

Çeşitli Memeli Türlerinde Kortikospinal (Piramidal) Yolun Morfolojik Özellikleri

Dr. Mustafa AYYILDIZ, Dr. Erdal AĞAR, Dr. Cafer MARANGOZ

Ondokuz Mayıs Üniversitesi Tıp Fakültesi Fizyoloji Anabilim Dalı, SAMSUN

- ✓ Kortikospinal (piramidal) yol beyin korteksinden omuriliğe direk olarak inen ve sadece memelilerde bulunan bir sistemdir. İnce ve istemli hareketlerin yapılmasından sorumludur. Kortikospinal yol, hücre gövdeleri duyu-motor korteksin V. tabakasında bulunan piramidal nöronlardan orijinlenir. Bu nöronların çapı ilkel memelilerden insana yaklaştıkça artmaktadır.

Birçok memeli türünde piramidal yol omuriliğe inmeden önce medulla oblongatanın alt kısmında çaprazlaşır. Medulla seviyesinde her piramitte bulunan lif sayısı (miyelinli + miyelinsiz) tavşanda 192,000, sıçanda 243,000, kedide 450,000, maymundaki 400,000, insan da ise 1,000,000 kadardır. Bu liflerin çapı 0.05 µm - 20 µm arasında değişmektedir.

Kortikospinal lifler, omurilik boz maddesinin arka boynuz duyu nöronlarında, ara bölge nöronlarında ve ön boynuz motor nöronlarında sonlanmaktadır. Ekstremiteleri ustalıklı kullanabilme ile monosinaptik kortikomotonöronal bağlantı arasında bir ilişkinin olduğu kabul edilmektedir.

Anahtar kelimeler: Kortikospinal yol, kortikospinal nöron, morfolojik özellikler

- ✓ **The Morphological Properties of the Corticospinal (Pyramidal) Tract in Various Mammalian Species**

Corticospinal tract projects directly from cerebral cortex to spinal cord and it is found only in the brains of mammals. This system is responsible for voluntary and fine movements in the body. Corticospinal tract originates from pyramidal neurones which cell body is located in layer V of the cerebral sensorymotor cortices. Soma diameters of the pyramidal neurones increase gradually from primitive mammals to human.

In the majority of the mammalian species the pyramidal tracts decussate in the lower medulla oblongata, prior to their descend into the spinal cord. The total number of fibers (myelinated + unmyelinated) in each medullary pyramid are 192,000 in rabbit, 243,000 in rat, 450,000 in cat, 400,000 in monkey, and 1,000,000 in man. The diameters of these fibers have a range from 0.05 µm - 20 µm.

Corticospinal fibers terminate on the sensory neurones of dorsal horn, neurones of intermediate zone, and motor neurones of ventral horn, of the spinal grey matter. There is close relationship between fine movements of extremities and direct monosynaptic corticomotoneuronal connections.

Key Words: Corticospinal tract, corticospinal neuron, morphological properties

"Piramidal veya kortikospinal" terimi ilk defa 1851 yılında medulla piramidlerinden geçen sinir liflerinin bulunduğu yeri isimlendirmek amacıyla "Pyramidenstrang" olarak Türk⁽¹⁾ tarafından kullanıldı. O tarihten itibaren piramidal sistemin anatomik ve fizyolojik yapısını açıklamak için çok sayıda çalışma

yapıldı. Anatomik çalışmalar daha çok sistemi oluşturan hücrelerin yerleri, şekilleri, uzantıları ve bu uzantıların sonlanma yerleri ile ilgilidir. Fizyolojik çalışmalar ise yapı ve fonksiyon arasındaki ilişki ile sistemdeki hücrelerin elektrofizyolojik özelliklerini açıklamaya yöneliktir.

Piramidal (kortikospinal) sistem morfolojik ve fizyolojik özellikleri bakımından iki bölüm halinde ele alınacaktır. Sunulan çalışma piramidal sistemin morfolojik özelliklerini açıklamaktadır.

Piramidal (Kortikospinal) Yolun Fonksiyonel Yapısı

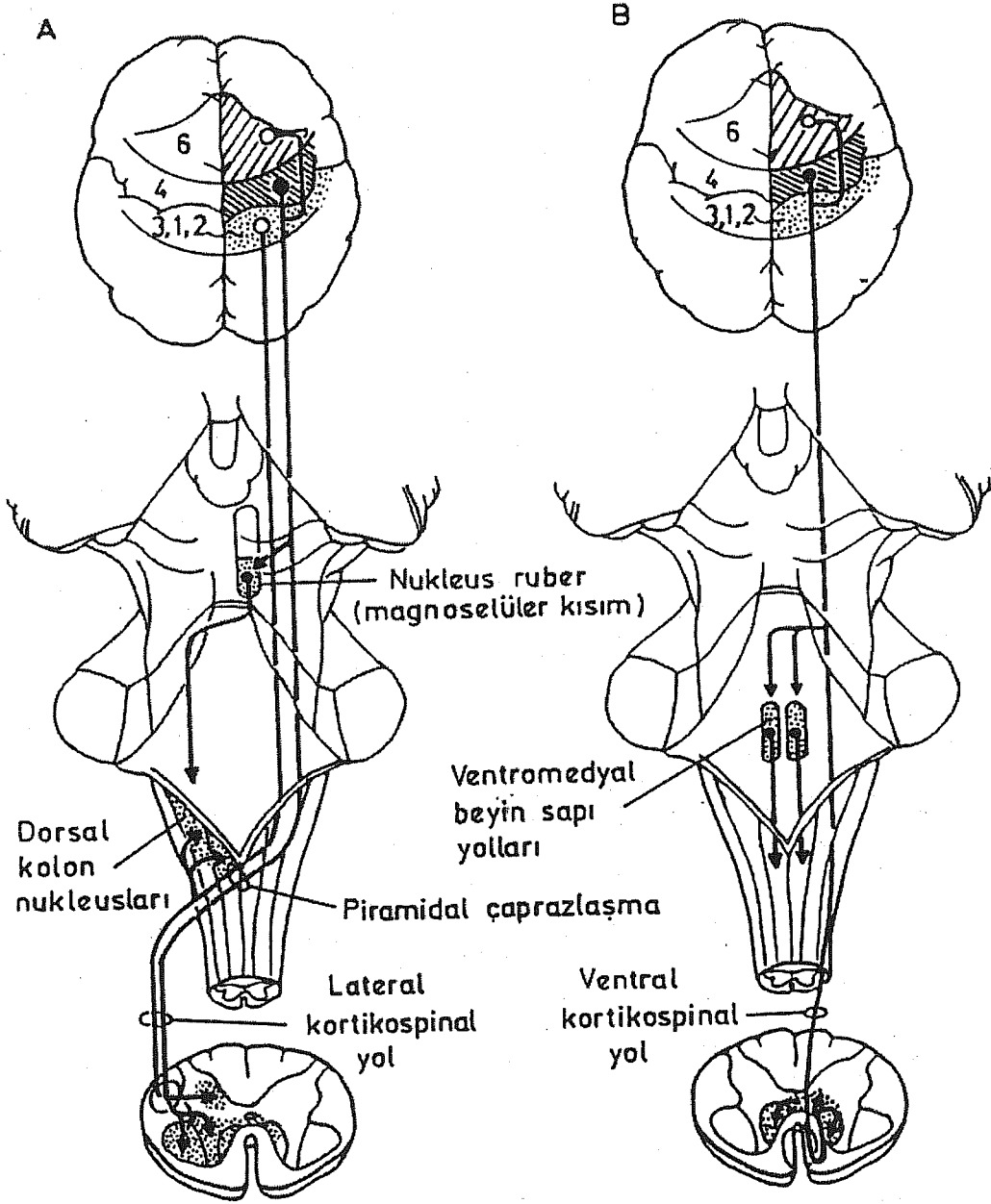
Medulla oblogatanın piramitlerinden longitudinal olarak geçen bütün liflerin meydana getirdiği yola "piramidal yol" denir. Piramidal yol, istemli hareketlerin yönetiminde rol oynayan ve memelilere has olan bir sistemdir⁽²⁾. Piramidal yolu meydana getiren liflerin kaynağı, hücre gövdeleri beyin korteksinde bulunan piramidal nöronlardır. Piramidal yoldan medulla seviyesinde ayrılan bazı lifler, kranyal sinir nukleuslarında sonlanırlar⁽³⁾. Piramidal lif demetinin varlığı uzun zamandan beri bilinmekteydi. Ancak Marchi metodunun bulunmasından sonra piramidal yoldaki liflerin orijini ve yönü hakkında çok sayıda çalışma yapıldı. Köpek ve maymunların motor korteksindeki bacak ve kol alanında lezyonlar meydana getirildikten sonra, lumbal veya servikal genişliklerin altında dejenerasyona uğrayan lif sayısının belirgin bir şekilde azaldığı bulundu⁽⁴⁾. Bu metodu kullanan birçok araştırmacı tarafından tekrarlanan deneylerden sonra; liflerin çoğunluğunun alan 4'ten (primer motor korteks), ayrıca alan 6 ve primer duyu korteksinden (alan 1,2 ve 3) kaynaklandığı ortaya çıktı⁽³⁾.

V.Betz 1874 yılında⁽⁵⁾, presantral girusta çapları 50-80 µm olan piramit biçiminde dev hücrelerin bulunduğunu gösterdi. Bu en büyük piramidal hücrelere, şimdi Betz hücreleri denmektedir. Betz hücrelerinin aksonları, piramidal (veya kortikospinal) yolda seyrederek. Önceleri piramidal yolun sadece Betz hücreleri tarafından meydana getirildiği ve uyarılma sonucu meydana gelen hareketlerden sadece bu hücrelerin sorumlu olduğu sanılmış-

tı. Fakat, daha sonra Betz hücrelerinin 30,000 kadar olduğu, her medulla piramidinde ise 1,000,000 dolayında (insanda) akson bulunduğu anlaşıldı. En son çalışmalara göre kortikospinal yolu V. tabakada bulunan büyük, orta ve küçük olmak üzere üçe ayrılan piramidal hücreler meydana getirmektedir^(2,6,7,8).

Kortikospinal Yolun Organizasyonu

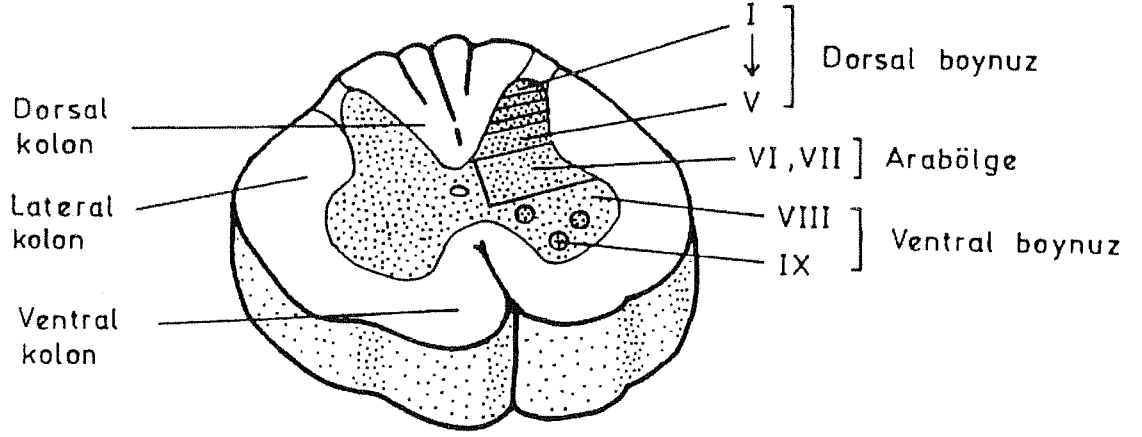
İnsanda kortikospinal liflerin yaklaşık %30'u motor korteksten (alan 4) kaynaklanır. Korteksin bu bölgesi, düşük eşikli elektriksel uyarılarla uyarıldığında vücudun ilgili kısmında hareketler görülür. Liflerin %30'u motor korteksin önünde yer alan Brodmann'ın 6. alanından çıkar. Geriye kalan %40'ı da paryetal lobdan (özellikle somatik duyu korteksinin 3,1 ve 2. alanlarından) orijinlenir. Kortikospinal lifler internal kapsülün posterior kolunu izleyerek orta beynin ventral kısmına ulaşırlar. Orta beynin alt kısmındaki pons bölgesinde kortikospinal lifler, tek bir demet halinde devam etmez; küçük lif demetlerine ayrılırlar. Küçük demetlerden bir kısmı ponsdaki nukleuslara dağılır^(2,9). Medullaya ulaşan lifler ise tekrar bir araya toplanarak medulla piramitlerini meydana getirirler. Medulla ile omuriliğin sınırında kortikospinal liflerin büyük çoğunluğu çaprazlaşarak orta hattı geçer. Çaprazlaşma yerine **decussatio pyramidum** denir. Çaprazlaşan lifler, lateral kolonların dorsal kısmında (dorsolateral kolonlar) aşağı inerler. Çaprazlaşmayan lifler de ventral kolonlarda seyrederek ventral kortikospinal yolu meydana getirirler. Kortikospinal yolun lateral ve ventral kollarının sonlanması Şekil 1'de görülmektedir. İnsanda lateral kortikospinal yol, arka boynuzdaki duyu nöronlarına (Rexed'in IV. ve V. tabakalarına), ara bölgenin nöronlarına ve distal kasları innerve eden motonöronlara lif verir (Şekil 2). Arka boynuzda sonlanan lifler



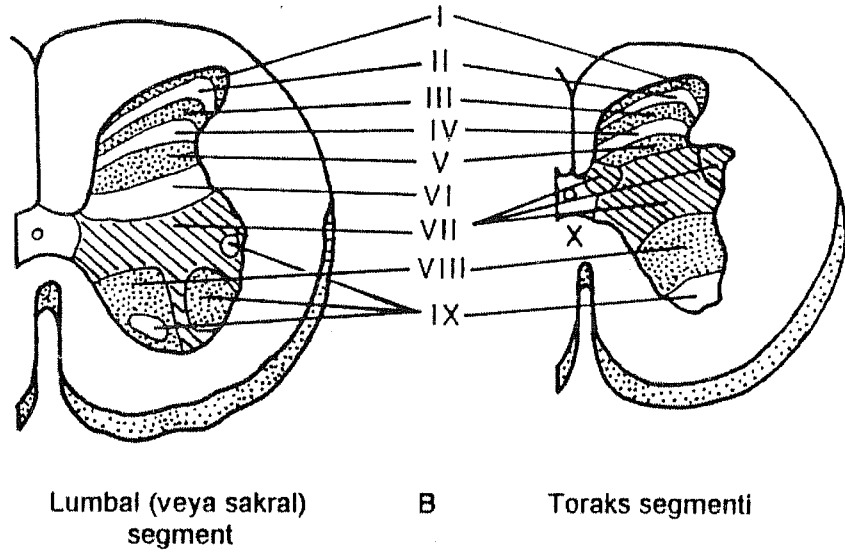
Şekil 1. Kortikospinal yolun organizasyonu.

A. Lateral kortikospinal yol,

B. Ventral kortikospinal yol (Ghez 1991'den)



A



Şekil 2. A.Omuriliğin enine kesitinde ak ve boz maddenin bölgeleri B.Omuriliğin enine kesitinde Rexed'in tabakaları. Lumbar (ve sakral) segmentler alt ekstremiteleri innerve ederler. Bu nedenle lumbar (ve sakral) segmentlerdeki boz maddenin alanı toraks segmentlerindekiinden daha fazladır. Toraks segmentlerinde VI. tabaka genellikle yoktur (Ghez 1991'den).

ile ön boynuzda ve ara bölgede sonlanan liflerin korteksteki kaynakları farklıdır (Şekil 1-A). Lateral kortikospinal yoldan inip arka boynuzda sonlanan lifler, postsantral girustaki somatik duyu korteksinden (3, 1 ve 2. alanlar) çıkarlar. Ara bölgedeki nöronlar ile distal kasları innerve eden motonöronlarda sonlanan liflerin hücre gövdeleri ise motor kortekste (alan 4) bulunur.

Ventral kortikospinal yol, aksiyal ve proksimal kasları innerve eden motonöron gölcükleri ile bunlara komşu olan arabölge nöronlarında sinaps yapar. Ventral kortikospinal yola ait bilateral liflerin hücre gövdeleri, presantral girusun aksiyal ve proksimal kasları yöneten kısımları ile alan 6'da bulunur⁽²⁾ (Şekil 1-B).

Piramidal Liflerin Orijini, Sayısı ve Özellikleri

Piramidal yolu meydana getiren lifler medulla oblongata seviyesinde biraraya toplanmıştır. Bu yüzden piramidal liflerin sayısını ve çap dağılımını bu seviyede tespit etmek çok uygun görünmektedir.

Piramidal yoldaki liflerin orijini değişik metodlarla araştırılmıştır.

Çeşitli memeli türlerinde yapılan çalışmaların sonuçlarına göre bir piramitteki toplam lif sayısı beyin ve vücut ağırlığı ile doğru orantılı görünmektedir⁽¹⁰⁾. Ancak kortikospinal yolu tüm omurilik boyunca uzanan memelilerdeki (primatlar, karnivorlar ve rodentler) lif sayısı, kortikospinal yolu servikal veya orta toraks seviyesine kadar uzanan memelilerdeki (ungulatlara ve keseliler) lif sayısından (vücut ağırlığının tersine) dört kat daha fazladır⁽¹⁰⁾. Bu memeli grupları arasında çap dağılımı bakımından fark vardır⁽⁶⁾.

Ağaç faresinde kortikospinal lifler çok incedir ve en büyük lif çapı 2 µm'ye ulaşmaktadır. Fil'de de lif çapı dağılımı yeknesak olup

3 ila 5 µm arasında değişmektedir⁽¹¹⁾. Diğer önemli deney hayvanlarındaki bu özellikler aşağıda anlatılmaktadır.

a) Tavşanda

Lassek ve Rasmussen⁽¹²⁾ gümüş boyama metodunu kullanarak ışık mikroskobuyla tavşan piramidal yolunda 101,700 lif bulunduğunu tespit etti. Franson ve Hildebrand'a⁽¹³⁾ göre bir medulla piramidindeki lif sayısı 90,000 olup en büyük lif çapı da 5 µm'ye ulaşmaktadır. Bu çalışmaya göre miyelinli liflerin %77.05'i 1.76 µm'den, %91.2'si de 2.32 µm'den daha incedir. Ancak %8.32'si 2.32 µm'den daha kalındır. Ayyıldız ve ark.⁽¹⁴⁾ ışık mikroskobu ile bir medulla piramidinde ortalama 101,800 miyelinli lif; Marangoz ve ark.⁽¹⁵⁾ ise elektron mikroskobuyla 145,000 miyelinli, 47,000 miyelinsiz lif tespit ettiler. Işık mikroskobu sonuçlarına göre en ince lifin çapı 0.58 µm, en kalın lifin çapı 6.37 µm, ortalama lif çapı da 1.894 µm'dir. Liflerin %90'ı 3.2 µm'den, %10'u 1 µm'den, %63.3'ü 2 µm'den daha inceyken %1'i 4.6 µm'den daha kalındır. Bir piramidin alanı ortalama 0.526 mm²'dir. Bu çalışmada piramidin lateralindeki liflerin (1.96 µm) medyaldekilerden (1.84 µm); dorsaldekilerin de (1.97 µm) ventraldekilerden (1.84 µm) daha kalın oldukları bulunmuştur. 100 µm² alanda ortalama 19.35 lif yerleşmiştir⁽¹⁴⁾.

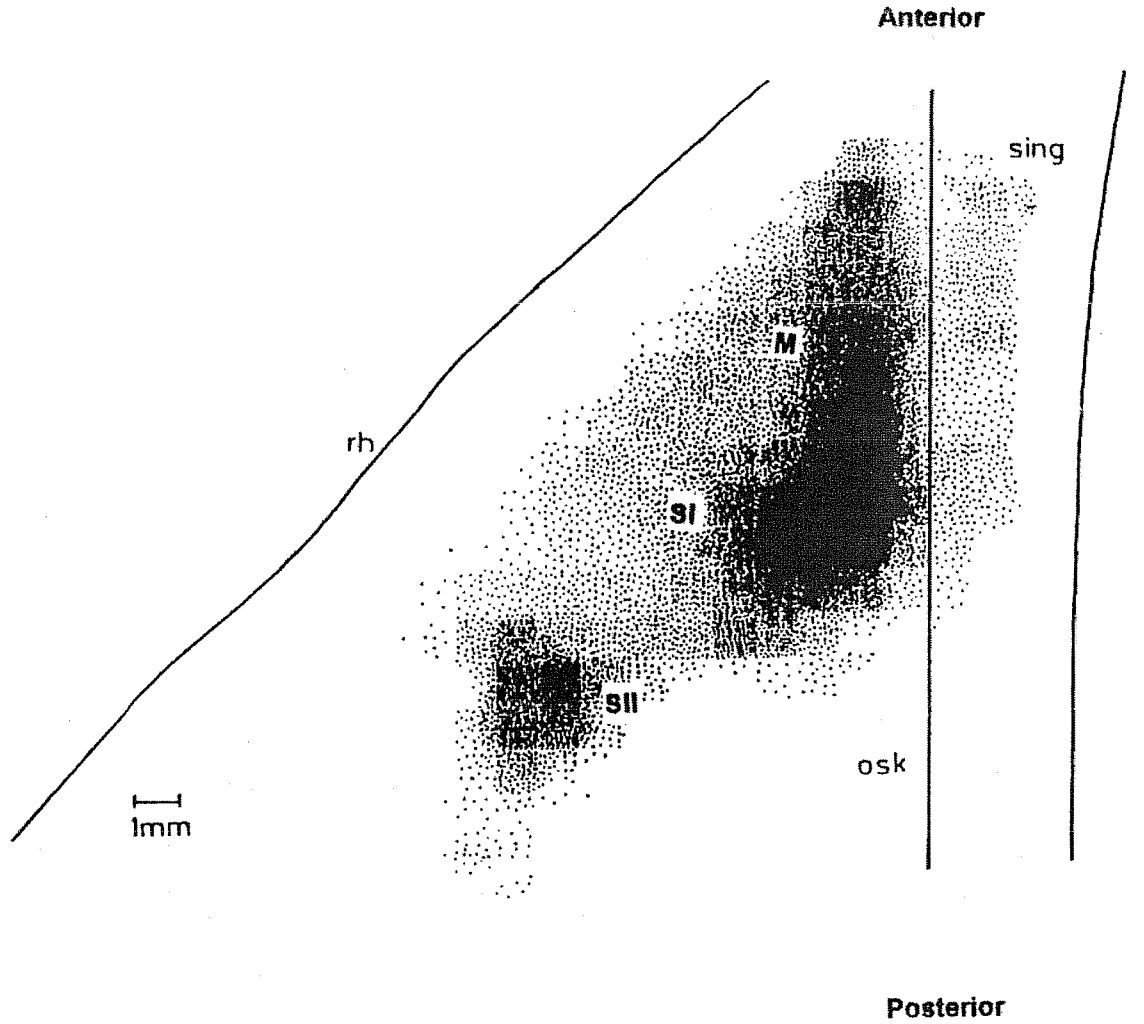
Elektron mikroskobuyla miyelinsiz liflerin çapının 0.11-0.5 µm arasında değiştiği, ortalama çapın 0.24 µm olduğu bulundu. Miyelinli liflerde çap 0.32-5.09 µm arasındayken, ortalama çap 1.5 µm'dir. Miyelinli liflerin %76.18'inde çap 2 µm ve daha ince, %10'u 2.8 µm'den daha kalındır⁽¹⁵⁾.

HRP metoduyla tavşan beynindeki kortikospinal nöronların A (motor ve singular korteks), B (primer duyu korteksi) ve C (sekonder somatik duyu korteksi) bölgeleri olmak üzere üç bölgede gruplaştığı tespit edildi⁽¹⁶⁾.

Ayyıldız⁽¹⁷⁾, tavşanda HRP tekniği ile servikal omuriliğin birinci segmentinin (C1) sağ tarafına akson veren kortikospinal nöronların beyin korteksindeki dağılımını inceledi (Şekil 3). Bu çalışmaya göre C1'in sağ tarafına toplam 47409 nörondan akson gelmektedir. Bu liflerin %78.38'i kontralateral sol hemisferden, %21.62'si ipsilateral sağ hemisferden kaynaklanmaktadır. Kontralateral hemisferdeki HRP işaretli nöronların

%41.19'unun primer ve sekonder somatik duyu korteksi, %32.72'sinin motor korteksi, %4.47'sinin de singular kortekste bulunduğu ipsilateral hemisferde ise bu oranların sırasıyla %12.08, %9.31, %0.23 olduğu tespit edildi. Yine bu çalışmaya göre HRP işaretli nöronların çapının 7.99 µm ile 28.29 µm arasında değiştiği ve Betz hücrelerinin bulunmadığı görüldü.

Tavşan medulla piramitlerinin elektrofiz-



Şekil 3. Tavşanda HRP enjeksiyonunun (C₁'in sağ tarafı) kontralateralinde yer alan sol beyin korteksindeki işaretli kortikospinal nöronların dağılımı. M, motor korteksi; SI, primer somatik duyu korteksi; SII, sekonder somatik duyu korteksi; rh, rhinal fissur; osk, orta sagittal konvekslik; sing, singular korteks (Ayyıldız 1994'ten).

yolojik yöntemle uyarılması sonucunda elde edilen cevabın haritası korteksin 1/3 anterior kısmında bulunuyordu⁽¹⁸⁾. Elektrofizyolojik bulgulara göre piramidal yola katkıda bulunan hücrelerin somatotopik biçimde motor ve duyu kortekslerinde yerleştiği gösterildi⁽¹⁹⁾. Gould⁽²⁰⁾ vücut yüzeyinin somatik duyu korteksindeki temsilini mikroelektrot multi-unit kayıt tekniği ile araştırdı. Medyale lateral doğru kuyruk - genital organlar, arka bacak, gövde, ön bacaklar, boyun ve baş şeklinde bir temsil alanının varlığını gösterdi.

b) Sıçanda

Sıçan piramidal yolunda Dunkerley ve Duncan⁽²¹⁾ 111,600 miyelinli; Leenen ve ark.⁽²²⁾ 91,000 miyelinli, 133,000 miyelinsiz; Harding ve Towe⁽²³⁾ 200,000 miyelinli, 100,000 miyelinsiz; Leenen ve ark.⁽²⁴⁾ 103,000 miyelinli, 140,000 miyelinsiz lifin bulunduğunu tespit ettiler. Leenen ve ark.⁽²⁴⁾'na göre miyelinsiz liflerin çapı 0.05-1.21 μm (ortalama 0.18 μm); miyelinli liflerin çapı da 0.25-6.03 μm arasında değişmektedir. Harding ve Towe⁽²³⁾'a göre piramidal yolun alanı 0.293-0.313 mm^2 , miyelinsiz liflerin çapı 0.1-0.3 μm , miyelinli liflerin çapı da 0.2-5 μm arasındadır.

Joosten ve Gribnau⁽²⁵⁾ beyin korteksine HRP vererek, servikal seviyeden kesitler aldılar ve beyin korteksinden omuriliğe inen miyelinsiz aksonların varlığını gösterdiler. Miyelinsiz kortikospinal aksonlarda çapın oldukça sabit (0.2 μm); miyelinlilerde ise 0.5 μm 'den 3 μm 'ye kadar değiştiğini tespit ettiler.

Leenen ve ark.⁽²⁶⁾ medulla piramitlerinde ve ikinci servikal segmentteki kortikospinal liflerin sayısına yaşın etkisini araştırdılar. Medulla seviyesinde sol piramidal yolda 2 aylık sıçanlarda 91,000, 14 aylık olanlarda 118,000; sağ piramitte ise 2 aylıklarda 114,000, 14 aylıklarda 115,000 miyelinli lif

tespit ettiler. Servikal seviyede 2 aylıklarda 43,000, 14 aylık olanlarda 60,000 lif bulundu. Medulladaki miyelinsiz lif sayısında 140,000'den (2 aylık) 95,000'e (14 aylık) düşen bir azalma görüldü. Servikal seviyede de benzer bir azalma (35,000'den 28,000'e) gözlemlendi. Piramidal yolun alanı piramidlerde 0.40 mm^2 , servikal seviyede ise 0.15 mm^2 olarak tespit edildi.

Wise ve ark.⁽²⁷⁾ retrograd HRP metoduyla omuriliğin lumbal seviyelerinde sonlanan aksonların, arka bacağın temsil edildiği S I ve M I; servikal genişlemede sonlananların da ön bacağın temsil edildiği S I ve M I ile gövdenin temsil edildiği S I'in ventrolateral kısmından orijinlendiğini gösterdiler.

Gemma ve ark.⁽²⁸⁾ Fink-Heimer gümüş impregnasyon metodu ile sıçan kortikospinal yol liflerinin servikal ve lumbal genişlemedeki dağılımını incelediler. Liflerin servikal ve lumbal omurilik boz maddesinin V., VI. ve VII. tabakaların lateral kısımları ile az sayıda da VIII. tabakanın lateral kısımlarında sonlandıklarını buldular.

Miller⁽²⁹⁾ kortikospinal yola projeksiyon veren beyin korteksi bölgesinin daha geniş olduğunu HRP tekniği ile gösterdi. Ona göre sıçanda kortikospinal yola projeksiyon veren korteks bölgeleri şunlardır: En fazla alan 4, alan 6/8'in rostrali, alan 3'ün medyali, alan 2'nin kaudali; daha az yoğunlukta posterior parietal alan, 14, 39 ve 40. asosiyasyon alanları, rostral oksipital vizüel 18a ve 18b alanları, anterior singulat ve prefrontal (24a, 24b, 32) alanlar.

Curfs ve ark.⁽³⁰⁾'nın HRP tekniği, Joosten ve ark.⁽³¹⁾'nin kollajen jel-floresan boyama teknikleriyle yaptıkları çalışmalara göre doğumdan sonra çok sayıda geçici bağlantıların kurulduğu, erginliğe ulaşıldığında ise bu bağlantıların sayısının azalarak özellikle ince ve koordineli hareketleri yapacak bağlantıların kaldığı bildirilmektedir.

c) Kedide

Gümüş boyama ile Lassek ve Rasmussen⁽¹²⁾ kedinin bir piramidinde 180,000 akson sayarken, Haggqvist boyama tekniği kullanan Crevel ve Verhaart⁽³²⁾ ortalama 80,000 akson saydı. Biedenbach ve ark.⁽³³⁾ elektron mikroskopu tekniği kullanarak kedinin bir piramidinde ortalama 415,000 lif tespit etti. Bu liflerin %88'i miyelinli, %12'si miyelinsizdir. Miyelinli lif çapı 0.25 µm'den 23 µm'ye kadar değişmektedir. Miyelinli liflerin %90'ının çapı 0.5-4.5 µm, %1'i ise 9 µm'den büyüktür. Miyelinli liflerin ortalama çapı 1.98 µm'dir. Diğer taraftan medyaldeki liflerin (1.85 µm) lateraldekilerden (2.09 µm) ince oldukları bulundu. Miyelinsiz lif çapının 0.05-0.6 µm (ortalama 0.18 µm) arasında değiştiği gösterildi⁽³³⁾.

Kedide piramidial sistemi oluşturan aksonların % 46'sı alan 4, %18'i alan 6, %17'si alan 3-1,2, %6'sı alan 5 geriye kalan %13'lük kısım da ektosilviyan girus, orbital sulkus ve presilviyan sulkusun lateral duvarından orijinlenmektedir⁽³⁴⁾.

Groos ve ark.⁽⁸⁾ servikal genişlemeye projeksiyon veren nöronların %50'sinin alan 4, %26'sının alan 3a, %6'sının alan 3b, %6'sının alan 1-2, %17'sinin alan 5, %5'inin alan 2 preinsularisden; lumbal genişlemeye projeksiyon verenlerin de %67'sinin alan 4, %25'inin alan 3a, %2'sinin alan 3b, %4'ünün alan 1-2 ve %2'sinin de alan 5'ten orijinlendiğini tespit ettiler.

d) Rakunda

Sakai⁽³⁵⁾, HRP tekniği ile servikal ve lumbal omuriliğe projeksiyon veren alan 4 (motor) ve alan 6aβ (suplemer motor alan)'da bulunan kortikospinal nöronları inceledi. Nöronların, korteksin V. tabakasında bulunduğunu ve çaplarının da 20-56 µm arasında olduğunu tesbit etti. Sakai, ayrıca servikal ve lumbal omuriliğe projeksiyon veren nöronların kortekste önemli derecede

üstüste geldiğini buldu.

e) Kobayda

Rapisarda ve ark.⁽³⁶⁾ servikal ve lumbal genişlemeye projeksiyon veren kortikospinal nöronları HRP tekniği ile inceledi. İşaretli nöronların tamamının granüler ve agranüler kortekste; çaplarının da 13-49 µm arasında olduğu bulundu. En büyük nöronların granüler ve agranüler korteksin medyal bölgesinde; orta büyüklükteki nöronların başlıca lateral granüler kortekste; en küçük nöronların da lateral agranüler ve kaudal granüler kortekste topoğrafik ve fonksiyonel özelliklerine göre organize olduğu bulundu.

f) Maymunda

Haggqvist⁽³⁷⁾ makak maymununun piramidlerinden geçen liflerin çoğunluğunun 1-3 µm, kalan kısmının da 6-7 µm çapında olduğunu buldu. Lassek⁽³⁸⁾, piramidial liflerin 2/3'ünün ön bölgeden orijinlendiğini gösterdi. Daha sonraki araştırmacılar, medulla piramidlerinden geçen liflerin %31'inin motor korteksten (alan 4), %29'unun premotor korteksten (alan 6) ve %40'ının da paryetal (somatik duyu) korteksten orijinlendiğini tespit ettiler⁽³⁹⁾. Her piramitte ortalama 400,000 akson bulunur. Bunların yaklaşık %38'i miyelinsizdir⁽⁴⁰⁾. Ralston ve ark.⁽⁴¹⁾'nin elektron mikroskopuyla yaptıkları bir çalışmanın sonucuna göre, makak maymunundaki miyelinsiz liflerin daha önce bildirilenlerin aksine bütün piramidial aksonların %1'inden daha az olduğu bulundu. Miyelinsiz lif olarak kabul edilen yapıların gerçekte glia uzantıları olduğu bildirilmektedir.

Maymun kortikospinal yolunu oluşturan aksonların Brodmann'ın 6., 4., 3., 1., 2., 5., 31., 32., 7. ve insula alanlarından orijinlendikleri tespit edilmiştir^(7,42,43,44). HRP metoduyla omuriliğin birinci servikal segmentine kontralateral hemisferden 74,710, ipsilateral hemisferden de 3,130 lif geldiği gösterildi⁽⁴⁴⁾.

Bortoff ve Strick⁽⁴⁷⁾ cebus (*Cebus apella*) ve squirrel (*Saimiri sciureus*) maymunlarında primer motor korteks nöronlarının omiriliğin sevikal segmentlerindeki sonlanma modellerini inceledi. Bu çalışmaya göre kortikospinal nöronların, cebus servikal segmentlerinde boz maddenin 3 ana bölgesinde: (1). ara bölgenin dorsomedyal kısmında, (2). ara bölgenin dorsolateral kısmında, (3). ventral boynuzda; squirrel maymununda ise 2 ana bölgede: (1). ara bölgenin dorsomedyal kısmında, (2). ara bölgenin dorsolateral kısmında sonlandığı bulundu.

Maymundanda beyin hemisferlerinin mesial duvarlarını oluşturan ve kortikospinal yola katkıda bulunan agranüler bölgenin dört bağımsız motor temsil alanına sahip olduğu tespit edildi⁽⁴⁶⁾. Bu alanlardan F3 ve 24d'de bütün vücut temsil edilirken, F6 ve 24c ise ekstremiteler hareketleriyle ilgilidir.

Armand ve ark.⁽⁴⁷⁾'nin iz sürme, Olivier ve ark.⁽⁴⁸⁾'nin magnetik stimülasyon teknikleri ile yaptıkları çalışmalara göre kortikospinal projeksiyonların postnatal gelişmeleri incelenmiştir. Bu çalışmalara göre, el kaslarını innerve eden spinal motor nükleuslar ile kortikomotonöronal bağlantıların doğumda önemli bir genişleme göstermediği; ilk 5 ayda kortikomotonöronal projeksiyonların yoğunluğunun hızla arttığı, artışın iki yaşa kadar devam ettiği bulundu.

g) İnsanda

Yapılan farklı sayımlara rağmen, insanda ortalama her piramitten 1,000,000 lifin geçtiği kabul edilmektedir⁽⁴⁹⁾. Bunların %87.9'u 4 µm'den daha ince, %10.77'si 4-10 µm arasında ve % 1.4'ü de 10 µm'den daha kalın olan liflerden meydana gelmiştir⁽⁵⁰⁾. Rhesus maymununda en büyük lif çapı 12 µm iken, şempanze ve insanda bu 20 µm'ye ulaşmaktadır^(37,51).

Terao ve ark.⁽⁵²⁾, yaşlanmaya bağlı olarak, insan kortikospinal yolundaki ince miyelinli

liflerin sayısının azaldığını kalın liflerin ise pek etkilenmediklerini buldular.

Kawashima ve ark.⁽⁵³⁾, regional kan akımını ölçerek sağlıklı normal sağlıklı 8 insanda parmakların ve proksimal kolun primer motor korteksteki temsilini araştırdı. Proksimal kol hareketi yapıldığında motor korteksin iki ayrı kısmında aktivasyon vardı: Birincisi santral sulkusun derin kısmında, ikincisi ise presantral girusun yüzeyine yakın olan kısmında idi. Parmak hareketlerinde de iki ayrı alan tesbit edildi. Kol hareketinde olduğu gibi birincisi santral sulkusun derin kısmında, ikincisi de presantral girusun yüzeyel kısmında. Kol alanlarının yerleşiminin parmak alanlarının üzerinde olduğu tespit edildi.

Kortikospinal Liflerin Omurilikteki Seyri

Kortikospinal yolun omurilikteki seyri, türden türe önemli değişiklikler göstermektedir.

Keseliler sınıfında, kortikospinal liflerin çoğu arka kordonun ventral kısmında bulunur. Polyprotodontidae (çok ön dişliler) ve diprotodontia (iki ön dişliler) alt takımlarında bu durum görülmektedir⁽⁶⁾. Kirpi ve köstebek gibi böcekçil memelilerde, piramidal liflerin büyük bir kısmı ventral funikulus içinde çaprazlaşmadan iner⁽⁵⁴⁾. Ağaç faresinde ise piramidal yol dorsal funikulus içinde seyretmektedir⁽⁵⁵⁾.

Sıçan, bataklık kunduzu, su kobayı gibi kemirgenlerde, piramidal liflerin en büyük kısmı dorsal funikulus içinde^(6,54), tavşanda ise lateral funikulus içinde seyretmektedir⁽⁵⁶⁾.

Kedi, köpek ve rakun gibi karnivor memelilerde kortikospinal yol, dorsolateral funikulus içinde seyretmektedir^(57,58,59). Aynı durum, yarımaymun ve gerçek maymun alt takımlarındaki primatlarda da görülmektedir⁽⁵¹⁾. Ayrıca çeşitli türlerde, dört ayrı kor-

tikospinal yola rastlanmaktadır⁽⁶⁾. Bunlar çaprazlaşmış ve çaprazlaşmamış ventral yol ile çaprazlaşmış ve çaprazlaşmamış dorsolateral yollardır. Kedide bu dört tip yolun bulunduğu gösterilmiştir^(57,60). Servikal 6. (C6) ve 7. (C7) segment seviyesindeki dorsolateral kortikospinal liflerin %92'si çaprazlaşmış, %8'i çaprazlaşmamıştır. Ventral kortikospinal liflerin ise %63'ü çaprazlaşmış, %37'si çaprazlaşmamıştır⁽⁵⁹⁾.

Kortikospinal Liflerin Sonlanma Modeli

Memeli türlerinde kortikospinal liflerin rostralkaudal dağılım şekli ve omurilik boz maddesi içindeki sonlanma alanı farklıdır. Bu bakımdan memeliler dört gruba bölünmektedir⁽⁶¹⁾.

1. Kortikospinal lifleri dorsal boynuzda sonlanan memeliler :

Bu grupta bulunan memelilerde kortikospinal yol servikal veya orta toraks seviyesine kadar uzanmaktadır. Kortikospinal yoldaki sonlanmaların çoğu servikal genişlikte (C5-C8) yoğunlaşmıştır. Lifler genellikle kontralateral olarak dorsal boynuzda (Rexed'in IV., V. ve VI. tabakalarının medyal kısımlarında) sonlanır. Bu lifler ara bölgenin daha dorsolateral kısmında (V. ve VI. tabakanın lateral kısımlarında) ve bazı türlerde de daha az olarak VII. tabakada sonlanmaktadır. Keçi, fil, tavşan, ağaç faresi, yakalı tembel hayvan ve kemerli hayvanda bu tür sonlanmalar gösterilmiştir^(6,61).

2. Kortikospinal lifleri arabölge ve dorsal boynuzda sonlanan memeliler:

Bu grupta bulunan memelilerdeki kortikospinal lifler bütün omurilik boyunca uzanmaktadır. Liflerin sonlanma alanı, dorsal boynuz ile arabölgenin medyal ve lateral kısımlarıdır. Bu grubu temsil eden türler kedi, köpek, ipek maymun ve sıçandır^(6,28,34,59,61,62). Hamsterdeki kortikospinal lifler bütün omurilik boyunca seyretmekte

fakat dorsal boynuzda sonlanmaktadır^(63,64).

3. Kortikospinal lifleri dorsal boynuz, arabölge ve lateral motonöron hücre gruplarının dorsolateral bölgelerinde sonlanan türler:

Memelilerin bu grubunda kortikospinal lifler tüm omurilik boyunca uzanmakta ve ara bölge ile dorsal boynuzda sonlanmaktadır. Bu grupta birçok kortikospinal lif bilateral olarak ventral boynuzun ventromedyal (VII. tabaka) kısımlarına; bazı lifler de dorsolateral motonöronlara dağılmaktadır. Birkaç insanımsı maymunu ihtiva eden bu gruba, karnivor olan rakun ve küçük ayı da dahildir^(6,35,65,66).

4. Kortikospinal lifleri dorsal boynuzda, arabölgede ve lateral motonöron hücre gruplarının ventromedyal ve dorsolateral kısımlarında sonlanan türler :

Kortikospinal lifler bu grupta da bütün omurilik boyunca uzanıp lateral motonöron hücre grubu, arabölge ve dorsal boynuzda sonlanmaktadır. Bu gruptaki kortikospinal lifler, motonöronlar üzerine üçüncü gruptakilerden daha fazla dağılım göstermektedir. Bu lifler, Rhesus maymunundaki gibi sadece distal ekstremité kaslarının motonöronlarına dağılmayıp, proksimal ekstremité kaslarının motonöronları ve onları çevreleyen diğer motonöronlara da dağılır. Bu gruba uzun kollu maymun, şempanze ve insan gibi yüksek primatlar dahildir^(6,45,47,48,67).

Kortikospinal liflerin çoğunluğu direk olarak motonöronlar ile değil, ara nöronlar ile sinaptik bağlantı yapar. Primatlarda kortikospinal aksonların %10-20 gibi az bir kısmı direk olarak motonöronlarda, geri kalan kısmı (%80-90) aranöronlarda sonlanır^(6,64).

Monosinaptik kortiko-motonöronal bağlantının en fazla insanda bulunduğu kabul edilmekle birlikte⁽⁶⁰⁾, bu özelliğin sadece primatlara has olmadığı açıktır⁽⁶⁸⁾. Sıçan⁽²⁸⁾, fare

ve rakun gibi ön ekstremitelerini ustalıkla kullanabilen hayvanlarda direk kortikomotonöronal bağlantıların olduğunu saptayan çalışmalar vardır^(64,68).

Geliş tarihi : 30.05.1997

Yayına kabul tarihi : 28.07.1997

Yazışma adresi :

Dr. Mustafa AYYILDIZ

Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Tıp Fakültesi,

Fizyoloji Anabilim Dalı

55139 Kurupelit/SAMSUN

KAYNAKLAR

1. Türck L. Über secundäre erkrankung einzelner rückenmarkstranger und ihrer fortsetzungen zum gehirne. Akad der Wissench Wien Math naturwiss Class Sitzungsber 1851; 6: 288-312
2. Ghez C. Voluntary Movement. In: Kandel ER, Schwartz JH and Jessell TM (Eds.), Principles of Neural Science (Third Ed). NewYork, Elsevier Science Publishing., 1991; 609-625.
3. Asanuma H. The pyramidal tract. In: Brooks VB (Ed.). Handbook of Physiology The Nervous System. II, Part 2. Bethesda, American Physiological Society., 1981; 703-733.
4. Sherrington CS. On nerve-tracts degenerating secondarily to lesions of the cortex cerebri. J Physiol London 1889; 10: 429-432.
5. Betz V. Anatomischer nachweis zweier gehirncentra. Centrabl Med Wiss 1874;12: 578-580, 595-599.
6. Armand J. The origin, course and terminations of corticospinal fiber in various mammals. In: Kuypers HGJM and Martin GF (Eds.) Anatomy of Descending Pathways to the Spinal Cord. rogres in Brain Research Vol. 57. Amsterdam, Elsevier Biomedical Press., 1982; 329-360.
7. Murray EA, Coulter JD. Organization of corticospinal neurons in the monkey. J Comp Neurol 1981;195: 339-365.
8. Groos WP, Ewing KL, Carter CM, et al. Organization of corticospinal neurons in the cat. Brain Res 1978;143: 393-419
9. Martinez L, Lamas JA, Canedo A. Pyramidal tract and corticospinal neurons with branching axons to the dorsal column nuclei of the cat. Neuroscience 1995; 68: 195-206.
10. Towe AL. Relative numbers of pyramidal tract neurons in mammals of different sizes. Brain Behav. Evol 1973;7: 1-17.
11. Verhaart WJC. Pyramidal tract in the cord of the elephant. J Comp Neurol 1963; 121: 45-49.
12. Lassek AM and Rasmussen GL. A comparative and numerical analysis of the pyramidal tract. J Comp Neurol 1940;72: 417-428.
13. Franson P and Hildebrand C. Postnatal growth of nerve fibres in the pyramidal tract of the rabbit. Neurobiology 1975; 5: 8-22.
14. Ayyıldız M, Taşçı N, Marangoz C. Tavşan piramidal yolunda bulunan miyelinli aksonlar : Işık mikroskobu sonuçları. Doğa Tr J of Medical Sciences 1991; 15: 384-393.
15. Marangoz C, Ayyıldız M, Kaplan S, ve ark. Tavşan piramidal yolunda akson morfolojisi ve büyüklüğü. Doğa Tr J of Medical Sciences 1991; 15: 394-400.
16. Nudo RJ and Masterton RB. Descending pathways to the spinal cord, III: Sites of origin of the corticospinal tract. The Journal of Comparative Neurology, 1990; 296: 559-583.
17. Ayyıldız M. Albino tavşanlarda kortikospinal nöronların organizasyonu. Doktora Tezi Samsun, 1994.
18. Chen Z. and Towe AL. Cerebral response to medullary pyramid stimulation in the rabbit. Brain Behav Evol 1984; 25: 175-186.
19. Woolsey CN. Organization of somatic sensory and motor areas of the cerebral cortex. In : Harlow HF and Woolsey CN (Eds.). Biological and Biochemical Bases of Behavior. Madison, University of Wisconsin Press., 1958; 62-82.
20. Gould III HJ. Body surface maps in the somatosensory cortex of rabbit. The Journal of Comparative Neurology 1986; 243: 207-233.
21. Dunkerley GB and Duncan DA. A Light and electron microscopic study of the normal and the degenerating corticospinal tract in the rat. J Comp Neurol 1969; 137: 155-184.

22. Leenen LPH, Meek J and Nieuwenhuys R. Unmyelinated fibers in the pyramidal tract of the rat: a new view. *Brain Res* 1982;246: 297-301.
23. Harding GW and Towe AL. Fiber analysis of the pyramidal tract of the laboratory rat. *Exp. Neurol* 1985; 87: 503-518.
24. Leenen LPH, Meek J, Posthuma RP, et al. A detailed morphometrical analysis of the pyramidal tract of the rat. *Brain Res* 1985; 359: 65-80.
25. Joosten EAJ, Gribnau AAM. Unmyelinated corticospinal axons in adult rat pyramidal tract. An electron microscopic tracer study. *Brain Res* 1988; 459: 173-177.
26. Leenen LPH, Meek J, Posthuma PR, et al. Differences in the fiber composition of the pyramidal tract in two-and 14-month-old rats. *Neuroscience* 1989; 28: 635-643.
27. Wise SP, Murray EA, Coulter JD. Somatotopic organization of corticospinal and corticotrigeminal neurons in the rat. *Neuroscience* 1979;4: 65-78.
28. Gemma M, Perego GB, Pizzini G, et al. Distribution of the cortico-spinal fibres in the cervical and lumbar enlargements of the rat spinal cord. *J.Hirnforsch* 1987; 28: 457-462.
29. Miller MW. The origin of corticospinal projection neurons in rat. *Exp Brain Res* 1987; 67: 339-351.
30. Curfs MHJM, Gribnau AAM, Dederen PJWC. Selective elimination of the transient corticospinal projections in the rat cervical spinal cord gray matter. *Developmental Brain Research* 1994; 78: 182-190.
31. Joosten EAJ, Gispen WH, Bar PR. Tropism and corticospinal target selection in the rat. *Neuroscience* 1994; 59: 33-41.
32. Crevel H van and Verhaart WJC. The rate of secondary degeneration in the central nervous system. I The pyramidal tract of the cat. *J Anat* 1963; 97: 429-449.
33. Biedenbach MA, DeVito JL, Brown AC. Pyramidal tract of the cat: axon size and morphology. *Exp Brain Res* 1986;61: 303-310.
34. Biedenbach MA, DeVito JL. Origin of the pyramidal tract determined with horseradish peroxidase. *Brain Research* 1980;193: 1-17.
35. Sakai ST. Corticospinal projections from areas 4 and 6 in the raccoon. *Exp Brain Res* 1990; 79: 240-248.
36. Rapisarda C, Simonelli G and Monti S. Cells of origin and topographic organization of corticospinal neurones in the guinea pig by the retrograde HRP method. *Brain Res* 1985; 334: 85-96.
37. Haggqvist G. Faseranalytische studien über de pyramidenbahn. *Acta Psychiat. Neurol* 1937; 12: 457-466.
38. Lassek AM. Study of the effect of complete frontal lobe extirpations on the fiber components of the pyramidal tract. *J Comp Neurol* 1952; 96: 121-125.
39. Russel JR, DeMyer W. The quantitative cortical origin of pyramidal axons of *Macaca rhesus*. With some remark on the slow rate of axolysis. *Neurology (Minneapolis)* 1961; 11: 96-108.
40. DeMyer W, Russel J. The number of axons in the right and left medullary pyramids of *Macaca rhesus* and the ratio of axon to myelin sheaths. *Acta morph neerl scand* 1958;2: 134-139.
41. Ralston DD, Milroy AM, Ralston III HJ. Non-myelinated axons are rare in the medullary pyramids of the macaque monkey. *Neuroscience Letters* 1987; 73: 215-219.
42. Coulter JD, Ewing LK and Carter CM. Origin of primary sensorimotor cortical projections to lumbar spinal cord of the cat and monkey. *Brain Res* 1976; 103: 366-372.
43. Biber MP, Kneisley LW, LaVail JH. Cortical neurons projecting to the cervical and lumbar enlargements of the spinal cord in young and adult rhesus monkeys. *Experimental Neurology* 1978; 59: 492-508.
44. Toyoshima K, Sakai H. Exact cortical extent of the origin of the corticospinal tract (CST) and the quantitative contribution to the CST in different cytoarchitectonic areas. A study with horseradish peroxidase in the monkey. *J Hirnforsch* 1982; 23: 257-269.
45. Bortoff AG and Strick PL. Corticospinal terminations in two new-world primates: Further evidence that corticomatoneuronal connections provide part of the neural substrate for manual dexterity. *The Journal of Neuroscience* 1993; 13: 5105-5118.

46. Luppino G, Matelli M, Camarda R, et al. Corticospinal projections from mesial frontal and cingulate areas in the monkey. *NeuroReport* 1994; 5: 2545-2548.
47. Armand J, Olivier E, Edgley SA, et al. Postnatal development of corticospinal projections from motor cortex to the cervical enlargement in the macaque monkey. *The Journal of Neuroscience* 1997; 17: 251-266.
48. Olivier E, Edgley SA, Armand J, et al. An electrophysiological study of the postnatal development of the corticospinal system in the macaque monkey. *The Journal of Neuroscience* 1997; 17: 267-276.
49. Wiesendanger M. The pyramidal tract. Recent investigations on its morphology and function. *Ergeb Physiol Biol Chem Exp Pharmacol* 1969; 61: 72-136.
50. Keyserlingk DG von, Schramm U. Diameter of axons and thickness of myelin sheaths of the pyramidal tract fibres in the adult human medullary pyramid. *Anat Anz Jena* 1984; 157: 97-111.
51. Verhaart WJC. The pyramidal tract in the primates. In: Noback CR and Montagna W (Eds). *The Primate Brain Advances in Primatology*. Vol.1. New York, Appleton-Century-Crofts., 1970; 83-108.
52. Terao S, Sobue G, Hashizume Y, et al. Age-related changes of the myelinated fibers in the human corticospinal tract: a quantitative analyses. *Acta Neuropathologica* 1994; 88: 137-142.
53. Kawashima R, Itoh H, Ono S, et al. Activity in the human primary motor cortex related to arm and finger movements. *NeuroReport* 1995; 6: 238-240.
54. Broere G. Corticofugal fibers in some mammals. An Experimental study with special emphasis on the corticospinal system. Thesis, Oegstgeest, 1971.
55. Shriver JE and Noback CR. Cortical projections to the lower brain stem and spinal cord in the tree shrew (*Tupaia glis*). *J Comp Neurol* 1967; 130: 25-54.
56. Haarsten AB. Cortical projections to mesencephalon, pons, medulla oblongata and spinal cord. An experimental study in the goat and the rabbit. Thesis, Leiden, 1962.
57. Nyberg-Hansen R and Brodal A. Sites of termination of corticospinal fibers in the cat. An experimental study with silver impregnation methods. *J Comp Neurol* 1963; 120: 369-391.
58. Buxton DF and Goodmann DC. Motor function and the corticospinal tracts in the dog and raccoon. *J Comp Neurol* 1967; 129: 341-360.
59. Armand J and Kuypers HGJM. Cells of origin of crossed and uncrossed corticospinal fibers in the cat. A quantitative horseradish peroxidase study. *Exp Brain Res* 1980; 40: 23-34.
60. Kuypers HGJM. Pericentral cortical projections to motor and sensory nuclei. *Science* 1958; 128: 662-663.
61. Kuypers HGJM. Anatomy of the descending pathways. In: Brookhart JM, Mouncastle VB, Brooks VB and Geiger SR (Eds). *Handbook of Physiology*. Sect. 1. The Nervous System. Motor Control, Part 1. Vol. II. Baltimore, Williams and Wilkins., 1981; 597-666.
62. Gribnau AAM, Dederen PJWC. Collateralization of the cervical corticospinal tract in the rat. *Neuroscience Letters* 1989; 105: 47-51.
63. Kalil K. Development and regrowth of the rodent pyramidal tract. *TINS* 1984; 7: 394-398.
64. Stanfield BB. The development of the corticospinal projection. *Progress in Neurobiology* 1992; 37: 169-202.
65. Coulter JD and Jones EG. Differential distribution of corticospinal projections from individual cytoarchitectonic fields in the monkey. *Brain Res* 1977; 129: 335-340.
66. Tigges J, Nakagowa S and Tigges M. Efferents of area 4 in a south American monkey (Saimiri). I Terminations in the spinal cord. *Brain Res* 1979; 171: 1-10.
67. Kuypers HGJM. The descending pathways to spinal cord, their anatomy and function. In: Eccles JC, Schode JP (Eds). *Organization of the Spinal Cord*, Progress in Brain Research, Vol. II. Amsterdam, Elsevier., 1964; 178-202.
68. Elger CE, Speckmann EJ, Caspers H, Janzen RWC. Cortical-spinal connections in the rat. I, Monosynaptic and polysynaptic responses of cervical motoneurons to epicortical stimulation. *Exp Brain Res* 1977; 28: 385-404.

