

DERLEME

Review

Yazışma adresi

Correspondence address

Enes YEŞİL

Ankara Üniversitesi,
Tıp Fakültesi, Fizyoloji AD,
Ankara, Türkiye

mdyesilenes@gmail.com

Geliş tarihi / Received : 09 Eylül 2024

Kabul tarihi / Accepted : 19 Aralık 2024

Bu makalede yapılacak atıf

Cite this article as

Yeşil E, Ünver OB, Nalçacı E.
Hayvanlarda Evrimsel Süreç
Boyunca Ortaya Çıkan Çeşitli
Propriyoseptörler

Akd Tıp D 2026;12: 1-14

Enes YEŞİL

Ankara Üniversitesi,
Tıp Fakültesi, Fizyoloji AD,
Ankara, Türkiye

Osman Barış ÜNVER

Ankara Üniversitesi,
Tıp Fakültesi, Fizyoloji AD,
Ankara, Türkiye

Erhan NALÇACI

Ankara Üniversitesi,
Tıp Fakültesi, Fizyoloji AD,
Ankara, Türkiye

Hayvanlarda Evrimsel Süreç Boyunca Ortaya Çıkan Çeşitli Propriyoseptörler

Various Proprioceptors that Emerged During the Evolutionary Process in Animals

ÖZ

Günlük yaşam aktivitelerinin yapılabilmesi için hareketin eşgüdümü elzemdir. Uzayda vücut pozisyon ve hareket duyusu olan propriyosepsiyon genellikle bilinçli değildir ve hareketin kontrolü için insanlarda kritik bir öneme sahiptir. Neredeyse tüm hareketli hayvanlarda vücudun kontrolü için propriyoseptif geri bildirim gereksinim duyulur.

Son 500 milyon yılda omurgalılarda büyük bir çeşitlilikte uzuvların evrimleştiği gözlenmektedir. Doğada ekstremiteli hayvanların propriyoseptif duyuya ilgili benzeşen kısıtlılıklara (seçilim baskılarına) maruz kalması benzer evrimsel çözümlere yol açmış olabilir. Bu kısıtlılıklar sonucu, farklı türlerde benzer özellikler gösteren kimi ortak bir atasal yapıdan evrimleşmiş, kimi ise evrim ağacının ayrı bir dalında farklı bir süreç (konvergent evrim) sonucu gelişmiş çeşitli propriyoseptörlere rastlanmaktadır. Balıklardaki homolog propriyoseptif yapıların keşfi propriyoseptif duyunun sudaki yaşamdan karasal yaşama geçişte uğradığı işlevsel değişimi kavramamıza yardımcı olurken, böceklerdeki analog propriyoseptif yapıların keşfi ise ekstremiteli hayvanların benzeşen kısıtlılıklara karşı evrimsel süreçte kazandıkları ve konvergent evrime bir örnek teşkil eden benzer özelliklerini anlamamızı sağlar. Milyonlarca yıllık evrimsel süreçte hayvanlar âlemi boyunca görülen morfolojik ve işlevsel propriyoseptör çeşitliliğini oluşturan çeşitli modifikasyonlar meydana gelmiştir. Bu propriyoseptif mekanizmaların çalışılması ekstremitelereki propriyoseptif sistemlerin evriminin anlaşılmasında önem taşımaktadır.

Anahtar Kelimeler

Biyolojik Evrim, Propriyosepsiyon, Kas içiği, Golgi tendon organı

ABSTRACT

Coordination of movement is essential for performing activities of daily living. Proprioception, the sense of body position and movement in space, is usually not conscious and is critical for the control of movement in humans. Nearly all mobile animals require proprioceptive feedback for the control of the body.

Over the last 500 million years, vertebrates have evolved a great diversity of limbs. In nature, animals with limbs may have been exposed to similar constraints on proprioceptive sensation, which may have led to similar evolutionary processes. As a result of these constraints, various proprioceptors with similar characteristics are found in different species, some of which have evolved from a common ancestral structure and some of which have developed as a result of a different process in a separate branch of the evolutionary tree. The discovery of homologous proprioceptive structures in fish helps us to understand the functional change that proprioceptive sense underwent during the transition from aquatic to terrestrial life, while the discovery of analogous proprioceptive structures in insects allows us to understand the similar characteristics of limbed animals that they have acquired in the evolutionary process in response to similar constraints and that serve as an example of convergent evolution.

Over millions of years of evolutionary time, various modifications have occurred that have produced the morphological and functional diversity of proprioceptors seen throughout the animal kingdom. The study of these proprioceptive mechanisms is important for understanding the evolution of proprioceptive systems in the extremities.

Key Words

Biological Evolution, Proprioception, Muscle spindle, Golgi tendon organ

GİRİŞ

Hareketin koordinasyonu doğada canlıların besin arama, tehlikeden kaçma ve kendini savunma gibi işlevleri yerine getirebilmeleri için hayati önem taşımaktadır. Banks, hareket ve postürün kontrolünün fevkalade kompleks olduğunu söylemiştir (1). Biz özellikle müzisyenlerin enstrümanlarla karmaşık hareketleri neredeyse kusursuzca gerçekleştirdiğini gördüğümüz anlarda bunun farkına varırız. Müzisyenlerin doğuştan gelen yeteneklerine ek olarak, bu becerileri kazanmalarının ve sürdürmelerinin ancak uzun yıllar süren pratiklerle mümkün olduğunu biliriz. Bizim kendi eylemlerimizi böyle düşünmememiz ise öğrenme sürecindeki farkındalık seviyemizin daha düşük olmasından kaynaklanmaktadır. Ancak temelde bizim de günlük hareketlerimiz tıpkı müzisyenlerin enstrümanlarını kullanırken olduğu gibi sürekli geri bildirim sağlayan bir mekanizmaya gereksinim duymaktadır (1). Postür ve hareketin kontrolünde kritik olan bu mekanizmaya propriyosepsiyon denir (2).

Görme ve duyma gibi geleneksel duyarlar dış çevreyi gözlemleyip insanlar arası ortak duyuşsal tecrübeler sağlarken, uzayda vücut pozisyonu ve hareket duyusu olan propriyosepsiyon ise temelde kişiseldir ve sinirsel süreçlerin çoğunda bilince ulaşmadan çalışır. Propriyoseptif duyunun insanın bir bedene sahip olma deneyimi için ne kadar kritik olduğunu 19 yaşında nadir bir otoimmün hastalığa yakalanan Ian Waterman'ın durumu göstermiştir. Duyusal nöronlarına hasar veren bu hastalık onu vücudun hareket ve pozisyon hissinden mahrum bırakarak hareketlerinin eşgüdümünde tam bir yetersizliğe sebep olmuştur. Ian istemli olarak kaslarını kullanabilse de propriyoseptif geri bildirimin eksikliği nedeniyle ayakta durmak veya yürümek gibi günlük davranışları gerçekleştirmesi imkânsız hâle gelmiştir (3).

On dokuzuncu yüzyıl fizyologları özelleşmiş propriyoseptörlerin varlığından habersizlerdi, ancak Charles Bell'e atfedilen bir terim olan 'kas hissi'nin kökeni hakkında tartışmışlardır. Zamanın bazı Alman fizyologları bu kas hissinin (Muskelsinn) tamamen santral sinir sistemi kökenli olduğunu ve beynin motor komutları dikkatli bir şekilde hesaplayarak vücut pozisyonunu izlediğini öne sürmüşlerdir (3). Daha sonra Charles Sherrington duyuşsal afferentlerin periferik kaynağı olduğunu göstermiş ve bunların kas kasılmasına etkileri hakkında nihai bulgular sağlamıştır. Sherrington 'Propriyosepsiyon' terimini ortaya atmış ve bu terimi vücudun dışından köken alan uyarıların farkındalığı olan 'dışsal duyu (exteroception)' ve organlardan gelen duyu olan 'içsel duyu (interoception)'dan ayırmıştır (3-5). Hem omurgalı hem de omurgasız canlılarda bulunan propriyoseptörler canlılar arasında yapısal olarak büyük farklılıklar gösterir.

İnsanda propriyoseptif duyu sinyalinin üretilmesinde rol alan reseptörler cilt, eklem ve kaslarda bulunmaktadır (6). Hareket sırasında cilt, hareket hâlindeki eklem etrafındaki geniş bir deri alanının reseptörlerini aktive eden gerilme ve sıkışmaya maruz kalır (7).

Eklemlerde Ruffini sonlanmaları, Pacini korpüskülleri ve miyelinsiz serbest sinir sonlanmaları bulunur. Bu propriyoseptif mekanoreseptörler bulundukları eklemlerde aç, yön ve hareket hızı değişimlerine yanıt verirler. Çoğu hızlı adapte olan reseptörlerdir. Eklem açısını, yönünü ve hareket hızını hesaplamak için eklem reseptörlerinden gelen sinyaller, kas içciklerinden ve Golgi tendon organlarından gelen sinyallerle bütünleştirilir. Bu reseptör türlerinden birinin eksikliği durumunda propriyoseptif duyu algısı diğer reseptörlerden çıkan enformasyon ile telafi edilebilir (8).

Kas dokusunda bağ doku içine alınmış birkaç adet modifiye kas lifi tipi bulunur. Bunlara intrafuzal lifler denir. Bu lifler kasın düzenli kasılabilir birimleri olan ektrafuzal liflere paralel olarak yerleşmiştir. Kas içcikleri kasın boyunun uzamasıyla uyarılırlar ve kas boyundaki değişim hızına duyarlıdır. Bu uyarılmanın sonucu olarak kas içcikleri hareketin hızı ve kasın statik durumdaki boyu hakkında enformasyon sağlarlar (8).

Golgi tendon organları, kas-tendon bileşkelerinde bulunan özelleşmiş propriyoseptörlerdir. Ektrafuzal liflere seri olarak yerleşmişlerdir. Bu yüzden kas içciklerinden farklı olarak eklem açısı değişmese bile kas kasılması ile uyarılırlar. Golgi tendon organları tendondaki gerginliği ölçerek bir kas tarafından üretilen kuvveti kodlayan sinyaller üretirler (8).

Her iki reseptör birlikte kasın statik ve dinamik durumu hakkında bütünleşmiş bir tanım sağlarlar. Bu tanım, mekanik uyarıların propriyoseptif mekanoreseptörler tarafından alınıp, afferent yollarla iletilen bir nöral sinyale dönüştürülmesi sonucu oluşmaktadır (9).

Propriyosepsiyon, klinik çalışmalarda statik ve dinamik olmak üzere ikiye ayrılabilir. Statik propriyosepsiyon, kişinin bir eklemının bulunduğu pozisyonun farkında olmasını mümkün kılar. Dinamik propriyosepsiyon ise bir hareketin yönü ve hızıyla ilgili nöromüsküler sistem geri bildirimini sağlar (10).

Propriyoseptif duyu, bilinçli ve bilinçdışı olmak üzere iki bileşene sahiptir. Bu iki bileşen genelde birlikte çalışırken temelde bilinçdışı propriyosepsiyon kas reflekslerinin düzenlenmesinde ve vücut postürünün korunmasında görev alıp hareketlerin kontrolüne yardımcı olur (11). Bilinçli propriyosepsiyon ise kişinin karanlık bir ortamda dengesini koruyarak yürümesi gibi günlük eylemlerinde ve spor aktivitelerinde propriyoseptif duyunun bilinçdışı bileşeni ile birlikte çalışır. Hedefe yönelik hareketlerin ve istemli davranışların düzenli ve etkili bir şekilde gerçekleştirilmesini sağlar (12). Bu iki bileşenden kaynaklanan sinyaller santral sinir sistemine ayrı yollarla taşınsa da hareketin kontrolünde birlikte görev alırlar. Hareketlerin koordinasyonundaki temel görevi göz önüne alındığında propriyosepsiyon duyunun, sadece ileri memelilere özgü bir duyu olmaması şaşırtıcı bir şey değildir (13). Çeşitli canlılardaki propriyosepsiyon duyunun te-

melinde yatan reseptörler ise birbirlerinden önemli ölçüde farklılık gösterse de son 80 yıldır yapılan karşılaştırmalı anatomi çalışmaları ekstremiteli hayvanların birçok ortak kısıtlılıkla karşı karşıya kaldığını ve propriyoseptif nöral kodlama konusunda benzer evrimsel çözümlere ulaşılmış olabileceğini göstermiştir. Neredeyse tüm hareketli hayvanlar vücutlarını kontrol etmek için propriyoseptif geri bildirim gereksinim duyarlar (3). Bu propriyoseptif geri bildirimin aksatılmasının ise hareket kalıplarını bozduğu kurbaga, fare, kedi, beç tavuğu ve insanlarda gösterilmiştir (14-21).

Omurgalılarda Propriyoseptörler

Son 500 milyon yılda, omurgalılarda çok büyük çeşitlilikte uzuvların evrimleştiği gözlenmektedir. Bu uzuvlar hem motor hem de duysal olarak çok çeşitli işlevlere sahiptir. Tetrapodlarda eller; kavrama, tımar yapma, av yakalama, savunma ve nesnelerin sertliğini, yumuşaklığını değerlendirme gibi envaiçeşit işleve sahiptir. Birçok tetrapod türünde ön ayağın distal kısmı hareket etmek için de kullanılır. Ön ayak karasal dört ayaklılarda olduğu gibi kimi türlerde arka ayağa benzerken, yarasa ve kuşlarda görüldüğü gibi arka ayakta önemli ölçüde farklılık gösterebilir (22).

Kas iskelet sisteminin ve ekstremitelerinin evrimi yoğun ilgi çekmiştir. Ancak fosil izlerinden çıkarım yaparak yürüyüş örüntülerinin tahmin edilmesi mümkün olsa da fosilleşmenin temel olarak sert dokularda ve iskelet yapılarında olması taze dokuda dahi çalışılması zor olan bu konunun anlaşılmasını geciktirmiştir (22).

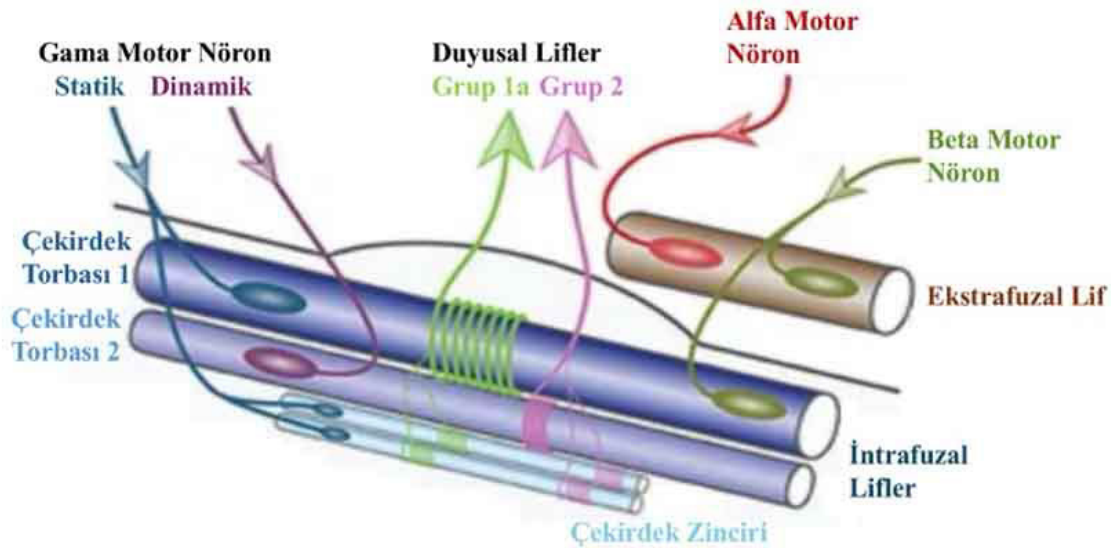
Cilt ve eklem reseptörlerinin yanı sıra tetrapodlarda propriyoseptif duyunun ana kaynağı iskelet kasındaki mekanoreseptif son organlar olan kas içcikleri ve Golgi tendon organlarıdır (2).

Kas içcikleri karasal omurgalıların tamamında görülür (23). Bu kas içcikleri özellikle hassas propriyoseptif duyu gereken bölgelerde yoğun olduğundan, farklı tür canlılarda kas içciklerinin yoğunluk dağılımı farklıdır. Bununla birlikte kas içciklerinin her birindeki intrafuzal lif sayısı ve morfolojik yapıları da farklı hayvan türlerinde farklılık gösterir. Maeda ve ark., balıklarda, kertenkele ve yılan-dakine homolog olan ve tek bir intrafuzal lif içeren kas içiği yapısını göstermiştir (24). Bu açıdan; kapsülünün içinde birden fazla lif (çekirdek torbası 1, çekirdek torbası 2 ve çekirdek zinciri lifleri) içeren memelilerden farklılık gösterdiğini ortaya koymuşlardır (25). Çekirdek torbası 1 lifleri propriyoseptif duyunun dinamik alt modalitesinin değerlendirilmesine aracılık ederken, çekirdek torbası 2 ve çekirdek zinciri lifleri ise statik alt modalitenin değerlendirilmesinde rol alırlar (1).

Balık kas içiği yapısının tek bir intrafuzal lif tipi içermesi bakımından amfibilerdeki ve kuşlardaki 2-3 tip intrafuzal lif içeren kas içiği yapısından da farklı olduğu görülmüştür. Balıklar dahil neredeyse tüm omurgalılarda,

kas içiğinin iç ve dış kapsül olmak üzere aynı kapsül yapısına sahip olduğu öne sürülmüştür (23, 26, 27). Omurgalılarda intrafuzal kas liflerinin uzunluk ve çap açısından türler arasında ve kas grupları arasında farklılık gösterdiği ve bunun genetik olarak kodlandığı ortaya konmuştur (27). Bu kas içiği ve intrafuzal lif farklılıkları, evrimsel süreç boyunca karaya çıkış ve adaptasyon sürecinde canlılara avantaj sağlamış olabilir. Kas içiklerinin özelleşmiş fuzimotor sistem tarafından düzenlenmesi, merkezi sinir sistemi tarafından yapılan motor kontrolde önemli yere sahiptir (28). Bu düzenleme, kas içiklerinin hareket sırasında kasın farklı uzunluklarında dahi mekanik duyarlılığa sahip olmalarını sağlar (29). Fuzimotor aksonlar, intrafuzal lifleri innerve ettiği bilinen gama motor nöronlardan veya ektrafuzal kasları innerve edip kas içiğine beta motor nöron aracılığıyla innervasyon sağlayan alfa motor nöronlardan köken alabilir (30, 31).

Sürüngen ve amfibiler gibi omurgalılarda kas içiği duyarlılığı hem ektrafuzal hem de intrafuzal liflere innervasyon sağlayan beta motor nöronlarla düzenlenirken, motor sisteminin daha kompleks olduğu memelilerde ise beta motor nöronların dışında gama motor nöronlar da bulunur (Şekil 1). Gama motor nöronların, alfa motor nöronlar ile ortak bir öncül hücreden köken alıp daha sonra farklılaştığı bilinmektedir. Alfa motor nöronlar ektrafuzal kas liflerini uyarırken, gama motor nöronlar intrafuzal lifleri innerve ederler. Sadece intrafuzal liflerin innervasyonu için özelleşmiş olan gama motor nöronlar, evrimsel süreçte en gelişmiş halini memelilerde alır ve hareketin koordinasyonunda kritik bir rol oynar (31). Memelilerde kas içiği duyarlılığını, kuvvet üreten ektrafuzal kas liflerinden bağımsız olarak düzenleyen bir gama fuzimotor sistemin ortaya çıkması, kas tonusunun kontrolünde ve kompleks hareketlerin düzenlenmesinde evrimsel bir avantaj sağlamış olabilir.

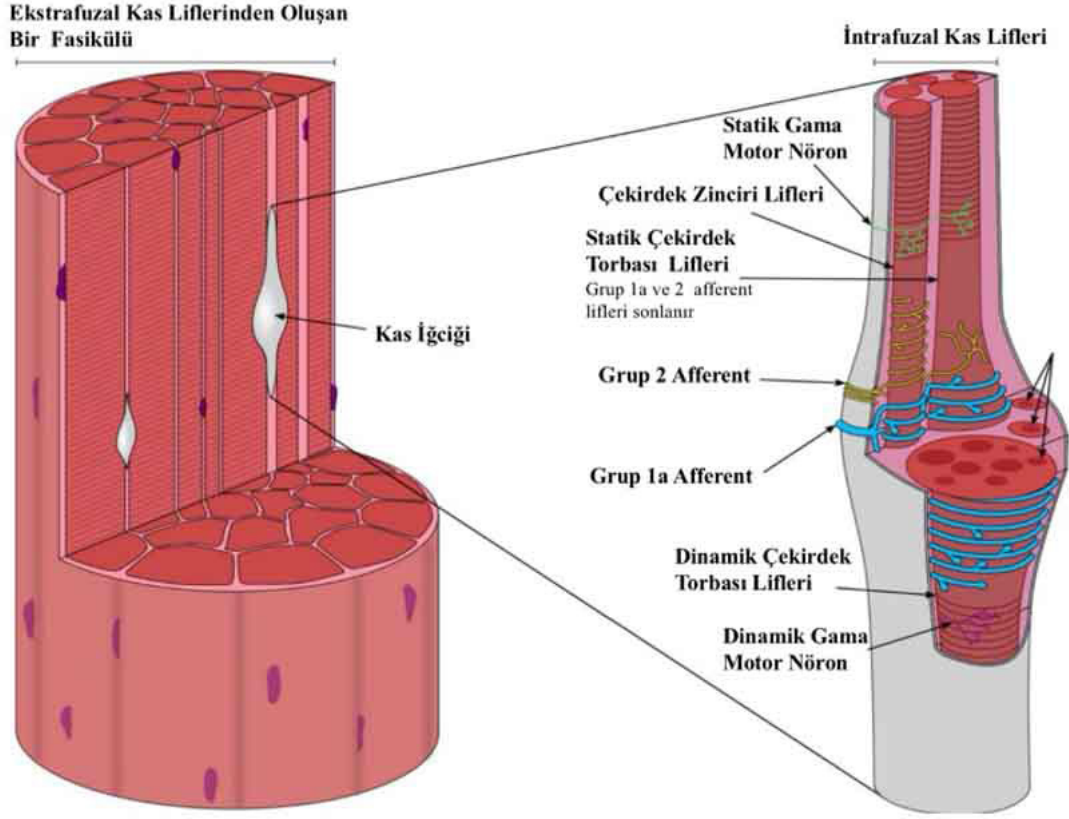


Şekil 1. Memelilerde motor nöron alt tipleri ve innervasyon özellikleri Stifani (2014)'den değiştirilerek alınmıştır (32).

Memelilerde Propriyoseptörler

Memelilerde iskelet kasının kapsüllü duyusal son organlarının tamamı mekanoreseptörlerden oluşmaktadır. En kompleks olanı kas uzunluğunun dinamik ve statik bileşenlerine yanıt veren ve seçici olarak fuzimotor nöronlarla modüle edilebilen kas içiğidir. Daha az karmaşık olan mekanoreseptör ise gerimi saptayan tendon organıdır. Yapısal olarak çok daha basit olan ve muhtemelen sayıca daha az olan mekanoreseptörler ise basınç ve vibrasyona duyarlı Pacini ve Pacini-form korpüskülleridir (33-35). İskelet kasındaki en önemli propriyoseptörlerden biri olan kas içikleri bir bedene sahip olma hissinin oluşmasını

da önemli bir rol alır (36). Mezodermden köken alan kas içiklerinin oluşumu embriyonik dönemde başlar ve farklılaşması sinirsel innervasyona ihtiyaç duyar. Doğumdan sonra on dokuzuncu veya yirminci günde siyatik siniri kesilen sıçanlarda, kas içiği farklılaşmasının meydana gelmediği görülmüştür (37). İnsanda intrafuzal liflerin, ektrafuzal liflerden farklılaşmasının intrauterin gelişimin on birinci haftasına kadar gerçekleşmediği anlaşılmıştır (28). Memeli iskelet kasında yaygın şekilde bulunan fuziform şekilli kas içiklerinin her biri 2-10 tane liften oluşur ve ince bir bağ doku kapsülü ile çevrelenmiş bir şekilde çizgili kasa iki uçtan tutunur.



Şekil 2. Memeli kas içiği yapısı ve sinirsel innervasyonu Santuz ve Akay (2023)'dan değiştirilerek alınmıştır (21).

İntrafuzal lifler kasın kontraktıl gerimini üreten ektrafuzal liflerle kıyaslandığında onlardan daha küçüktür (28). Çekirdek zinciri lifleri olarak bilinen daha küçük lifler ve çekirdek torbası lifleri olarak bilinen daha büyük lifler olarak iki farklı boyuta sahiptirler (Şekil 2). Dinamik gama motor nöron aksonları çekirdek torbası 1 intrafuzal liflere innervasyon sağlarken, statik aksonlar ise çekirdek torbası 2 ve çekirdek zinciri liflerini innerve eder ve bu kas içiciklerinin duyusu grup 1a ve grup 2 afferent liflerle taşınır (Şekil 1) (1, 28).

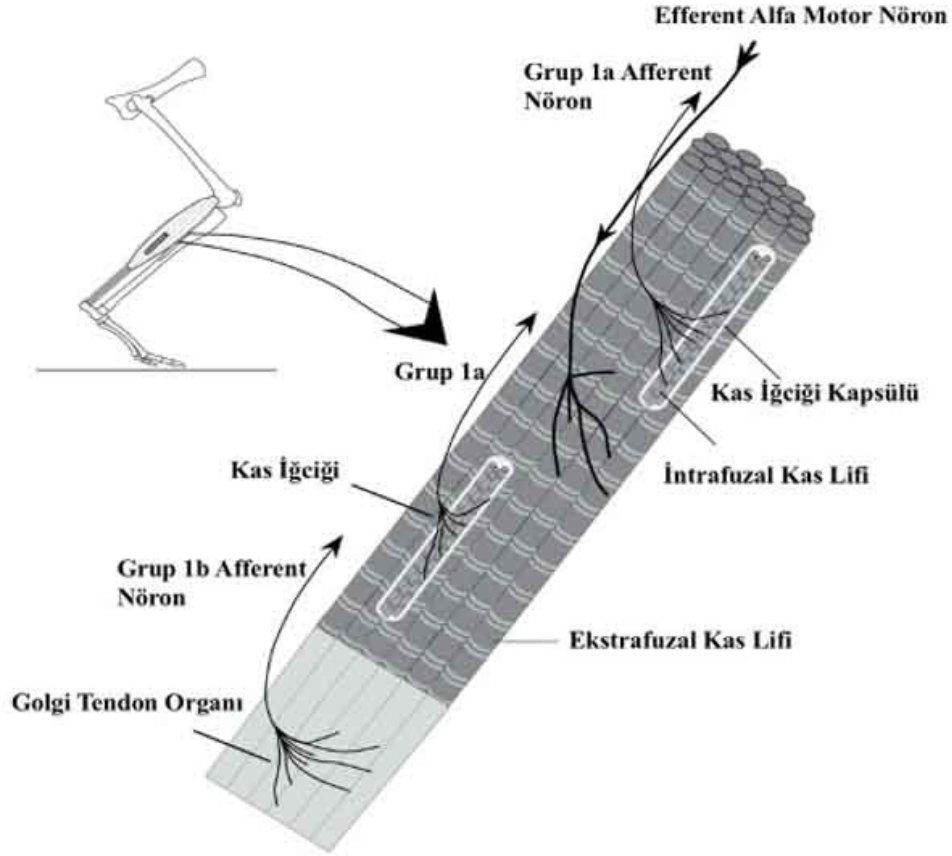
Kas içiği santral bölgesine lokalize olan grup 1a lifleri (primer sonlanma) duyuyu dinamik, daha çok yan hatta tutunmuş olan grup 2 lifleri (sekonder sonlanma) ise statik olarak kodlar (2). Kas içiciklerinin afferent sonlanmaları kasın gerilmesi veya intrafuzal liflerin kontraksiyonu ile uyarılırlar (38).

Tendon organı fuziform şekilli, innervasyonunu sağlayan sinirin perinöryumundan türemiş çok katlı bir kapsülle çevrelenmiş, nörotendinöz bir yapıdır. Miyotendinöz bileşkede kaslara seri bağlıdır ve kasılma kuvvetini örnekler. Aktif olarak bu kaslar tarafından üretilen kuvvete, dışarıdan uygulanan pasif kuvvetten çok daha hassastır (Şekil 3) (39). Tendon organıyla ilişkili olan kasta üretilen kuvvet, tendon liflerinde gerilmeye yol açar ve bu

gerim duyuşal sonlanmalara taşınıp onları deforme ederek gerilime hassas iyon kanallarının açılmasına sebep olur. Burada oluşan sinyal grup 1b afferent lifleriyle taşınır ve kedilerde bunların çoğunluğu sadece tek bir tendon organında sonlanır (1).

İnsanlarda yapılan geniş veri setine sahip çalışmalarda, baş pozisyonunu kontrol eden kaslardaki kas içiği yoğunluğu, tüm diğer bölgelerden yüksek bulunmuştur. Çok daha az veri olmasına rağmen tendon organı yoğunluğunun kaslar arasındaki farklılığını gösteren benzer çalışmalar da vardır. Ancak tendon organı yoğunluk farkları, kas içiciklerindeki yoğunluk farklarıyla ilişkisizdir ve bu konudaki işlevsel adaptasyon argümanını güçlendirmektedir (1).

Kas içicikleri, özellikle hassas propriyoseptif duyu gereken yerlerde yoğunur. Örneğin başlıklı şebekelerde (Macaca radiata) elin intrinsik kaslarında kas içiğinin yüksek yoğunlukta bulunması ince hareketlerin yapılmasından sorumluyken, insanlarda ve kedilerde, baş pozisyonuyla ilgili enformasyonda önemli rol oynayan ense kaslarında kas içicikleri yoğunur (40). İnsanlarda ve kedilerde daha küçük kaslarda genel olarak kas içiği yoğunluğunun fazla olması, ince ayar da küçük kasların daha çok rol almasına bağlanmıştır (41).



Şekil 3. Memelilerde kas iğciği ve Golgi tendon organı duysal innervasyonu Biewener ve Patek (2018)'ten değiştirilerek alınmıştır (39).

Kuşlarda Propriyoseptörler

Kas iğciği morfolojisi, dağılımı ve işlevi ile ilgili çalışmaların birçoğu memeli iskelet kası üzerinde yapılmıştır (42, 43). Kuşlarda kas iğciği yapısı ve diğer omurgalılarından ne derece farklılık gösterdiği hakkında pek az bilgi vardır (23, 44-46). Kuşlarda kas iğciğinin morfolojisi memelilerdeki kas iğciğine benzerdir. Değişik sayılarda intrafuzal lif içeren bir kapsülle sarılmıştır, duysal ve motor innervasyon almaktadır (23). Ancak bu intrafuzal lifler memelilerdeki gibi çekirdek torbası ve çekirdek zinciri olarak sınıflandırılmamaktadır (23).

Kuşlarda kimi kaslardaki kas iğciği yoğunluğunun memelilerden bile yüksek olmasının, evrimsel bir avantaj sağlamış olabileceği düşünülmektedir (23, 47, 48). İki omurgalı sınıf arasındaki bir başka farklılık ise kas iğciği başına düşen intrafuzal lif sayısındaki değişkenliktir. Üç ve daha az sayıda intrafuzal lif içeren kas iğcikleri kuşlarda yaygınken, memelilerde pek sık rastlanmamaktadır (43, 48-51). Tek lif içeren kas iğciklerinin kuşlardaki görece yoğunluğu, onların sürüngen atalarının mirası olarak yorumlanmıştır (23). Çünkü sürüngenlerin bir üyesi olan yılanlarda da tek bir lif içeren kas iğciği yapısı yaygındır (52). Yılanlarda ve kertenkelelerde rastlanan tek intrafuzal lifli kas iğciği yapısına kuşlarda yavaş anterior latissimus

dorsi (ALD) kasında rastlarken, hızlı posterior latissimus dorsi (PLD) kasında böyle bir yapı bulunamamıştır (46, 53, 54). Kas iğciği yoğunluğu iki kat daha fazla olan yavaş ALD kasında kas iğcikleri eşit bir şekilde dağılmışken, hızlı PLD'de ise belirli noktalarda yoğunlaşmışlardır (46).

Sürüngenlerde Propriyoseptörler

Kendine has bir yapısı olan sürüngen kas iğciği omurgalıların en erken tanımlanan kas reseptörlerindendir (55, 56). Yapısal olarak memeli kas iğciklerinden basit olan sürüngen kas iğciği, sadece tek bir intrafuzal liften oluşur. Bu intrafuzal lif bir duysal sinir lifi ve birkaç motor sinir lifi ile innerve edilir (52, 57-59). Sürüngenlerde kas iğciğinin morfolojik yapısını anlamak, daha kompleks kas iğciği yapıları hakkında kullanışlı ipuçları verse de, diğer canlı gruplarına kıyasla sürüngen kas iğciği üzerinde görece az çalışma yapılmıştır (60). Yılanlarda kas içinde bulunabilen işlevsel olarak ayrı iki kas iğciği tipi saptanmıştır (57). Tonik tip temel olarak gerilmenin genliğine duyarlıdır ve kas kasılmasının statik bileşenine ait enformasyonu taşır, fazik tip ise daha çok gerilme hızına duyarlıdır ve dinamik bileşene ait enformasyonu taşır (60). Amfibilerdeki intrafuzal motor innervasyonun anatomik düzenlenmesinin sürüngenlerde de korunması, bu iki canlı grubu arasındaki evrimsel akrabalık ilişkilerini düşündürmektedir (54).

Amfibilerde Propriyoseptörler

İlkel hayvanlarda hareketin düzenlenmesinde propriyoseptif duyu önem arz eder (14, 61). Kurbağalarda kas içiği birçok yönden detaylıca araştırılsa da, amfibilerde propriyoseptif organizasyon tam olarak anlaşılamamıştır (62). Submentalis kasındaki kas içiği benzeri yapılardan kaynaklanan duyuşal geri bildirimlerin, kurbağalarda çene-dil koordinasyonunda önemli olduğu öne sürülmüştür (63). Bu kasın beslenme sırasında genio-glossus tarafından sağlanan dil uzatma işlevine de katkı verdiği iddia edilmiştir (64, 65). Hatta submentalis kasının denervasyonunun kurbağalarda beslenme sırasındaki normal dil zamanlamasını etkilediği görülmüştür (66). Bu zamanlamanın ve çene-dil koordinasyonunun dil epitelinden kaynaklanan duyuşal uyarılarla sağlandığını gösteren çalışmalar da vardır (67, 68).

Kurbağalarda semitendinosus, iliofibularis ve sartorius kaslarındaki kas içiği yapısının incelendiği bir başka çalışmada; memelilerdeki alt tiplerle kıyaslanabilir özelliklere sahip ve iki çekirdek torbası, iki çekirdek zinciri olmak üzere dört tip intrafuzal kas lifi tanımlanmıştır (69). Bu intrafuzal kas lifleri, ektrafuzal liflere göre daha yavaş kısalıp daha zayıf bir kuvvet üretmektedir. Kas içiği işlevinin yerine getirilebilmesi için intrafuzal kas liflerinin kontraktilesinin beta motor nöron ile sürekli kontrol altında tutulması gerekmektedir. Kas kısalдықça kas içiği kaynaklı geri bildirim sinyalleri de azalır (70). Bu geri bildirimde rol alan, memelilerde primer ve sekonder olmak üzere iki tür olarak tanımlanan duyuşal sonlanmaların kurbağalarda sadece tek tip olduğu gösterilmiştir (71).

Balıklarda Propriyoseptörler

Balıklarda tetrapodlardaki ön ayağın homologu olan pektoral yüzgecin temel olarak hareket, yüzme ve manevrada rol almasına karşın yiyecek arama, savunma, av için sosyal iş birliği başlatma ve yavru bakımı gibi bambaşka görevleri de bulunur (72). Pektoral yüzgeçlerin balıklarda propriyoseptif sensörler olarak görev yaptığı öne sürülmüştür (73). Önceki birçok çalışma balıkların kas

içiğinden yoksun olduğunu işaret etse de daha güncel bir çalışmada Maeda ve ark. somon balığı çiğneme kaslarında kas içiği benzeri yapılar bulunduğunu göstermiştir (24, 27, 74). Ancak bu bulgu başka çalışmalarla doğrulanmamış ve bu kas içiği benzeri yapı fizyolojik olarak gösterilememiştir (75).

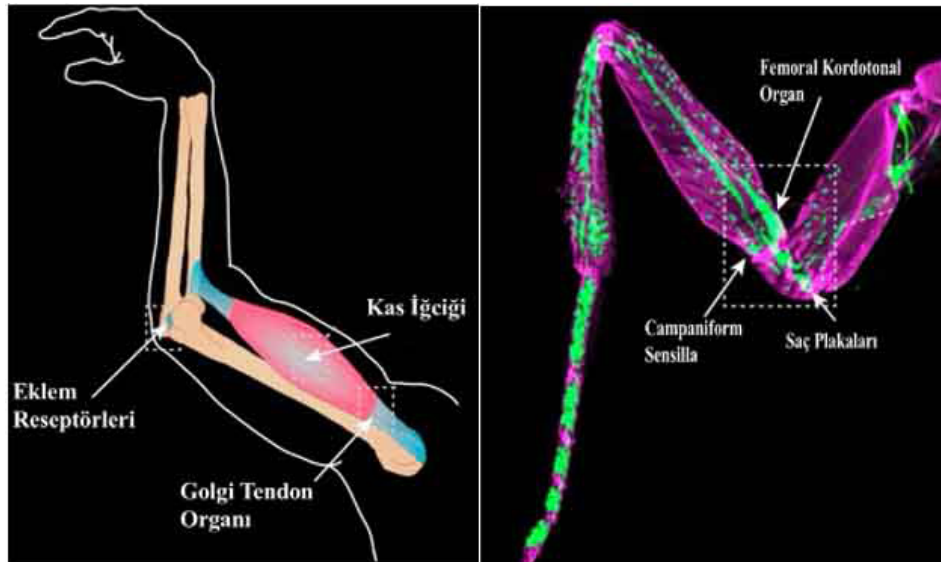
Balıklardaki kas içiği benzeri yapı, kertenkele ve yılan-daki kas içiklerine benzer; memeli, kuş ve amfibilerdeki kas içiklerinden ise farklıdır. Bu farklılık kas içiklerinin içerdiği intrafuzal liflerin tipi ve sayısından kaynaklanmaktadır (23, 25, 27, 55, 57). Kapsül yapısı ise iç ve dış kapsül olarak ayrılması bakımından tüm omurgalılarda benzer bir yapı gösterir (26).

Kas içiğinin yanı sıra balıklarda pektoral yüzgeç, pelvik yüzgeç, yanal çizgi organından gelen uyarılarla; vestibüler ve görsel uyarıların sensörimotor ağı entegre olarak motor kontrole yardımcı olduğu öne sürülmüştür (75).

Işın yüzgeçli balıklardaki pektoral ve pelvik yüzgeçlerin, omurgalılardaki ön ve arka ayakların homologu olduğu düşünüldüğünde bu yapıların propriyoseptif mekanizmalarının çalışılması, ekstremitelerdeki propriyoseptif sistemlerin evriminin anlaşılmasında önem taşır. Özellikle balıklardaki homolog propriyoseptif yapıların keşfi, propriyoseptif duyunun sudaki yaşamdan karasal yaşama geçişte uğradığı yapısal ve işlevsel değişimi kavramamıza yardımcı olabilir. Aynı zamanda balıklardaki nöromekanik sistemlerin, propriyoseptif girdiyi hareketin optimizasyonunda nasıl kullandığını bilmek; su altı cihazlarının geliştirilmesine katkıda bulunabilir (75).

B) BÖCEKLERDE PROPRIYOSEPTÖRLER

Memeli ve böceklerdeki farklı sinir sistemi yapılarının karşılaştırılıp, böceklerdeki propriyoseptif duyunun kas, tendon ve eklemlerde bulunan üç propriyoseptör üzerinden tartışılması, evrimsel olarak uzak akraba iki canlıda ortak davranışsal kısıtlılıklar sonucu gelişmiş olan ve farklı mekanizmalar içeren analog çözümleri daha iyi anlamamızı sağlayacaktır.



Şekil 4. Memeli ve böceklerdeki propriyoseptörlerin karşılaştırması Tuthill ve Azim (2018)'den değiştirilerek alınmıştır (3).

I) Kordotonal Organ ve Kas İğciği

Böcek propriyoseptörleri de memelilerdeki gibi uzuvların pozisyon ve hızını kodlamaya yarar (3). Örneğin böcek femurunda bulunup tibiaya sert bir tendonla bağlı olan ve yüzlerce nöron içeren kordotonal organın dendritleri, tibia hareket ettikçe oluşan mekanik gerilmeyi saptar. Farklı kordotonal nöronlar; tibia hareketinin pozisyon, hız ve ivme gibi farklı parametrelerine hassastır. Böylece böcekler harekete ait enformasyonu kas iğciğinin kastaki gerimi saptamasından farklı olarak, kordotonal organın eklem yer değiştirme miktarını tespiti üzerinden taşır. İlginç olarak, bazı böcekler kas iğciği benzeri reseptör olarak bilinen ve uzunluk/hız kodlaması yapabilen efferent innervasyonu da bulunan kas reseptör organı da içerirler. Ancak kordotonal organın daha yaygın olması, kas reseptör organının küçük böcek kasları için fazla büyük olmasına ve tek tek kaslardan gelen sinyalleri işlemek yerine birçok kasın ürettiği hareketin kordotonal organlarla işlenmesinin böceklerde motor kontrolü basitleştirmesine bağlanmıştır (3).

II) Kampaniform Sensilla ve Golgi Tendon Organı

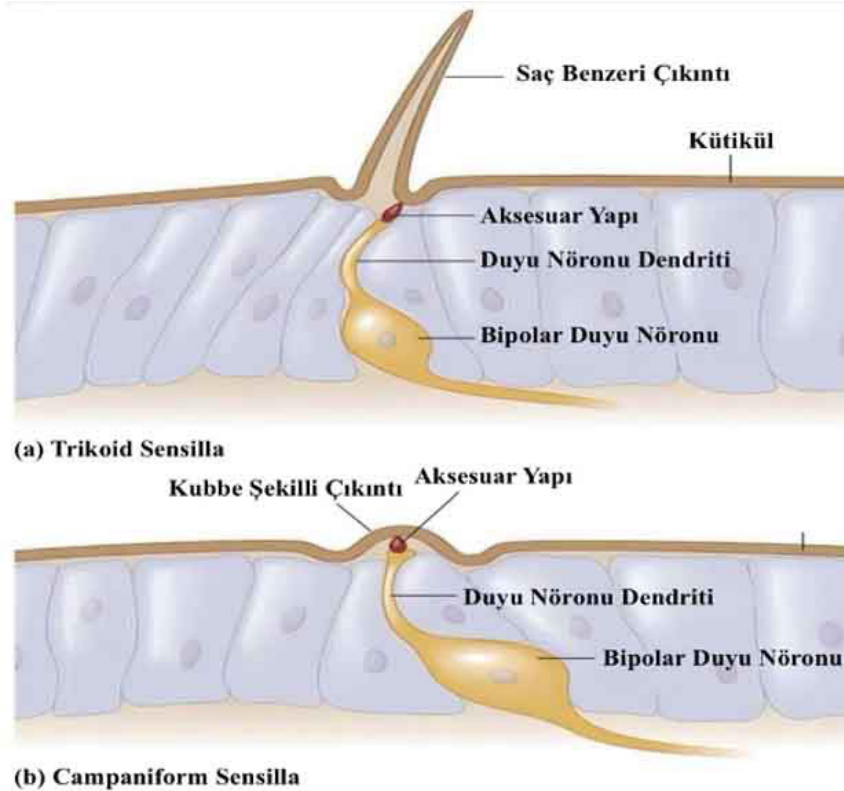
Memelilerde ekstremitedeki yük, kas ve tendon bileşkesinde bulunan Golgi tendon organı tarafından saptanır. Dinlenim durumunda sessiz olan ve kastaki gerilme kuvvetinin artması ile ateşleme frekansı artan grup Ib lifleri aracılığıyla kas kuvvetiyle ilgili enformasyon merkezi sinir sistemine iletilir. Böcekler ise ekstremitenin mekanik yükünü, kutikuladaki gerilime duyarlı küçük kubbe benzeri yapılar olan kampaniform sensilla ile saptar (Şekil 4). Kubbenin şekli bazı kampaniform sensillalara yön seçiciliğini sağlar. Golgi tendon organına benzer şekilde kampaniform sensilla dinlenim durumunda ses-

sizdir, ancak bir harekete direnç sağlandığında uyarılır. İki reseptör tipi için de yük, kas kasılmasına gösterilen direnç olarak kodlanır. Golgi tendon organı kas ve iç iskelet arasındaki yüksek gerimden faydalanırken, kampaniform sensilla dış iskelette oluşan gerilime hassastır. Yine tek tek kaslardan gelen sinyali kodlamak yerine, kutikuladaki gerilimle ilişkili enformasyonu taşımak, motor kontrolün basitleştirilmesinde böcek sinir sistemine yardımcı olmuş olabilir (3).

III) Setal Plakalar (kütikül uzantıları) ve Eklem Reseptörleri

Böcekler de memelilerde olduğu gibi eklem hareketi belli bir eşiğe ulaşıncaya uyarılan eklem mekanoreseptörlerine sahiptir. Memelilerde eklem gömülü olan Ruffini sonlanmaları ve Pacini korpüsküllerinden gelen uyarılar, eklem pozisyonunun aşırı uçlarında pik yapar ve eklem hareket açıklığının sınır duyargası olarak görev yaptıkları düşünülür.

Böceklerde kütikülde bulunan setal plakaların (hair plates), eklem belli bir pozisyona geldiğinde yön değiştirerek benzer bir amaca hizmet ettiği ve memelilerde olduğu gibi tipik olarak eklem hareket aralığının sınırlarında uyarılan bu reseptörlerin yürüme esnasında faz değişiminde rol aldığı öne sürülmüştür (3). Aynı zamanda böceklerde kütiküle yerleştirilmiş ve trikoid sensillayı yapan seta benzeri çıkıntıların, kampaniform sensillaya benzer şekilde böcekler için yön duyarlılığı kazandırdığı da öne sürülmüştür (Şekil 5) (76). Trikoid sensilla ve kordotonal organın vibrasyona duyarlı olmasının, havadaki titreşimleri tespit etmesi sayesinde bu böceklerde ses duyma ve kulak gelişimiyle ilişkili olduğu öne sürülmüştür (77).



Şekil 5. Böceklerde trikoid ve kampaniform sensilla yapısı Moyes ve Schulte (2016)'den değiştirilerek alınmıştır (77).

Propriyoseptif geri bildirimin en temel işlevlerinden biri vücudu korumak ve stabilize etmektir. Bunu yapmanın bir yolu da propriyoseptörlerden motor nöronlara direkt uyarı geçişidir. Memelilerde olan monosinaptik ve disinaptik geri besleme yolları, böceklerde bacak refleksi devresinde de bulunur. Bir çekirgenin tibiası fleksiyona getirildiğinde, femoral kordotonal organdaki fleksiyona hassas propriyoseptörler doğrudan ekstansör motor nöronu uyarıp, endirekt olarak fleksör motor nöronu inhibe eder ve postürün sürdürülmesini sağlar (3).

Böcekler ve omurgalıların en yakın ortak atası, yüz mily-onlarca yıl önce nesli tükenmiştir ve muhtemelen uzuv-suz, solucanımsı bir canlıdır. Modern omurgalılar ve böce-klerin propriyoseptif sisteminin özünde bulunan birçok moleküler yolağa temel teşkil eden ve piezo gen ürünleri-yle ilişkili olup mekanotransdüksiyonda görevli olan iyon kanalları gibi çekirdek yapıların, bu soyu tükenmiş ortak atanın da propriyoseptif sisteminin temelinde bulunması muhtemeldir (3). Milyonlarca yıllık evrimsel süreçte, bu ve diğer genler, hayvanlar âlemi boyunca görülen morfo-lojik ve işlevsel propriyoseptör çeşitliliğini oluşturan ge-netik değişikliklere uğramışlardır (3).

Böceklerde ve memelilerde propriyosepsiyon muhteme-len yarım milyar yıldır ayrı ayrı evrimleşiyor olmasına rağmen, ileri derecede işlevsel benzerlikler görülmesi şaşırtıcıdır. Örneğin pozisyon, hız ve yük için ayrı ayrı ileten propriyoseptif yapıların olması iki sınıfta da ortak-tır. Bu benzerlik temel etolojik kısıtlamalar sonucu gelişen konvergent evrimin bir ürünü olarak ortaya çıkar. Böyle-si yaygın ve benzer evrimsel süreçleri tanımlamak mobil robot ya da beyin-makine arayüzü gibi yapay sistemlerin tasarımında yol gösterici olabilir (3).

C) DİĞER OMURGASIZLARDA SİLLİ VE SİLSİZ MEKANORESEPTÖRLERİN PROPRIYOSEPSİYONDAKİ ROLLERİ

İşitme, propriyosepsiyon ve yer çekimi duyusunun temelinde yatan mekanoreseptörler; sürtünme, sıkıştırma veya gerilme gibi mekanik güçleri saptayan duysal hücrelerdir. Hayvanlarda; böceklerdeki kordotonal organ, omurgalılarda iç kulaktaki tüy hücreleri ve derideki Merkel hücreleri gibi geniş morfolojik çeşitlilikte mekanoreseptörler evrimleşmiştir (78). Mekanoreseptörlerin bir veya daha fazla sil içermesi yaygın bir özelliktir. İç kulaktaki tüy hücreleri ve balıklardaki yanal çizgi organı buna örnek olarak verilebilir (79).

Sucul yaşamda omurgasızlar beslenme için akıntılar üretmek, vücudu itme ve suyun hareketi ile basıncını saptamada motor ve duysal sillere gereksinim duymaktadır. Bunlara ek olarak sucul organizmalarda bu mekanik sinyaller oryantasyon ve yön bulmada önemli bir rol alır. Hatta taraklılarda (Ctenophora) aboral (ağızdan uzaktaki) duyu organının vücut postürünün düzenlenmesinde rol alması ve sucul omurgasızlarda denge duyu reseptörü olarak

tanımlanan statosistlerin bulunması bu yapıların ilkel suc-ul canlıların propriyoseptif sisteminin temelinde yattığını düşündürür (78, 80).

Propriyoseptif sistem çoğunlukla memelilerde ve eklem bacaklılarda çalışılmış olsa da, diğer canlılarda da vücut postürünün sağlanması ve hareketin kontrolünde önemli rol oynar. Memeli propriyoseptörleri silsiz duyu hücreleri, böceklerde kordotonal organ gibi bazı propriyoseptörler silli hücreler içerirler (78). Silli propriyoseptörlerin omurgalılar ve eklem bacaklılar dışında çoğunluğu mercan, hidra, deniz şakayığı ve deniz anası gibi canlıların da bulunduğu bir grup olan kinitlilerde (Cnidaria) olmak üzere bilinen birkaç örneği vardır. Bunlara örnek olarak *Ceriantheopsis americanus*, hidralar, kutu denizaneleri (*Carybdea marsupialis*) ve sucul nematodlar verilebilir (81-86). Bu silli duysal hücrelerin kasları innerve eden liflerle olan afferent ve efferent bağlantılarının, bu canlılarda basit bir propriyoseptif sistemin temelini oluşturduğu düşünülmektedir (78).

Diğer bir özelleşmiş silli propriyoseptör sistemi mürekkep balığında gözlenmiştir. Bu canlılar başlarını vücuttan bağımsız olarak hareket ettirebilmektedir. Bu baş hareket kontrolünün başarılı şekilde yerine getirilebilmesi için mürekkep balığının boyun bölgesinde statosistteki reseptörlere benzer morfolojide silli propriyoseptörlere sahiptirler (87). Bu propriyoseptörler boyun bölgesine birbirlerinden farklı açılarda yerleşmiştir ve başın hareket açısına bağlı olarak sadece belli propriyoseptörler uyarılarak oluşan sinyali taşır (78).

Başlıca denizyıldızı, halkalı solucan ve yumuşakçalar-da olmak üzere çoğunluğu omurgalılardaki kas içiği reseptörüne benzer şekilde silsiz morfolojiye sahip olan birçok propriyoseptör tanımlanmıştır (78, 88-92).

Bu durum hayvanlar âlemi boyunca silli propriyoseptörler gibi silsiz propriyoseptörlerin de yaygın olarak bulunduğunu düşündürür.

SONUÇ

Propriyosepsiyon, vücut pozisyonu ve hareket duyusu olarak tanımlanan bu duyu sistemi, çeşitli mekanoreseptörlerden gelen enformasyon sayesinde sağlanır. Evrimsel olarak propriyoseptörler, canlılarda kompleks hareketlerin yapılmasını mümkün kılan önemli bir gelişim göstermiştir.

Memelilerde en önemli mekanoreseptörler kas içcikleri ve Golgi tendon organlarıdır. Kas içcikleri kasın uzunluğunu ve değişim hızını kodlarken, Golgi tendon organları kasın ürettiği kuvveti saptarlar. Bu mekanoreseptörlerden gelen sinyaller, vücut pozisyonunu ve hareketlerin koordinasyonunu sağlamak için santral sinir sistemine iletilirler. Kuşlarda da kas içiği yapısı bulunmasına rağmen bu kas içciklerinin tek intrafuzal lif içeriyor olması onlara sürün-gen atalarından kalan bir özellik olarak yorumlanmıştır.

Çünkü yılan ve kertenkelelerde de tek intrafuzal lif içeren kas iğciği yapısı gözlenmektedir. Sürünge kas iğciği omurgalılarda en erken tanımlanan kas reseptörlerindendir. Yapısal olarak memeli kas iğciklerinden basit olsa da, sürünge kas iğciğinin kendine has bir yapısı vardır. Amfibilerdeki intrafuzal motor innervasyonun anatomik düzenlenmesinin sürüngelelerde de korunması bu iki canlı grubu arasındaki evrimsel akrabalık ilişkilerine işaret eder. Balıklardaki kas iğciği benzeri yapının ise kertenkele ve yilandaki kas iğciği yapısına benzerliği, omurgalılarda propriyoseptif reseptörlerin ilk ortaya çıkışının sudaki yaşama dayandırılabilceğini düşündürür. Böceklerde ise propriyoseptif sistemlerin omurgalılardan ayrı evrimleştiği ancak temel işlevlerde belirgin benzerlikler gösterdiği görülmektedir. Bu benzerlikler, evrimsel kısıtlamaların veya benzer seçim baskılarının neden olduğu konvergent evrimin bir sonucu olarak ortaya çıkan; pozisyon, hız ve yük sinyallerini ayrı ayrı ileten farklı propriyoseptörlerinin özelleşmesidir.

Hareket sırasında kas iğciği duyarlılığının sürekli bir şekilde sağlanması intrafuzal liflerin motor innervasyonu ile sağlanır. Sürüngele ve amfibiler gibi daha ilkel bazı omurgalılarda kas iğciği duyarlılığı beta motor nöronlarla düzenlenirken, hareket sisteminin daha kompleks olduğu memelilerde ise beta motor nöronların dışında gama motor nöronlar da bulunur. İntrafuzal liflerin innervasyonu için özelleşmiş olan gama motor nöronlar, evrimsel süreçte en gelişmiş halini memelilerde alır ve hareketin koordinasyonunda kritik bir rol oynar. Memelilerde kas iğciği duyarlılığını, kuvvet üreten ektrafuzal kas liflerinden bağımsız olarak düzenleyen bir gama fuzimotor sistemin ortaya çıkması; kas tonusunun kontrolünde ve kompleks hareketlerin düzenlenmesinde evrimsel bir avantaj sağlamış olabilir.

Sonuç olarak, propriyoseptörler evrimsel süreç içinde gelişmiş ve çeşitlenmiş olup, karmaşık hareketlerin düzenlenmesinde ve vücut pozisyonunun korunmasında hayati önem taşımaktadır. Gelecekte yapılacak çalışmalarla propriyoseptörlerin daha detaylı analizi, hayvan davranışlarının anlaşılmasına ve potansiyel klinik uygulamalara yönelik yeni bulguların elde edilmesine katkıda bulunabilir. Aynı zamanda çeşitli kısıtlılıklar sonucu bu propriyoseptörlerde meydana gelen yakınsak ve paralel evrim süreçlerinin incelenmesi, evrimsel fizyoloji alanındaki diğer gelişmelerle birlikte insan ve hayvan davranışlarını daha iyi anlamamızı sağlayabilir.

Yazar Katkıları

Fikir – E.Y., E.N., O.B.Ü., Tasarım – E.Y., E.N.; Denetleme – E.N.; Kaynaklar – E.Y.; Malzemeler – E.Y.; Veri Toplanması ve/veya İşlemesi – E.Y., O.B.Ü.; Analiz ve/veya Yorum – E.N., E.Y.; Literatür Taraması – E.Y., O.B.Ü.; Yazıyı Yazan – E.Y., E.N., O.B.Ü.; Eleştirel İnceleme – E.N., O.B.Ü.;

Çıkar Çatışması

Yazarların beyan edecek çıkar çatışması yoktur.

Finansal Destek

Yazarlar bu çalışma için finansal destek almadıklarını beyan etmişlerdir.

1. Banks RW. Muscle Spindles and Tendon Organs. In: Caplan MJ, ed. Reference Module in Biomedical Sciences. Rev ed. Amsterdam: Elsevier 2018;1-10.
2. de Nooij JC, Zampieri N. The making of a proprioceptor: a tale of two identities. Trends Neurosci 2023; 46(12):1083-94.
3. Tuthill JC, Azim E. Proprioception. Curr Biol 2018; 28(5):R194-R203.
4. Sherrington CS. On The Proprio-Ceptive System, Especially In Its Reflex Aspect. Brain 1907; 29(4):467-82.
5. Levine DN. Sherrington's "The Integrative action of the nervous system": a centennial appraisal. J Neurol Sci 2007; 253(1-2):1-6.
6. Proske U, Gandevia SC. The proprioceptive senses: their roles in signaling body shape, body position and movement, and muscle force. Physiol Rev 2012; 92(4):1651-97.
7. Inglis JT, Kennedy PM, Wells C, Chua R. The role of cutaneous receptors in the foot. Adv Exp Med Biol 2002; 508:111-7.
8. Boron WF, Boulpaep EL. Medical physiology, 3rd ed. Philadelphia, Elsevier, 2017.
9. Barrett KE, Barman SM, Boitano S, Brooks HL. Ganong's Review of Medical Physiology, 25th ed. New York, McGraw Hill Professional, 2015.
10. Ergen E, Ulkar B, Eraslan A. Proprioception and Coordination. Turkish Journal of Sports Medicine 2007; 42:57-83.
11. Liutsko LN. Proprioception as a basis for individual differences. Psychology in Russia: State of Art 2013; 6(3):107.
12. Dıraçoğlu D, Aydın R, Başkent A. Sağlıklı Kişilerde ve Diz Osteoartritli Hastalarda Proprioepsiyon Duyusunun Karşılaştırılması. Türkiye Fiziksel Tıp ve Rehabilitasyon Dergisi 2005; 51(3):90-93.
13. Unver OB, Nalçacı E, Arı F, Kar İ. A Test Developed to Evaluate Movement-Position Modality of Proprioception: Kinesthetic Target Position Estimation Test. Acta Physiologica 2023; 240(S730):96.
14. Kargo WJ, Giszter SF. Afferent roles in hindlimb wipe-reflex trajectories: free-limb kinematics and motor patterns. J Neurophysiol 2000; 83(3):1480-501.
15. Akay T, Tourtellotte WG, Arber S, Jessell TM. Degradation of mouse locomotor pattern in the absence of proprioceptive sensory feedback. Proc Natl Acad Sci U S A 2014; 111(47):16877-82.
16. Takeoka A, Arber S. Functional Local Proprioceptive Feedback Circuits Initiate and Maintain Locomotor Recovery after Spinal Cord Injury. Cell Rep 2019; 27(1):71-85.
17. English AW. Interlimb coordination during stepping in the cat: effects of dorsal column section. J Neurophysiol 1980; 44(2):270-9.
18. English AW. Interlimb coordination during stepping in the cat: the role of the dorsal spinocerebellar tract. Exp Neurol 1985; 87(1):96-108.
19. Gordon JC, Holt NC, Biewener A, Daley MA. Tuning of feedforward control enables stable muscle force-length dynamics after loss of autogenic proprioceptive feedback. Elife 2020; 9:e53908.
20. Lajoie Y, Teasdale N, Cole JD, Burnett M, Bard C, Fleury M, Forget R, Paillard J, Lamarre Y. Gait of a deafferented subject without large myelinated sensory fibers below the neck. Neurology 1996; 47(1):109-15.
21. Santuz A, Akay T. Muscle spindles and their role in maintaining robust locomotion. J Physiol 2023; 601(2):275-85.
22. Hale ME. Evolution of touch and proprioception of the limbs: Insights from fish and humans. Curr Opin Neurobiol 2021; 71:37-43.
23. Maier A. The avian muscle spindle. Anatomy and Embryology 1992; 186(1):1-25.
24. Maeda N, Miyoshi S, Toh H. First observation of a muscle spindle in fish. Nature 1983; 302(5903):61-2.
25. Banks RW, Harker DW, Stacey MJ. A study of mammalian intrafusal muscle fibres using a combined histochemical and ultrastructural technique. J Anat 1977; 123(Pt 3):783-96.
26. Ovalle WK. Fine structure of the avian muscle spindle capsule. Cell Tissue Res 1976; 166(3):285-98.
27. Adem SS, Elp M. Muscle Spindle and Comparison of Fish Muscle Spindle with Other Vertebrates. Alnteri Zirai Bilimler Dergisi 2017; 32(2):113-7.

28. Fitz-Ritson D. The anatomy and physiology of the muscle spindle, and its role in posture and movement: a review. *J Can Chiropr Assoc* 1982; 26(4):144-50.
29. Hulliger M. The mammalian muscle spindle and its central control. *Rev Physiol Biochem Pharmacol* 1984; 101:1-110.
30. Adal Mn, Barker D. Intramuscular branching of fusimotor fibres. *J Physiol* 1965; 177(2):288-99.
31. Shneider NA, Brown MN, Smith CA, Pickel J, Alvarez FJ. Gamma motor neurons express distinct genetic markers at birth and require muscle spindle-derived GDNF for postnatal survival. *Neural Dev* 2009; 4:42.
32. Stifani N. Motor neurons and the generation of spinal motor neuron diversity. *Front Cell Neurosci* 2014; 8:293.
33. Banks RW, Hulliger M, Saed HH, Stacey MJ. A comparative analysis of the encapsulated end-organs of mammalian skeletal muscles and of their sensory nerve endings. *J Anat* 2009; 214(6):859-87.
34. Jami L. Golgi tendon organs in mammalian skeletal muscle: functional properties and central actions. *Physiol Rev* 1992; 72(3):623-66.
35. Scott JJA. The Golgi Tendon Organ. In: Dyck PJ, Thomas PK, eds. *Peripheral neuropathy*. 4th ed. Saunders, Philadelphia: Elsevier eBooks 2005:151-61.
36. Butler AA, Héroux ME, Gandevia SC. Body ownership and a new proprioceptive role for muscle spindles. *Acta Physiol (Oxf)* 2017; 220(1):19-27.
37. Zelená J. The Morphogenetic Influence of Innervation on the Ontogenetic Development of Muscle-spindles. *Development* 1957; 5(3):283-92.
38. Gartych M, Jackowiak H, Bukowska D, Celi-chowski J. Evaluating Sexual Dimorphism of the Muscle Spindles and Intrafusar Muscle Fibers in the Medial Gastrocnemius of Male and Female Rats. *Front Neuroanat* 2021; 15:734555.
39. Biewener AA, Patek SN (eds): *Animal locomotion*, 2nd ed. Oxford, Oxford University Press, 2018.
40. Macefield VG, Knellwolf TP. Functional properties of human muscle spindles. *J Neurophysiol* 2018; 120(2):452-67.
41. Banks R, Stacey M. Quantitative Studies on Mammalian Muscle Spindles and their Sensory Innervation. In: Hnik P, Soukup T, Vejsada R, Zelena J, eds. *Mechanoreceptors*. Boston, Springer 1988:263-9.
42. McGlamery ME. Mammalian Muscle Receptors and Their Central Actions. *Physical Therapy* 1973; 53(8):927-8.
43. Barker D. The Morphology of Muscle Receptors. *Handbook of sensory physiology* 1974; 1-190.
44. Adal MN, Chew Cheng SB. The number, distribution and density of muscle spindles in two wing muscles of the domestic duck. *J Anat* 1980; 131(Pt 3):541-8.
45. Maier A. Development and regeneration of muscle spindles in mammals and birds. *Int J Dev Biol* 1997; 41(1):1-17.
46. Ovalle WK, Dow PR, Nahirney PC. Structure, distribution and innervation of muscle spindles in avian fast and slow skeletal muscle. *J Anat* 1999; 194(Pt 3):381-94.
47. Cooper S, Daniel Pm. Muscle spindles in human extrinsic eye muscles. *Brain* 1949; 72:1-24.
48. Maier A, Eldred E. Comparisons in the structure of avian muscle spindles. *J Comp Neurol* 1971; 143(1):25-40.
49. Uehara Y. Occurrence of an "extrafusar muscle fiber" in the spindle capsule of normal adult zebra-finches: an electron microscopical study. *J Electron Microsc* 1978; 27(4):293-9.
50. Adal MN, Chew Cheng SB. Intrafusar muscle fibers of duck muscle spindles. *J Morphol* 1987; 191(3):225-32.
51. Eldred E, Maier A, Bridgman CF. Differences in intrafusar fiber content of spindles in several muscles of the cat. *Exp Neurol* 1974; 45(1):8-18.
52. Fukami Y, Hunt CC. Structure of snake muscle spindles. *J Neurophysiol* 1970; 33(1):9-27.
53. Pallot DJ, Ridge RM. Ultrastructure of snake muscle spindles. *J Physiol* 1971;218 Suppl:17P-18P.
54. Proske U. The muscle spindles in slow and twitch skeletal muscle of the lizard. *J Physiol* 1973; 230(2):429-48.

55. Proske U. The innervation of muscle spindles in the lizard *Tiliqua nigrolutea*. *J Anat* 1969; 105(Pt 2):217-30.
56. Kuhne W. Die Muskelspindeln. Ein Beitrag zur Lehre von der Entwicklung der Muskein und Nervenfasern. *Virchow's Arch. path. Anat. Physiol* 1863; 28:528-537.
57. Pallot DJ, Ridge RM. The fine structure of the long-capsule muscle spindles in the snake *Natrix* sp. *J Anat* 1972; 113(Pt 1):61-74.
58. Hines M. Studies in the innervation of skeletal muscle. IV. Of certain muscles of the boa constrictor. *The Journal of Comparative Neurology* 1932; 56(1):105-33.
59. Kulchitsky N. Nerve Endings in Muscles. *J Anat* 1924; 58(Pt 2):152-69.
60. Fukami Y. Tonic and phasic muscle spindles in snake. *J Neurophysiol* 1970; 33(1):28-35.
61. Kargo WJ, Giszter SF. Rapid correction of aimed movements by summation of force-field primitives. *J Neurosci* 2000; 20(1):409-26.
62. Murthy KS, Taylor A. Muscle spindle behavior during active muscle contraction in *Amphibia*. *Exp Neurol* 1978; 60(2):175-88.
63. Mandal R, Anderson CW. Identification of muscle spindles in the submentalis muscle of the marine toad, *Bufo marinus* and its potential proprioceptive capacity in jaw-tongue coordination. *Anat Rec (Hoboken)* 2010; 293(9):1568-73.
64. Gans C, Gorniak GC. Functional morphology of lingual protrusion in marine toads (*Bufo marinus*). *American Journal of Anatomy* 1982; 163(3):195-222.
65. Gans C, Gorniak GC. How does the toad flip its tongue? Test of two hypotheses. *Science* 1982; 216(4552):1335-7.
66. Wolff JB, Lee MJ, Anderson CW. Contribution of the submentalis muscle to feeding mechanics in the leopard frog, *Rana pipiens*. *J Exp Zool A Comp Exp Biol* 2004; 301(8):666-73.
67. Harwood DV, Anderson CW. Evidence for the anatomical origins of hypoglossal afferents in the tongue of the leopard frog, *Rana pipiens*. *Brain Res* 2000; 862(1-2):288-91.
68. Anderson CW, Nishikawa KC. A prey-type dependent hypoglossal feedback system in the frog *Rana pipiens*. *Brain Behav Evol* 1993; 42(3):189-96.
69. Diwan FH, Ito F. Intrafusal muscle fibre types in frog spindles. *J Anat* 1989; 163:191-200.
70. Edman KA, Radzyukevich T, Kronborg B. Contractile properties of isolated muscle spindles of the frog. *J Physiol* 2002; 541(Pt 3):905-16.
71. Uehara Y, Hama K. Some Observations on the Fine Structure of the Frog Muscle Spindle*(I) On the Sensory Terminals and Motor Endings of the Muscle Spindle. *Journal of Electron Microscopy* 1965; 14(1):34-42
72. Hale ME. Evolution of touch and proprioception of the limbs: Insights from fish and humans. *Curr Opin Neurobiol* 2021; 71:37-43.
73. Williams R 4th, Neubarth N, Hale ME. The function of fin rays as proprioceptive sensors in fish. *Nat Commun* 2013; 4:1729.
74. Fessard A, Sand A. Stretch Receptors in the Muscles of Fishes. *Journal of Experimental Biology* 1937; 14(4):383-404.
75. Williams R 4th, Hale ME. Fin ray sensation participates in the generation of normal fin movement in the hovering behavior of the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *J Exp Biol* 2015; 218(Pt 21):3435-47.
76. Burrows M. Controlling local movements of the legs. In: *The neurobiology of an insect brain*. 1st ed. Oxford, England: Oxford University Press, 1996:254-325.
77. Moyes CD, Schulte PM (eds): *Principles of Animal Physiology*, 3rd ed. Toronto, Pearson, 2016.
78. Bezares-Calderón LA, Berger J, Jékely G. Diversity of cilia-based mechanosensory systems and their functions in marine animal behaviour. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2020; 375(1792):20190376.
79. Jande SS. Fine structure of lateral-line organs of frog tadpoles. *J Ultrastruct Res* 1966; 15(5):496-509.
80. Tamm SL. Cilia and the life of ctenophores. *Invertebrate Biology* 2014; 133(1):1-46.

81. Peteya DJ. A possible proprioceptor in *Cerianthopsis americanus* (Cnidaria, Ceriantharia). *Z Zellforsch Mikrosk Anat* 1973; 144(1):1-10.
82. Golz R, Thurm U. Cytoskeletal modifications of the sensorimotor interneurons of *Hydra vulgaris* (Cnidaria, Hydrozoa), indicating a sensory function similar to chordotonal receptors of insects. *Zoomorphology* 1991; 111(2):113-8.
83. Westfall JA. Ultrastructural evidence for a granule-containing sensory-motor-interneuron in *Hydra littoralis*. *J Ultrastruct Res* 1973; 42(3):268-82.
84. Kinnamon JC, Westfall JA. Types of neurons and synaptic connections at hypostome-tentacle junctions in *Hydra*. *J Morphol* 1982; 173(1):119-28.
85. Simmons SL, Satterlie RA. Tentacle Musculature in the Cubozoan Jellyfish *Carybdea marsupialis*. *Biol Bull* 2018; 235(2):91-101.
86. Hope WD, Gardiner SL. Fine structure of a proprioceptor in the body wall of the marine nematode *Deontostoma californicum* Steiner and Albin, 1933 (Enoplida: Leptosomatidae). *Cell Tissue Res* 1982; 225(1):1-10.
87. Preuss T, Budelmann BU. Proprioceptive hair cells on the neck of the squid *Lolliguncula brevis*: a sense organ in cephalopods for the control of head-to-body position. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 1995; 349(1328):153-78.
88. Moore A, Cobb JLS. Neurophysiological studies on the detection of mechanical stimuli by *Ophiura ophiura* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 1986; 104(1-3):125-41.
89. Horridge GA. Proprioceptors, bristle receptors, efferent sensory impulses, neurofibrils and number of axons in the parapodial nerve of the polychaete *Harmothoe*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 1963; 157(967):199-222.
90. Evans CG, Cropper EC. Proprioceptive input to feeding motor programs in *Aplysia*. *J Neurosci* 1998; 18(19):8016-31.
91. Mill PJ (eds): *Structure and Function of Proprioceptors in the Invertebrates*, 1st ed. London, Chapman & Hall, 1976.
92. Kennedy WR, Webster HF, Yoon KS. Human muscle spindles: fine structure of the primary sensory ending. *J Neurocytol* 1975; 4(6):675-95.