

BALIKLARIN ÜROFİZ VE KAVDAL NÖROSEKRESYON SİSTEMİ*

THE UROPHYSIS AND THE CAUDAL NEUROSECRETORY SYSTEM OF FISHES

Doç. Dr. Şükriye ZALOĞLU
Ege Üniversitesi, Sistematik Zooloji Kürsüsü

I. GİRİŞ

Birçok kemikli balıkta omurilik son omur hizasında geniş bir uca maliktir (Şekil : 1). Bu yapı ilk defa sazan balığının kaval omuriliğinde tanımlanmıştır. *Elasmobranchii* ve bazı *Teleost*'ların kaval omur iliğinde bulunan büyük sekresyon hücrelerinde yapılan histolojik, histokimyasal ve deneysel çalışmalarla, bunların iç sekresyonun bez hücreleri oldukları neticesine varılmıştır. Kaval sistem analizi, hipotalamik nörosekresyon sistemi ile bu sistem arasında bir analogi gösterir. Böylece, kaval sistemin uç genişlemesi olan ürofiz, hipotalamik sistemin nörohipofizi gibi, kapillerler ile sıkı temasta ve sekresyonca zengin uçlardan benzer şekilde teşkil edilmiş olur (Şekil : 2).

Kaval nörosekresyon sistemi balıklar içinde şimdiye kadar yalnız üç grupta *Teleost*'lar, *Elasmobranchii* ve *Chondrostei*'lerde tanımlanmıştır. Gerçi *Dipnoi*lerde de mevcudiyetine işaret edilmiştir. *Tetrapod*'larda bu sistemin bulunduğu dair kayıt yoktur.

II. TERMİNOLOJİ

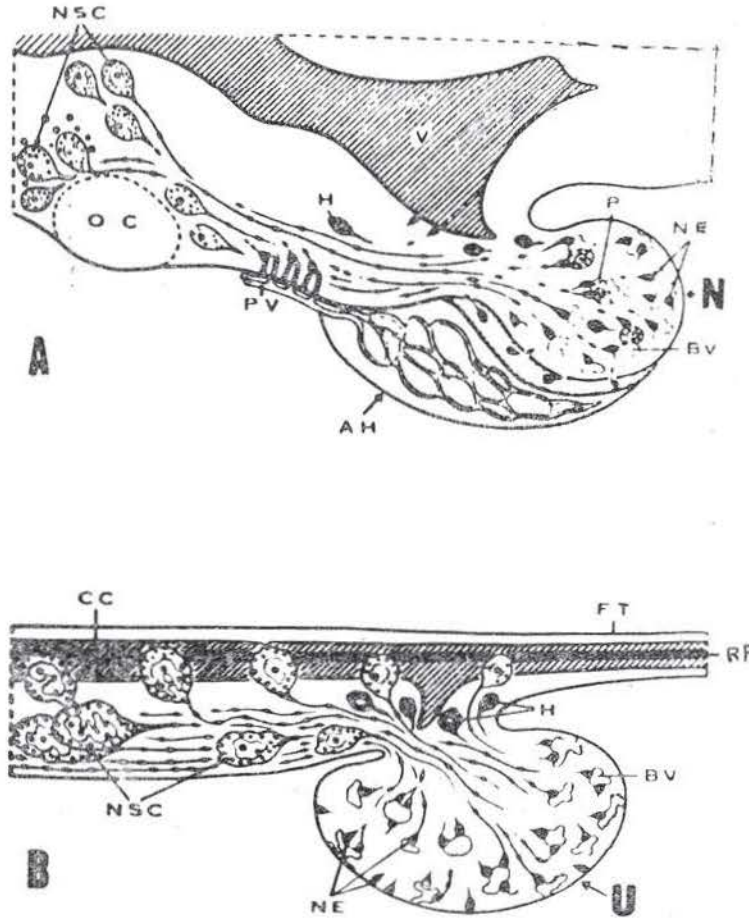
Posterior omur ilikteki nörosekresyon sistemi, kaval nörosekresyon sistemi olarak isimlendirilmiştir. Son literatürde, *Teleost*'larda kaval nörosekresyon sisteminin nörohemal organını teşkil eden omurilik genişlemesi için ürofiz terimi genel olarak kabul edilmiştir. Kaval nörosekresyon hücreleri ilk defa 1914 de Dahlgren tarafından keşfedilmeleri nedeni ile Dahlgren hücreleri olarak isimlendirilmiştir.

III. KARŞILAŞTIRMALI ANATOMİ VE HİSTOLOJİ

1. *Teleost*'lar

Birçok türde sistem polimorfik nükleuslar ve kuvvetli bazofilik sitoplazmalı büyük nörosekresyon hücreleri ile histolojik kesitlerde kolaylıkla farkedilebilir

*) Bu makale, Fridberg ve Bern (1968)'in derlemesi esas alınarak hazırlanmıştır.



Şekil 2 : Kaudal nörosekresyon sisteminin organizasyonunun (B), hipotalamo-hipofizal sistemindeki (A) ile karşılaştırılması. Bv. kan damarları, CC. merkezi kanal, H, herring cismi, N. nörohipofiz, NE. sinir uçları, NSC. nörosekresyon hücreleri, RF. Reisner lifi, U. ürofiz (Enami'den).

(Şekil : 3). Makroskopik olarak ürofiz, urostildeki bir çukura yerleşmiş, omurluğun bir genişlemesi olarak kolaylıkla ayırt edilebilir.

a) Omurilik :

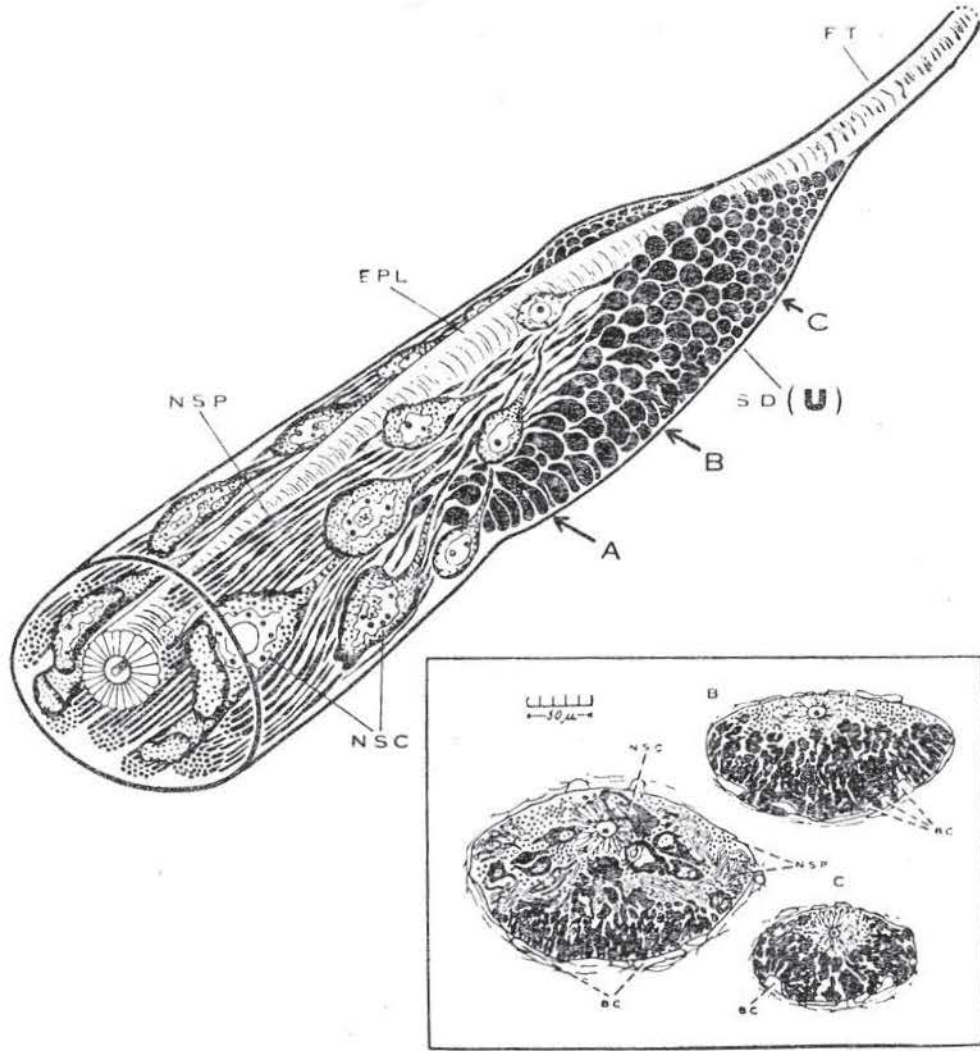
Nörosekresyon komponentleri, kaudal olarak normal omurilik dokusunun yerine geçmiştir. Anteriorda bazı motor sinirleri nörosekresyon hücreleri arasına karışabilir. Bununla beraber posteriorde nadir durumlar hariç hiç motor sinir görülmemiştir. Bu bölgede Dahlgren hücreleri, dorsaldaki merkezi kanala dorsal ve lateral olarak uzanırlar. Nörosekresyon demetleri (akson demetleri) ventral kısmı işgal ederler (Şekil : 4).

Dahlgren hücrelerinin cesameti ve işgal ettikleri omurilik genişliği özellik gösterir. Birçok balık türlerinde nörosekresyon perikaryasının büyük cesametine rağmen, *Lebistes reticulatus*, *Anophtyichthys jordani* ve *Jeninsia lineata* gibi

bazı küçük türlerde Dahlgren hücreleri çok küçüktürler ve ışık mikroskobu tanınmazlar. Bazı türlerde hücreler, omuriliği son on omur boyunca işgal ederler, halbuki diğer türlerde örneğin, *Cyprinid*'lerde hücreler son üç omurda bir grup olarak konsantre olabilirler.

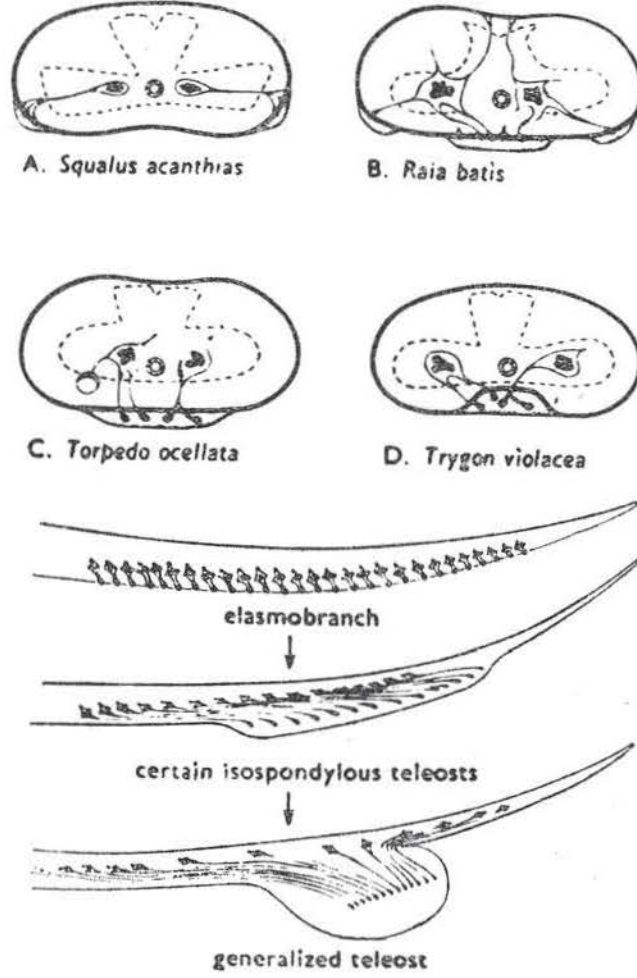
b) Ürofiz:

Birçok türde nörohemal organ omuriliğe ventral uzanır ve ona bağlanır. Bu genel ventral tipten başka deniz *Teleost*'u *Stomias boa*'nın ürofizi dorsal durumda bulunmuştur. Yardımcı nörohemal sahalar bulunduğu gibi bir çeşitli tuna balıkları tanımlanmıştır.



Şekil 4 : Yılan balığının kaudal nörosekresyon sisteminin tanzim şekli. A, B ve C ile işaret edilen yerlerden geçen enine kesitlerin yarım diagrafatik resimleri. BC. kan kapillerleri, EPI Ependim tabakası, NSC. nörosekresyon hücreleri, NSP. nörosekresyon yolu, SD (U). depolama organı veya ürofiz. (Enami'den).

Ürofizin omurilikten ayrılmasının farklı dereceleri vardır (Şekil : 5). Ala balıklar, Sardalyalar ve Ringa'ların dahil olduğu *Isospondyl* bu ayrımın ancak izlerini gösterir. Ürofiz omurilik ile genişçe bağlanır. Ayrılmanın tam olduğu türlerde nörosekresyon demeti *tetrapod* hipofizinin nöral lobununki ile analog bir sap teşkil eder, bu omurilik ile ürofiz arasında yegâne birleştirici bağıdır.



Şekil 5 : Üst diyagramlar (A-D) muhtelif *Elasmobranchii* türlerinin kavdal omuriliğinden enine kesitlerde Dahlgren hücre uzantılarının, vasküler yatağa (noktalı yerler) ve meniks'le (kalın çizgi) ilişkilerini gösterir. Fridberg (1962)'den değiştirilmiştir. Altaki diyagramlar, kavdal omurilikten geçen sagittal kesitlerde, Dahlgren hücrelerinin dağılımındaki varyasyonları ve nörosekresyon akson uzunluklarını gösterir. Bern ve Takasugi (1962) den değiştirilmiştir, (Fridberg ve Bern'den).

Ürofizde görülen belirli morfolojik varyasyon onun şeklinde değil, histolojik organizasyonunda olur. Katı yapısı, omuriliğe bağlı vasküler yatağın durumu ve yayılımı ile, omuriliği çeviren meninks'e nüfus eden nörosekresyon demetinin

yolu ile tayin edilir. Fridberg ve Bern (1968) tarafından verilen grafikte (Şekil : 6), *Teleost* ürofizinin çeşitli tiplerinin meydana gelişi görülmektedir.

2. *Elasmobranchii*

Elasmobranchii'de ürofiz yoktur. Bununla beraber, kavdal nörosekresyon sistemi *Teleost*'larınki ile karşılaştırılınca çok geniştir. *Raia batis* de son ellibe omura tekabül eden sahayı işgal eder. Dahlgren hücrelerinin cesameti değişir, fakat bir *Elasmobranchii*'nin tipik kavdal nörosekresyon hücresi, motor sinir hücresi hacminin 20 misli büyüklüktedir. Her hücre ekseriya meninks'de nihayetlenen, uçları sekresyon ile dolmuş birkaç köksü nörosekresyon uzantılarına maliktir (Şekil : 7). Gözle kolay farkedilemeyen nörohimal bölge *Squalis acanthias* ve *Raia batis*'de nörosekresyon hücre bölgesi kadar geniş olarak teşkil edilir. *Torpedo ocellata* ve *Trygon violacea*'da nörosekresyon uzantıları omuriliğin ventromedian kısmını meninks'ini bir vasküler retikulum ile bağlamak üzere nüfus eder (Şekil : 5).

IV. ONTOGENEZ VE FİLOGENEZ

1. Ontogenez

Gerçi nörohipofiz ve ürofiz arasında histolojik benzerlikler büyüktür. *Teleost*larda mühim bir fark onların gelişme zamanında olur. Bu durum iki sistemin biyolojik ehemmiyetindeki farkları aksettirebilir. *Leuciscus rutilus*'da diensefali sistem, yavru serbest yüzen hayata başladığı zaman mevcut ve aktiftir. Anca 25 gün sonra ürofiz ilk emarelerine meninks'de bir vasküler ağ olarak rastlanır. Aynı gözlemler *Lebistes reticulatus* ve *Fundulus heteroclitus*'da yapılmıştır.

Esox lucius'da ürofiz gelişmesi hemen hemen şematik olarak organın evolucion fikirlerine paraleldir. 65 mm. lik safhada fonksiyonel bir sistem tesbit edilir ve en basit organizasyonlu ürofizal sistemi temsil eder. Nörosekresyon liflerinin uçları meninks'e dikeydirler ve ışık mikroskobu seviyesinde farkedilebilir miktarda sekresyon kapsarlar. 78 mm. numunelerde nörosekresyon demeti tarafından meninks'in ilk nüfuzu olur.

2. Kavdal nörosekresyon (Dahlgren) hücrelerinin sitogenesis'i.

Bu hücrelerin, *Elasmobranchii*'de nöroblastlardan farklılaştığı gösterilmiştir. Daha sonra balıklarda omuriliğin merkezi kanalını döşeyen ependimayı her larval hayatın başlangıç gelişmelerinde hem de ergin hayatta Dahlgren hücrelerinin neogenesis'i için kaynak olarak almışlardır.

3. Filogenez

Kavdal nörosekresyon sisteminin *Teleost*'lar, *Chondrostei*'ler ve *Elasmobranchii* gibi sistematik olarak ayrı gruplarda bulunması, onun omurgalıların atalarında bulunduğunu kuvvetle ifade eder. *Holostean*, *Dipnoi* ve *Brachipterygialar*da dahi Dahlgren hücrelerinin mevcudiyetinin ifade edilmesi bu görüşü destekler.

Elasmobranchii'deki sistem, omuriliğin büyük bir uzunluğu üzerinde Dahlgren hücrelerinin yaygın dağılışı ve çok kısa aksonlarından dolayı daha ilksel hali temsil edebilir. Bundan başka, birçok türde nörosekresyon aksonları herhangi lokal konsantrasyon göstermeksizin omurilik içinde meninks ile sıkı temastadırlar.

Teleost'larda daha yüksek dereceli bir özelleşme, nörosekresyon hücrelerinin daha kavdal toplanması ve nörohemal sahanın bir ürofiz'e organizasyonu ile tarif edilir. Bazı *Teleost* familyalarında ürofiz, dış kriteri ile hüküm verildiği zaman, daha büyük morfolojik varyasyonlar gösterebilir. Bununla beraber, organın iç yapısı tür akrabalıkları ile ilgili daha geniş sabit benzerlikler ve farklar gösterir.

V. SİTOLOJİ

1. Dahlgren hücreleri

Hipotalamik nörosekresyon sistemini tayinde kullanılan Gomari boyaları ve histokimyasal metodları, ürofizal sistemin analizinde yararlı değildirler. En dikkat çekici nokta, astrablue ve alcianblue tekniklerinde disülfid grubu reaktifinin ürofizde bulunmayışıdır. Asit viyole metodu da histolojik gayeler için özel bir boyadır. Kavdal sekresyon filoksin, azan ve fuksin gibi asit boyalara belirli bir yakınlık gösterir. Sekresyon granülleri kürevi damlalar veya ince granüller halindedir. Herring cisimleri bulunur.

Kranial ve kavdal sistem arasındaki farklar ultrastrüktürel seviyede kaybolur. *Teleost*'larda kavdal nörosekresyon 800-2500 Å büyüklüğünde elementer granüllerden teşkil edilir. Işık mikroskopunda görülen sekresyon bu elementer granüllerin birikmesine tekabül eder. Aynı şekilde, *Elasmobranchii*'de büyük Dahlgren hücrelerinin nörohemal bölgelere uzanan küt uzantıları dahi elementer granül kapsar. Bununla beraber hücrelerde ekseriya seyrek granül bulunur. Dahlgren hücre aksonları araştırmacılar tarafından farklı numunelerde miyelinsiz ve miyelimli olarak tanımlanırlar.

Tipik bir Dahlgren hücrelerinin sitolojisi, kesif bir protein sentezi aktivitesini işaret eder. Sitoplazmik bazofilia yüksek RNA muhteviyatına atfedilir. Granüler endoplasmik retikulum bilhassa perikaryanın periferinde gelişmiştir. En büyük Dahlgren hücreleri, herbir lobda bir veya daha fazla büyük nukleoluslu, birçok loblu nukleuslar kapsar (Şekil : 8). Perinuklear bölgede golgi orijinli vesiküller mitokondria ve lizozom'a benzer 0,5-1 mikron çapında inklusion'larla çevrili birçok golgi cismi yerleşmiştir (Şekil : 9). Dahlgren hücrelerinde, elementer granüllerin golgi aygıtı ile ilgisi ilk defa *Tinca vulgaris*'de beyan edilmişti. Sonraki araştırmalar *Teleost*'lar ve *Elasmobranchii*'de elementer granüllerin teşekkülünde golgi kompleksinin rolünü tamamen doğrular (Şekil 9). Aksonlarda tubular retikulanın koyu elektron granülleri taşıması ve sık sık vesikülasyon göstermesi araştırmacılara distal formasyonu dahi düşündürmüştür. Bununla beraber son

zamanlarda, *Misgurnus*'un kavdal nörosekresyon sisteminde, radyoaktif lös ve uridin'in yalnız perikarya tarafından alındığı tespit edilmiştir.

2. Nörohemal bölgeler

Ürofizal uç bölgede endodermal ve glial elementler nörosekresyon lifleri arasına yayılmıştır. Nörosekresyon aksonlarında mikrotübüller ve mitokondri bulunur. *Albula vulpes*'de uzantılar yapıca çok farklı bulunmuştur; bazen mikrotübüller yoktur. Bu muhtemelen farklı fonksiyonel aktiviteyi aksettirir. Sazan balığı ürofizinin, aynı balığın beyninde olandan 100 defa daha fazla kolinerji aktivite gösterdiği iddia edilmiştir.

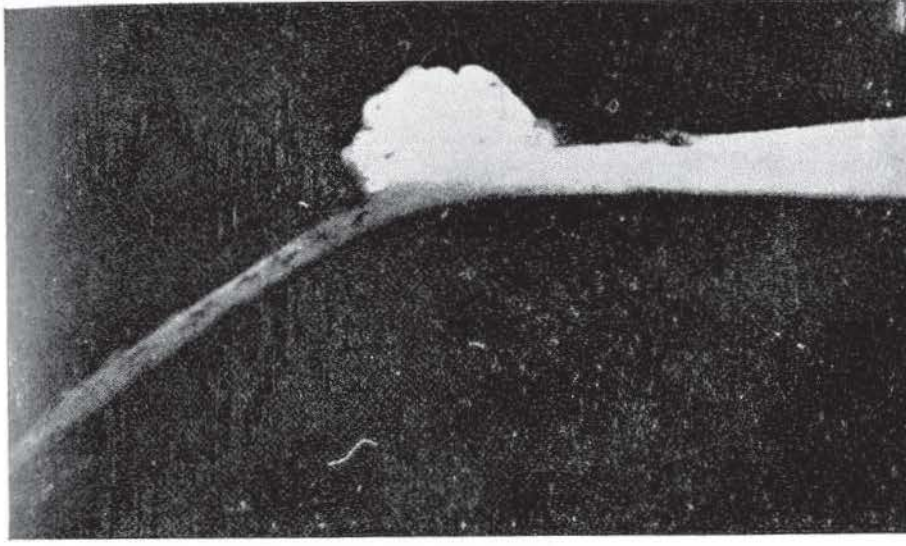
Nörosekresyon akson uçları, bağ doku liflerince zengin bir perivasküle kaide membranı üzerine dayanır. Bu membran nörosekresyon akson uçları arasına derin kompleks uzantılar gönderebilir.

Nörosekresyon materyelinin akıtılması hala tartışmalıdır. Ürofizde, kaid membranı bölgesine intakt elementer granüllerin akıtılması tanımlanmış fakat bu olay açıklanmamıştır. Daha sonra aynı büyüklükte koyu elektron-granülle ve açık elektron vesiküller arasında bulunan geçici şekillerin, membranın çevrili granülden aksoplazma ve sonra perivasküler sahaya sekresyonun difüzyonuna delalet edeceği düşünüldü. Sazan balığında, perivasküler sahada tüm granül boşalması gösterilmiştir (Şekil : 10).

VI. FONSIYONU

Bu organ için birçok fonksiyon ileri sürülmüş ve denenmiştir. En çok ileri sürülen fonksiyonu osmoregulasyondadır. Ürofiz ekstraktlarının alınmasından sonra *Carassius auratus*'da solungaçlardan sodium'un içe ve dışa akışının arttığı gözlenmiştir. Bu hal, glomerular filtrasyon nispetinde bir artma, diüretik bir etki ve Na^+ un böbrekten akıtılmasında bir azalma ile birlikte Na^+ un net ağırlığının artmasına sebep olur. Tatlı su yılan balığının böbrek fonksiyonunda bir artma ile birlikte kan basıncında bir yükselme vardır. Kara kurbağalarında su tutulması üzerine ürofizal ekstraktın etkisinin nörohipofizal hormonlar tarafından hasil edilenden daha uzun olduğu gösterilmiştir. Sazan ürofiz ekstraktlarının, kurbağanın su metabolizması, farenin uterusu, kümes hayvanlarının oviduktunu pozitif olarak etkilediği iddia edilmekle beraber, bu etkileri hasil etmek üzere 25 - 30 ürofiz kullanıldığından bu buluşların yalnız farmakolojik bir etki ile de olabileceği ileri sürülmüştür. Teleost ürofiz ekstraktının kara kurbağasının izole idrar kesesinde su kaybı artışına sebep olduğu gösterildi. Son zamanlarda, Teleost ürofiz'inin su ve asit ekstraktlarında, düz kasın kasılmasına sebep olan tesirli bir maddenin varlığı Lederis (1970) tarafından tespit edilmiştir.

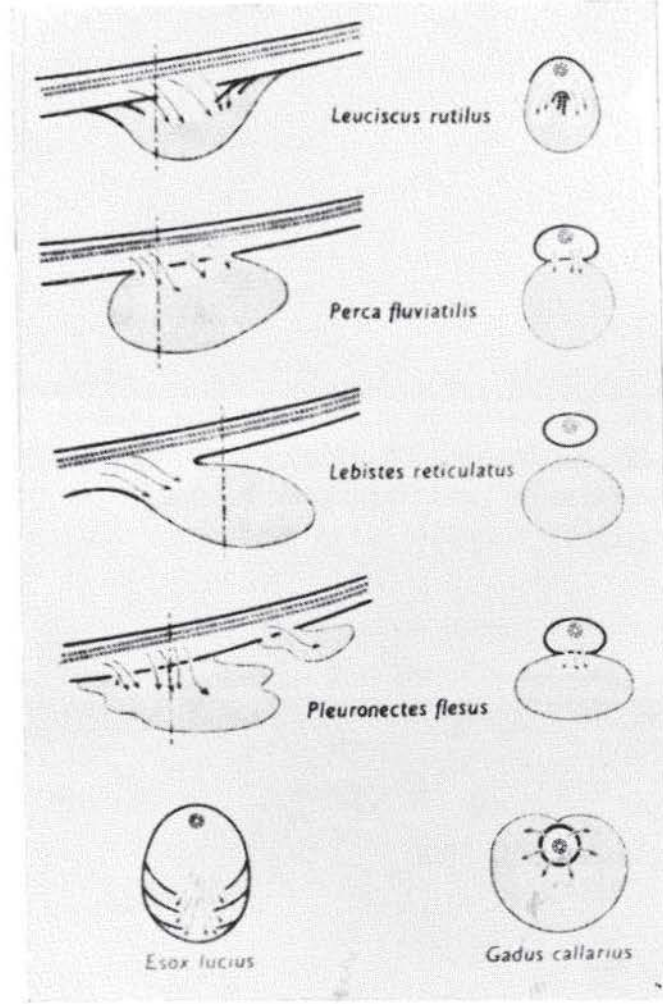
Göröldüğü gibi, kavdal nörosekresyon sistemi ve ürofiz'in fonksiyonu halâ mukayeseli fizyologlar için önemli bir konu teşkil etmektedir.



Şekil 1: Sazan balığında omurilik kaval genişlemesinin ilk demonstrasyonundan biri (Weber'e göre, Enami'den).



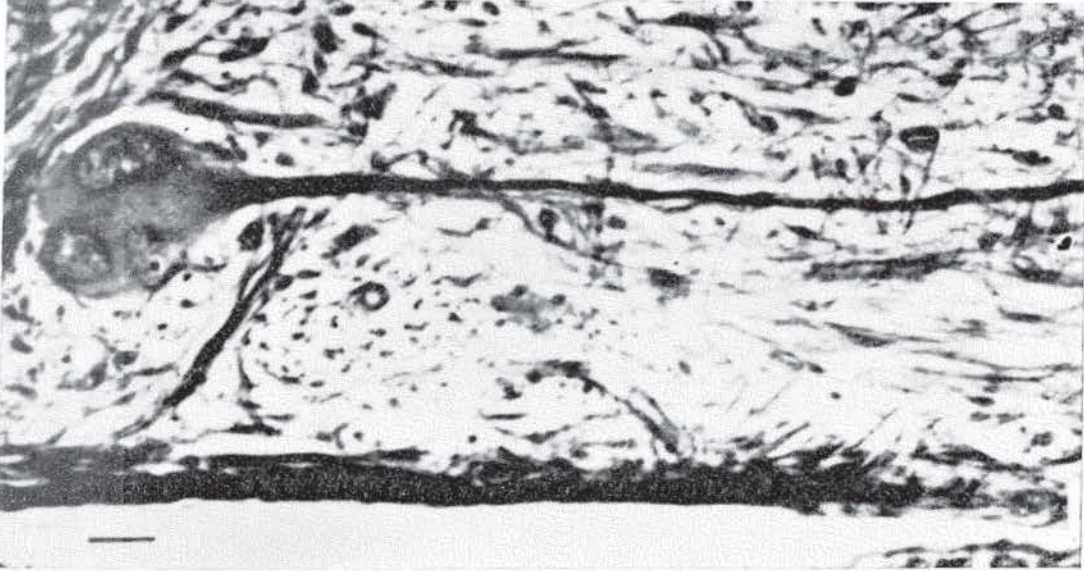
Şekil 3 : Açık deniz balığında omuriliğin parasagittal kesiti. A. omuriliğin posterior kısmında yerleşmiş tipik kaval nörosekresyon hücreleri, B. aynı kesitte anterior olarak yerleşmiş kuvvetli bazofilik hücreler. Asit viyole ve zıt boyama, 400 x (Fridberg, Bern ve Nishioka'dan).



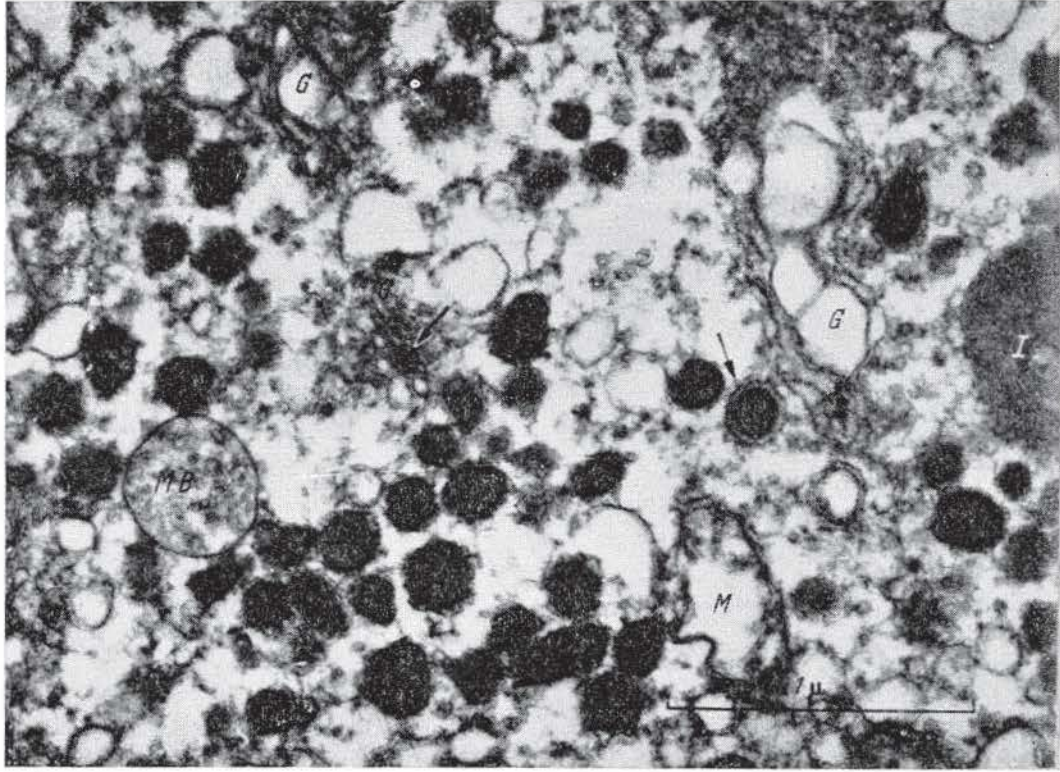
Şekil : 6 Teleost ürofizinin çeşitli tipleri. İlk dört çift organı sagital ve transvers kesitlerde gösteriyor; son ikisi yalnız transvers kesit. Kalın çizgi omuriliğin meninks'ini işaret eder; ince çizgi ürofiz kenarını. Oklar Dahlgren hücrelerinin istila edici uzantılarını işaret eder. Noktasahalar nörosekresyon uzantılarının uçları ve kan damarları ile karakterize edilen nörohem bölgesi yani ürofiz'i temsil eder, (Fridberg ve Bern'den; Fridberg, 1962a dan değiştirilmiştir).



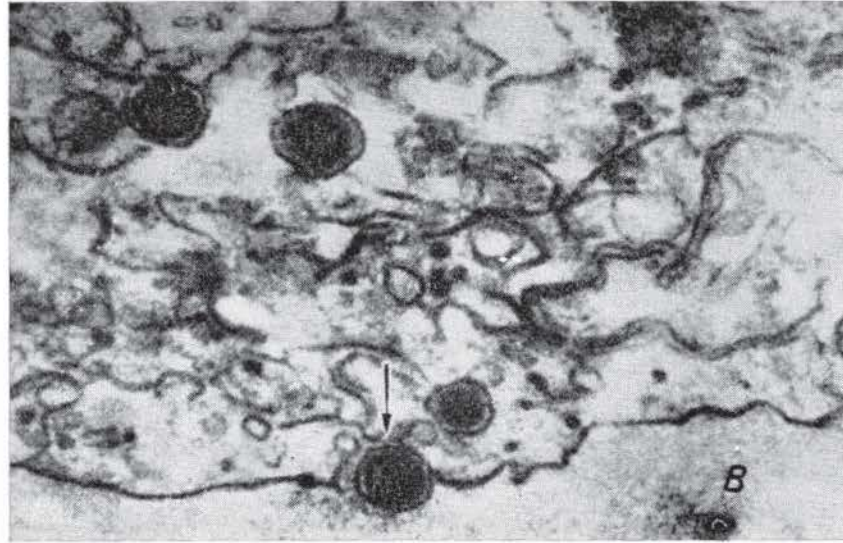
Şekil 7 : Omuriliğin transvers kesiti. Merkezi kanala (CC) yakın bulunan veya ventral boynuzu işgal eden Dahlgren hücreleri (D.C.). Bitim sahası merkezi kanala ventral uzanır ve meninks'e ait damarlar (V) ile sıkı temastadır. Oklar, ventro-lateral uzantılar tarafından teşkil edilen küçük lateral uçları işaret eder. *Raia batis*, 7 mikron, Foot-Masson, 150 x. (Fridberg'den).



Şekil 8 : Kaval nörosekresyon nöronu. Çok nukleuslu perikaryon ve akson. *Chanthidermis maculatus* (Balistidae). Asit viyole zıt boyamalı. İşaret=20 mikron. (Bern ve Takasugi'den).



Şekil 9 : *Raia batis*. Sitoplazmanın geniş detayı. M. mitokondri, I. muhtemelen fosfolipid itiva eden bir inklusion, MB. bir multiveziküler yapı, G. golgi cisimleri, Golgi cisimlerinin yığınlarında veya onların içinde pro-nörosekresyon granüllerinin mevcudiyeti oklar ile gösterilmiştir. (Afzelius ve Fridberg'den).



Şekil 10 : Elementer granül sinir ucundan perivaskuler bazal membrana (B) veriliyor. Sazan balığı. 74000 X (Sano, Iida ve Taketomo'dan).

BIBLIYOGRAFYA

1. AFZELIUS, B. A. and FRIDBERG, G. (1963) : The fine structure of the caudal neurosecretory system in *Raia batis*. — *Z. Zellforsch.* **59** : 289-308.
 2. BERN, H. A. and TAKASUGI, N. (1962) : The caudal neurosecretory system of fishes. — *Gen. Comp. Endocrinol.* **2** : 96-110.
 3. ENAMI, M. (1959) : The morphology and functional significance of the caudal neurosecretory system of fishes. — In *Comparative Endocrinology*, 697-724, Ed. A. Gorbman. New York.
 4. FRIDBERG, G. (1962) : The caudal neurosecretory system in some elasmobranchs. — *Gen. Comp. Endocrinol.* **2** : 249-268.
 5. FRIDBERG, G., BERN, H. A. and NISHIOKA, R. S. (1966) : The caudal neurosecretory system of the *Isospondylus* teleost, *Albula vulpes*, from different habitats. — *Gen. Comp. Endocrinol.* **6** : 195-212.
 6. FRIDBERG, G. and BERN, H. A. (1968) : The urophysis and the caudal neurosecretory system of fishes — *Biological Review* **43** : 175-199.
 7. LEDERIS, K. (1970) : Teleost urophysis. I. Bioassay of an active principle on the isolated urinary bladder of the Rainbow trout, *Salmo gairdnerii*. *Gen. Comp. Endocrinol.* **14** : 417-426.
 8. SANO, Y., Iida, T. and TAKEMOTO, S. (1966) : Weitere elektronenmikroskopische Untersuchungen am kaudalen neurosekretorischen system von fischen. — *Z. Zellforsch* **75** : 328-338.
-