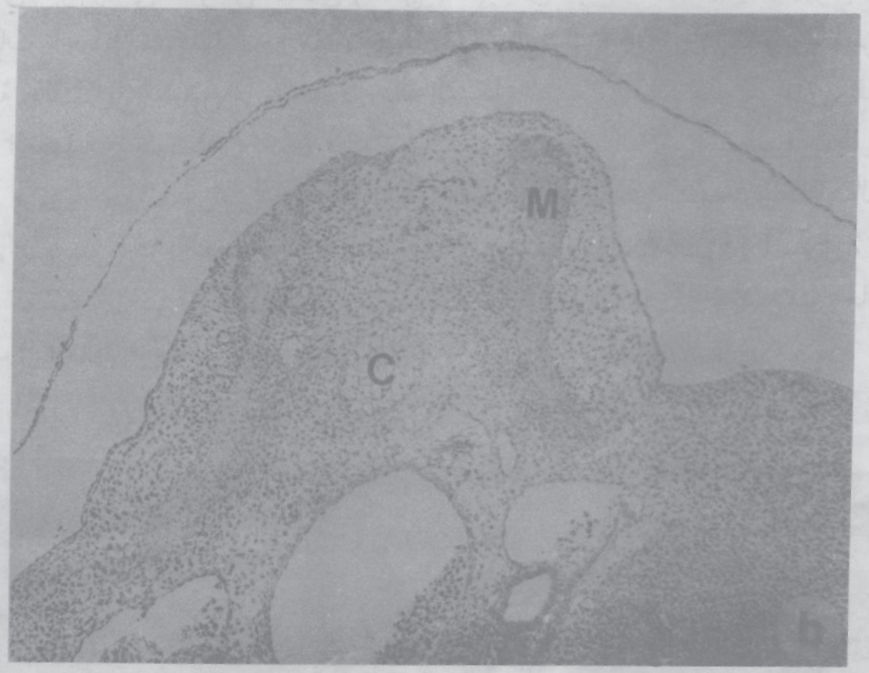
الدكتور
أحمد خاسكية
كلية العلوم

★ ★ ★ ★ ★ ★ ★ ★
★ ★ ★ ★ ★ ★
★ ★ ★



- أثر الأعصاب على التشكل والتمايز العضليين .

عند جنين الدجاج في مرحلة يومين من الحضن قمنا بالإجتثاث الجراحي الدقيق لقسم الأنبوب العصبي (شكل - a١) المحصور بين القطعتين ١٥ - ٢٢ بشكل يتوافق مع النزع الكامل لأصل الضفيرة العضدية التي تعصب عادة العضلتين L. D. A. و L. D. P أما الحبل الظهري فيبقى طبيعياً سليماً في موضعه . تلتئم الأجنة التي تعرضت للجراحة بسرعة بحيث أنه بعد ٢٤ ساعة فقط تنغلق منطقة العملية كلياً مع غياب الأنبوب العصبي وبقاء الحبل (شكل - b١) . تتمايز البداءات العضلية لـ L. D. A. و L. D. P بغياب الأعصاب ، وفي اليوم الثاني عشر من العملية ترفع بعض العضلات للد راسة أما البعض الآخر فيرفع في اليوم الخامس عشر وذلك من أجل الدراسات المجهرية الألكترونية .



شكل ١

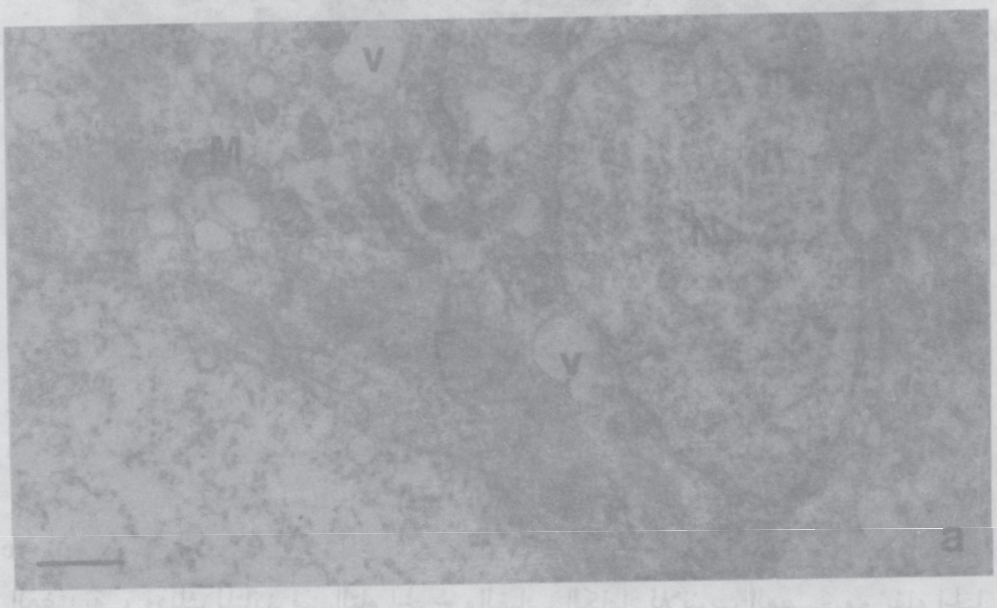
الاستئصال الجراحي لجزء من الأنبوب العصبي عند جنين الدجاج في مرحلة يومين من الحضن .

a) منظر ظهري للجنين بعد استئصال جزء الأنبوب العصبي المحصور بين أشفاع القطع ١٥الى٢١ . يلاحظ بقاء الحبل الظهري سليماً (رأس السهم) .

b) مقطع عرضي في جنين آخر بعد ٢٤ساعة من العملية يخص منطقة الضفيرة العضدية ، وذلك للتأكد من التآم الجرح والغياب الكامل للانبوب العصبي مع بقاء الحبل سليماً .

M = قطعة عضلية . C =الحبل الظهري .

في اليوم الثاني عشر من الحضن (شكل ـ٢) تبدي البداءات العضلية المتمايزة بغياب الأعصاب تأخراً في تشكلها ، مع ملاحظة إنعدام أي سبق في التمايز بين العضلتين السريعة والبطيئة وذلك على النقيض مما يلاحظ في حالة التشكل الطبيعي ضمن هذه المرحلة : فحزم الخيوط العضلية في العضلتين تكون قصيرة ورفيعة متوضعة في البلاسما المحيطية للخلية . والنوى مركزية ، والمصورات الحيوية ذات القد القصير الصغير تتواجد مبعثرة هنا وهناك ، في حين أن بعض الحزم العضلية تبدي فوضوية في توضعها وعلى الأخص في المستوى Z من القطعة العضلية ، كما أن عدداً كبيراً من حويصلات الهضم الذاتي (الحويصلات الحالة) يصادف في العديد من الخلايا العضلية .



شكل ـ ٢

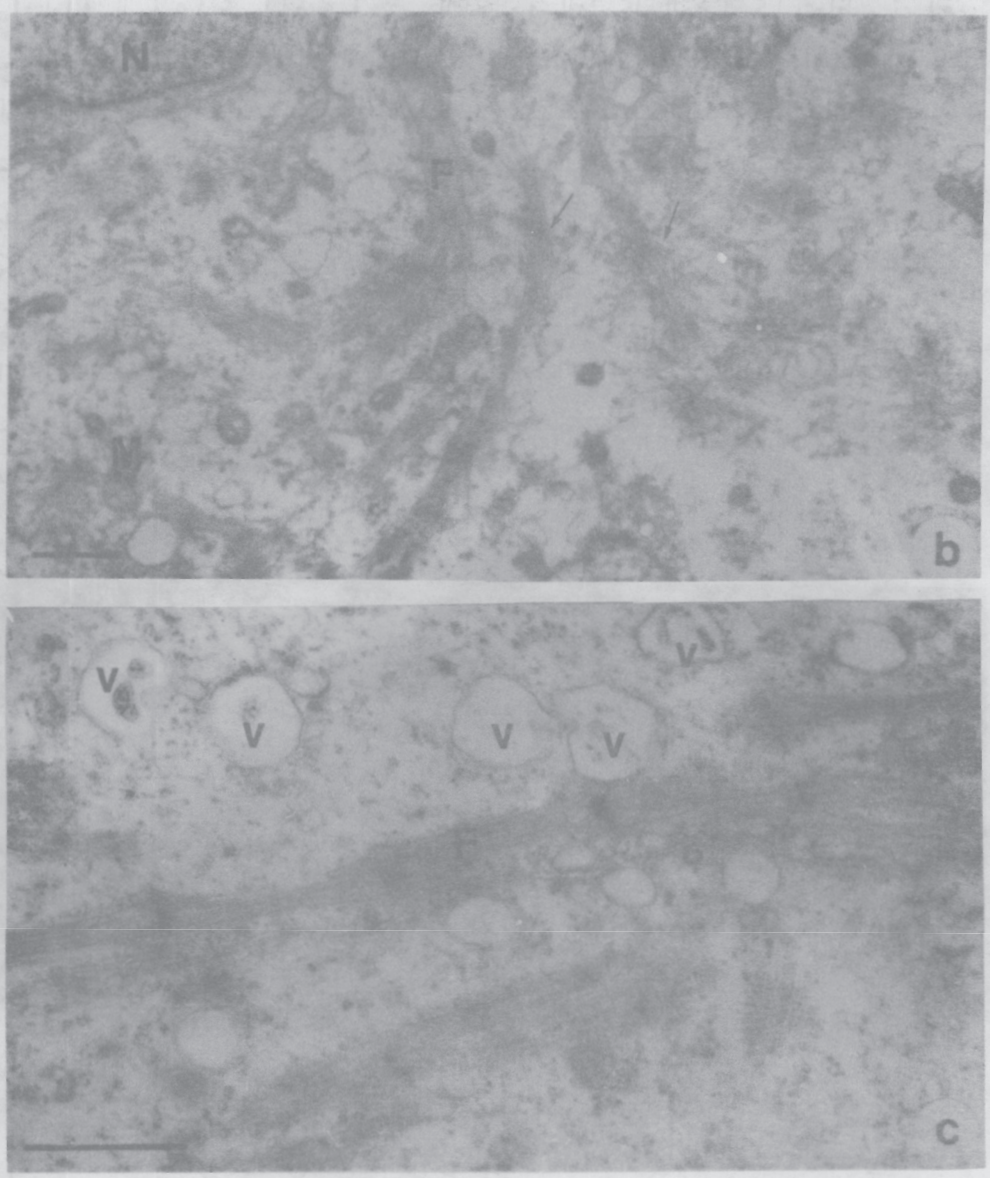
التشكل العضلي اللاعصبي في البيضة In OVO للعضلة الأمامية L.D.A. والخلفية L.D.P. وذلك بعد الاستئصال الجزئي للانبوب العصبي عند الجنين في مرحلة يومين من الحضن .

أجريت الفحوص المجهرية الإلكترونية في اليوم الثاني عشر من الحضن :

a) مثال لمصورة عضلية أخذت من بداءة العضلة الأمامية

F = حزمة خيطية عضلية أولية　　N = نواة

M = مصورة حيوية　　V = حويصلات الهضم الذاتي .



b) مثال لصورة عضلية أخذت من العضلة الخلفية . يشير تبعثر نهايات الحزم العضلية (سهم) الى تورط الخلية في مسلك التهدم والانحلال .

c) مثال آخر للتهدم العضلي dégénérescence يتميز بغزارة حويصلات الهضم الذاتي (V) المحتوية على مواد مجهولة الهوية .

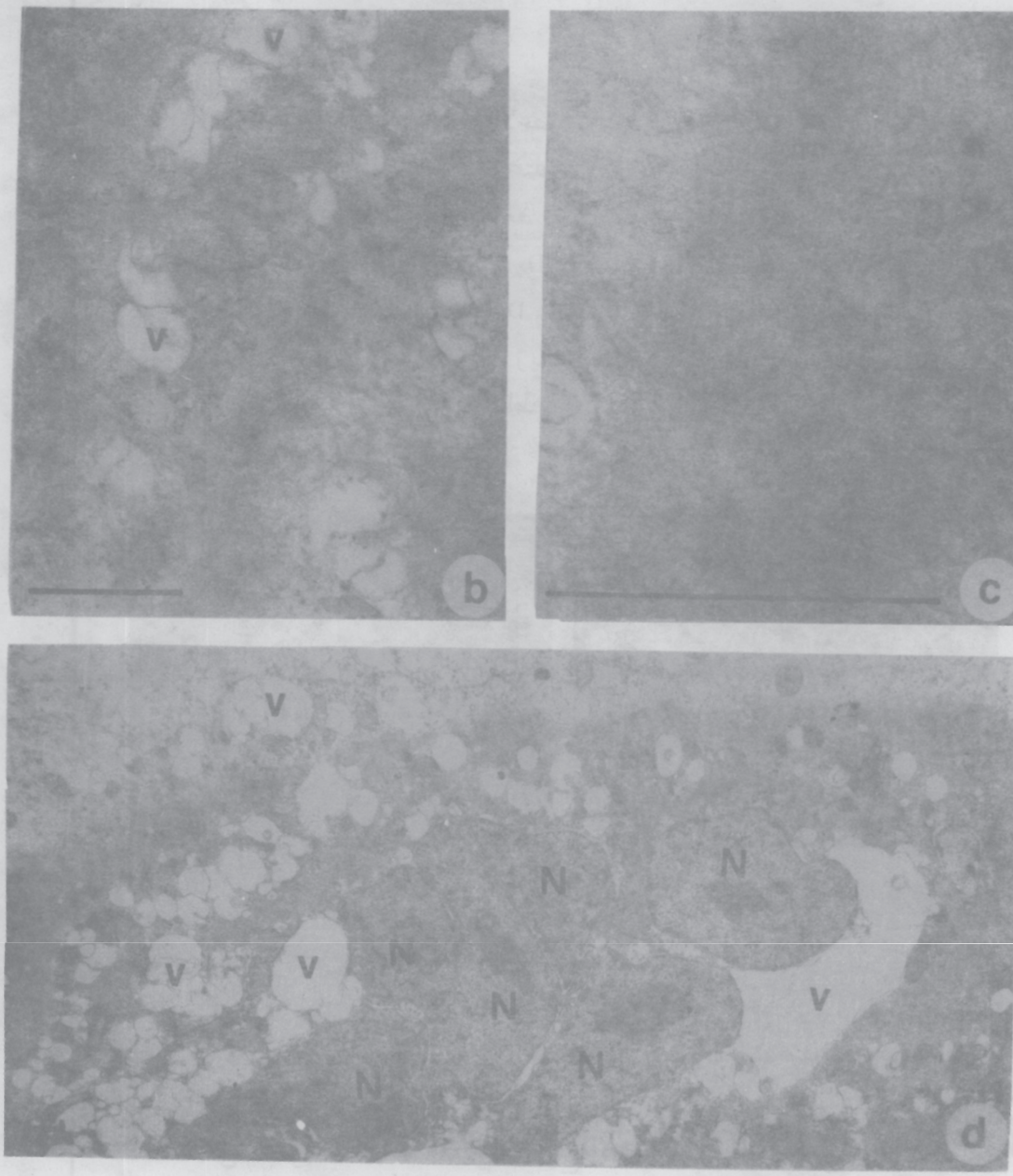
يمثل الخط على يسار كل صورة 1 ميكرون .

أما في اليوم ١٥ من الحضن فيستمر التأخر في التشكل العضلي كما يتعاظم تهدم وإنحلال البنى العضلية (شكل ـ ٣) . وحقيقة الأمر تبدي الخلايا العضلية سواء في الـ L. D. A أو الـ L. D. P مراحل متدرجة من التهدم تبدأ بخيوط عضلية مبعثرة فقدت انتظامها في مستوى الخط Z ومروراً بوجود عدد كبير من حويصلات الهضم الذاتي تتناوب مع الحزم الخيطية حتى مرحلة أنبوب عضلي متعدد النوى قطع شوطاً كبيراً في الانحلال والموت Nécrose (شكل ـ ١٤ د) . إنه لمن المستحيل في المرحلة (د) التعرف على الخيوط العضلية التي تحولت إلى كتلة سوداء عاتمة ألكترونياً أما الباقي من الخلية العضلية فقد اجتاحته حويصلات الهضم الذاتي العديدة والتي تحتوي مواد عديمة الشكل المتميز . وهكذا يمكننا أن نستنتج بأن التشكل العضلي الأساسي لايمكنه أن يجتاز مرحلة أنبوب عضلي متعدد النوى وذلك بغياب الأعصاب .

شكل ـ ٣

التشكل العضلي اللاعصبي في البيضة In OVO للعضلة الأمامية والخلفية ، وذلك بعد الاستئصال الجزئي للإنبوب العصبي عند الجنين في مرحلة يومين من الحضن . أما الدراسة فأجرت بعد ١٥ يوماً من الحضن .

a) مثال البداية التهدم يتمثل في وجود حويصلات الهضم الذاتي (٧) مع بداية تبعثر خيوط الحزم العضلية (سهم) .



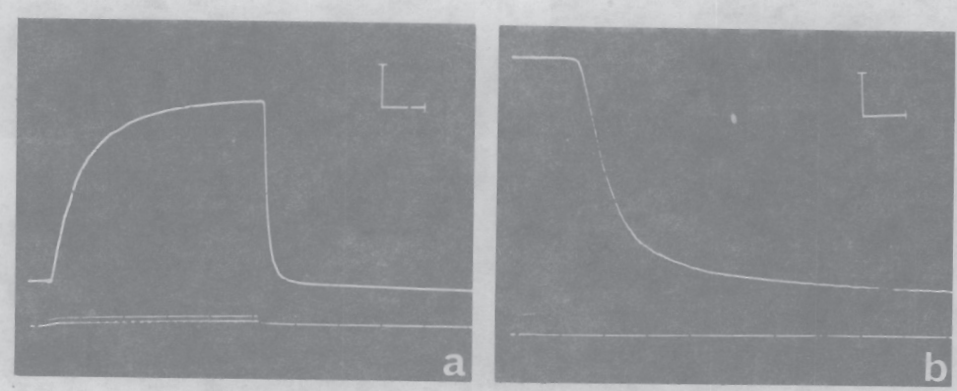
b) مرحلة أكثر تطورا في التهدم تبديها حزم الخيوط العضلية التي أضحت أقل وضوحاً .

c) تفاصيل للمرحلة b تظهر حزمة من الخيوط العضلية المتهدمة جزئياً .

d) أنبوب عضلي متعدد النوى (N) وقد قطع شوطاً بعيداً في مسلك الهدم حيث اجتاحته حويصلات الهضم الذاتي (V) وأضحت فيه الخيوط العضلية مادة سوداء عاتمة إلكترونياً .

يمثل الخط على يسار كل صورة 1 ميكرون .

ومن ناحية أخرى يسبب قطع الأعصاب المحركة للعضلات الظهرية الكبرى في مرحلة النمو (١ ـ ٢ يوم بعد النقف) عواقب مختلفة بين عضلات سريعة وأخرى بطيئة ، ولكن بعد زمن أطول يصار إلى إنحطاط وتهدم العضلة البطيئة . L. D. A أيضاً . وحقيقة الأمر أنه بعد ١٨ يوم من قطع الأعصاب تعاني الـ L. D. A زيادة في النمو Hypertrophie بالنسبة للمعدل الطبيعي تخص معظم أليافها أما الـ L. D. P. فإنها تخضع إلى ضمور شديد Atrophie فما خلا نسبة لا تتجاوز ٥٪ من أليافها تبدي زيادة في النمو مثلها في ذلك مثل ألياف العضلة البطيئة ! ، إنها فئة من الألياف ذات نشاط A. T. Pase في درجة حموضة 4,35 (شكل ـ ٤) .

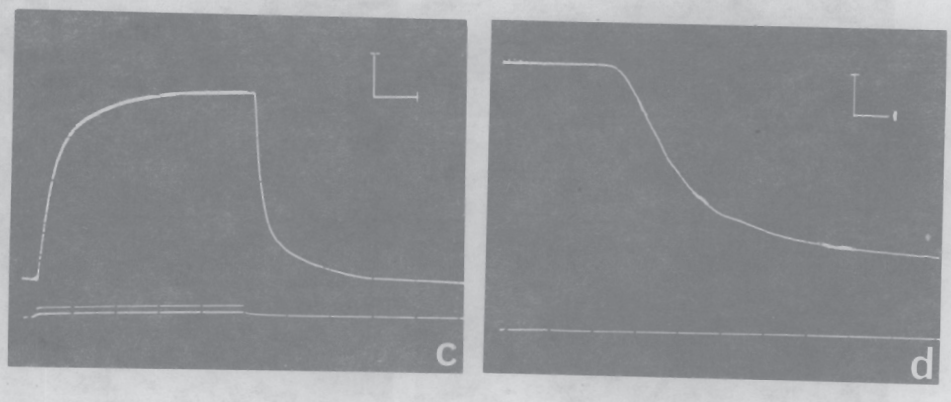


شكل ـ ٤

أثر قطع الأعصاب على النمو في العضلتين السريعة والبطيئة عند الصوص في يومين من العمر . أجريت العملية في جانب من الحيوان بينما تركت عضلات الجانب الآخر تنمو طبيعية كشاهد على التجربة . وبعد ٢٠ يوم من قطع الأعصاب أجريت مقاطع عرضية في الألياف وفحصت بالمجهر الضوئي العادي .

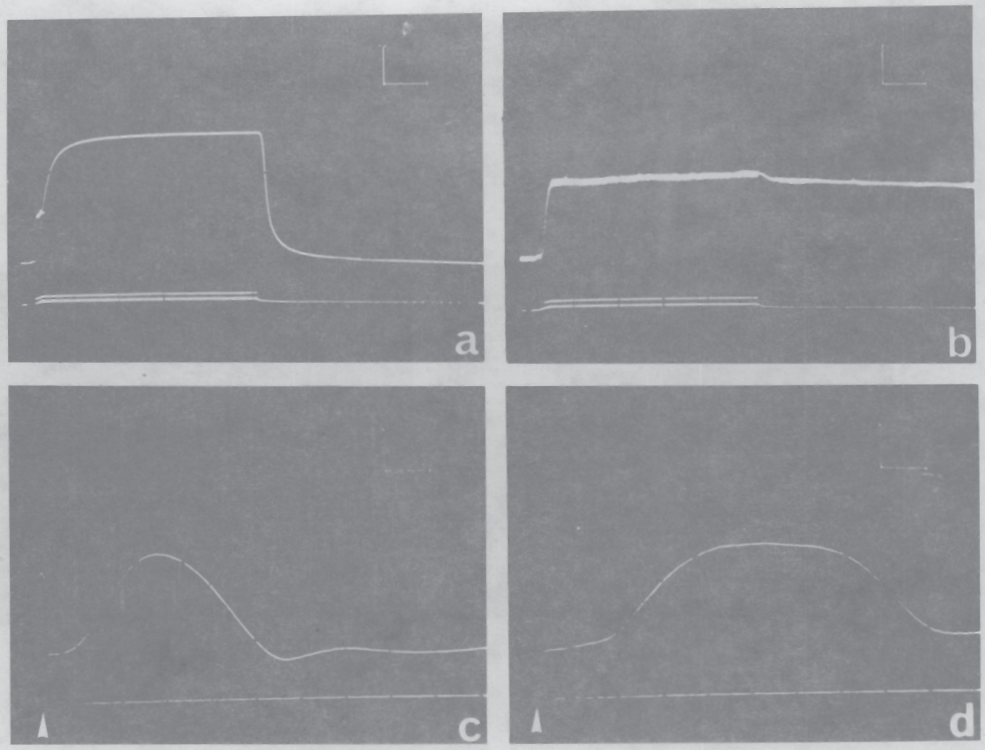
إلى اليمين من اللوحة : عضلات مقطوعة الأعصاب وإلى اليسار : عضلات طبيعية شاهدة .

a) وb) ألياف من العضلات الأمامية ، يلاحظ أن قطع الأعصاب يسبب زيادة في النمو أو hypestrophie .



c) و d) ألياف من العضلات الخلفية تبدي ضموراً في معظم ألياف(d) مع وجود قلة قليلة منها في حالة زيادة نمو .

يؤدي قطع الأعصاب في اليوم الثاني بعد النقف إلى تسريع الطور الصاعد من الكزاز بالنسبة للعضلة البطيئة (شكل ـ ٥) وإلى فقدان هذه العضلة قدرتها على الاسترخاء . أما بالنسبة للعضلة السريعة فإنها تعاني بطئاً في نفضتها Secousse يخص الطور الصاعد والنازل مع وجود مسطبة تعني إبطاء في عوامل الاسترخاء . تشير هذه النتائج الأخيرة إلى أهمية الأعصاب المحركة في المحافظة على خصائص تقلصية متمايزة بين نمط سريع وآخر بطيء .



شكل ـ ٥

اثر قطع الأعصاب في مرحلة يومين بعد النقف عند الصوص على الخصائص العضليةالميكانيكية . قطعت الأعصاب في أحد الجناحين وتركت عضلات الجانب الآخر كشاهد . أما دراسة الخصائص التقلصية العضلية فقد جرت بعد ثمانية أيام من العملية .

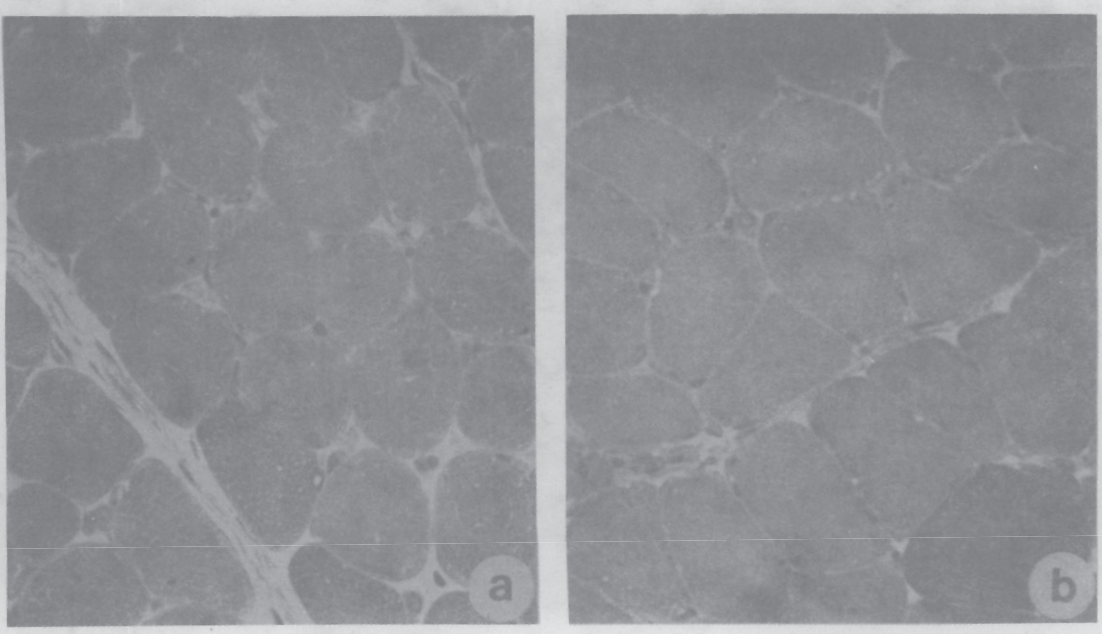
a) كزاز عضلة أمامية شاهدة : المقياس الأفقي ٢ثانية ، الشاقولي ١,٥ غ .

b) كزاز عضلة أمامية مقطوعة الأعصاب : المقياس الأفقي ٢ثانية ، والشاقولي ٢٠٠مغ .

c) نفضة لعضلة خلفية شاهدةحرضت بتأثير صدمة منبهة واحدة (سهم) المقياس الأفقي ٢٠مل ثانية ، الشاقولي ٤٠٠مغ .

d) نفضة لعضلة خلفية مقطوعة الأعصاب تولدت بتأثير صدمة منبهة واحدة (سهم) . المقياس الأفقي ٢٠مل ثانية والشاقولي ٣٠٠مغ .

تمارس الأعصاب المحركة تأثيرها على العضلات الهيكلية إما عن طريق الرسول العصبي (الأستيل كولين) أو بواسطة مواد أخرى بالإضافة للأستيل كولين ، وهكذا عند جنين الدجاج يعتبر تثبيط المستقبلات الكولينية الفعل بالكورار طريقة مفيدة لدراسة أثر الأستيل كولين على التشكل العضلي ، وعملياً يؤدي حقن الكورارداخل السائل الأمنيوسي عند الجنين خلال مراحل تطوره إلى تغيرات في الخواص الميكانيكية العضلية وخاصة بالنسبة للعضلة البطيئة حيث تنتج تأثيرات مماثلة لتلك الملاحظة بعد قطع الأعصاب المحركة (شكل - ٦) بمعنى أنه يحصل تسريع للطور الكزازي الصاعد بالنسبة للعضلة البطيئة وتباطؤ في الاسترخاء (الطور النازل) .

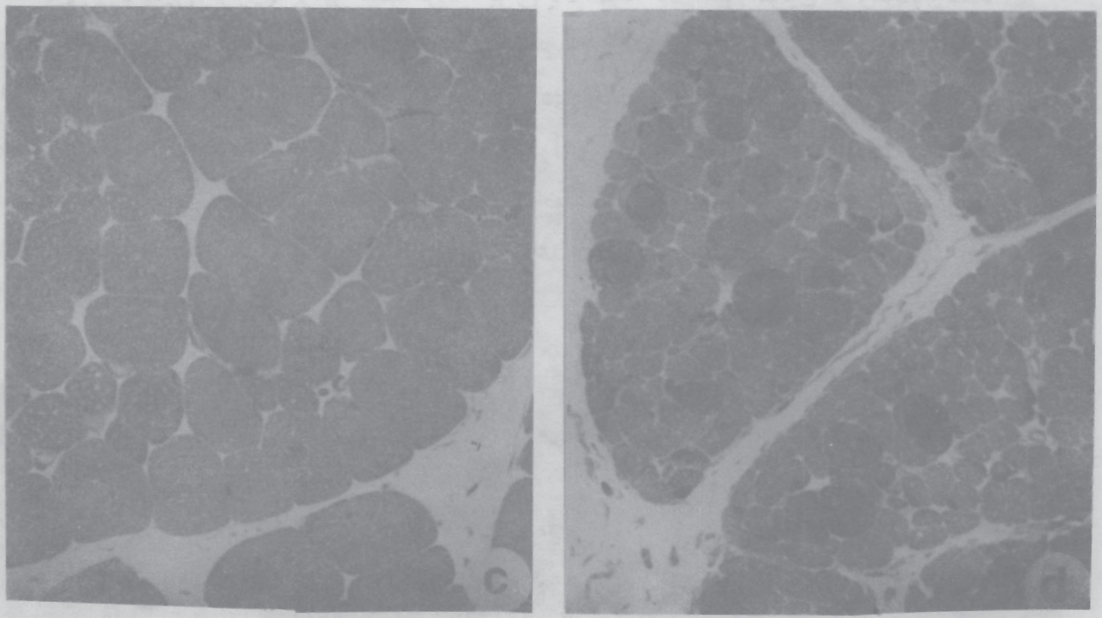


شكل - ٦

أثر حقن الكورار عند جنين الدجاج على تمايز الخصائص التقلصية للعضلة الاساسية البطيئة L.D.A. سجلت التقلصات في اليوم الثامن عشر من الحضن . المقياس الشاقولي ٤٠٠ مغ .

a) كزاز لعضلة أمامية شاهدة . المقياس الافقي ٢ ثانية .

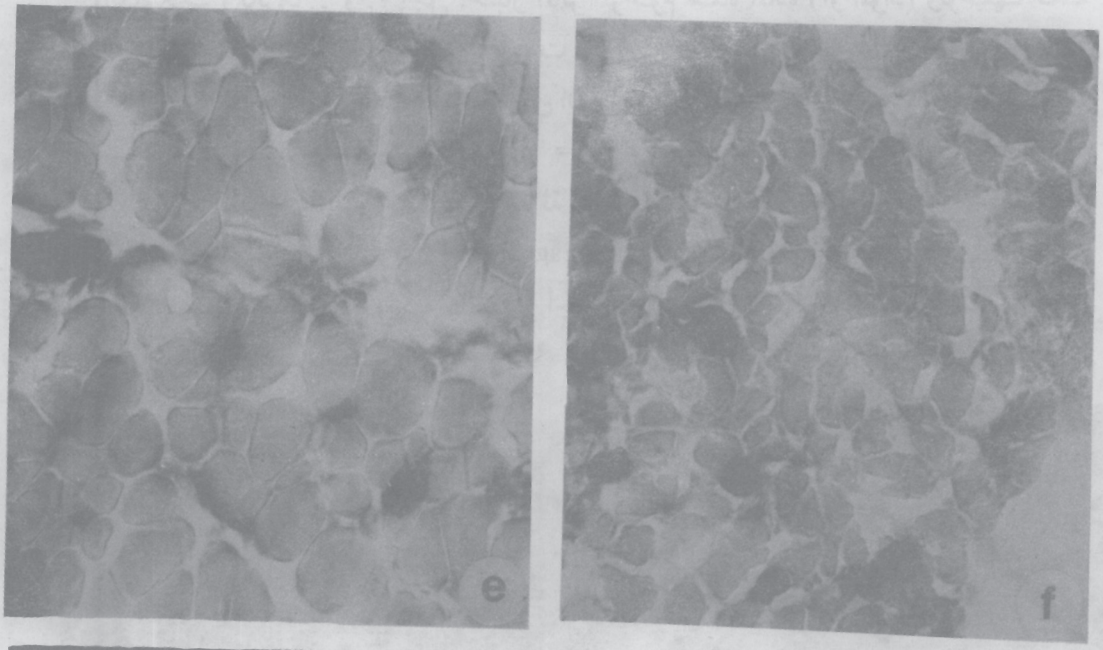
b) استرخاء مسجل بسرعة مسح أكبر : المقياس الافقي ٢٠٠ مل ثانية .



c) كزاز لعضلة أمامية تعرض جنينها المعطي إلى حقن الكورار المقياس الافقي = ٢ ثانية .

d) استرخاء مسجل بسرعة أكبر : المقياس الافقي ٢٠٠ مل ثانية .

يلاحظ في عضلات الاجنة التي عانت أثر الكورار تسريع خفيف لطور التقلص في حين أن طور الاسترخاء قد أبطأ إلى حد كبير .



يشير الكشف الكيميائي ـ النسيجي عن نشاطات انزيمات الـ A.T.Pases المرتبطة بالميوزين في العضلة الخلفية الشاهدة(e) وفي العضلة المقطوعة الأعصاب(F) إلى أن الألياف ذات النشاط الانزيمي الذي لم يثبط بعد حضن مسبق في PH = 4,35 (تظهر سوداء على الصورة) إنما هي ألياف ازداد نموها بنتيجة هذا القطع .

يمثل الخط على يسار وأسفل اللوحة100 ميكرون وذلك بنفس التكبير لجميع الصور .

ولكن لايمكن تفسير جميع آثار الأعصاب على التشكل العضلي عبر وساطة الأستيل كولين ، حيث يقبل الكثير من الباحثين تدخل مادة عصبية مغذية في الاشراف على تشكل العضلات وتمايزها . ومن أجل اختبار الأثر المزعوم لهذه المادة (أو المواد) ونوعيتها قمنا باستئصال قطع عضلية غير معصوبة رفعت من أجنة دجاج في مرحلة ٤٨ ساعة من الحضن (١٨ ـ ٢٠ قطعة) . زرعت هذه القطع في الزجاج In Vitro على مرشح ذي ثقوب محمول على شبكة معدنية في درجة حرارة ٣٨م° و pH = 7,4 ورطوبة مناسبة بالإضافة إلى جو غازي من CO_2 O_2 أما وسط الزرع فتميز إلى ثلاثة أنماط :

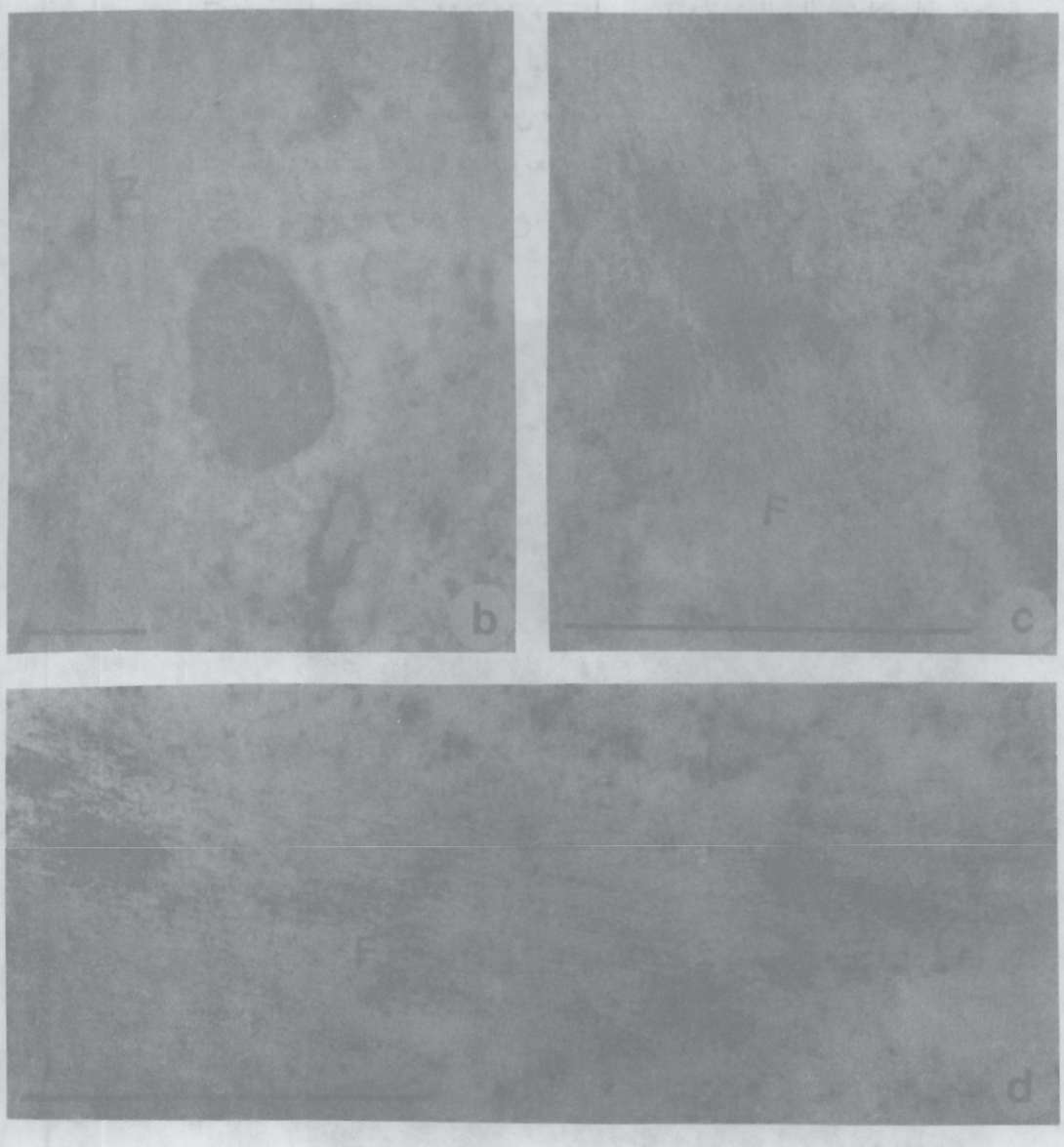
ـ وسط M. E. M. أو Milieu Eagle Minimum + ١٠٪ مصل وكانت النتيجة إمكانية تشكل عضلي محدود جداً ولكنه كافٍ من أجل أن يظهر بداية للتشكل العضلي ممكنة الوقوع دون تدخل الأعصاب (شكل ـ ٧) .

سحل ٧ ـ

تشكل عضلي لا عصبي في وسط الزرع In Vitro (زراعة القطع) استخدام الوسط الأساسي البسيط Eagle الذي يدعى Minimum Essential Medium أو M.E.M. مضافاً إليه ١٠٪ من مصل العجل الجنين . أما مدة الزرع فكانت عشرة أيام .

a)مصورة عضلية محتوية على عدد كبير من الليفيات العضلية(F) مع بداءات أجسام(Z) .

N=نواة . M = مصورة حيوية .



b)مثال آخر لمصورة عضلية .

c)تفاصيل بتكبير أهم لـb .

d) مثال آخر يظهر ميل الخيوط العضلية لتنتظم في حزمة (F) يمثل الخط أسفل كل صورة 1 ميكرون .

- وسط يحتوي على مزيج من M.E.M + مصل بنسبة ١٠٪ مضاف إليه خلاصات عصبية حضرت من أدمغة جنينية في مرحلة / ١٠ / أيام من الحضن . قاد هذا الوسط إلى تشكل عضلي ذي مستوى مرموق ، أكثر أهمية من سابقه بحيث يلاحظ وجود أجسام Z وحزم من الخيوط العضلية وكذلك نوى مركزية وذلك بعد عشرة أيام من الزرع ، والباقي من البلاسما تجتاحه جسيمات ريبية متعددة وردية التوضع . يزداد عدد الخيوط العضلية بعد ١٢ يوم من الزرع (شكل - ٨) .

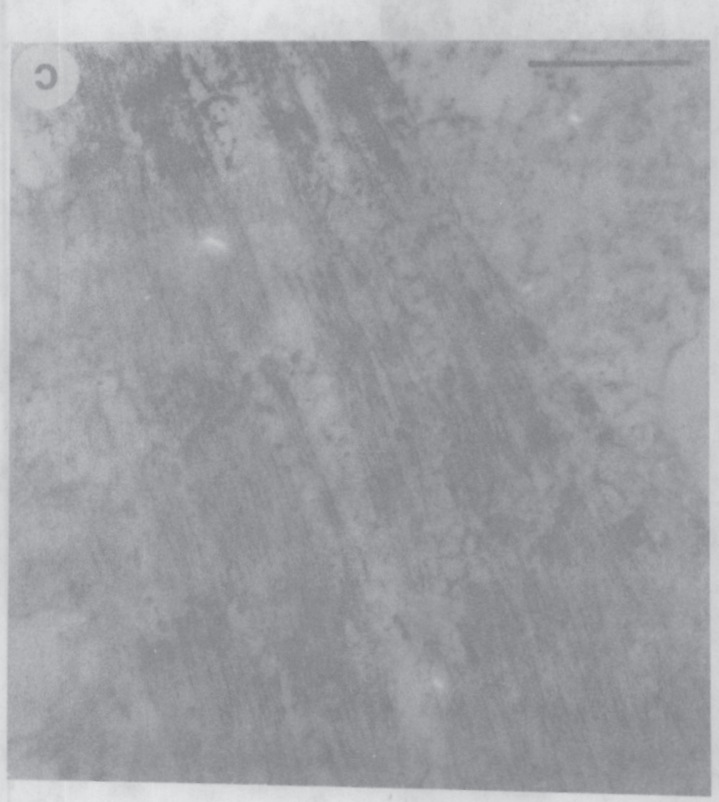
شكل - ٨

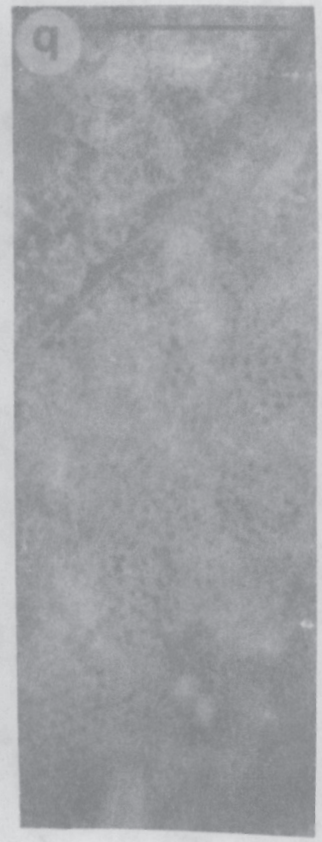
تشكل عضلي لاعصبي في وسط الزرع In Vitro . اثر اغناء وسط الزرع بخلاصات عصبية .

a) بعد عشرة أيام من الزرع تشكلت لدينا حزم خيطية عضلية .

(F)، أكثر أهمية وانتظاماً من تلك التي نشأت في الوسط الأساسي البسيط M.E.M. = M .

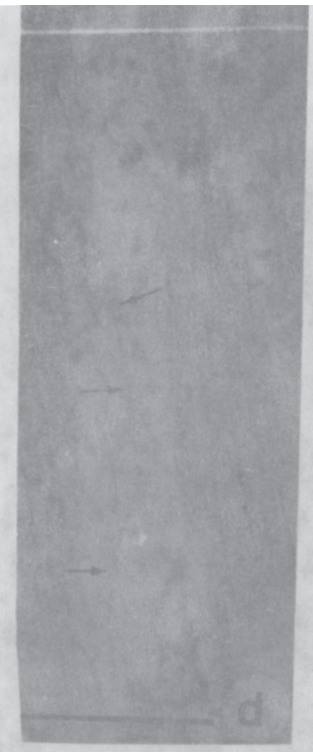
مصورات حيوية . N = نواة .





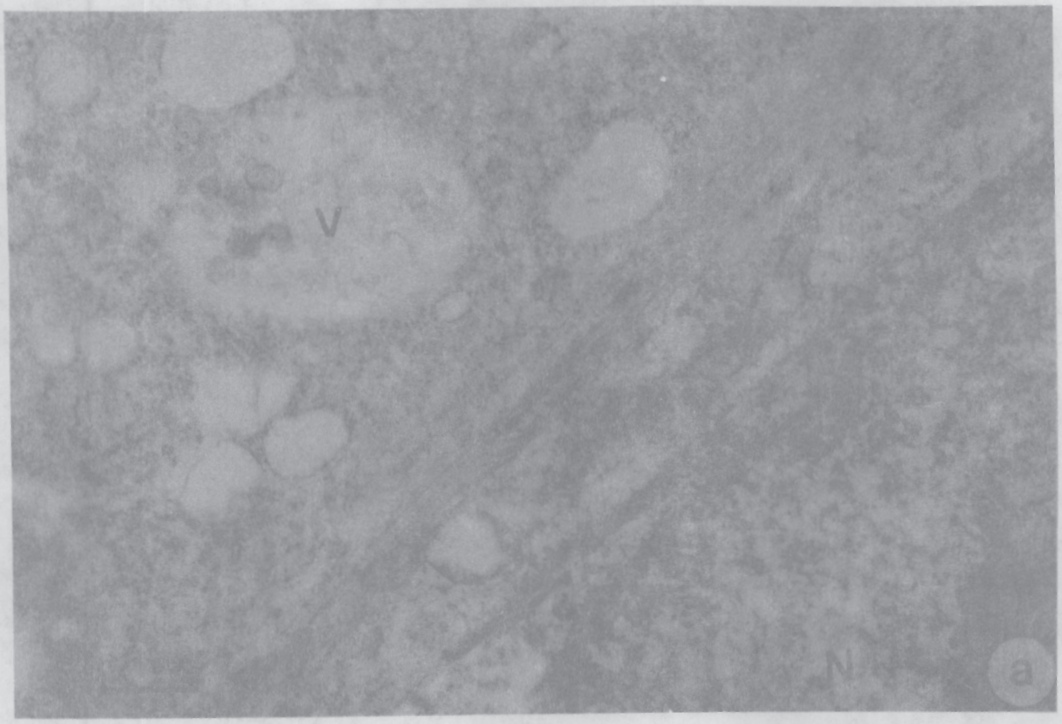
b) على المقاطع العريضة يمكن التعرف على خيوط الأكتين الرفيعة وخيوط الميوزين الثخينة (سهم) .

c) مثال لمصورة عضلية بعد ١٢ يوم من الزرع . يلاحظ ازدياد عدد لخيوط العضلية المنتظمة في حزم وكذلك وجود الخطZ .

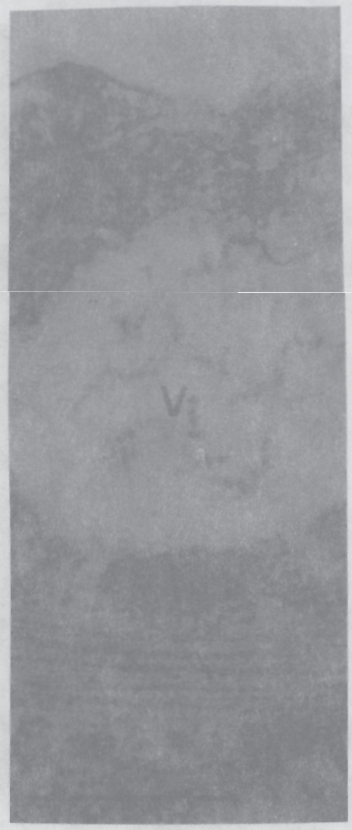


d) تفاصيل للصورة(c) تبين استمرار تركيب الخيوط العضلية (أسهم) .
يمثل الخط على يسار وأسفل(a) و(c) 1 ميكرون ، و0,5 ميكرون في(b) و(d) .

- وسط يحتوي على مزيج من M. E. M. + مصل + خلاصات كبدية وقلبية وعضلية صدرية . تكون النتيجة تشكل عضلي وسط في أهميته بين النمط الأول والثاني مع ملاحظة وجود حويصلات الهضم الذاتي كدلالة على نسج في طور التهدم والانحطاط وذلك بعد ١٢ يوم من الزرع (شكل - ٩)


V
N
a

Z
V
b


V1

شكـــــل ـ ٩

تشكل عضلي لاعصبي في وسط الزرع In vitro
اثر اغنـــاء وسط الزرع بخلاصات لاعصبيـــة . وفي اليوم الثانيعشرمن الزرع هيـأت النسج للدراسات المجهرية الالكترونية .

a) و b) تتواجد الليفات العضلية بحالة اكثـر انتظاما منها في الشكل (١٨) حيث استخدم الوسط الاساسي فقط . ولكن يلاحظ وجود عدد كبير مـــن حويصلات الهضم الذاتي (٧) محتوية على مـــواد مجهولة الهوية . اما الاجسام (Z) فلـــم تتطور كثيرا .

c) تفاصيل من (b) تظهر محتوى حويصلات الهضـــم الذاتي

يمثل الخط على اليسار والى الأسفل من (a) و (b) 1 ميكرون و 0,5 ميكرون فقط في (c)

المناقشة :

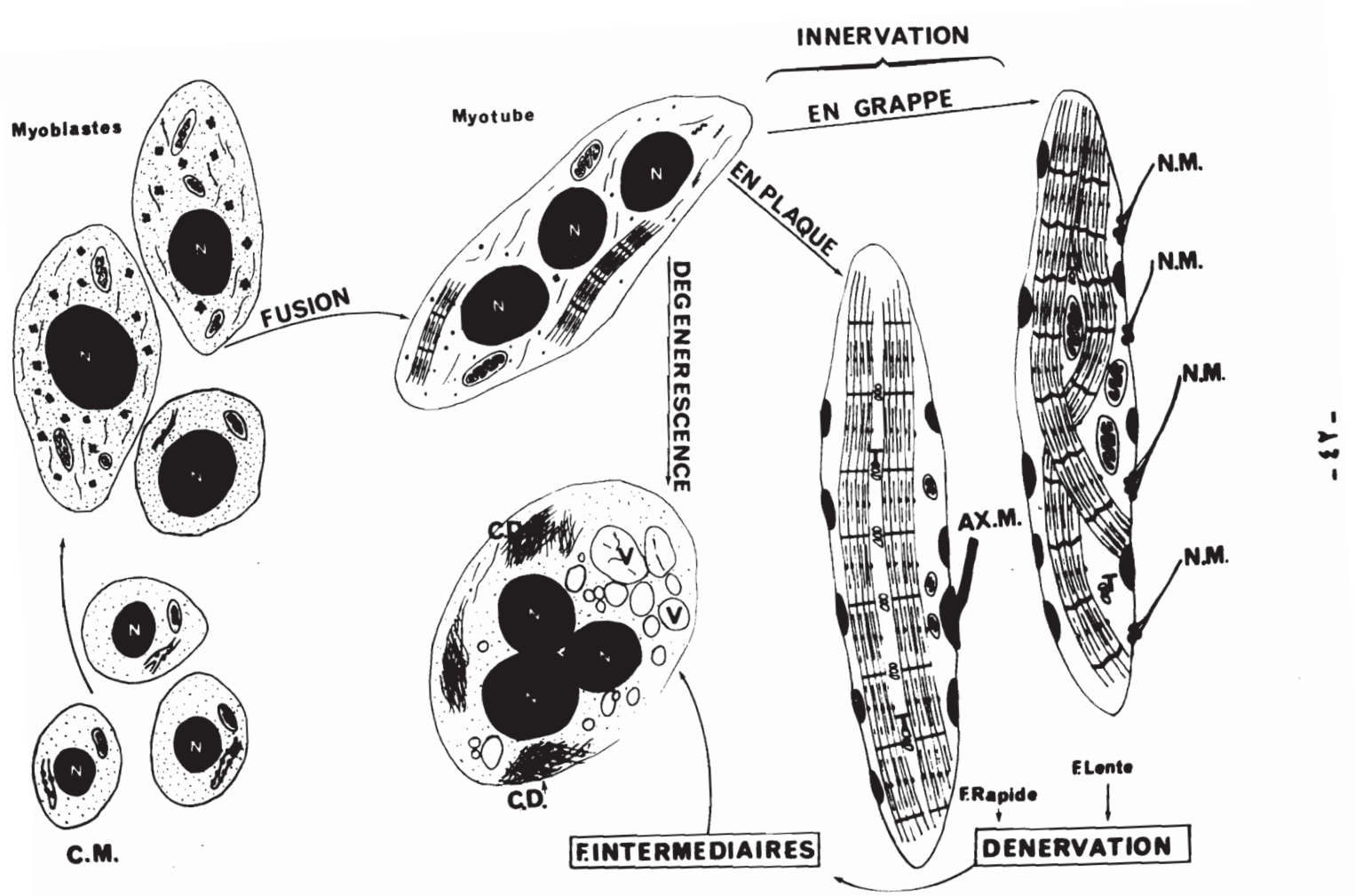
تكون العضلات الظهرية الكبرى معصوبة في اليوم العاشر من الحضن وذلك بعد الكشف عن مستقبلات الأستيل كولين المشبكية (١) (٢) . أما C ومعاونيه (٣) (٤) فقد ذكروا بأن النشاطات الأستيل كولين إستيرازية لاتظهر إلاّ في اليوم الثالث عشر من الحضن وبنفس الوقت ضمن العضلتين L.D.A وL.D.P وعلى النقيض من ذلك لقد بينا بأن نضوج المشابك العصب ـ عضلية في العضلة البطيئة إنما يسبق ذلك النضوج في العضلة السريعة وإن هذا السبق يتوافق مع سبق في التشكل العضلي يحدث مابين اليوم العاشر حتى السادس عشر من الحضن . وهكذا يمكننا أن نفرض بأن الأعصاب مسؤ ولة عن الإشراف على التشكل العضلي ، ومما يدعم هذه الفرضية هو أن التمايز العضلي بغياب الأعصاب التجريبي (بعد استئصال جزء من الأنبوب العصبي) يكون في نفس السوية ضمن العضلتين دون أي سبق . لقد تأكدنا أيضاً من أن التمايز الوظيفي الميكانيكي (L.D.A. و L.D.P) يبدأ إعتباراً من اليوم السادس عشر من الحضن ، إنها مرحلة تحدد الصيرورة الوظيفية لنمطي الأعصاب السريع والبطيء . إن هذا التمايز الوظيفي هو تحت إشراف الأعصاب حيث بين Gordon ومعاونيه عام ١٩٧٧ (٥) بأن النشاطات الكهربائية المسجلة في مستوى الغلاف العضلي تكون متباينة في اليوم السابع عشر من الحضن ، ولكن نقصان الفرق بين تقلص العضلات السريعة والبطيئة بعد خضوعها لعملية قطع الأعصاب كما بيّنا لايترك أي مجال للشك في مسؤ ولية الأعصاب عن تمايز الخواص الميكانيكية العضلية والمحافظة عليها . إن أمثلة الإشراف العصبي على التقلص العضلي سبق وأن تم البرهان عليها عند الثدييات عبر أعمال عديدة (٦) (٧) (٨) .

ولئن لم يعد هناك أي مجال للشك في الاشراف العصبي على الخواص العضلية فإن الأبحاث الحالية تتجه نحو تحليل الآلية التي بواسطتها يتم هذا الإشراف ، وإن النتائج المتوفرة الآن تشير إلى وجود مسلكين لتدخل الأعصاب :

(١) عبر وساطة الرسول العصبي الذي هو الأستيل كولين في هذه الحالة .

(٢) بواسطة مادة مغذية تفرزها النهايات العصبية المشبكية .

ومن أجل إختبار تدخل الأستيل كولين في التشكل والتمايز العضليين ، فإن كل نمط تجريبي يهدف إلى ايقاف تحرر الأستيل كولين أو تثبيط آثاره الكولينية يكون مفيداً في هذا المجال . وهكذا فعند جنين الدجاج يخلف حقن السم البوتولينيtoxine botulinique أو الكورار إنحساراً كبيراً في التشكل العضلي Myogene ولنذكر في هذا المجال أعمال Drachman (٩) وAhmed (١٠) وFreeman ومعاونيه (١١) .


INNERVATION
EN GRAPPE
EN PLAQUE
Myoblastes
Myotube
FUSION
DEGENERESCENCE
N.M.
N.M.
N.M.
N.M.
AX.M.
C.D.
C.D.
C.M.
F.INTERMEDIAIRES
F.Rapide
F.Lente
DENERVATION

شكل ـ ١٠

تمثيل تخطيطي للتشكل العضلي :

C.M. = خلايا ميزنشيمية .

Myoblaste = مصورة عضلية .

Myotube = انبوب عضلي .

Inneravtion en plaque = أعصاب صفيحي .

Innervation en grappe = أعصاب عنقودي .

Dégénérescence = تهدم النسيج .

F. Rapide = ليف سريع .

F. lente = ليف بطيء .

N.M. = عصب محرك .

AX. M. = محور محرك .

Dénérvation = قطع الأعصاب .

F. intermédire = ليف عضلي انتقالي .

Fusion = اندماج .

N = نواة C.D. = جسم كثيف V = حويصل

TT = وصلة ارتباط داخلي ثلاثية .

ولكن لم يتمثل أثر الكورار في نتائجنا إلاّ بتأخر بسيط في التطور الجنيني ، وهـذا الفرق يرجع إلى كميات أكبر من الكورار حقنها هؤلاء الباحثون اعتباراً من مراحل جنينية مبكرة جداً (٣ أيام من الحضن مثلاً عند جنين الدجاج) .

إن دور الأستيل كولين في الاشراف على الخواص العضـلية الميكانيكية أضحى جلياً للغاية ، إذ أن الجمل المحركة السريعة والبطيئة التي خضعت لأثر الكورار خلال التطـور الجنيني تبدي خواص تقلصية مماثلة لتلك في العضلات التي قطعت أعصابها ، لقد سبق وأن أشير إلى ذلك من قبل (1Houk Drachman) عند الجرذ المعالج بسم البوتولين .

إذا كان الأستيل كولين نفس الرسول العصبي في الجمل المحركة السريعة والبطيئة فإن آثاره المتباينة على العضلات تحتم نمط إرسال قبل مشبكي له مختلف (١٣) (١٤) (١) .

لقد دفعت هذه النتائج بعض الباحثين (١٥) (١٦) (١٧) على تنبيه عضلة بطيئة بتردد سيالة عصبية سريعة أو العكس للتأكد فيما بعد من إنعكاس في الخواص العضلية الميكانيكية وفق تردد المنبه المطبق .

تشرف الأعصاب على التشكل والتمايز العضليين عبر مادة أخرى عدا الأستيل كولين تدعى المادة المغذية ، حيث تؤدي إضافتها إلى وسط الزرع إلى تحسين واضح في التشـكل العضلي ، وهذا ماأوحت به تجاربنا السالفة الذكر وقد سبق وأن أشارت إليه أعمال Singer و Lebowitz (١٨) Singer (١٩) ، ويمكن لطبيعة هذه المادة أن تكون غليكوبروتينية ذات وزن جزيئي يتراوح مابين ١٠,٠٠٠ . ٥٠,٠٠٠ (٢٠) .

والخلاصة :

تتحـول الخـلايا الميزنشيمية الغـير متمايزة (شـكل ـ ١٠) إلى مصـورات عضـلية Myoblastes تحتوي على خيوط عضلية حرة ونـواة مركزية وجسيمات ريبية عديدة منتشرة في البلاسما . تعطي هذه المصورات العضلية كنتيجة لإندماجها مع بعض أنابيب عضلية متعددة النوى تحوي في داخلها حزماً من الخيوط العضلية القصيرة المنتظمة جنباً إلى جنب والعديد من الخيوط الأخرى المبعثرة الحرة بالإضافة إلى مصورات حيوية كثيرة ولكن بقامات صغـيرة . وإذا لم ترد الأعصاب إلى هذه الأنابيب العضلية فإنها تأخذ مسلك التهـدم والانهيار حيث تظهر حويصلات الهضم الذاتي العديدة وتتحول الخيوط إلى كتل سوداء عاتمة إلكترونياً . وعلى النقيض من ذلك فلدى ورود الألياف العصبية وتشكل المشابك العصب ـ عضلية يتمايز لدينا نمطان من الألياف العضلية :

(١) ألياف سريعة يحتوي كل منها على صفيحة محركة واحدة فقط Innervation enplaqe

unique وذات مظهر نسيجي خيطي تبدو فيها الخطوط Z رفيعة مستقيمة والخطوط M بالغة الوضوح وكذلك تحتوي على وصلات إرتباط داخلية غزيرة من نمط ثلاثي ، أما المصورات الحيوية فتكون بقد صغير ولكنها عديدة أو:

(٢) ألياف عضلية بطيئة ذات مشابك عصب ـ عضلية عديدة تتجمع في عناقيد متوزعة على طول الليف Innervalion engrappes multiples أما المظهر النسيجي لهذه الألياف فهو حقلي ينطوي على مصورات حيوية بقد كبير مع وصلات إرتباط نادرة وخط Z عريض ومتعرج .

إن قطع الأعصاب في النمطين السابقين يؤدي إلى نمط واحد على المستوى الوظيفي ، وسط بين الألياف السريعة والبطيئة ولكنه سرعان مايتهدم بنيوياً ليصبح غير قادر على التقلص التجريبي كما تزول معالمه البنيوية بسبب تشكل الحويصلات الحالة للهضم الذاتي Autophagie

BIBLIOGRAPHIE

1 — BENETT, M.R. and PETTIGREW A,G., - 1974 - The formation of synapses in striated muscle during development. J. Physiol. (London), 241,515,545.

2 — BURDEN, J. - 1977. Development of the neuro-muscular junction in the chick embryo: the number, distribution and stability of ACHR. Dev. Biol., 57, 317, 329.

3 — GORDON, T., PERRY, R., TUFFERY, A.R. and VRBOVA, G. -1974 - Possible mechanisms determining synapse formation in developing skeletal muscles of the chick. cell tiss. Res., 155,213-25.

4 — SISTO-DANEO, L. and FILOGAMO, G-1975- Differentiation of synaptic area in slow and fast muscle fibres. J, Submicr. cytol., 7, 121-131.

5 — GORDON, T., PURVES, R.D. and VRBOVÁ, G. 1977 - Differentiation of electrical and contractile properties of slow and fast muscle fibres. J.physiol. (London), 269., 535-547.

6 — BULLER, A.J., ECCLES, J.C. and ECCLES, R.M. - 1960 - Differentiation of fast and slow muscles in the cat hind limp. J. Phyiol. (London), 150, 399, 416.

7 — CLOSE, R. - 1965 - Effects of cross-union of motor nerves to fast slow skeletal muscles. Nature (London), 206, 831-832.

8 — LEWIS, D.M. - 1972 - the effectof denervation on the mechanical and electrical responses of fast and slow mammalian twitch muscle. J. Physiol. (London), 222, 51-75

9 — DRACHMAN, D.B. - 1964 - Atrophy of skeletal muscle in chick embryos treated with botulinum toxin. science, 145, 719 - 721.

10 — AHMED. Y.Y. 1968 - The effect of muscle relaxant on the growth and differentiation of skeletal muscles in the chick embryo. Anat. Rec., 155, 133-138.

11 — FREEMAN, S.S., ENGEL, A.G. and DRACHMAN, D.B. - 1976 - Experimental acetylchholine blockade of the neuromuscular junction. Effects on end-plate and muscle fiber ultrastructure. Ann. N.Y. Acad. SC., 274, 46-59.

12 — DRACHMAN, D.B. and HOUK, J. - 1969 - Effect of botulinum toxin on speed of skeletal muscle contraction. Amer. J. Physiol., 216, 1453-1455.

13 — ECCLES, J.C., ECCLES, R.M. and LUNDBERG, A., - 1958 - the action potentials of the alpha-motoneurones supplying fast and slow muscles. J. Physiol.(London). 142, 275-291.

14 — GINSBORG, B.L. - 1960 - spontaneous activity in muscle fibres of the chick J. physiol. (London). 150, 707-717.

15 — VRBOVÁ, G. -1966 - Factors determining the speed of contraction of striated muscle. J. Physiol. (London) 185, 17-18P.

16 — FISCHBACH, G.D. and ROBBINS, N. - 1969 - changes in contractile properties of disused soleus muscles. J. physiol. (London), 201, 305-320.

17 — RENAUD, D. LE DOUARIN G. and KHASKIYE, A, - 1978 - spinal cord stimulation in chick embryo: effects on development of the posterior latissimus dorsi muscle and neuromuscular junctions. Exp. neurol., 60, 189-200.

18 — LE BOWITZ, P and SINGER, M. - 1970 - neurotrophic control of protein synthesis in the regenerating of limbof the newt triturus. nature (London), 225, 824-827.

19 — SINGER, M. - 1974 - neurotrophic control of limb regeneration in the newt. Ann. N.Y. Acad. SC., 228, 308-322.

20 — OH, T.H. - 1976 - Neurotrophic effects of sciatic nerve extracts on muscle development in culture. EXP.. neurol., 50, 376-386.