

BEYİN KORTEKSİ PİRAMİDAL NÖRONLARININ AKSONAL İLETİ HIZLARINA GÖRE SINIFLANDIRILMASI VE AKSİYON POTANSİYELİ ÖZELLİKLERİ (x)

Üner Tan

Atatürk Üniversitesi, Tıp Fakültesi, Fizyoloji Kürsüsü- Erzurum

ÖZET:

Pentobarbital ile anesteziye edilmiş kedilerde 470 piramidal hücrede ekstrasellüler olarak kaydedilmiş olan antidromik aksiyon potansiyellerinin özellikleri araştırıldı. Piramidal nöronlar piramidlerden antidromik olarak uyarıldı. Piramidal traktus hücrelerinin aksiyon potansiyeli amplitüdü ile bunların antidromik latensleri arasında ters orantılı ilişki bulundu. Antidromik aksiyon potansiyelinin süresi antidromik latensin linear bir fonksiyonu idi. Piramidal nöron aksiyon potansiyelinin amplitüdü ile süresi arasında negatif korelasyon tesbit edildi.

Antidromik uyarılma latenslerine göre üç grup piramidal nöron bulundu; grup I (büyük, iletisi hızı yüksek), grup II (orta büyük, orta iletisi hızı), grup III (küçük, yavaş iletisi hızı). Bu gruplarda bulunan nöronların aksonal iletisi hızları şöyle idi: grup I: 25,26-106,7 m/sn, grup II: 11,16-22,97 m/sn; grup III: 6,05-11,14 m/sn. Mikroelektrodun beyin korteksine batırılmasından önce piramidal traktusun uyarılması esnasında iki dalga beyin yüzeyinden kaydedildi. Mikroelektrot beyine 150-200 mikron batırıldığında ise üç dalga kaydedildi. Bu dalgaların latenslerinin üç grup piramidal nöron ile aynı olduğu izlendi. Bu sonuçlar, kortikal, spinal ve müsküler motor birimler arasında fonksiyonel ve hücre büyüklüğü yönünden ilişkiler olduğunu göstermektedir.

GİRİŞ VE AMAÇ:

Beyin korteksinde bulunan piramidal traktus nöronlarının hassas motor kontrol ile ilgili oldukları genel olarak kabul edilmektedir. Motor kontrolün "output" elemanlarını oluşturan iskelet kasları, morfolojik, histokimyasal ve fonksiyonel yönden farklı çeşitli motor birimlerden yapılmışlardır. Elektrofizyolojik araştırmalar, medyal gastroknemius kasını oluşturan motor birimlerin üçe ayıla-

(x) Bu çalışma Türkiye Bilimsel ve Teknik Araştırma Kurumu tarafından desteklenmiştir (Proje No. TAG-349).

bileceğini gösterdi: FF (hızlı kasılan, çabuk yorulan), FR (hızlı kasılan, yorulmayan) ve S (yavaş kasılan, hiç yorulmayan). Bu sınıflandırma Burke ve ark. (1) tarafından yapıldı ve genel olarak kabul edildi. Medyal gastroknemius kası kalın, orta ve ince kas liflerinden yapılmıştır. Bu lifler, sırası ile, adenozin trifosfataz boyası ile soluk, orta ve koyu olarak boyanırlar (2). Tan (3) ve Tan, Yörük, Rıdvanagaoglu (4), bu sınıflandırmaya uygun olarak, bu motor birimleri innerve eden motonöronlarında büyük, orta ve küçük olmak üzere üçe ayrılabilceğini gösterdiler.

Yukarda açıklanan bulgular, spinal ve msküler motor birimler arasında fonksiyonel ve morfolojik yönlerden ilişkiler olabileceğini düşündürmektedir. Motor birimlerin kontraktıl ve histokimyasal özellikleri arasında ilişkiler bulunduđu ve motor birimlerin kontraktıl ve histokimyasal özelliklerinin motor nöronlar tarafından belirlenebileceğine ilişkin bulgular mevcuttur. Örneğin, Bessou ve ark. (5) kedide lumbrikal kasların çabuk ileten aksonlarının hızlı kasılan motor birimleri innerve ettiğini gösterdiler. Bagust ve ark. (6) da flexor digitorum longus kasında motor birim kontraksiyon hızı ile aksonal ileti hızı arasında ters ilişkili bir bağıntı olduğunu buldular. Bu araştırmalar, motor birimlerin fonksiyonel ve morfolojik özelliklerinin motor nöronlar tarafından belirlendiğini gösteriyorlar. Buller ve ark. (7) motonöronların motor birimlerin kontraktıl özelliklerinin belirlenmesinde önemli rol oynadıklarını tesbit ettiler. Bu çalışmaların dışında hücre büyüklüğünün motonöronal output paternini etkilediğine ilişkin önemli çalışmalarda vardır (2,8,3,4).

Spinal ve msküler motor birimlerin morfolojik ve fonksiyonel ilişkilerinin ışığı altında, piramidal traktus nöronlarının da motonöronlar gibi fonksiyonel ve morfolojik özelliklere sahip oldukları düşünülebilir. Bu hipoteze uygun olarak, motonöronlarda olduğu gibi, piramidal nöronların küçük, orta ve büyük olarak üç guruba ayrılabilceğı ve bunların fonksiyonel özelliklerindeki farklı olacağı önceden kestirilebilir. Şimdiye kadar yapılan elektrofizyolojik araştırmalarda büyük ve küçük olmak üzere iki gurup piramidal nöron ayırdedildi. Ancak morfolojik araştırmalarda küçük, orta ve büyük olarak üç gurup piramidal nöron bulundu. Elektrofizyolojik araştırmalar ile morfolojik çalışmalar arasındaki bu fark nedeni ile, piramidal traktus nöronlarını aksonal ileti hızlarına göre dağılımını yeniden araştırmayı uygun bulduk. Aksonal ileti hızı hücre büyüklüğü için bir indeks olarak kabul edildi. Bu yöntem ile, çalışmanın girişinde belirtilen hipoteze göre, kortikal, spinal ve msküler sistemler arasındaki ilişkiler irdelendi.

MATERYAL VE METOD:

Deneyler, pentobarbital ile anesteziye edilmiş olan 12 kedide yapıldı. Sol tarafta femoral ven ve arter kanüle edildiler. Arteriyel kanül bir cıvalı manometreye bağlanarak deney süresince sistemik kan basıncı izlendi. Venöz kanül ise gerekli

maddelerin enjeksiyonu için kullanıldı. Trakeotomiden sonra farinks açıldı ve bulbar piramidler oksipital kemikten açılan bir delik ile görölür hale getirildiler. Burada duramater açıldı ve piramidler 37°C ta sıvı parafin ile kaplandılar. Beyin pulzasyonlarını azaltmak için sisternal drenaj ve bilateral pnömotoraks uygulandı. Deney hayvanı gallamin triotiodid ile immobilize edildi ve solunum bir solunum pompası yardımı ile sürdürüldü. Uyarıcı elektrotlar sol taraftaki piramidin üzerine longitudinal olarak yerleştirildi. Bu elektrotlar yardımı ile piramidal nöronlar antidromik olarak uyarıldılar.

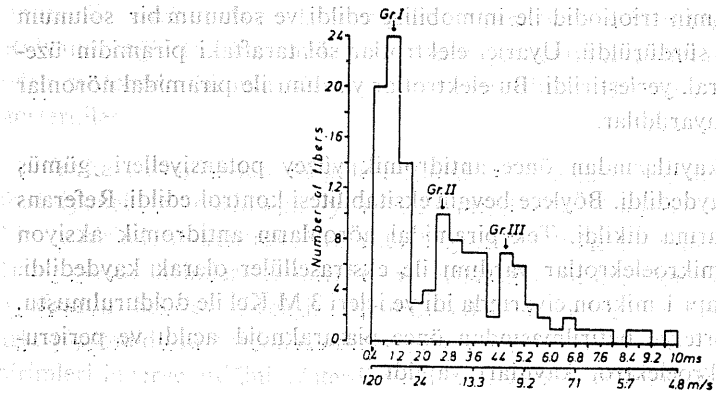
Mikroelektrot kayıtlarından önce, antidromik yüzey potansiyelleri gümüş top elektrotları ile kaydedildi. Böylece beynin eksitabilitesi kontrol edildi. Referans elektrot boyun kaslarına dikildi. Tek piramidal nöronların antidromik aksiyon potansiyelleri cam mikroelektrotlar yardımı ile ekstrasellüler olarak kaydedildi. Bu elektrotların uç çapı 1 mikron civarında idi ve içleri 3 M Kcl ile doldurulmuştu. Mikroelektrodun kortekse batırılmasından önce pia-araknoid açıldı ve pericruciate korteksten mikroelektrot kayıtları yapıldı.

Piramidal nöronların identifikasyonu için konvensiyonel kriterler kullanıldı. Bu hücreler antidromik piramidal stimülasyona sabit latens ile cevap veriyorlardı ve 70-100 Hz arasındaki uyarılma frekanslarında 1:1 deşarj yapıyorlardı. Piramidal nörona yaklaştıkça ekstrasellüler aksiyon potansiyeli amplitüdü büyüyordu. En yüksek amplitüdü potansiyeller analiz için kullanıldı. Osiloskop traseleri teypte kaydedildi ve deneyden sonra tekrar osiloskopa verilerek fotoğrafları çekildi ve amplitüd-latens analizleri yapıldı. Her deneyde uyarıcı elektrot ile kaydedici elektrot arasındaki uzaklık ölçüldü. Her hücrenin aksonal ileti hızı hesaplandı. Elde edilen verilerden latens histogramları yapıldı ve latens grupları arasındaki farklar student T-testi ile irdelendi.

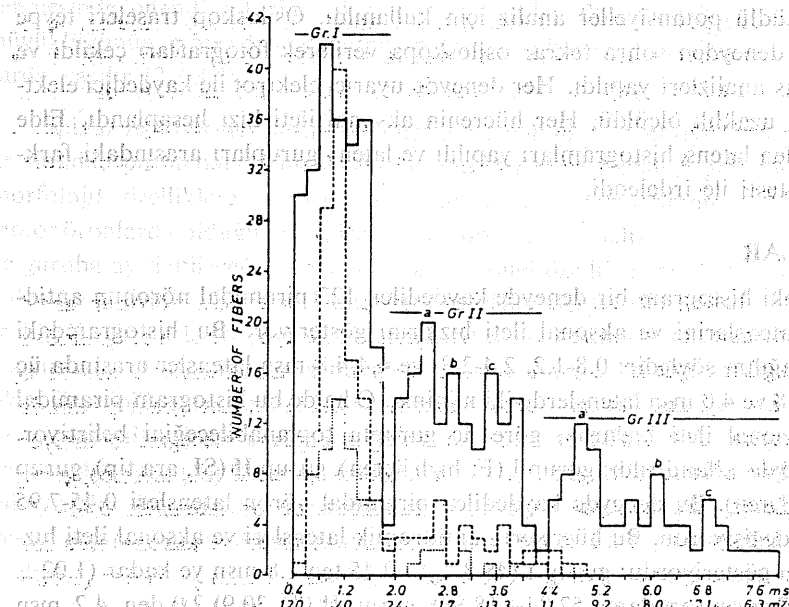
SONUÇLAR

Şekil 1 deki histogram bir deneyde kaydedilen 123 piramidal nöronun antidromik yanıt latenslerini ve aksonal ileti hızlarını gösteriyor. Bu histogramdaki multimodal dağılım şöyledir: 0.8-1.2, 2.4-2.8, ve 4.4-4.8 msn latensler arasında üç maksima ile 1,8 ve 4,0 msn latenslerde iki minima. O halde bu histogram piramidal nöronların aksonal ileti hızlarına göre üç grupta toplanabileceğini belirtiyor. Bu gruplar şöyle adlandırıldı; grup I (F, hızlı ileten), grup II (SI, ara tip), grup III (S, yavaş ileten). Bu deneyde kaydedilen piramidal nöron latensleri 0.45-7.95 msn arasında değişiyordu. Bu hücrelerin antidromik latensleri ve aksonal ileti hızları şu dağılımı gösteriyordu; grup I (48.8 %) - 0,45 ten 1.8 msn ye kadar (1.02 ± 0.3), 26.7-106,7 m/sn (ortalama 52.84 ± 18.88), grup II (% 30.9) 2,0 den 4.2 msn ye kadar (ortalama 3.07 ± 0.6 , 11,6-24,0 m/sn (ortalama 16.28 ± 3.34), grup III (% 20,3); 4,3 ten 7,95 msn (ortalama 5.5 ± 0.98), 6,0-11,2 m/sn (ortalama 9.12). Bu gruplar arasındaki ortalama latens değerleri birbirlerinden istatistiksel olarak anlamlı ölçüde farklı bulundu ($P < 0.001$).

Şekil 1 deki histogram sadece bir deneydeki değerlerden elde edilmişti. Şekil 2 de ise toplam 470 piramidal nöronun aksonal ileti hızlarını gösteren histogram çizildi. Böylece tüm popülasyona ilişkin sonuç çıkarmak mümkün oldu. Nok-



Şekil 1. Bir deneyde ipsilateral piramidin uyarılması esnasında motor korteksten kaydedilen aksiyon potansiyellerinin latens ve aksonal ileti hızını gösteren histogram, Oklar üç grubun tepe noktalarını göstermektedirler.



Şekil 2. İpsilateral piramidin uyarılması esnasında motor korteksten kaydedilen 470 piramidal nöron aksiyon potansiyelinin latens ve aksonal ileti hızı histogramı. Horizontal çizgiler üç ayrı grubu gösteriyor; a, b ve c sub grupları işaret ediyor. Noktalı ve çizgili histogramlar diğer araştırmacıların çalışmalarından alınan histogramlardır (açıklama metindedir).

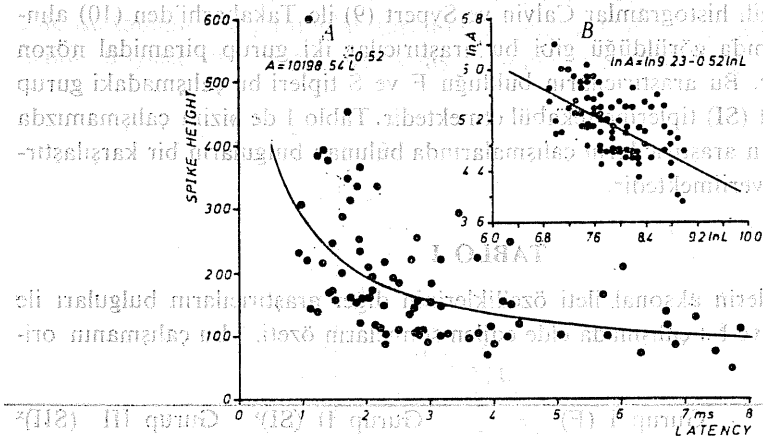
talı ve kesik çizgili histogramlar Calvin ve Sybert (9) ile Takahashi'den (10) alınmıştır. Histogramda görüldüğü gibi bu araştırmacılar iki grup piramidal nöron ayırd etmişlerdir. Bu araştırmacıların bulduğu F ve S tipleri bu çalışmadaki grup I (F) ve grup II (SI) tiplerine tekabül etmektedir. Tablo 1 de bizim çalışmamızda ve yukarda anılan araştırmacıların çalışmalarında bulunan bulguların bir karşılaştırması ve özeti verilmektedir.

TABLO I

Piramidal hücrelerin aksonal ileti özelliklerinin diğer araştırmacıların bulguları ile karşılaştırılması ve bu çalışmada elde edilen sonuçların özeti. * bu çalışmanın orijinal bulguları.

Klasifikasyon	Gurup I (F)*	Gurup II (SI)*	Gurup III (SII)*
	A: (10)	Yavaş "B" (10)	
	Hızlı (25)	Yavaş (25)	
	Erken deşarj (14)	Geç deşarj (14)	
Antidromik latens (msn)	0.45-1.9*	2.09-4.2*	4.24-7.95*
	0.5-2.3(10)	2.3-5.0 (10)	—
	0.78-2.0 (9)	2.0-4.7 (9)	—
	0.5-3.5 (17)	3.5-10.0 (17)	—
	2.3(13)	2.3(13)	—
Artidromik latens (tepe noktası, msn)	0.9*	2.5*	4.9*
	1.1 (10)	2.7 (10)	—
	1.1 (13)	2.9 (13)	—
	1.1 (9)	—	—
	1.5 (17)	4.5 (17)	—
Antidromik latens (msn)	1.06*	3.03*	5.76*
Aksonal ileti hızı (m/sn)	25.26-106.7*	11.16-22.97*	6.05-11.14*
	21 (10)	21 (10)	—
	21.4-76.0 (26)	7.6-18.2 (26)	—
Oran (%)	49.35*	31.48*	19.14*
	80 (10)	20 (10)	—
	81 (9)	19 (9)	—
	64 (27)	34 (27)	—

Şekil 3, piramidal hücrelerin antidromik aksiyon potansiyeli latensi ile ekstrasellüler kaydedilen amplitüdü arasındaki ilişkiyi gösteriyor. A da görüldüğü gibi, amplitüd latens arttıkça azalmaktadır. Aradaki bu bağıntı diagramın sağ üst köşesinde gösterildiği gibi üssel fonksiyon ile ifade edilebilir. Buna ilişkin ilişki sol üst köşede gösterilmiştir. Korelasyon koefisiyenti çok anlamlı bulunduğu ($P < 0.001$).



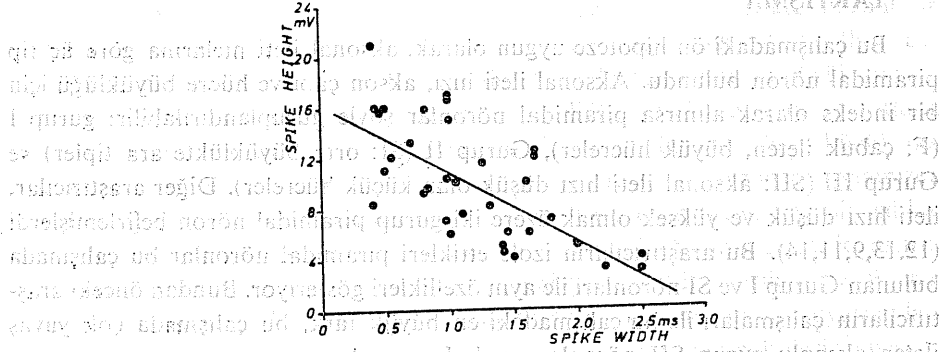
Şekil 3. A- piramidal nöronların ekstrasellüler aksiyon potansiyeli yüksekliği ile latensleri arasındaki ilişki, B- aynı diyagram, ancak üssel fonksiyonun lineer şekle transformasyonundan sonra.

Antidromik olarak oluşturulan piramidal nöron aksiyon potansiyellerinin amplitüdlerinin ortalama değerleri şöyle bulundu: grup I için $259,113 \pm 112,93$; grup II için $156,6 \pm 6,93$ ve grup III için $120,0 \pm 54,186$ ünit. Gruplar arasındaki fark istatistiksel olarak önemli derecede anlamlı bulundu ($P < 0,001$ grup I ve II için, $P < 0,05$ grup III ve I için).

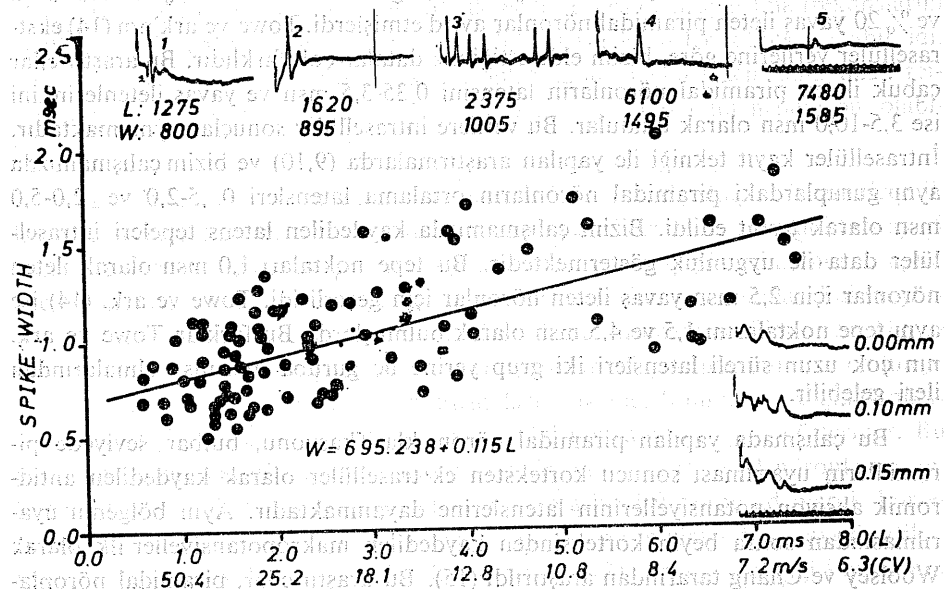
Şekil 4 te antidromik piramidal aksiyon potansiyeli amplitüdü ile aksiyon potansiyeli süresi arasındaki ilişkiyi gösteriyor. Görüldüğü gibi bu iki değişken arasında negatif bir korelasyon vardır.

Şekil 5, antidromik olarak aktive edilen piramidal nöronun latensi ile ekstrasellüler aksiyon potansiyeli amplitüdü arasındaki ilişkiyi gösteriyor. Regresyon analizi sonucu, aksiyon potansiyelinin latensi ile süresi arasında doğru orantılı bir bağıntı bulunduğunu ortaya çıkardı. Bu bağıntı piramidal nöron aksiyon potansiyelinin süresi ile aksonal ileti hızı arasında ters orantılı bir ilişki olduğunu göstermektedir. Bu bağıntının korelasyon koefisiyenti istatistiksel olarak önemli bulundu ($P < 0,001$). Piramidal nöron aksiyon potansiyellerinin ortalama süreleri şöyle idi; grup I için $855,41 \pm 208,4$; grup II için $1064,758 \pm 282,87$ ve grup III için $1400 \pm 341,6$ mikro saniye. Bu değerlerin birbirinden farkı istatistiksel olarak önemli bulundu ($P < 0,001$ grup II ve I için; $P < 0,001$ grup III ve II için).

Mikroelektrot beyin yüzeyinde iken iki yüzeyel dalga kaydedildi. Ancak, mikroelektrot 100-150 mikron derine batırıldığında, üç yavaş dalga kaydedildi. Bu dalgalar şekil 4 te alt sağ köşede görülmektedir. Bu dalgaların zaman süreci üç grup piramidal nöronun latensi ile çakışmaktadır. Şekil 5 te çeşitli gruplarda bulunan piramidal nöronlara ait aksiyon potansiyellerinin orijinal traseleri görülmektedir. 2 ve 3 numaralı traselerdeki küçük aksiyon potansiyelleri muhtemelen



Şekil 4. Piramidal hücrelerin aksiyon potansiyeli süresi ile yüksekliği arasındaki ilişki. $A = 16.48 - 5.6x$ (P < 0.001).



Şekil 5. Antidromik olarak aktive edilen piramidal nöronların latensi ile aksiyon potansiyeli süresi arasındaki pozitif korelasyon. Yukarıda grup I (1 ve 2 nolu traseler), II (3 nolu trase) ve III (4 ve 5 nolu traseler) nöronlarına ilişkin aksiyon potansiyelleri gösterilmiştir. Latens: L, süre: W. Altta aşağıda, kortikal yüzeyden kaydedilen yüzey dalgaları ve aynı şeyler mikroelektrodu kortekse batırılmasından sonra (üç dalga), Uyarın şiddeti sabit tutulmuştur.

TARTIŞMA

Bu çalışmadaki ön hipoteze uygun olarak, aksonal ileti hızlarına göre üç tip piramidal nöron bulundu. Aksonal ileti hızı, akson çapı ve hücre büyüklüğü için bir indeks olarak alınırsa piramidal nöronlar şöyle gruplandırılabilir: grup I (F: çabuk ileten, büyük hücreler), Grup II (SI: orta büyüklükte ara tipler) ve Grup III (SII: aksonal ileti hızı düşük olan küçük hücreler). Diğer araştırmacılar, ileti hızı düşük ve yüksek olmak üzere iki grup piramidal nöron belirlemişlerdi (12,13,9,11,14). Bu araştırmacıların izole ettikleri piramidal nöronlar bu çalışmada bulunan Grup I ve SI nöronları ile aynı özellikleri gösteriyor. Bundan önceki araştırmacıların çalışmaları ile bu çalışmadaki en büyük fark, bu çalışmada çok yavaş ileten aksonlu grup SII nöronlarının bulunmasıdır.

Bu araştırmanın sonuçlarına göre, grup I, SI ve SII nöronlarının yüzde dağılımı şöyledir: 49,35 %, % 31,48 ve % 19,14. Diğer araştırmacılar ise % 80 hızlı ileten ve % 20 yavaş ileten piramidal nöronlar ayırd etmişlerdi. Towe ve ark'nın (14) ekstrasellüler verilerine göre, bizim elde ettiğimiz datalar çok farklıdır. Bu araştırmacılar çabuk ileten piramidal nöronların latensini 0,35-3,5 msn ve yavaş iletenlerini ise 3,5-10,0 msn olarak buldular. Bu verilere intrasellüler sonuçlar uymamaktadır. İntrasellüler kayıt tekniği ile yapılan araştırmalarda (9,10) ve bizim çalışmamızda aynı guruplardaki piramidal nöronların ortalama latensleri 0,5-2,0 ve 2,0-5,0 msn olarak tesbit edildi. Bizim çalışmamızda kaydedilen latens tepeleri intrasellüler data ile uygunluk göstermektedir. Bu tepe noktaları 1,0 msn olarak ileten nöronlar için 2,5 msn yavaş ileten nöronlar için geçerli idi. Towe ve ark. (14) ise aynı tepe noktalarını 1,5 ve 4,5 msn olarak bulmuşlardı. Bu farklar Towe ve ark. nin çok uzun süreli latensleri iki grup yerine üç guruba ayırmış olmalarından ileri gelebilir.

Bu çalışmada yapılan piramidal nöron klasifikasyonu, bulbar seviyede piramidlerin uyarılması sonucu korteksten ekstrasellüler olarak kaydedilen antidromik aksiyon potansiyellerinin latenslerine dayanmaktadır. Aynı bölgenin uyarılmasından sonra beyin korteksinden kaydedilen makropotansiyeller ilk olarak Woolsey ve Chang tarafından araştırıldı (15). Bu araştırmacılar, piramidal nöronların antidromik aktivasyonundan kaynaklanan iki tip dalga kaydettiler. Bu dalgalar yavaş ve hızlı ileten nöronlara tekabül ediyordu. Bu dalgalar daha sonra Jabbur ve Towe tarafından (16) alfa ve beta olarak adlandırıldılar ve diğer araştırmacılar tarafından sıklıkla izlendiler (11, 12, 12). Bu bulgulara uygun olarak bu çalışmada mikroeletrot beyne girmeden önce beyin yüzeyinden iki dalga kaydedildi. Ancak mikroeletrot beyin korteksine 100-150 mikron girdikten sonra üç dalga kaydedildi. Bu üçüncü dalga, aksiyon potansiyelleri görülmeye başladıktan sonra kayboldu. Muhtemelen grup SII nöronları bu dalganın oluşumuna katkıda bulunuyor. Bu dalgayı oluşturan küçük nöronların apikal dendritleri çok kısa ve ince olduğundan konteks yüzeyinden bu nöronların dendritlerinde meydana gelen yavaş potansiyeller kaydedilememektedir.

Yüzeyelmakro kayıtlar, mikroelektrot kayıtlarına göre kortikal nöronların klasifikasyonu için daha az uygundurlar. Ancak, mikroelektrot kayıtları büyük hücrelerin aksiyon potansiyellerini daha kolay kaydetmekte ve küçük nöronların bulunabilme olasılığı azalmaktadır. Intrasellüler ve ekstrasellüler kayıtlarla yapılan araştırmalar, morfolojik çalışmaların aksine, büyük nöronların küçük nöronlara oranla daha sıklıkla bulunduğunu gösteriyor. Ancak bizim çalışmamızda çok yavaş ileten gurup III nöronlarında önemli bir oran tuttuğu tesbit edildi. Bu küçük hücreleri uyarabilmek için uyarıcı şiddetinin önemli derecede artırılması gerekiyordu. Muhtemelen bu esnada lemniskal yollarda uyarılıyordu. Bu nedenle antidromik olarak uyarılan piramidal nöronları sinaptik olarak uyarılanlardan ayırd edebilmek için büyük çaba harcandı. Deney hayvanı çok derin anestezi altında tutuldu ve böylece sinaptik aktivasyon önlenmeye çalışıldı. Antidromik olarak aktive edilen piramidal nöronların latenside oldukça stabil görünüyordu. Özellikle küçük piramidal nöronlar 70-100 Hz'in üzerindeki uyarılma frekanslarını güçlükle takip edebiliyorlardı. Ancak bu hücrelerin latensleri oldukça stabil idi. Genel olarak, yavaş ileten piramidal nöronlar çabuk iletenlerden daha uzun refrakter periyot göstermektedirler. Yukarıda açıklanan bulgunun nedeni bu olabilir.

Bizim klasifikasyonumuza uygun olarak, Towe ve Harding (17), antidromik latens histogramlarında 640 piramidal nöron incelediler ve üç tepe noktası ayırd ettiler. Ancak bu araştırmacılar bu histogramlarında üç gurup piramidal nöron ayırd edemediler; çünkü izlenen üç tepe arasında geniş birbirine geçiş alanları bulunuyordu. Bu nedenle herhangi bir istatistiksel analizde yapmadılar. Towe ve Harding'in bu gözlemlerine rağmen piramidal nöronlar iki gurupta mütalaa edilmeye devam edildi. Elektrofizyolojik araştırmaların aksine, Ramon y Cajal danberi (18) morfolojik çalışmalar üç gurup piramidal nöronun varlığını gösteriyor. Bu guruplarda bulunan nöronlar muhtemelen bizim gurup I, II ve III nöronlarına te kabul ediyorlar. Bununla ilgili olarak, Biber ve ark. (19) retrograd olarak horseradish peroksidaz tekniğini kullandılar ve üç tip piramidal nöron ayırd ettiler: küçük, orta ve büyük. Aynı şekilde Gross ve ark. (21) da aynı tekniği kullanarak küçük orta ve büyük piramidal nöronların varlığını gösterdiler.

Çeşitli büyüklükte üç tip piramidal nöron gurubunun varlığı, spinal ve müsküler motor birim tiplerinin birbirleri ile ilişkisi yönünden önemli olabilir. Bu çalışmanın giriş bölümünde de belirtildiği gibi, hücre büyüklüğüne bağlı olarak izlenen piramidal nöron deşarj peterni, üç tip motor birimin diferensiyasyonuna katkıda bulunabilir. Bu hipotez doğru ise, gurup I, II ve III piramidal nöronlarının değişik deşarj paternleri olması beklenir. Bu spekülasyona uygun olarak, tonik ve fazik olmak üzere iki tip piramidal nöron ayırd edilmiştir. Bu nöronlar muhtemelen spinal tonik ve fazik motonöronların birer eş değeridir. Ancak piramidal nöronların hücre büyüklüğü deşarj ilişkisi yeter derecede araştırılamamıştır. Tan, (4) triceps surae alfa motonöronları arasında 6 tip motonöron ayırd etmiştir.

Bu nöronlarda tonik deşarj kapasitesi artan hücre büyüklüğü ile azalma gösteriyordu.

Piramidal nöronların aksiyon potansiyeli özelliklerine bakıldığında, piramidal nöronların aksonal ileti hızlarının ekstrasellüler aksiyon potansiyeli özelliklerini yansıttığı tesbit edildi. Bununla ilgili olarak, antidromik aksiyon potansiyeli latensi ile süresi arasında pozitif bağıntı bulundu. Bu aksonal ileti hızı ile aksiyon potansiyeli süresi arasında ters ilişki bulunduğunu gösterir. İstatistiksel analiz, Gurup I, II ve III nöronlarının aksiyon potansiyellerinin süreleri arasında önemli derecede farklar bulunduğunu gösterdi. Aksonal ileti hızı akson çapı ve buda hücre büyüklüğü ile doğru orantılı olduğundan (21, 22, 23, 24, 18) ekstrasellüler aksiyon potansiyellerinin süresi akson çapının ve hücre büyüklüğünün bir fonksiyonudur. Bu ekstrasellüler bulgu ile uygun olarak, intrasellüler mikroelettrot araştırmalarında piramidal nöron aksiyon potansiyelinin süresi ile antidromik latens arasında pozitif korelasyon bulundu (9,10). O halde, aksonal ileti hızı ve hücre büyüklüğü ile aksiyon potansiyelinin süresi arasındaki ilişki kayıt yerine bağh değildir.

Aksiyon potansiyeli süresi, latens ve amplitüd arasındaki ilişkinin aksine, ekstrasellüler olarak kaydedilmiş bulunan piramidal nöron aksiyon potansiyeli yüksekliği ile antidromik latens arasında negatif korelasyon bulundu. Bu ilişki üssel fonksiyonun logaritmik şekle transformasyonundan sonra doğrusal ilişkiye dönüştü. Antidromik aksiyon potansiyellerinin amplitüdüleri gurup I, II ve III nöronları için istatistiksel olarak farklı bulundu. Bu bulgunun aksine, Calvin ve Syper (9), intrasellüler kayıtlarda küçük nöronların intrasellüler aksiyon potansiyellerinin büyüklerinkinden daha büyük olduğunu ileri sürdüler. Ancak bu araştırmacıların inceledikleri piramidal nöronlara ait histogramdaki çok fazla dispersiyon herhangi bir istatistiksel analiz yapılmasına olanak sağlamıyor. Bu eleştiri ile uygun olarak ve bizim bulgularımızla uygun bir şekilde, şekil 5 de gösterilen aksiyon potansiyellerinde küçük, orta ve büyük piramidal nöronların aksiyon potansiyelleri küçük, orta ve büyük olarak izlenmektedir. Ekstrasellüler aksiyon potansiyelinin yüksekliği ile aksonal ileti hızı arasında bulunan pozitif korelasyon periferik sinirlerde bulunan ilişkiye benzemektedir (22).

Bu çalışmaya teknik yönden katkıları nedeni ile C. Marangoz ve A. Bakiye teşekkür ederim.

KAYNAKLAR

- 1- Burke, R.E., D.N. Levine, P. Tsairis, F.E. Zajac: Physiological types and histochemical profiles in motor units of cat gastrocnemius. j. Physiol. (Lond) 234: 723-748 (1973).
- 2- Henneman, E., C.B. Olson: Relations between structure and function in the design of skeletal muscles. j. Neurophysiol. 28: 581-598 (1965).

- 3- Tan, Ü.: Firing rate and size distribution of the hind limb extensor and flexor motoneuronal units. *Pflügers Arch.* 357: 101-112 (1975).
- 4- Tan, Ü., S. Yörükkan, A.Y. Rıdvanagaoglu: A quantitative analysis of the motoneuronal depression produced by increasing the stimulus parameters of afferent tetanization. *Pflügers Arch.* 333: 240-257 (1972).
- 5- Bessou, P., F. Emonet-Donand, Y. Laports: Relation entre la vitesse de conduction des fibres nerveuses motrices et le temps de contraction de leurs unités motrices. *C.R. Acad. Sci. (Paris)* 256: 5625-5627 (1963).
- 6- Bagust, J., S. Knott, D.M. Lewis, J.C. Luck, R.A. Westerman: Isometric contractions of motor units in a fast twitch muscle of the cat. *J. Physiol. (London)* 231: 87-104 (1973).
- 7- Buller, A. J., J.C. Eccles, R.M. Eccles: Interactions between motoneurons and muscles in respect of the characteristic speeds of their responses. *J. Physiol. (London)* 150: 417-439 (1960).
- 8- Henneman, E., G.G. Somjen, D.O. Carpenter: Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *J. Neurophysiol.* 28: 560-580 (1965).
- 9- Calvin, W.H., G.W. Sybert: Fast and slow pyramidal tract neurons: an intracellular analysis of their contrasting repetitive firing properties in the cat. *J. Neurophysiol.* 39: 420-434 (1976).
- 10- Takahashi, K.: Slow and fast groups of pyramidal tract cells and their respective membrane properties. *J. Neurophysiol.* 28: 908-924 (1965).
- 11- Asanuma, H.: Microelectrode studies on the evoked activity of a single pyramidal tract cell in the somatosensory area in cats. *Jap. J. Physiol.* 9: 94-105 (1959).
- 12- Bishop, P.D., D. Jeremy, J.W. Lance: Properties of pyramidal tract. *J. Neurophysiol.* 16: 534-550 (1953).
- 13- Takahashi, K., K. Kubota, M. Uno: Recurrent facilitation in cat pyramidal tract cells. *J. Neurophysiol.* 30: 22-34 (1967).
- 14- Towe, A.L., H.D. Patton, T.T. Kennedy: Properties of the pyramidal system in the cat. *Exp. Neurol.* 8: 220-238 (1963).
- 15- Woolsey, C.N., H.T. Chang: Activation of cerebral cortex in antidromic volleys in pyramidal tract. *Res. Publ. Assoc. Nerv. Ment. Dis.* 27: 146-161 (1948).
- 16- Jabbur, S.J., A.L. Towe: Analysis of the antidromic cortical response following stimulation at the medullary pyramids. *J. Physiol. (London)* 155: 148-160 (1961).
- 17- Towe, A.L., G.W. Harding: Extracellular microelectrode sampling bias. *Exp. Neurol.* 29: 366-381 (1970).

- 18- Ramon Y. Cajal, S.: Histologie du Systeme Nerveux de l'Homme et des Vertebres, Vol. 11. Maloine, Paris. (1909).
- 19- Biber, M.P., L.W. Kneisley, J.H. Lavail: Cortical neurons projecting to the cervical and lumbar enlargements of the spinal cord in young and adult rhesus monkeys. *Exp. Neurol.* 59: 492-508 (1978).
- 20- Gross, W.P., L.K. Ewing, C.M. Carter, J.D. Coulter: Organization of corticospinal neurons in the cat. *Brain Res.* 143:393-414 (1978).
- 21- Gasser, H.S., H. Grundfest: Axon diameters in relation to the spike dimensions and the conduction velocity in mammalian A fibers. *Am. J. Physiol.* 127: 393-414 (1939).
- 22- Hursh, J.B.: Conduction velocity and diameter of nerve fibers. *Am. J. Physiol.* 127: 131-139 (1939).
- 23- Hodes, R.: Selective destruction of large motoneurons by poliomyelitis virus: conduction velocity of motor nerve fibers of chronic polyomyelitis patients. *J. Neurophysiol.* 12: 257-266 (1949).
- 24- Hodes, R., S.M. Peacock, D. Bodian: Selective destruction of large motoneurons by polyomyelitis virus: size of motoneurons in spinal cord of rhesus monkeys. *J. Neuropathol. Exp. Neurol.* 8: 400-410 (1949).

SUMMARY

Antidromic Response Latency Distribution of Cat Pyramidal Tract Cells: Three Groups with Respective Extracellular Spike properties

The antidromic extracellular action potentials of 470 pyramidal tract (PT) neurons were recorded after stimulation of the ipsilateral medullary pyramid in pentobarbital-anesthetized cats. The amplitude of the antidromic action potentials of PT cells was inversely related to their antidromic spike latencies. The duration of the antidromic spike was a linear function of the antidromic latency. There was a negative correlation between the amplitude of antidromic spike and its duration. Three groups were distinguished in the latency histogram, indicating that the PT neurons can be separated into three groups; group I (F-fast, large), group II (SI-intermediate, medium size), and group III (SII-very slow, small). The latencies and conduction velocities of neurons in group I, II, and III were respectively 0.45 to 1.9 (25.26 to 106.7), 2.09 to 4.2 (11.16 to 22.97), and 4.24 to 7.95 ms (6.05 to 11.14 m/s). Two waves were recorded from the cortical surface before insertion of the microelectrode into the cerebral cortex. Three waves appeared as the microelectrode was advanced into the cortex to the depth of 150 or 200 μ m. The time course of these three waves coincided with that of three PT cell groups in each particular experiment. We suggest that cortical, spinal, and muscular motor units may be interrelated with regard to size and function.