

# بررسی الکتروفیزیولوژی انواع فیبرهای ماهیچه بازکننده ساق پای ملخ مصری

علی اصغر پیله‌وریان\* / علی اکبر ملکی راد\*\*

## چکیده

خصوصیات مکانیکی پای بندپایان، مشخصات ماهیچه‌ای و عمل رفتاری آنها، باهم تطابق دارند. به‌عنوان مثال پاهای نسبتاً بزرگ و قوی برای جهش در حیوانات جهنده یک مزیت است. کک‌ها و ملخ‌ها بیشترین پیشرفت را برای جهش پیدا کرده‌اند. در پژوهش حاضر، فیزیولوژی فیبرهای ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ بالغ مصری (*Anacridium Aegyptium* L.) بررسی شده است. بدین منظور، حیوان با استفاده از شیشه سیانور غیر فعال شده، برای تحریک، از محرک الکتریکی با ولتاژ ۳۰ میلی‌ولت استفاده می‌شد. تغییرات پتانسیل در سطوح غشای فیبرهای ماهیچه‌ای توسط میکروالکترودها به صورت منحنی‌هایی به صفحه اسیلوسکوپ منتقل و با توجه به مختصات منحنی‌ها، میزان پتانسیل استراحت و عمل، برحسب میلی‌ولت محاسبه می‌شد. به منظور مقایسه فیبرهای مختلف، ماهیچه از نظر جغرافیایی به سه بخش ابتدایی، میانی و انتهایی تقسیم می‌شد. تجزیه و تحلیل آماری (آزمون ANOVA و T-TEST) نشان داد که، میانگین پتانسیل استراحت در بخش ابتدایی، میانی و انتهایی ماهیچه، به ترتیب  $44/15 \pm 15/25$ ،  $51/01 \pm 18/04$  و  $58/32 \pm 13/04$  میلی‌ولت، و میانگین پتانسیل عمل در سه بخش ابتدایی، میانی و انتهایی، به ترتیب  $96/35 \pm 9/36$ ،  $107/8 \pm 13/6$  و  $109/4 \pm 14/25$  میلی‌ولت بود. اکثر فیبرهای ماهیچه دارای پتانسیل استراحت مشابه هستند، درحالی‌که پتانسیل عمل اکثر فیبرهای ماهیچه، با احتمال ۹۹/۵٪ باهم اختلاف معنی‌دار دارند. پتانسیل عمل فیبرهای بخش انتهایی ماهیچه بالاتر از سایر قسمت‌هاست. فیبرهای بخش ابتدایی ماهیچه با پتانسیل عمل مختلف، اکثراً دارای پتانسیل عمل بالا و سریع هستند.

## کلیدواژه

الکتروفیزیولوژی، ملخ مصری، پتانسیل استراحت، پتانسیل عمل.

\*عضو هیئت علمی دانشگاه پیام‌نور، مرکز اصفهان.

\*\*عضو هیئت علمی دانشگاه پیام‌نور، مرکز شازند.

## مقدمه

(Atwood, 1969 &). ماهیچه بازکننده ساق پای ملخ از دو نرون تحریک کننده<sup>۱</sup> و یک نرون مهارکننده<sup>۲</sup> عصب گیری می کند (Burns & Usherwood, 1979). به طور کلی، قطر عصب و فیبر ماهیچه ای در بندپایان، خیلی کوچک تر از فیبرهای عصبی و ماهیچه ای در مهره داران نیست، اما تعداد فیبرها محدود است. چهار آکسون تحریک کننده ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ عبارت اند از: آکسون سریع، کند، مهارکننده عمومی و آکسون متوسط پشتی. آکسون سریع، همه فیبرهای ماهیچه مذکور را تحریک می کند (Hoyle, 1978) و دو آکسون کند به ۳۰٪ از فیبرهای این ماهیچه مربوط می شود. این شرایط عصبی باعث تطابق خیلی زیاد این ماهیچه برای جهش می شود. عصب کند و سریع باهم عمل متقابل دارند، به طوری که اگر عصب کند قبل از عصب سریع تحریک شود مقدار پتانسیل عمل زیاد می شود. به طور کلی، ماهیچه های مهره داران و بندپایان دارای پتانسیل استراحت ۵۰ تا ۱۰۰ میلی ولت می باشد (Hoyle, 1954). میزان پتانسیل عمل در ماهیچه تاکننده ساق پای میانی در مل ملخ *Schistocerca gregaria americana*

خصوصیات مکانیکی پای بندپایان، مشخصات ماهیچه ای و عمل رفتاری آنها، باهم تطابق دارند. به عنوان مثال، پاهای نسبتاً بزرگ و قوی برای جهش در حیوانات جهنده یک مزیت است (Benet-Clarck, 1977). ککها<sup>۱</sup> و ملخها<sup>۲</sup> بیشترین پیشرفت را برای جهش<sup>۳</sup> پیدا کرده اند (Hughes, 1965). جهش در ملخ، با قدرت و در سه مرحله به ترتیب زیر انجام می شود: ابتدا پا به وسیله انقباض ماهیچه تاکننده ساق تا می شود و سپس ماهیچه بازکننده ساق پا منقبض می شود. در این مرحله، ساق پا به حال بسته باقی می ماند و هر دو ماهیچه در حال انقباض هستند. در آخرین مرحله، ماهیچه خم کننده به سرعت منبسط می شود. انبساط ماهیچه تاکننده، هم زمان با انقباض ماهیچه بازکننده، باعث می شود ساق پا به سرعت باز شود. فعالیت سریع نرون حرکتی<sup>۴</sup> و ماهیچه بازکننده ساق پا در این مرحله نقش مهمی دارند (Hitler & Brauning, 1988). ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ دارای سه نوع فیبر است:

الف) فیبرهای سریع که منحصراً با آکسون سریع تحریک می شوند<sup>۵</sup>، دارای انقباض سریع هستند اما زود خسته می شوند؛

ب) فیبرهای کند که منحصراً با آکسون کند تحریک می شوند<sup>۶</sup>، دارای انقباض کند بوده ولی قادرند مدتی به حالت انقباض باقی بمانند؛

ج) فیبرهای حد واسط<sup>۷</sup> که به وسیله هر دو نوع آکسون تحریک می شوند (Hoyle, 1978).

ماهیچه ها در سخت پوستان و حشرات ممکن است از یک نوع فیبر سریع یا کند تشکیل شده باشند یا اینکه مخلوطی از فیبرها با خصوصیات انقباضی متفاوت باشند که این فیبرها، در این نوع ماهیچه ها، در محل های خاصی از ماهیچه قرار گرفته اند (Jahromi

- 1 . Fleas
- 2 . Grasshopper
- 3 . Jump
- 4 . Flexor muscle
- 5 . Extensor muscle
- 6 . Co- Contraction
- 7 . Motor Neurone
- 8 . Fast Extensor Tibialis (FETi)
- 9 . Slow Extensor Tibialis (SETi)12
- 10 . Intermediate Fibres
- 11 . Excitatory Neurone
- 12 . Inhibitory Neurone

### مواد و روش‌ها

این مطالعه روی فیبرهای ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ بالغ مصری (*Anacridium aegyptium* (L.)) انجام گرفته است. حشرات، در اتاق حشره<sup>۱۳</sup> با دمای بین ۲۹-۳۱°C در قفس‌های چوبی که کف آنها با ماسه بادی خشک به ارتفاع ۱۰cm پوشیده شده بود نگهداری و با برگ درخت چنار، و موقع خزان با کاهو، تغذیه می‌شدند. در ابتدای هر آزمایش، با استفاده از شیشه سیانور (سیانور به اضافه دوغاب) حیوان غیرفعال می‌شد. مدت زمان نگهداری حشره در شیشه ۱-۳ دقیقه و غلظت سیانور مصرفی ۱۰ میکروگرم در لیتر (10ppb) و در حدی بود که فقط بتوانیم حیوان را در جایگاه خود ثابت کنیم در حالی که قادر به پاسخ دادن به کلیه تحریکات الکتریکی باشد. پس از خروج حیوان از شیشه، به شکم، روی جایگاه خاص<sup>۱۴</sup> (شکل ۱) به طوری ثابت می‌شد که ساق پای عقبی به راحتی بتواند در کلیه جهات حرکت کند. سپس برای دستیابی به فیبرهای ماهیچه مذکور، کوتیکول سطح پشتی<sup>۱۵</sup> را طوری برداشته می‌شد که به ماهیچه آسیب نرسد. در ضمن، برای جلوگیری از خشک شدن عضله در طول آزمایش و نیز تغذیه آن، از محلول رینگر<sup>۱۶</sup> ویژه حشرات بر روی ماهیچه ریخته می‌شد. برای تحریک، از محرک الکتریکی استفاده می‌شد و ولتاژ آن طوری تنظیم می‌شد که حیوان حداکثر پاسخ را بدهد و در عین حال از آسیب جدی مصون باشد (کمی بالاتر از آستانه تحریک یعنی ایمپالس ۳۰ میلی‌ولت). تحریکات به روش غیرمستقیم

به نوع نرون‌های حرکتی مربوط به این ماهیچه وابسته است (Theophilidis & Burns, 1983). چهار آکسون به ماهیچه بازکننده ساق پای این ملخ وارد می‌شود، بنابراین انتظار می‌رود که فیبرهای این ماهیچه دارای فیزیولوژی مختلف باشند (Hoyle, 1978). حتی در ماهیچه‌ای هم که یک آکسون دریافت می‌کند فیبرهای کند و سریع وجود دارد (Doray- Ray, 1964). بنابراین، تفاوت فیبرهای ماهیچه‌ای می‌تواند همچنین بستگی به خصوصیات خود ماهیچه داشته باشد.

هیول (Hoyle) در سال ۱۹۵۴ فیبرهای ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ را در حیوان غیرفعال، به وسیله تحریک آکسون‌های مختلف، به طور جداگانه آزمایش کرد و مطرح کرد که چون تمام فیبرها به وسیله تمام آکسون‌هایی که در سراسر ماهیچه نفوذ کرده‌اند تحریک نمی‌شوند، برای درک فیزیولوژی فیبرهای مختلف باید هر فیبر ماهیچه‌ای به طور انفرادی آزمایش شود. ذکر این نکته ضروری است که بر روی فیزیولوژی و تشخیص نوع فیبرهای ماهیچه‌ای در حشرات به وسیله تحریک جداگانه آکسون‌های مختلف آزمایش‌هایی انجام شده است (Hoyle, 1978) اما تاکنون آزمایشی برای تعیین نوع فیبرهای ماهیچه‌ای در حشرات، با تحریک حیوان کامل و سالم، و ثبت مستقیم تغییرات غشاء فیبرهای ماهیچه‌ای انجام نشده است؛ لذا بر آن شدیم که فیزیولوژی فیبرهای ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی را در ملخ بالغ مصری به طور انفرادی بررسی و میزان پتانسیل استراحت و عمل را مستقیماً از سطح فیبرهای ماهیچه‌ای ثبت کنیم و حیوان سالم و کامل تحریک الکتریکی شود تا اینکه پاسخ‌های فیبرهای ماهیچه و واکنش رفتاری حشره نیز طبیعی تر باشد.

13 . Insect Room  
14 . Platform  
15 . Dorsal Cuticle  
16 . Ringer

تغییرات پتانسیل غشا را منتقل کند. تغییرات پتانسیل در سطوح غشا فیبرهای ماهیچه‌ای مورد نظر، توسط میکروالکتروود - هایی که به اسیلوسکوپ اتصال و نوک آنها با غشای فیبر ماهیچه تماس داشت، به صورت منحنی روی صفحه اسیلوسکوپ ظاهر می‌شد. پاسخ فیبرهای ماهیچه در هنگام استراحت حیوان (پتانسیل استراحت) و هنگام تحریک آن (پتانسیل عمل) که به صورت منحنی‌هایی روی اسیلوسکوپ نمایان می‌شد، مورد تجزیه و تحلیل قرار می‌گرفت. سرانجام پس از انجام آزمایش‌های مکرر روی فیبرهای مختلف در بخش‌های مختلف عضله، و با توجه به مختصات این منحنی‌ها میزان پتانسیل استراحت و عمل، بر حسب میلی‌ولت محاسبه می‌شد.

### نتایج

میانگین پتانسیل استراحت فیبرهای بخش ابتدایی، میانی و انتهایی ماهیچه، به ترتیب برابر با  $58/32 \pm 13/04$  و  $52/01 \pm 18/04$ ،  $44/15 \pm 15/25$  میلی‌ولت اندازه‌گیری شد (جدول ۱). تجزیه و تحلیل آماری با استفاده از آزمون‌های آنالیز واریانس (ANOVA) و اختلاف میانگین نمونه‌ها (T) نشان داد که مقدار پتانسیل استراحت اکثر فیبرهای ماهیچه مورد آزمایش مشابه بودند. بین میزان پتانسیل استراحت فیبرهای بخش ابتدایی و میانی، و نیز میانی و انتهایی، در سطح کمتر از ۰/۱ یعنی احتمال بیش از ۹۰٪

از طریق پنبه آغشته به محلول اشباع کلرید سدیم<sup>۱۷</sup> که به طور عرضی در ناحیه سینه<sup>۱۸</sup> قرار می‌گرفت تا اتصال کوتاه به وجود نیاید، به حیوان منتقل می‌شد. به این ترتیب که ابتدا تحریکات از دستگاه تحریک‌کننده به پنبه و سپس از پنبه به بدن حیوان انتقال می‌یافت. برای بررسی فیزیولوژی فیبرهای مختلف ماهیچه، ماهیچه به سه بخش ابتدایی، میانی و انتهایی تقسیم شد و (شکل ۲) در هر بخش بر روی چندین دسته ماهیچه‌ای آزمایش انجام می‌گرفت. برای مشاهده تجزیه و تحلیل پتانسیل استراحت و پتانسیل عمل، پاسخ فیبرهای ماهیچه به وسیله میکروالکتروودهایی که در آزمایشگاه طراحی و ساخته می‌شد به اسیلوسکوپ<sup>۱۹</sup> منتقل می‌گردید. با استفاده از دستگاه پولر<sup>۲۰</sup> موجود در دانشگاه تهران و به وسیله کشش و حرارت لوله‌های باریک شیشه‌ای، میکروالکتروودهایی با قطر یک میکرون ساخته می‌شدند. قبل از آزمایش، از باز بودن نوک میکروپیت‌های تهیه شده اطمینان حاصل می‌شد و سپس با روش تزریق یا مکش، توسط خاصیت موئینگی، از محلول کلرید سدیم غلیظ (۳۶ گرم در ۱۰۰ میلی‌لیتر) پر می‌شدند. سپس مفتول نقره‌ای نازکی به طول تقریبی ۲ سانتی‌متر که به انتهای پروب اسیلوسکوپ وصل می‌شد و برای کلرپوش کردن به مدت ۱۵ تا ۲۰ دقیقه در محلول پرکلرین قرار می‌گرفت. مفتول نقره‌ای کلرپوش شده در داخل میکروپیت محتوی کلرید سدیم قرار گرفته، به وسیله نوارچسب کاغذی محکم می‌شد. کلرپوش کردن مفتول باعث می‌شد که جزئی‌ترین

17 . Sodium Chloride

18. Thoracic

19. Oscilloscope

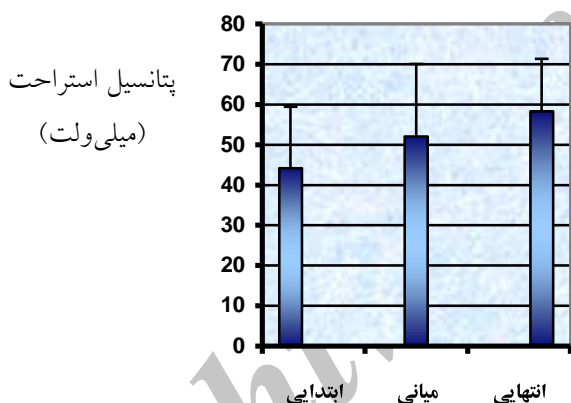
20. Puller

( $p = 0/005$ ). همچنین، پتانسیل عمل بخش ابتدایی با انتهایی نیز باهم اختلاف معنی دار دارند ( $p = 0/005$ ). از طرف دیگر، بین میزان پتانسیل عمل مربوط به فیبرهای بخش میانی و انتهایی اختلاف معنی دار وجود نداشت.

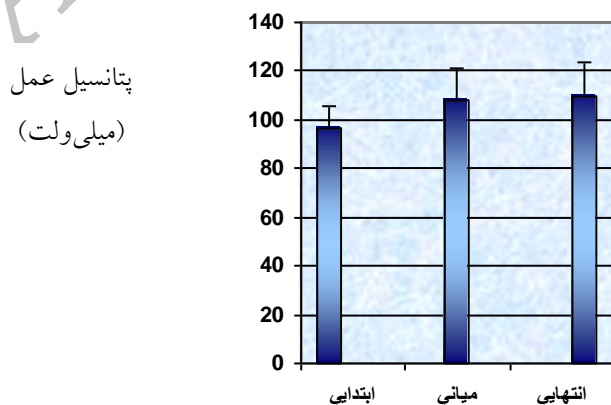
نتایج نشان داد که بین میزان پتانسیل عمل فیبرهای مختلف با میزان پتانسیل استراحت آنها ارتباط مستقیم وجود دارد؛ مثلاً پتانسیل استراحت و عمل بخش ابتدایی ماهیچه کمتر از پتانسیل استراحت و عمل بخش میانی و انتهایی است.

اختلاف معنی دار وجود نداشت. اما میزان پتانسیل استراحت بخش ابتدایی با انتهایی باهم اختلاف معنی دار داشت (احتمال  $99/5\%$ ).

میانگین پتانسیل عمل مربوط به فیبرهای بخش ابتدایی، میانی و انتهایی ماهیچه، به ترتیب  $109/4 \pm 14/25$  و  $107/8 \pm 13/6$ ،  $96/35 \pm 9/63$  میلی ولت اندازه گیری شد (جدول ۲). تجزیه و تحلیل آماری با آزمون های آنالیز واریانس و اختلاف میانگین (T,ANOVA) نشان داد که میزان پتانسیل عمل بخش ابتدایی و میانی باهم اختلاف معنی دار دارند



نمودار ۱. میزان پتانسیل استراحت (Mean +/- SD) در سه بخش ابتدایی، میانی و انتهایی ماهیچه



نمودار ۲. میزان پتانسیل عمل (Mean +/- SD) در سه بخش ابتدایی، میانی و انتهایی ماهیچه

جدول شماره ۱. میزان پتانسیل استراحت در سه بخش ابتدایی، میانی و انتهایی ماهیچه برحسب میلی ولت

ردیف	Proximal Part	Middle part	Distal Part
1	57.1	71.2	85.1
2	57.1	71.2	71.2
3	71.2	71.2	71.2
4	42.3	42.3	57.1
5	57.1	57.1	57.1
6	57.1	57.1	57.1
7	42.3	28.6	57.1
8	28.6	28.6	57.1
9	42.3	57.1	57.1
10	28.6	57.1	71.2
11	57.1	71.2	57.1
12	57.1	57.1	85.1
13	28.6	28.6	57.1
14	28.6	28.6	57.1
15	28.6	28.6	42.3
16	42.3	28.6	42.3
17	28.6	42.3	42.3
18	28.6	71.2	42.3
19	28.6	71.2	42.3
20	71.2	71.2	57.1
Sum	883.00	1040.10	1166.30
Mean	44.15	52.01	58.32
SD	15.25	18.04	13.04

جدول شماره ۲. میزان پتانسیل عمل در سه بخش ابتدایی، میانی و انتهایی ماهیچه برحسب میلی ولت

ردیف	Proximal Part	Middle part	Distal Part
1	109	120	130
2	98	130	120
3	109	120	120
4	109	87	98
5	98	98	98
6	98	109	109
7	109	87	87
8	87	87	98
9	98	109	98
10	98	109	130
11	109	120	120
12	98	109	130
13	87	98	109
14	98	98	109
15	98	98	109
16	87	98	120
17	87	109	109
18	87	120	120
19	87	130	87
20	76	120	87
Sum	1927.00	2156.00	2188.00
Mean	96.35	107.80	109.40
SD	9.63	13.60	14.25

## نتیجه گیری

نتایج نشان داد که میانگین پتانسیل استراحت فیبرهای بخش ابتدایی، میانی و انتهایی ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ بالغ مصری، به ترتیب برابر با  $44/15 \pm 15/25$ ،  $52/01 \pm 18/04$  و  $58/32 \pm 13/04$  میلی ولت است. تجزیه و تحلیل آماری با آزمون‌های ANOVA و T نیز نشان داد که مقدار پتانسیل استراحت اکثر فیبرهای ماهیچه مورد آزمایش مشابه است. در سال ۱۹۷۲ تحقیق کوچران و همکاران (Cochrane et al. 1972) که به منظور بررسی فیزیولوژی فیبرهای ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ *Schistocerca gregaria* به وسیله تحریک آکسون‌های سریع و کند به طور جداگانه انجام شد، نشان داد که، پتانسیل استراحت در فیبرهای مختلف ماهیچه تقریباً یکسان (۵۰ تا ۶۰ میلی ولت) است. در تحقیق مشابهی که توسط هیول (Hoyle, 1954:9) در سال ۱۹۵۴ به همان منظور روی ملخ *Locusta migratoria migratoroides* انجام شد نیز نشان داد که میزان پتانسیل استراحت در فیبرهای مختلف ماهیچه تقریباً یکسان و مقدار آن در ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ مذکور بین ۵۰ تا ۶۰ میلی ولت است.

در این مطالعه، میانگین پتانسیل عمل مربوط به فیبرهای بخش ابتدایی، میانی و انتهایی ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ بالغ مصری، به ترتیب  $96/35 \pm 9/63$ ،  $107/7 \pm 13/6$  و  $109/4 \pm 14/25$  میلی ولت بود که تجزیه و تحلیل آماری نشان داد که میزان پتانسیل عمل بخش ابتدایی و میانی و نیز بخش ابتدایی با احتمالی  $P=0.005$  باهم اختلاف معنی دار دارند، اما میزان پتانسیل عمل فیبرهای بخش میانی و انتهایی باهم اختلاف معنی دار نداشتند. به عبارت دیگر، میزان پتانسیل عمل فیبرهای بخش انتهایی ملخ مورد آزمایش به میزان قابل توجهی از پتانسیل عمل بخش ابتدایی، و نیز میزان

پتانسیل عمل بخش میانی از بخش ابتدایی، بالاتر است. در حالی که میزان پتانسیل عمل فیبرهای بخش میانی با انتهایی مشابه هستند و اکثر فیبرهای این ماهیچه دارای پتانسیل عمل بالا هستند. هیول (Ibid) نیز نشان داد که تحریک عصب سریع باعث دیپولاریزه شدن<sup>۲۱</sup> ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ *Locusta migratoria migratoroides* به میزان زیادی می شود و همه فیبرها در همه نواحی این ماهیچه دارای پتانسیل عمل بالا هستند.

در این مطالعه، با آزمایش‌هایی که انجام شد مشخص گردید که بخش ابتدایی ماهیچه ملخ مصری، مخلوطی از فیبرهای مختلف با پتانسیل عمل متفاوت است. میزان پتانسیل عمل فیبرهای بخش ابتدایی ماهیچه، از بخش‌های میانی و انتهایی پایین تر بوده، اکثر فیبرهای این ماهیچه (بیش از ۷۰ درصد) دارای پتانسیل عمل بالا هستند. در نتیجه، این ماهیچه مخلوطی از فیبرهای مختلف با سرعت انقباض مختلف می باشد و درصد بالایی از فیبرها سریع هستند. فیبرهای بخش میانی و انتهایی این ماهیچه نیز سریع تر از بخش ابتدایی آن می باشند. تحقیق هیول (Hoyle, 1978) نیز نشان داد که فقط بخش کوچکی از فیبرهای ماهیچه ساق پای عقبی *S. gregaria* به وسیله آکسون کند تحریک می شوند. پتانسیل آکسون در فیبرهای کند پایین بوده ولی در فیبرهای سریع بالاست و باعث پاسخ قوی می شود. فیبرهای متوسط هم که به وسیله آکسون کند و تند تحریک می شوند دارای پاسخ‌های قوی هستند. وی همچنین بیان نموده است که ۲۴٪ از فیبرهای ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ مذکور کند هستند. همین محقق در سال ۱۹۵۵ نیز نشان داد که ۳۰٪ از فیبرهای ماهیچه مشابه در *Locusta* به وسیله آکسون کند تحریک می شوند. اکثر فیبرهای این ماهیچه به وسیله آکسون



تونیک<sup>۲۳</sup> که به‌کندی منقبض شده، برای مدت طولانی به حال انقباض باقی می‌مانند. آنها یک دسته کوچک از بخش ابتدایی هستند. بقیه فیبرها از نوع سریع<sup>۲۴</sup> هستند که سریع منقبض شده، زود خسته می‌شوند. قسمت عمده فیبرهای بخش ابتدایی توسط عصب سریع تحریک می‌شوند.

مطالعه حاضر نشان داد که میزان پتانسیل عمل فیبرهای مختلف با میزان پتانسیل استراحت آنها رابطه مستقیم دارد. به‌عنوان مثال، پتانسیل استراحت بخش ابتدایی، کمتر از پتانسیل استراحت و عمل دو بخش دیگر ماهیچه است. دل‌کاستیلو و همکاران (Del Castillo et.al.1953) نیز نشان دادند که با افزایش پتانسیل استراحت به میزان ۱۰ میلی‌ولت در ماهیچه خم‌کننده ساق پای عقبی ملخ، پتانسیل عمل به میزان ۷ میلی‌ولت افزایش می‌یابد و به‌ازای ۲۰ میلی‌ولت افزایش در پتانسیل استراحت، پتانسیل عمل به میزان ۱۴ میلی‌ولت افزایش می‌یابد. یک افزایش پتانسیل استراحت از ۵۰ میلی‌ولت به ۷۰ میلی‌ولت باعث افزایش پتانسیل عمل به اندازه ۱۴ میلی‌ولت می‌شود.

در بررسی ما، میزان پتانسیل استراحت در فیبرهای مختلف ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ بالغ مصری، تقریباً مشابه بوده، اما میزان پتانسیل عمل آنها در قسمت‌های مختلف باهم متفاوت است؛ به‌طوری‌که پتانسیل عمل بخش انتهایی و نیز بخش میانی، از بخش ابتدایی بالاتر است. از طرفی، در بخش ابتدایی ماهیچه مخلوطی از فیبرهای مختلف با پتانسیل عمل متفاوت وجود دارد که اکثر آنها دارای پتانسیل عمل بالا و اغلب از فیبرهای سریع هستند.

سریع تحریک می‌شوند (Hoyle,1955). در سال ۱۹۷۸ مطالعه ماوراءمیکروسکوپی ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ توسط هیول نشان داد که تقریباً ۷۶/۵٪ از فیبرهای این ماهیچه سریع هستند و در سراسر آن وجود دارند. ۸/۵٪ از فیبرهای این ماهیچه کند هستند که در بخش ابتدایی و قسمت آخر بخش انتهایی قرار دارند. ۱۵٪ از فیبرهای این ماهیچه متوسط بوده که در تمام قسمت‌های ماهیچه وجود دارند. وی در سال ۱۹۷۸ طرز قرار گرفتن انواع فیبرهای ماهیچه‌ای را در ماهیچه بازکننده ساق پای ملخ *Schistocerca gregaria* به این ترتیب مطرح کرد: دسته‌های ماهیچه‌ای در ابتدایی‌ترین قسمت ماهیچه بازکننده ساق پای ملخ مذکور مخلوطی از فیبرها با انواع سرعت انقباض هستند. دسته‌هایی که دارای فیبرهای کند هستند قسمت بزرگی از بخش ابتدایی را تشکیل می‌دهند که این قسمت را فن<sup>۲۲</sup> نامیده می‌شود. در قسمت اول فن، فیبرهایی با انقباض متوسط وجود دارند که با آکسون‌های سریع، کند و مهارکننده تحریک می‌شوند. در قسمت مرکزی آن فیبرهای کند هستند که با آکسون کند و مهارکننده تحریک می‌شوند. در قسمت آخر فن نیز فیبرهای سریع و متوسط وجود دارند. فیبرهای آخر بخش ابتدایی ماهیچه، یعنی جایی که بخش ابتدایی ماهیچه به بخش میانی مربوط می‌شود، فیبرهای سریع هستند. این فیبرها به‌وسیله آکسون سریع و آکسون متوسط پشتی تحریک می‌شوند. بخش میانی ماهیچه، به ترتیب از بخش ابتدایی به طرف بخش انتهایی، از فیبرهای سریع، مخلوطی از فیبرهای سریع و متوسط، و بالاخره از فیبرهای متوسط تشکیل شده‌است. بخش انتهایی ماهیچه از فیبرهای متوسط که به‌وسیله آکسون‌های سریع، متوسط و مهارکننده تحریک می‌شوند تشکیل شده‌است (Hoyle,1978). در سال ۱۹۷۲، کوچران و همکاران (Cochrane et.al) گزارش کردند که در ماهیچه بازکننده ساق پای عقبی ملخ *S. gregarin* دو نوع فیبر قابل تشخیص است. فیبرهای

22. Fan

23. Tonic Fibers

24. Phasic Fibers

منابع:

- Bennet- Clarck, H.C.** (1977), "Scale effects in jumping animal", *Scale Effects in Animal Locomotion* (ed. T.J. Pedley), 185-202, London Academic Press;
- Burns, M.D. and P.N.R. Usherwood** (1979), "The control of walking in orthoptera II. Motor Neurone Activity in Normal Free Walking Animals", *J. Exp. Biol.* 79 □ 69-98;
- Cochrane, D.G., H. Y. Elder, P.N.R. Usherwood** (1972), "Physiology and ultrastructure of phasic and tonic skeletal muscle fibres in the locust *Schistocerca gregaria*" □ *J. Cell. Sol.*, 10: 419-441;
- Del Castillo, J., G. hoyle, X. Machne** (1953), "Neuromuscular transmission in a locust" , *J. Physiol*, 124: 370-384;
- \_\_\_\_\_ (1953), "Active membrane responses in locust leg muscle", *J. Physiol*, 121: 539;
- Dorai – Ray, B.S.** (1964), "Diversity of crab muscle fibres innervated by a single motor axon" , *J. Cell. Comp. Physiol.*, 64: 43-54;
- Heitler, W.J. and P. Brauning** (1988), "The role of fast extensor motor activity in the locust kick reconsidered" , *J. Exp. Biol.*, 136: 289-309;
- Hoyle, G.** (1954), "Neuromuscular mechanism of a locust skeletal muscle" , *Proc. R. Soc. Lond.* , 143: 343-367;
- \_\_\_\_\_ (1955), "The anatomy and innervation of a locust skeletal muscle" , *Proc. R. Soc. B*, 143: 281-292;
- \_\_\_\_\_ (1978), "Distribution of nerve and muscle fibre types in locust jumping muscle" , *J. Exp. Biol.*, 73: 205-233;
- Hughes, G.M.** (1965), "Locomotion: Terrestrial" , *The physiology of Insecta* (ed. M. Rockstein), Vol. 2: 227-254;
- Jahromi , S.S. and H.L. Atwood** (1969), "Correlation of structure, speed of contraction, and total tension in fast and slow abdominal muscle fibres of the lobster *Homarus americanus*" , *J. Exp. Zool.*, 171: 25-38;
- Theophilidis, G. and M.D. Burns** (1983), "The innervation of the mesothoracic flexor tibiae muscle of the locust" , *J. exp. Biol.*, 150: 373- 388. ■