

13. DUYGU ORGANLARI

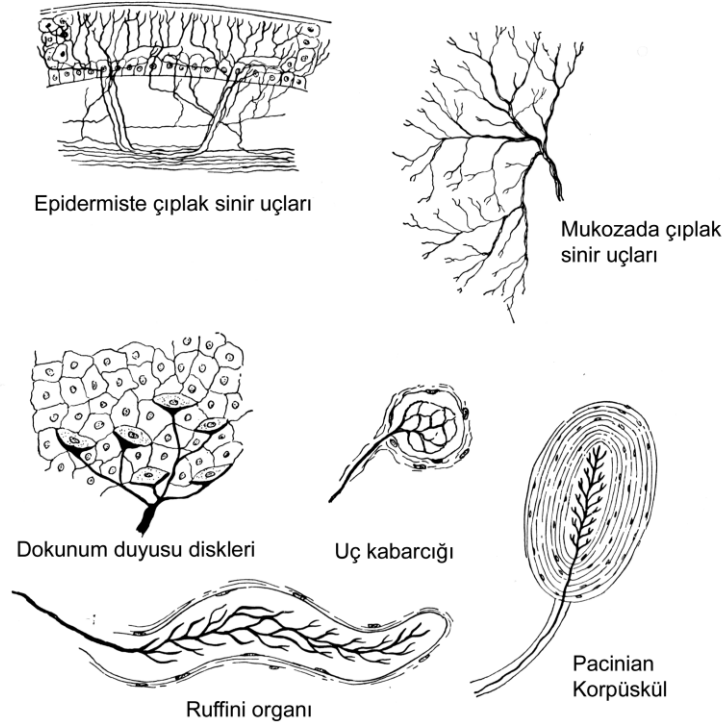
Duygu organları veya reseptörler enerji aktarıcılarını tanımlanabilirler. Mekanik, elektriksel, termal, kimyasal veya ısı enerjisini afferent sinir liflerinde sinir impulslarına dönüştürürler. Enerji bir uyarıcı oluşturur. Gözdeki konilere benzer reseptörler bir çeşit uyarana cevap verebilme yeteneğindedirler. Diğer reseptörler özellikle vücuda geniş bir şekilde yayılmış olanlar uyarıcıların geniş bir spektrumuna cevap verebilme yeteneğindedirler. **Genel reseptörler** vücut içinde veya üzerinde geniş bir dağılımı olan duyu organlarıdır. **Özel reseptörler** ise küçük alanlarda özellikle baş bölgesinde lokalize olmuş reseptörlerdir. Çevresel uyarılara cevap veren reseptörler **enteroseptör**'lerdir. Organizmayı bir düşmanın, besinin veya eşin varlığından haberdar ederler. Bir dış uyarıcı (ışık) aynı zamanda merkezi sinir sisteminde ve endokrin organlardaki günlük veya mevsimsel sıklık değişimleri düzenler. Kaslarda, eklemlerde, tendonlarda, yarım daire kanalları ve utrikulus'ta meydana gelen uyarılara cevap veren reseptörler **proprioceptor**'lerdir. Bu reseptörler kasların aktivitesine göre merkezi sinir sistemini haberdar ederler ve hayvanın bulunduğu ortamdaki değişim ve pozisyonlarına göre input (enerji) sağlarlar. İç çevredeki değişimlere cevap veren reseptörler **interoceptor**'lerdir. Interoceptorler, **visseral reseptörler** olarak da adlandırılırlar. Oysa exteroceptorler ve proprioceptorler **somatik reseptörler**'dir.

Olfaktorial epitelin ve tat tomurcuklarının iki rolü vardır. Uyarıcının kaynağının çevre olması durumunda eksteroseptiftirler fakat duysal yol beyinde sonlandığı ve refleks olarak somatik motor aktiviteyi olduğu kadar visseral motor aktiviteyi sağladıkları için visseral reseptörler olarak da sınıflandırılırlar.

Somatik reseptörler:

Deri reseptörleri

Tüm omurgalıların derisi, yüzeye yakın her yerde balık solungaçları dahil epidermal hücreler boyunca dallanan serbest (çıplak) duysal sinir uçları içerirler ve temas halinde uyarılırlar. (Şekil 13-1). Bu yapılar büyük bir olasılıkla omurgalılarındaki en eski genel deri sinir uçlarıdır. Siklostomatlarda derideki tek genel sinir uçlarıdır. Protopatik duyarlılık olarak adlandırılan duyarlılığı oluştururlar. Bu basit duyarlılık muhtemelen filogenetik olarak en eski duyarlılıktır. Tamamen korumaya yöneliktir. Bir balığın kendisine dokunan şeyin ne olduğunu veya dokunan objenin sıcaklığının 21°C veya 23°C olduğunu bilmesi gerekli değildir. Temas halinde en önemli olan nokta beyinin olası bir tehlikeye karşı haberdar edilmesidir. Uyarılar talamusa çıkarlar ve burada refleks motor aktivitesi hayvanı tehlike karşısında yeniden yönlendirir.



Şekil 13 - 1. Genel somatik ve visseral reseptörler.

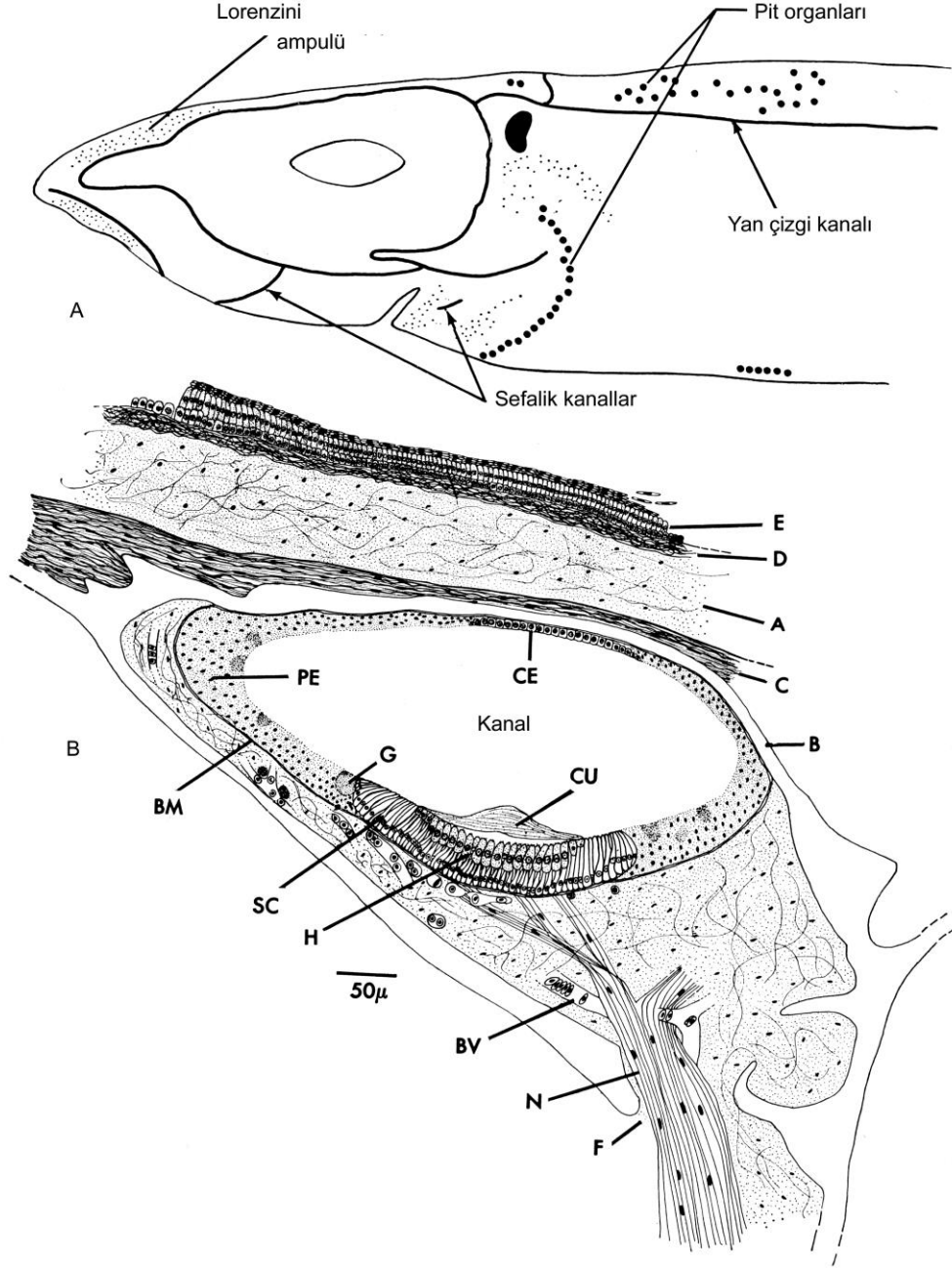
Memelilerde serbest sinir uçlar her bir kılı kaidesinde sararlar. Bir tek kılı dokunulduğunda uyarı algılanır. Uyarının lokalizasyonu serebral korteksin fonksiyonlarındandır.

Epidermiste dallanmış sinir uçlarına ilave olarak, tetrapodlarda dermiste bir kapsülle çevrili soğan şeklinde şişkin serbest sinir uçları vardır. (Şekil 13-1). Epitel benzeri hücrelerle ilişkili sinir uçları halinde olup ince veya kalın bağ dokusu kapsülü ile çevrilmişlerdir. Dermal papilla'ların içlerine doğru çekilmişlerdir. Serebral hemisferlerden gelişmiş olabilirler ve hassas dokunmalar ile ısıya karşı duyarlıdırlar (epikritik duyarlılık). Kuşlar ve memelilerde bu tür küreciklerden çok sayıda vardır. Özellikle kuşların gagalarında memelilerde burun uçlarında ve dış genital organlarda bulunurlar.

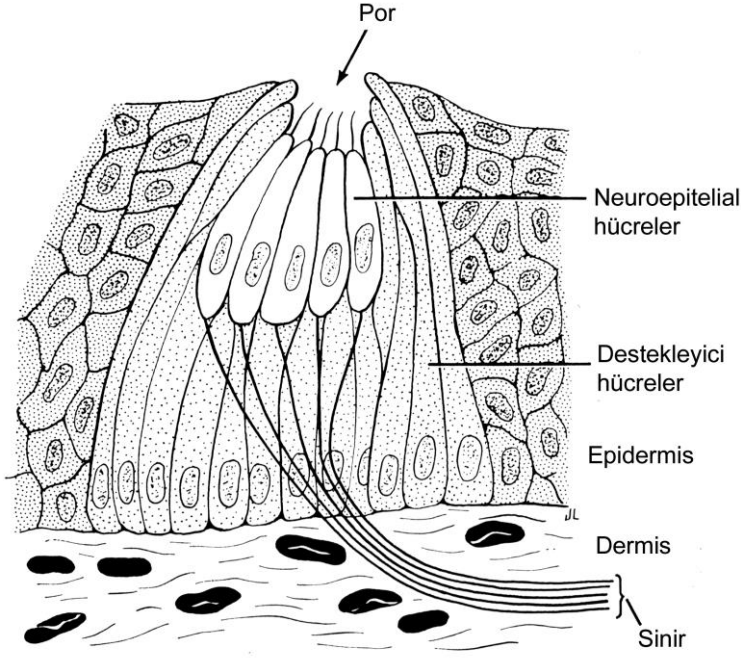
Neuromast organlar:

Siklostomatlar, çeneli balıklar, larval amfibiler ve ergin derin dip kurbağası *Necturus* ve derin dip kurbağası *Xeropus* gibi ergin aquatik amfibilerin neuromastlar olarak bilinen gruplar halinde veya linear seriler halinde epitelial reseptörleri vardır. Balıkların ve amfibilerin zonal çizgi sefalik kanalları, Lorenzini ampülleri, elektrikli balıklarda görülen kapalı Savi vesikülleri, balıklardaki pit organları neuromast organlara örnek gösterilebilir (Şekil 13-2). Neuromast'ların hayvanlardaki farklı konumları, yapısal ve fonksiyonel çeşitliliğe neden

olmasına karşın hepsi sinir ile dolu çukurcuklar veya ampüller halindedirler. En çok farklılaşmış neuromast'lar (eksternal veya çıplak neuromast'lar) epidermiste uzanır ve porlar yoluyla yüzeye açılırlar (Şekil 13.3). Diğerleri deri altında uzanırlar veya dermal kemiklere bile gömülü halde bulunurlar (Şekil 13.2B).



Şekil 13 - 2. A, Bir köpekbalığı derisindeki nöromast organların dağılımı. Bazı tiplerin kesin dağılımı türlere göre değişir. **B,** Bir neuromast organ düzeyinden geçen enine kesitte kemikli balığın yan çizgi kanalı. Kanal dermal kemikte (B) gömülü olan deri altında uzunlamasına devam eder. E, Epidermis; A,C, ve D, dermis. Kanalın epitel tabakası bir basal membran üzerine oturmuştur.(BM) ve bir kübik epitel (CE), bir pseudostrafiyel epitel (PE), goblet hücreleri (G) ve neuromast organı içerir. Neuromast organı sustentaküler hücreler(SC), duyu hücreleri (H), ve bir kupula (Cu)'dan ibarettir. Neuromast organı donatan duyu siniri (N) bir delik aracılığıyla (F) kemiği delip geçer. Bir kan damarı (BV) reseptörün yakınında gösterilmiştir.



NEUROMAST ORGAN

Şekil 13-3. Bir telost'un epitelindeki eksternal (çıplak) neuromast.

yönlendirmesini, düşmanların-dan korunmasını, balık sürüsüne katılmasını ve hareket esnasında proprioreseptörlerde olduğu gibi feedback oluşturmasını sağlayacaktır.

Elektriksel algılama yönünden dikkate alındıklarında, hayvanların çoğunun kasları kasıldığında yeterince elektriksel potansiyel oluşturduğu bilinmektedir ve bu potansiyel kısa mesafelerde örneğin köpek balıklarının neuromast organlarınca algılanmış olur. Elektriksel algılanmanın da Lorenzini ampülleri tarafından gerçekleştirildiği bilinmektedir. Tuzluluk derecesindeki değişiklikte elektriksel potansiyel değişiminin kaynağı olabilir.

Deneysel olarak ta kanal sisteminin sudaki basınçla oluşan dalgalara cevap verdiği gösterilmiştir. Ses dalgaları bu tür titreşimlerdir ancak sistemin sesi algıladığı kuşkuludur. Çünkü belli bir uzunluktaki dalgalar sesle ilişkili duysal hücreleri tipik olarak aktive etmeyebilir. Kuşkusuz ki neuromast sistem, kemoreseptör ve görme organları ile birlikte bilginin merkezi sinir sistemine aktarılmasında önemli rol oynamaktadır.

Neuromast organlar embriyonik ektodermal levhadan meydana gelir ve sonuçta derinin içine veya altına doğru gömülür. Hepsi VII, IX. veya X. kranial sinirler tarafından sinirlendirilirler. Daha sonra da görüleceği gibi zar labirent neuromastların ileri derecede değişikliğe uğramış kanal sistemidir. Bu nedenle neuromast organlar ve zar labirent birlikte akustikolateral sistem olarak da kabul edilirler.

Neuromast organların fonksiyonel birimleri örneğin yanal çizgide küçük duysal hücre grupları olup destekleyici hücrelerle çevrilidirler. Neuromast sistemin fonksiyonu su akımına karşı cevap oluşturmak ve zayıf elektrik potansiyeline cevap vermektir. Su akımları, organizmadan geçen akımdan, avın sudan geçişi esnasında oluşturduğu akımdan ve su ortamında hayvanın hareketlerinden kaynaklanır. Oluşan enformasyon, organizmanın su akımına karşı kendisini

Reptiller'in pit reseptörleri:

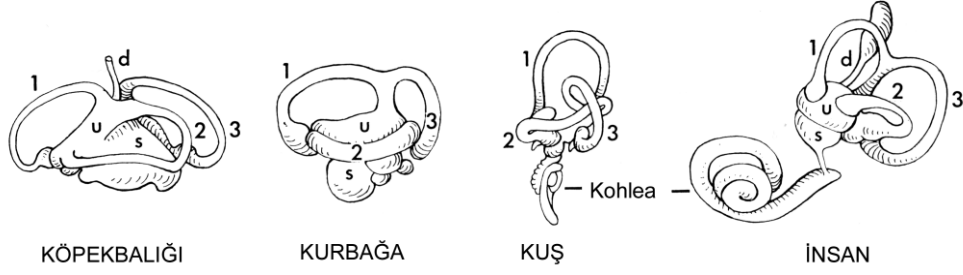
Yılan ve kertenkelelerin pit şeklindeki reseptörleri vardır ve epidermal pulların arasından yüzeye açılırlar. Çeşitli tipte olmakla beraber en yaygın olanları **apikal pit**'lerdir. Bu yapılar özellikle gövdede olmak üzere bütün vücut yüzeyine yayılmışlardır. Her pul ile bağlantılı bir veya iki pit bulunmakla beraber bu sayı yediye kadar çıkabilir. Çoğu kez pit'ten iplik şeklinde kıl benzeri bir yapı uzanır. Çıplak ve kapsüllenmemiş serbest sinir uçları Reptillerde keratinize pulların altına doğru gömüldüğü için apikal pit'ler muhtemelen dokunma ile ilgili uyarıların alınmasına olanak sağlar. Benzer reseptörler (protothrix) bazı balıklarda ve kuyruklu amfibilerde de tanımlanmıştır. Crotalide familyası yılanlarında, boğa yılanları ve akrabalarında bir çift özelleşmiş **pit organ**'ı vardır. Bu pitler termal reseptörler olarak adlandırılırlar ve ısıyı algırlarlar. *Vipera* cinsi yılanlar ısıya çok daha duyarlıdır. Fizyolojik ve davranış çalışmaları 0,001°C lık temperatur değişikliklerini bile algılayabildiklerini göstermektedir. Böylece çevrelerindeki herhangi bir objenin varlığını sıcak kanlı hayvanlar dahil algılayabilirler. Bu algılama objenin ısısının çevreden hafifçe fazla olması halinde gerçekleşir.

Reptillerin pit reseptörleri morfolojik olarak balıkların neuromast organlarına benzerler. Ancak spinal sinirler veya V. kranial sinirlerle sinirlendirilmeleri pit reseptörlerinin neuromast organlardan evrimsel süreçte geliştikleri hipotezini pek doğrular nitelikte değildir.

Zar labirent:

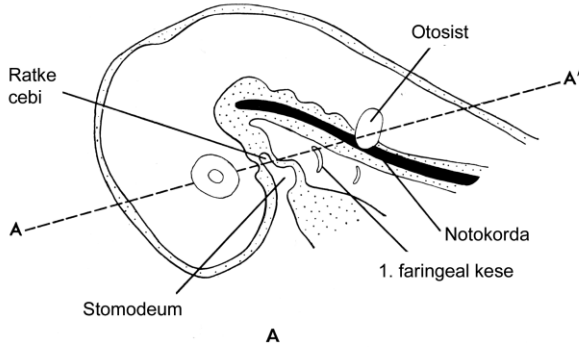
Tüm omurgalılarda arka beynin yanlarında neurokraniuma gömülü bir çift zar labirent vardır. Balıklarda (Siklostomatlar hariç) her labirent 3 **yarım daire kanalı**, bir **utrıkulus** ve bir **sakkulus**'tan ibarettir (Şekil 13-4). Tetrapodlarda ilave olarak **kohlea** (kulak salyangozu) vardır. Anteriör ve posterior kanallar vertikaldir ve bir diğerine dik açı oluşturacak şekilde konumlanmıştır. Üçüncü kanal ise horizontal düzlemde yer alır. Her kanal küçük bir ampulla (kabarcık) içerir. Sakkulus veya utrikulustan dorsal olarak endolenfatik kanal çıkar ve daima küçük veya büyük **endolenfatik kese** ile sonlanır (Şekil 13-4, insan). Bu yarım daire kanalları ve ilişkili diğer yapılar birlikte iç kulağı oluştururlar. Elasmobranş'larda endolenfatik kanal endolenfatik delik yoluyla başın yüzeyine açılır. Petromyzon'lardan sadece iki vertikal yarım daire kanalı ve Myxinid'lerin sadece posterior vertikal kanalı olmasına karşın iki ampulla'ları vardır. Zar labirent **iç kulak**'ın bir diğer adıdır.

Zar labirent embriyonik yaşam sırasında düz bir plak halinde gelişir. Bu plak derinin altına doğru gömülerek sıvı dolu bir vesikül halini alır. Bu vesiküle **otocyst**'te denir (Şekil 13-5). Gelişmekte olan zar labirenti çevreleyen mezenşim otik kapsülün oluşumunu sağlar.



Şekil 13 - 4. Günümüz omurgalılarının sol iç kulakları. 1, Anteriör vertikal kanal; 2, horizontal kanal; 3, posteriör vertikal kanal; d, endolenfatik kanal; s, Sakkulus; u, utrikulus.

Gelişme tamamlandığı zaman iskelette oluşan benzer haldeki kıkırdak veya kemik labirenti işgal eder. Zar labirent ve iskelet arasındaki boşluk perilenfatik boşluktur ve perilenf ile doludur. Perilenf serebrospinal sıvı olarak da kabul edilebilir. Çünkü perilenfatik boşluk meningeal boşlukla temas halindedir. Zar labirentte sıvı ile doludur. Bu sıvı endolenftir ve sudan iki veya üç defa daha viskozdur. Endolenf içinde kalkerli taşlar veya **otolit**'ler vardır (Otolitler insanda protein ve kalsiyum karbonattan ibarettir). Bazı türlerde odacığı dolduracak kadar büyük bir tek otolit vardır. Diğer türlerde, köpek balıklarında olduğu gibi otolitler mikroskobiktir ve çok bol sayıdadırlar. Otolitin çapı ve büyüklüğü türlere göre değişkendir.



Şekil 13 - 5. İç kulağın orijini (otosit'ten), retina (optik çukurdan) ve göz mercekları. A. Embriyonun baş bölgesi. B. Başın A-A' düzleminden geçen enine kesiti. B'nin sol tarafı sağ tarafından biraz daha erken dönemi göstermektedir.

Yarımdaire kanallarının ampüllerinde duysal epitel tümsekleri (**cristae**) yer alır. Sakkulus ve utrikulusta da ise bu kez **maculae** denilen duysal hücreler vardır. Sakkulustaki makula tabanda yer alırken utrikulusta, duvarlarında ve dikey düzlemde yer alır. Sakkulus'un tabanında ayrıca bir çöküntü halinde **lagena** yer alır. Bu yapı tetrapodlarda sesi algılamaya yarayan organdır ve **kohlea** adını alır. Reseptör

bölgeleri olarak kabul edilen bu yerlerde genellikle uzun kirpikli hücreler (**kıl hücreleri**) ile **destekleyici hücreler** yer alır. Kıl hücrelerinden endolenfe siller uzanır ve kıl hücrelerin kaide kısımlarının arasında ve etrafında VIII. beyin sinirinin kollarından gelen sinir uçları bir

ağ oluştururlar. Endolenfin yarım daire kanallarındaki **hemolenf**'in hareketi ampullerdeki duysal hücreleri (krista) uyarır ve hareketi haberdar eder (kinetik duyu). İstirahat halindeyken vücudun pozisyonu ise (statik duyu), utrikulus ve sakkulus içindeki duysal hücrelerin uyarılması ile sağlanır.

Makula'nın uyarılmasına utrikulus ve sakkulus içinde gelişen kalkerli cisimlerin (otolit) pozisyonundaki değişiklik neden olur.

Zar labirentin denge fonksiyonu:

Zar labirentin fonksiyonu başın hareketinin hızlanması ve yavaşlaması, eğilmesi veya dönmesine ilişkin bilgiyi almaktır. Endolenf özel reseptörlere baskı yapar. Bilgi, göz küresinin refleks hareketleri başlatan beynin orta bölgesi ve serebellum bölgesine aktarılır. Bu nedenle de gözlerin daima başın yöneldiği yöne doğru bakar. Dolayısıyla zar labirent göz küresi hareketlerini kontrol eder.

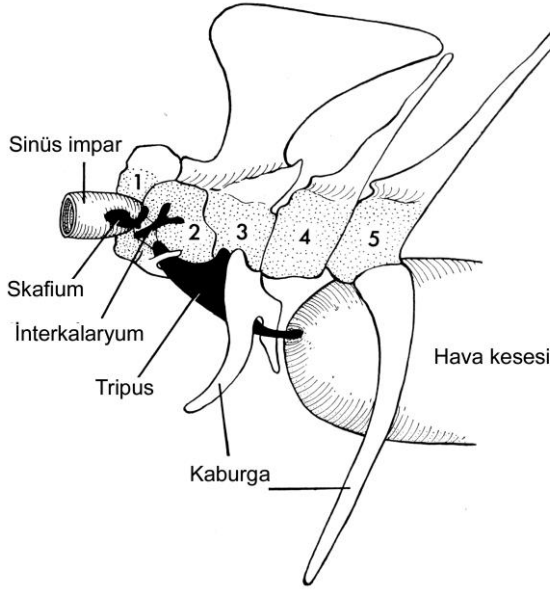
Balık ve amfibilerde baş gövdeye sıkı bir şekilde bağlandığı için zar labirentten gelen bilgi gövdenin oryantasyonunu sağlar. Serebellumdan gelen reflex motor uyarıları boyun, gövde, kuyruk ve ekstremitelerin çizgili kaslarının kasılmasını ve hayvanın herhangi bir pozisyonda rahat duruşunu sağlar. Bu nedenle zar labirent gözde rol oynar ve genel proprioceptive reseptörler refleks olarak vücut duruşunu düzenler böylece dengede rol oynar.

Zar labirentin işitme fonksiyonu:

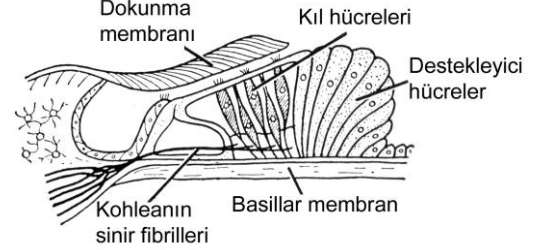
Zar labirentin işitmedeki fonksiyonu filogenetik olarak balıklardan başlar. Bu fonksiyon balıklarda sakkulus'un tabanında yer alan **lagena** ile gerçekleşir. Lagena'nın kendine özgü makula'sı vardır ve bazı balıklarda ses dalgalarından oluşan longitudinal sinusoidal dalgalara cevap oluşturur.

Teleost'ların Cypriniformes (Sazangiller) takımında sudaki ses dalgaları hava kesesindeki aynı frekanstaki hava dalgalarını harekete geçirir ve bu hareket de bir seri **Weberian ossikül** (Şekil 13-6) ile perilenfatik boşluğa dolayısıyla endolenf ve lagenaya aktarılır. Weberian osiküller ilk dört (bazen beş) gövde omurunun transvers uzantıların değişikliğe uğramış şeklidir. Osiküller hava keselerinde başlar ve perilenfatik boşluğun uzantısı olan **sinüs impar**'a karşılık gelecek şekilde sona erer. Ringa balığı gibi balıklarda hava kesesinin sinüs imparla direkt bağlantısını sağlayan tüp şeklinde bir uzantısı vardır. Bu durumda Ringa balıklarının duyduğu söylenebilir.

Atasal balıkların lagenası tetrapodlarda bir kanal olan **kohlea** olarak gelişmiştir. Kohlea'nın evrimi ile duysal hücrelerin sayısında artış olmuş ve duysal epitel **Corti organı** (Şekil 13-7) na dönüşmüştür.



Şekil 13 - 6. Bir teleost'un Weberian osikül (kemik)'leri (siyah renkte). 1-5, ilk beş omurun gövdesi. Sinüs impar perilenfatik boşluğun bir uzantısıdır.

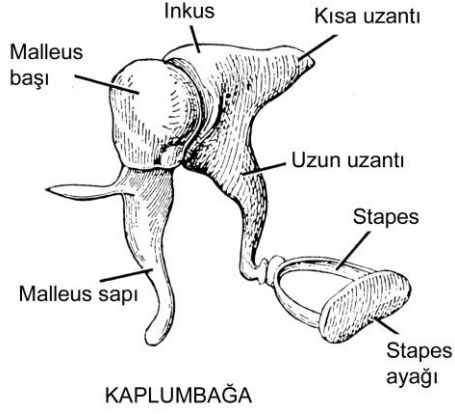


Şekil 13 - 7. Kohlea'da korti organı.

Lagena'yı sinirlendiren sekizinci sinirin lifleri artık kohlea siniri olarak bilinmektedir. Bu nedenle kohlea ve siniri atasal balıklarda yapısal modifikasyonlardır ve tamamen yeni yapılar değildir.

Tetrapodlarda orta kulak:

Tetrapodlarda zar labirente ses dalgalarının iletimi kulak zarı (timpanik membran) dan hyoid kıkırdığın dorsal segmenti hyomandibula, kolumella veya stapes'e doğrudur. Bu kıkırdak veya kemik orta kulak boşluğunda (**cavum typanum**) yer alır. Orta kulak boşluğu Elasmobranchların spirakulumu ile homologtur. Orta kulak boşluğu I. faringeal kesenin bir çıkıntısı olarak meydana gelir. Faringeal kese dışa doğru endodermik çıkıntıyı yaparken, karşısına gelen yüzey içeri doğru, endodermle temas edinceye kadar çökmeye devam eder. Kese delinmediği için ektoderm ve endodermden oluşan membran keseyi dış ortamdan bağımsız kılar. Daha sonra bu iki tabaka arasına doğru itilir ve gerçek tympanik membran veya kulak zarı oluşur. Orta kulak boşluğu hyomandibulaya doğru büyür ve hyomandibulayı çevrelemeye başlar. Aynı zamanda bağımsız bir mezenşim kitlesi de hyomandibulayı sarar. Sonuçta hyomandibula, kolumella veya stapes orta kulak boşluğunda bağımsız hale gelir.



Şekil 13 - 8. Bir memelinin orta kulak kemikleri.

Orta kulak boşluğu yaşam süresince östaki basıncı yoluyla yutakla bağlantılı halde kalır. Östaki borusu timpanik zarın her iki tarafındaki atmosferik basıncı dengelemesini sağlar. Tetrapodlarda sesin timpanik zarla iletilmesi temel yol olmakla beraber, Urodel'ler, Apoda'lar ve birkaç Anura ve bazı kertenkelelerde kulak zarı ve orta kulak boşluğu bulunmaz hatta Urodel'lerde kolumella vestigial'dir (Aquatik Urodel'lerde yanıl çizgi sistemi bulunduğu için, işitme ile ilgili yapıların yokluğunu kısmen karşılamaktadır.). Kulak zarının bulunmaması halinde kolumella Urodel'lerde squamosal kemikle, yılanlarda, bazı kertenkelelerde ve bazı soyu tükenmiş reptillerde quadrat ile temasa geçtiği için bu hayvanlarda kemik yoluyla olan ses iletimi ağız boşluğunun tabanı, alt çene ve öndeki dudakların yoğun bir substratla (su veya yer) teması halinde arttırılır. Hyomandibula'dan zar labirente uzanan yol balıklar sudan karaya geçmeden önce de vardı. Çünkü primitif koşul olarak bilindiği gibi hyomandibula otik kapsülle eklemlenir (Şekil 5.20).

Tetrapod'ların dış kulağı

Su ve kara kurbağalarında timpanik zar başın yüzeyinde yer alır. Reptillerde, kuşlarda ve memelilerde başta daha derindedir ve hava dolu nasal geçidin yani dış kulak kanalı (external auditory meatus)'nın sonunda yer alır. Memelilerde pinna olarak adlandırılan eklentisi ses dalgalarını toplar ve dış kulak kanalına doğru yönlendirir. Dış kulak ve dış kulak kanalı birbirinin sinonimi olarak kabul edilebilir.

Saccus vasculosus

Elasmobranş balıklar, gonoid balıklar ve teleost'lar pitüiter bezin posteriyör lobunun hemen arkasında diensefalonun ince tabanında kese şeklinde bir çıkıntı içerir. Kesenin ince duvarları çok damarlı olduğu için bu organ saccus vasculosus (infundibular organ) olarak bilinmektedir. Keseyi astarlayan epitel destek hücreleri ile duysal hücreler içermekte. Duysal

Memelilerde embriyonik üst çene ve alt çene kıkırdaklarının posterör kısımları da aynı zamanda genişleyen orta kulak tarafından kuşatılırlar. Bu nedenle memelilerde orta kulak boşluğunda üç kemik vardır: çekiç, örs, özengi (Şekil 13-8).

Tüm omurgalılarda kolumella veya stapes, otik kapsül duvarındaki oval pencerenin tam karşısında gerili sekonder timpanik zarla tutunmuş haldedir. Buzarın titreşimi perilenfe aktarılır ve buradan da endolenfe aktarılır.

hücreler silli olup siller kese içindeki serebrospinal sıvıya uzanmaktadır. Duysal hücrelerden uzanan sinir lifleri hypothalamus ve diğer beyin merkezlerinde sonlanırlar.

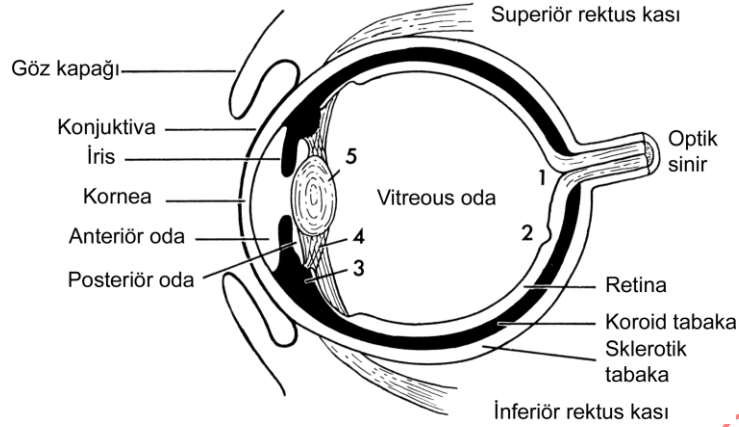
Kuşkusuz ki bu bir duyu organıdır, ancak hangi fonksiyonları yerine getirmektedir? Deneyisel veriler hala mevcut değildir. Bu organın serebrospinal sıvının hareketi ile stimule edildiği varsayılmıştır. Kese, derin deniz balıklarında iyi geliştiği, tatlısu formlarında az geliştiği ve sığ sularda yaşayan balıklarda ise çok daha az geliştiği için derinlik detektörü olabilir. Cyclostomat'larda, akciğerli balıklarda veya daha yüksek organizasyonlu balıklarda hatta Urodel'lerin kese şeklindeki posteröör lobları bu isimle adlandırılrsa bile bu konumda gerçek bir sakkulus vaskulosus'a rastlanmamıştır. "Saccus vasculosus" terimi *Amphioxus* 'ta tamamen farklı bir yapı için kullanılmaktadır.

Işık reseptörleri:

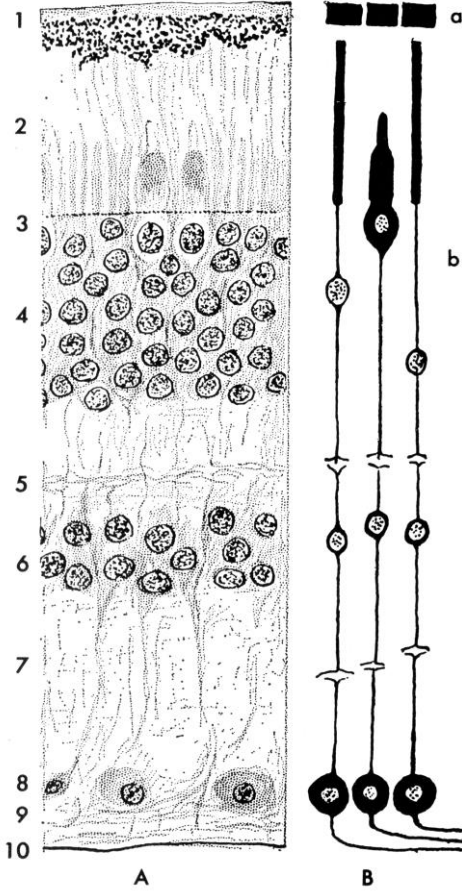
Işık reseptörleri veya fotoreseptörler, yansıyan ışık dalga boyunun dar bir spektrumuna karşı duyarlıdır. Spektrumun sınırları türler arasında değişkendir. Omurgalılarda iki fotoreseptör takım vardır. Lateralde çift haldeki gözler ve medianda tek haldeki gözler.

Lateral gözler: Lateral gözlerde reseptörlerin yer aldığı yer **retina**'dır. Retina, sıvı dolu vitreous odacığın arkasında yer alan sinir dokusu ve synapslar bakımından zengin bir membrandır (Şekil 13.9). Retina, embriyonik ön beyinden soğan şeklinde bir çıkıntı halinde gelişir, daha sonra çift duvarlı optik kadehi oluşturmak üzere invaginasyona uğrar (Şekil 13.5). Bu kadeh optik sap yoluyla beyine bağlanmak üzere bir bağlantı yüzeyi içerir. Optik çukurun, ışığın ilk defa kırıldığı tabakası retinanın sinirsel tabakası halini alır. Bu tabakanın bazı hücreleri çomak veya konileri oluşturmak üzere farklılaşır. Diğer hücreleri bipolar hücrelere ve optik sinir hücre gövdelerine farklılaşır (Şekil 13.10). Optik sinir hücre gövdeleri histologlar tarafından ganglionik hücreler olarak adlandırılırlar. Uzun çıkıntılar geliştirirler ve bu çıkıntılar optik sap boyunca gelişir ve beyine doğru uzanırlar. Bu uzantılar optik siniri oluşturur. Tanımdan da anlaşıldığı gibi retina beyinden gelişir ve hiçbir zaman tamamen beyinden ayrılmaz.

Optik çukuru çevreleyen embriyonik mezenşim, pigment bakımından zengin **koroid tabaka** ile fibröz özellikli **sklerotik tabaka**'yı oluşturur (Şekil 13.9). Koroid tabaka anteriörde yuvarlak veya yarık şeklinde **pupil** adı verilen bir yapı ile delinmiştir. Koroid tabakanın pupili çevreleyen kısmı **iris diyafram**'dır. Diyaframa iki takım intrinsik göz küresi kasları (Reptil ve kuşlar dışında düz kaslar) gömülüdür. Bir takımı dilatör (gevşetici) kaslardır, ışınal olarak yer alırlar ve pupil'in çapını genişletirler. İkinci takım ise konstriktör (sıkıştırıcı) kaslardır, halka şeklinde dizilirler ve kasılmalarıyla pupil'in çapını daraltırlar. İris'in periferinde yer alan diyafram balıklar hariç "**ciliary body**" (**kirpikli cisim**) olarak bilinen ve kirpiksi kaslardan oluşan bir halka şeklindedir.



Şekil 13 - 9. Omurgalı göz küresi (sagittal kesit). 1. kör nokta; 2. fovea; 3. siliar kas; 4. suspansör ligament; 5. göz merceği.



Şekil 13 - 10. Retinanın sinirsel tabakası. A. Histolojik görüntüsü, B. Sinaps alanlarını gösteren şema. Işık retinaya girer (tabaka 10) ve diğer tabakalardan geçerek çomaklar ve konilere doğru gider. 1 ve a, pigmentli epitel, 2. koni ve çomak tabakası, 3. eksternal sınırlayıcı membran, 4. koni ve çomakların nukleusları, 5. dış moleküler tabaka, 6. bipolar bağlantı fibrillerin hücre gövde tabakası, 7. iç moleküler tabaka, 8. ganglion hücreleri tabakası (optik sinir fibrillerinin hücre gövdeleri), 9. optik sinir fibrilleri tabakası, 10. internal sınırlayıcı membran, b. çomak ve koniler.

Suspansör ligamentler kirpiksi cismi merceklerle bağlantılı hale getirir. Kirpiksi kasların kasılıp gevşemesi karada yaşayanlarda merceğin eğilip bükülmesini sağlar ve böylece uzak veya yakın görmeye uyumu sağlar. Balıklarda kirpikli kaslar bulunmadığı için ve merceğin eğimini sağlayamadıkları için teleost'larda özel bir yapı,

merceğin uzaklığa göre uyumunu sağlar. Sıkıştırıcı, gevşetici ve kirpiksi kaslar otonom sinir sisteminin kontrolü altında çalışırlar. Göz küresinin sklerotik tabakası göz beyazı olarak görülebilir. Pupil'in ön tarafında sklerotik tabaka şeffaftır ve **kornea**'yı oluşturur. Korneadan bakıldığında pupil'in etrafında pigmentli iris diyaframı görülür. Pupil siyah olarak görülür çünkü göz küresinden çıkan ışık yoktur. Göz küresinin ekstrasik kasları (rektus ve oblik), sklerotik tabakaya eklenirler. Kan damaları ve sinirler sklerotik tabakayı delerler. Sklerotik tabaka genellikle fibröz olmakla beraber, balıklarda kısmen veya tamamen kıkırdığımsı

olabilir. Kuşlarda ve reptillerde (yılan ve kertenkeleler hariç) içinde kemiksi sklerotik plaklar gelişebilir. Göz merceği yüzey ektodermiden kalınlaşmış bir plak halinde gelişir ve optik çukur'a gömülür.

Mercek arkasındaki oda (vitröz oda) pelte benzeri viskoz yansıtıcı bir madde ile doludur (**vitröz humor**). Kuşların vitröz odacığına optik sinirin girdiği yere yakın yerde pigmentli ve oldukça damarlı pervane şeklinde Pekten adı verilen bir levha uzanır. Reptillerde benzer ancak daha küçük konik bir uzantı vardır. Pekten'in rolü varsayımda bulunmaktadır. Mercek ve iris diyaframı (arka oda) ve iris diyafram ile kornea (ön oda) aquos humor ile doludur.

Göz küresinin dış yüzeyi veya parmak ile dokunulabilen kısmı **bulbar konjunktiva** olarak bilinen şeffaf bir deri ile örtülüdür. Bu örtü göz kapağının iç yüzeyi üzerindeki palpebral konjunktiva ile doğrudan doğruya devam eder. Palpebral konjunktiva, göz kapağının tipik dış derisi ile devam eder.

Tetrapodların çoğunda orbit çukuruna yerleşmiş ve konjunktivayı temiz ve nemli tutmaya yarayan iki epidermal bez vardır. **Lakrimal bez** sulu bir sıvı salgılar, üst göz kapağının arkasında yer alır, fakat amfibilerde zayıf olarak gelişmiştir. **Harderian bez** ventrolateral olarak konumlanmıştır ve daha viskoz bir sıvı salgılar. Bazı memelilerde insan dahil bulunmaz.

Karanlık yerlerde yaşayan mağara semenderleri, balinalar, köstebekler ve bazı balıklarda dejenere olmuş gözler vardır veya göz kapakları doğumdan sonra açılmaz.

Median gözler: Pineal ve parapineal organlar atasal fotoreseptördürler ve lateral gözlerde olduğu gibi diensefalonun bir evaginasyonu olarak gelişirler. Ancak lateral olmaktan öte dorsal olarak gelişirler (Şekil 12.6). Median dorsal reseptörler atasal balıkların tüm büyük gruplarında ve çoğu atasal amfibi ve reptillerde bulunurlar. Bugün bile seyrek değildirler.

Pineal ve parapineal cisimler Petromyzontia'da ışığa duyarlıdır. Bu Cyclostomatlarda pineal cisim çift gözlerin arasında pigment içermeyen derinin altında yumru şeklinde oyuk bir çukur içinde yer alır. Oyuğun üst duvarı merceği oluşturan birkaç hücre tabakası içerir ve bu hücrelerin altında ganglion hücreleri yer alır. Bu hücrelerin uzun olan uzantıları diensefalonun sağ tarafındaki sinir merkezi ile birleşirler. Pineal gözlerin, yan gözler gibi özelleşmemelerine ve hayal oluşturmamalarına karşın, ışık yoğunluk farklarına duyarlı oldukları gösterilmiştir. Petromyzontia'nın parapineal gözü temelde yapısal olarak pineal gözle benzerdir ve buradan uzanan sinir lifleri diensefalonun sol tarafında sonlanır.

Bazı ganoidlerde ve bazı aşağı teleost'larda pineal cismi çevreleyen tüm dokular, yarı şeffaftırlar ve pineal cisimde kırılan ışık kendiliğinden hareket eden kasları ve pigment hücrelerinin cevaplarını başlatabilir. Bazı anuraların tetarlarının pineal cismi çevreleyen integümentleri yarı şeffaf gibidir. Elektron mikrografları ağaçlarda yaşayan ergin kurbağalarda fotoreseptör işlemlerinin varlığına işaret eder.

Amfibilerden yukarı organizasyonlularda pineal cismin histolojik olarak bezsi görünümüleri vardır. Hücrelerin duysal olabilecekleri dikkate değerdir ancak aşağı organizasyonlulardaki fotoreseptör hücrelerine benzer hücreleri yoktur. Bu duysal hücrelerin fonksiyonlarının aydınlatılması gerekmektedir.

Reptillerde parapineal'ler bulunması halinde yarı şeffaf bir doku ile örtülüdürler ve üçüncü göz olarak görev yaparlar ve çoğu zaman parietal göz olarak adlandırılırlar. Mevcut deliller Pineal ve parapineal cisimlerin filogenetik olarak atasal dorsal göz oldukları ve günümüze kadar bunlardan biri ya da diğerinin bu mevcut kapasitesi ile varlığını sürdürdüğünü parapineal cismin daha az kalıcı olduğunu göstermektedir.

Proprioseptörler:

Çizgili kas hücreleri, kas tendonları ve eklem boşluklarının duysal yapılarla (sinir uçları) donatılmışlardır ve çizgili kaslar kasıldığı zaman uyarılırlar. Bu uyarılarla harekete geçen uyarı "propriosepsiyon" (proprio: kendi kendine) olarak tanımlanır.

Bu olay aynı zamanda kinestesiya ve derin duyarlılık olarak bilinir. Afferent uyarıların bazıları bilinç merkezi –memelilerde serebral korteks- ulaşmasına rağmen çoğu daha eski merkezlere özellikle serebellum'a yönelirler. Burada kaslara giden motor uyarıların refleks geçişleri (dönüşümleri) için feed-back sağlarlar. Refleks yayının tamamlanması sonucu yakalamak için ekstremiteleri, alet kullanma, piyano çalma gibi becerilerin performansı için gerekli kas hareketlerini koordine ederler. Propriosepsiyonu algılamak için gözlerinizi kapatın sonra ellerinizi veya ayaklarınızı uzatın veya gözlerinizi döndürün. Bu uzuvlarınızın pozisyonundaki değişikliği algılamanız bilinçli propriosepsiyon örnekleridir.

Çizgili kaslarda proprioseptif sinir uçlarının bir çeşidi Şekil 6.1'de gösterilmiştir. Pasinon kapsüller (Şekil 13.1) ve diğer uç sinirler veya tendonlar da yer aldıkları zaman proprioseptörler gibi görev yaparlar. Kaslardan gelen uç başta sonlanan afferent lifler dışındakiler spinal sinirler yoluyla omuriliğe girerler ve hücre gövdeleri dorsal kök ganglionlarındadır. Omurilikteki büyük ve yukarı doğru beyine uzanan sinir lifleri (Şekil 12-18) kranial sinirler yoluyla beyine girerler ve bu sinir liflerinin hücre gövdeleri beyinde yer alır. Balıklarda yukarıda tanımlananlarla histolojik yapıları aynı olan proprioseptörlerin bulunmadığı anlaşılmıştır. Bununla beraber neuromast sistem, zar labirent dahil bunların yokluğunu kısmen telafi etmektedirler.

Visseral reseptörler

Genel visseral reseptörler

Vücut organları ve kanallarının mukozası, kalp kasları, kan damarları ve kapsüller dahil düz kaslar, mezenterler, iç yapıların zarları genel visseral afferent sinir uçları ile donatılmıştır. Bu uçlar genellikle çıplak olmasına rağmen (Şekil 13.1) pasinian korpüsküller çoğu yerde visseral reseptörler gibi görev yapar. Genel visseral reseptörler mekanik olarak geçirildiklerinde veya kimyasal olarak pylorik midedeki asit gibi bazı maddelerin bulunması ile uyarılırlar. Yutak ve yemek borusu bölgesinde ise dokunma veya sıcaklıkla da uyarılırlar. Genel visseral reseptörler yoluyla oluşturulan normal günlük duysal uyaranlar bilinçli duyarlılık oluşturmazlar. Düz kasların ve bezlerin refleks kontrolünü oluşturan uyarı, esas olarak otonomik sinir sisteminin visseral motor lifleri yoluyla oluşturulur. Çünkü temelde iç çevrenin benzer işleyişi, ister karada olsun ister suda olsun tüm omurgalılarda aynı şekilde olduğu için omurgalılarda aynı şekilde olduğu için visseral reseptörler somatik reseptörlerde olduğu gibi oldukça çok farklı seçici işleve sahip değildirler. Bu bakımdan balıktan insana kadar tüm gruplarda çok az değişiklik gösterirler

Koku alma (Olfaktor) organlar

Olfaktörial epital: koku alma organları özelleşmiş kemoreseptörlerdir. Koku alma organını çevreleyen epitel bir çift ektodermal plaka şeklinde gelişir ve stomodeumun üst tarafında yer alırlar bu plakalar başa gömülecek bir çift olfaktörial (nasal) çukurlar oluştururlar. Çukurların ektodermal astarı, çeşitli duysal, salgı yapan ve destekleyici hücrelere farklılaşır. Hücrelerin bazıları beyin olfaktörial kabarcıklarına girecek şekilde uzantılar geliştirir. Bu hücreler olfaktörial hücreler olup insanda sayıları 50 milyon kadar tahmin edilmiştir.

Balıklarda olfaktörial çukurlar bağdokusu ile çevrilmişlerdir ve olfaktörial keseler olarak bilinirler. Bu keseler loblu yüzgeçliler hariç kör keseler halindedirler. Su akımının keselere girişi ve keselerden çıkışı bellidir. Çünkü her burun deliğindeki suyun giriş ve çıkışını sağlayacak açıklıklar öylesine yerleşmiş ki balığın öne doğru hareketinde su akımının bir açıklıktan girip diğerinden çıkışı sağlanmış olur. Olfaktörial epiteli içeren mukoza epitel yüzeyini arttırmak üzere birçok katlanmalar içerir. Olfaktörial hücreler su akımını düzenler ve sudaki besinler, karşı cins ve muhtemel düşmanlar tarafından uyarılırlar. Primitif olarak olfaktörial uyaranlar hareket kaslarının kasılmasını sağlar, böylece balığın, kokunun kaynağına yaklaşmasını veya uzaklaşmasını mümkün kılar. Koku aynı zamanda otonom sinir sistemini refleks olarak uyarır.

Tetrapodlarda olfaktörial çukurlar oral boşluk veya yutaktaki açıklıklara ulaşabilmek için başta daha derine doğru itilmişlerdir. Bu açıklıklar iç burun delikleridir. Olfaktörial epitel

bu yeni oluşan nasal geçidin ancak bir kısmını astarlayacak şekilde yer alır. Bu durum tetrapodlarda koku epiteli ile solunum epitelinin ayrılması için uygun bir yapılanmadır.

Olfaktorial epitel, olfaktorial hücre gövdelerini balıklarda olduğu şekilde içerir ancak su akımı yerine hava akımı düzenler. Hava akımındaki kokular nemli koku epiteli üzerinde çözünür ve olfaktorial hücreleri uyarır. Balıklar arasında sadece Sarcopterygii'de iç burun delikleri vardır. Sarcopterygii'ler atasal balıklar oldukları için iç burun delikleri de atasal yapılardır.

Cyclostomatlarda diğer omurgalılarından farklı olarak tek dış burun deliği ile bağlantılı tek olfaktorial kese gelişir. Olfaktorial kese kördür (Şekil 8.18), ancak geçit kesenin kaidesinin arkasına kadar uzanır.

Olfaktorial organ, epitel ve bu organla ilişkili beyin kısımlarını içerir. Balıklarda ve memelilerde iyi gelişmiştir. Kuşlarda ise daha az gelişmiştir. Dolayısıyla koku alma duyuları zayıftır.

Vomeronasal (jacobson) organları: Tetrapodlar arasında hatta balıklarda bile olfaktorial epitelin ventral segmenti nasal geçitten az çok izole bir yapılanmaya doğru eğilimi vardır. Böylece bazı türlerle bir dereceye kadar bağımsız olfaktorial organ haline gelmektedir. Bu durum amfibilerin rudimenter formlarında görülür ve evrimsel olarak kertenkele ve yılanlarda tepe noktaya ulaşır. Bu izole olmuş olfaktorial bölge vomer kemiğinin üzerindeki damağın tipik konumu nedeniyle vomeronasal organ olarak adlandırılır. Bu organ aynı zamanda Jacobson organı olarak bilinir. Ürodelerde vomeronasal organlar nasal kanalın ventromedian tabanında basit bir çift derin oluk halindedir (Perennibrach'larda bulunmazlar, Anura'larda kör keselerle temsil edilirler). Her iki durumda da bu organların nasal kanala bir açıklıkları vardır. Kertenkele ve yılanlarda bu organlar tüp şeklindedir ve nasal kanalla bağlantılarını kaybetmişlerdir ve bir açıklıkla oral boşluğun anteriör tavanına ulaşırlar. Bu reptillerde, iki organ da nemli kimyasal algılayıcı cepler olup çatal şeklindeki dilin uç kısımlarında yer alırlar ve her defasında dilin dışarı fırlatılıp ağız boşluğuna geri çekilmesiyle dil üzerinde biriken kimyasalların algılanmasını sağlarlar.

Vomeronasal organlar kaplumbağalarda, timsahlarda ve kuşlarda körelmiş ya da kaybolmuştur, ancak memelilerde de bulunurlar. Monotremat'larda, marsupiallerde ve insektivorlarda iyi gelişmiş olup yalancı damağın üzerinde tüpsü yapılar halinde yer alırlar ve nasal kanala açıklıkları vardır. Bazı kemiricilerde de bu yapılar vardır, fakat birçok memelide körelmiştir ve çoğu kez de embriyo döneminde bulunurlar. İnsanda vomeronasal organlar uterus içindeki yaşamın 5. ayına kadar maksimal boya ulaşırlar ve daha sonra körelirler.

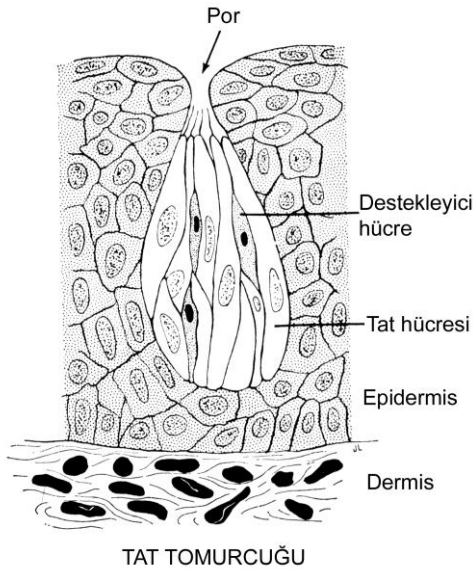
Vomeronasal organların epiteli olfaktorial sinirin ayrı bir bölümü ile donanmışlardır. Aynı zamanda genel duyarlılığı sağlayan 5. kranial sinirin bir dalı ile de donanmışlardır. Her durumda kimyasal algılayıcılar halindedirler. Kertenkelelerde oral boşluk ve dille olan ilişkileri,

koku alma ve tatma arasındaki fonksiyonel ilişkiyi anımsatmaktadır ve bu ilişki çoğu araştırmacı tarafından tartışılmaktadır.

Tat alma organları

Tat alma organları tat tomurcukları halinde tüm omurgalılarda bulunurlar (Şekil 13.11). Her tomurcuk fıçı benzeri demetler halinde veya uzamış tat hücreleri ve destekleyici hücrelerden ibarettir. Bu hücreler merkezi bir kanalın çevrelediği bir çukur içinde konumlanmış olup tat deliği yoluyla dışarı açılırlar.

Her tat hücresinden kanala bir sil uzanır. Tomurcuğun içinde hücrelerin kaide kısımlarını çevreleyen ve hücrelerle temasta olan duysal sinir uçları vardır. Tomurcukta uygun bir konfigürasyonla çözünmüş kimyasal maddeler, tat hücrelerinin kimyasını değiştirir ve böylece sinir uçlarında sinirsel impulslar başlatılır. İmpulslar beyine geçer. Tat hücrelerinin fonksiyonel ömrü 200-300 saattir veya 10 gündür. Bu süre sonunda aşınma, eskime ve terleme sonucu ölürlar ve yerlerini destekleyici hücreler olarak hizmet gören stok tat hücrelerine bırakılırlar. Yeni stok hücreler ise sürekli olarak germinal epitelden farklılaşırlar.



Şekil 13 - 11. Bir maymun dili üzerindeki tat tomurcuğu.

Balıklarda tat tomurcukları oral boşluğun veya yutağın tavanında, yan duvarlarında ve tabanında geniş bir dağılım gösterirler ve su akımı buradan solungaçlara gider. Kedi balıkları sazanlar, gibi dipte beslenen balıklarda tat tomurcukları bütün vücuda kuyruk ucuna kadar yayılmışlardır ve bu balıkların ek bilgi ile donanımlarını sağlamaktadır. Kedi balıklarının ağız çevresinde de bol miktarda bulunurlar.

Tetrapodlarda tat tomurcukları vücutta daha az dağılmışlardır. Kuşlar hariç tüm tetrapodlarda dil üzerinde bulunmakla beraber çoğu tetrapodta damakta ve yutakta yer alırlar. Memelilerde çok fazla, kuşlarda ise çok azdır. İnsan embriyosunda 7 yaşına oranla daha çok sayıda vardır çünkü çoğu tomurcuk embriyonik yaşamda ve çocukluk

döneminde yer değiştirme esnasında başarılı olamazlar ve ölürlar. Memeli fetuslarının doğumdan önce bazı tatları ayırt edebildikleri bilinmektedir.

Tüm omurgalılarda tat tomurcukları VII., IX. ve X. kranial sinirlerin kolları tarafından ağızdan özofagusa kadar donatılmışlardır. Bu donanım insanda gösterilebilir. Dilin anterior yüzeyindeki tat tomurcukları VII. sinir, posterior yüzeyindekiler IX. sinir, glottis'e yakın olanlar X. sinir tarafından donatılmışlardır. Balıkların vücut yüzeyi üzerinde yer alan herhangi bir tat tomurcuğu da VII. sinir vasıtasıyla donatılmıştır.