

8. SOLUNUM SİSTEMİ

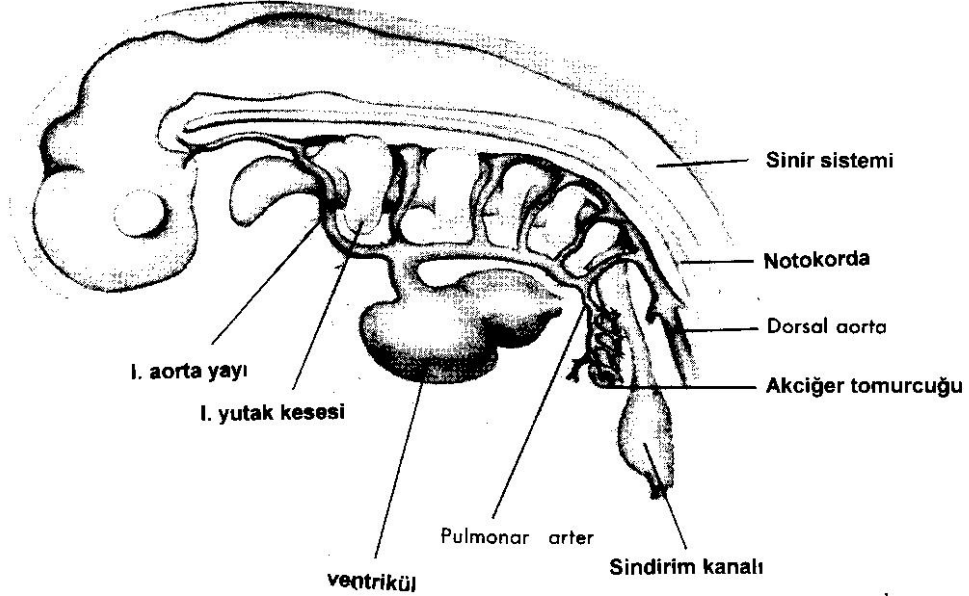
Solunum sistemi organizma ile yaşadığı çevre arasında O_2 - CO_2 değişimini sağlayan sistemdir. Omurgalılarda bu sistemin evriminde sucul ortamdan karasal ortama geçişin büyük bir etkisi olduğu ve ortamın değişimine paralel olarak solunum sisteminde de bir takım değişikliklerin meydana geldiği kesindir. Bu değişikliklerin en belirgin olanı, solungaç solunumundan akciğer solunumuna geçiştir. Larval balıklar ve larval amfibi'ler solunumlarını, yutak yüzeyinden uzanan external solungaçlar ile yutak duvarındaki keselere yerleşmiş olan internal solungaçlar vasıtasıyla yaparlar. Ergin balıklar esas olarak internal solungaçlar; ergin amfibi'ler external solungaçlar, akciğerler, deri ve bukkofaringeal membranlarla solunum yaparlar. Geri kalan tetrapod'lar solunumlarını akciğerlerle gerçekleştirirler. Bazı türlerde yardımcı solunum organları da vardır.

Omurgalılarda solunum sisteminin yapısı, yutak yapısı ile ilişkili olduğundan yutağın ve yutak keselerinin evrimini gözden geçirmek gerekir.

Yutak keseleri ve yutak yaylarının oluşumu: Tüm omurgalıların embriyonik gelişimleri esnasında yutağın iç yan duvarlarında endodermle döşeli bir seri içten dışa doğru **yutak keseleri** oluşur. Yutağın dış duvarında ise tam bu keselerin karşısına gelen yerden içe doğru ektodermle döşeli **ektodermal oluklar** ya da çöküntüler gelişir. Böylece içten dışa doğru oluşan keselerle dıştan içe doğru gelişen çöküntüler; içten endodermle, dıştan ektodermle döşeli ince bir **brankial levha** ile birbirleriyle temas haline gelirler (Şekil 8 -1, 2, 3) . Daha sonra brankial levha delinir ve böylece yutak boşluğu ile dış ortam arasında bir geçit meydana gelir. Bu geçit **yutak yarığı (visseral yarık)** dır. Yarık geçici olabilir ya da sürekli olarak kalır.

Yutak yarıkları, hayvan suda yaşadığı sürece ve solungaçlarla solunum yapıldıkça kalıcıdır. Köpek balıklarında 6 çift yutak kesesi oluşur ve bu 6 çift de yutak yarıklarını oluşturmak üzere delinir. Son 5 çift kesenin duvarlarında oldukça damarlanmış solungaç yüzeyleri gelişir. Dolayısıyla ergin keseleri, **solungaç keseleri** veya **solungaç odaları** haline gelirler. Dışarıya olan açıklık **eksternal solungaç yarığıdır**. I. embriyonik kesenin duvarlarında gelişimi tamamlanmamış solungaç yüzeyi (**pseudobranş**) gelişir ve bu yapının dışarıya olan açıklığı da **spirakulum** denilen küçük bir delik halindedir. Bazı balıklarda embriyonal halde 6

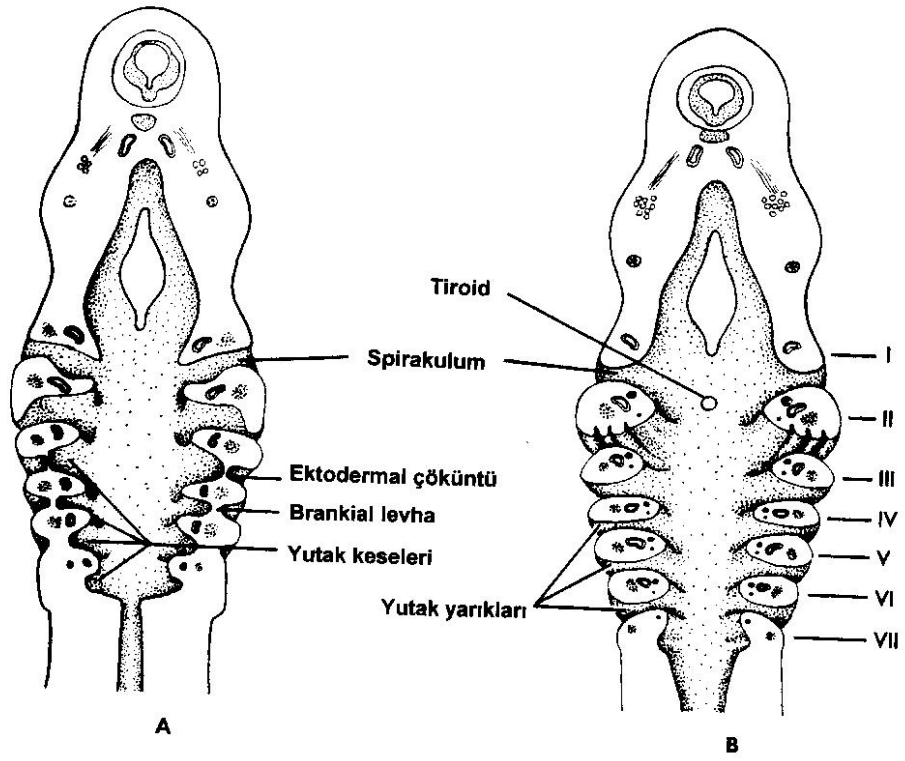
yutak kesesinden fazla kese gelişir. Örneğin bir köpek balığında (*Heptanchus*) 8 çift embriyonik kese vardır ve bunlardan 7 çifti solungaç kesesi haline dönüşür.



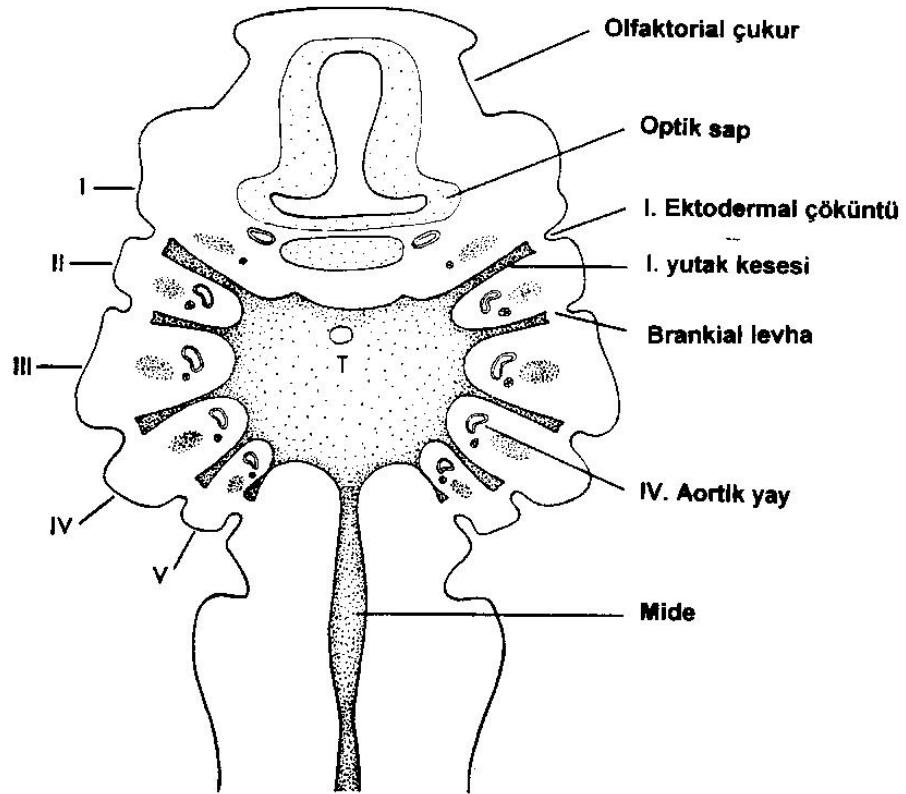
Şekil 8 - 1. Omurgalı embriyosunda yutak yapısının temel modeli. Notokorda sinir sisteminin ventralinde yer alır ve ön tarafa orta beyine kadar uzanır. Faringeal keseler sindirim kanallarının lateral duvarlarının evaginasyonu ile oluşurlar. 6. aortik yay, kalbi ve ventral aortayı dorsal aorta ile bağlantılı kılar (Tipik olarak birinci aortik yay altıncı yay oluşmadan önce kaybolur). Dorsal sinir sisteminin anterior ucu beyini oluşturmak üzere genişlemiştir. Akciğerler tüm omurgalılarda gelişmemesine rağmen atasal bir yapıdadır ve çoğu balıkta yüzme kesesi ile temsil edilir.

Agnatha' da 15 çift kadar kese gelişebilir. Modern kemikli balıklarda 5 çift embriyonik kese vardır ve son 4 çift solungaçlarla ilişkilidir. Eğer hayvan karasal yaşama geçecek ve akciğerlerle solunum yapacaksa embriyoda meydana gelen yutak yarıkları geçicidirler. Reptil, kuş ve memelilerde yutak keselerinde solungaç yüzeyleri gelişmez ve yutak yarıkları da geçicidir. Piliçte gelişen 5 çift keseden sadece üç çifti dışarı açılmak üzere delinir ve tekrar kapanır. Memelilerde sadece anteriördeki bir veya iki kese delinir.

Amfibi'lerin aquatik larvalarında solungaç yarıkları vardır. Fakat metamorfoz esnasında solungaç solunumuna geçilince, yarıklar tipik bir şekilde kapanır. Bazı kuyruklu amfibilerde tam metamorfoz görülmez. Bunlarda iki çift yarık açık kalabilir (*Necturus*, *Amphiuma*). Kurbağa embriyolarında gelişen 6 çift yutak kesesinden 4 çifti tetarlarda fonksiyonel yarık olarak görev yapar. Tetar, metamorfozunu tamamlayıp ergin kurbağa haline gelince bu yarıklar tamamen kapanır.



Şekil 8 - 2. Embriyonik köpek balığında yutak yayları (I - VII) ve yarıkları - Frontal kesit. A. Erken safha, B. Geç safha



Şekil 8 - 3. Embriyonik kurbağa yutağında yutak yayları (I - V), yutak keseleri ve ektodermal çöküntüler. (Frontal kesit). T. Tiroid evaginasyonu

Tetrapodların yutak keseleri solunumla ilgili yapıları veya kalıcı yarıkları oluşturmadığı için birinci kese östaki borusu ve ortak kulak boşluğu, ikinci kese ise memelilerde bademcik keseleri halinde gelişir. Tüm omurgalılarda bir ya da birden çok kesenin endodermal duvarı timus bezini oluşturur. Karasal formlarda birkaç kesenin duvarı da paratiroid bezini oluşturur.

Tüm omurgalı embriyolarında yutak keseleri ve yarıklarının geçici olsa da gelişmesi tüm omurgalıların uzun bir süreden beri akraba olduklarını ve ortak bir stoktan geldikleri fikrini desteklemektedir.

Yutak yayları: Her embriyonik yutak kesesi veya ergin yutak yarığı, bir sonrakinden yutak (visseral) yayı olarak adlandırılan bir doku sütunu ile ayrılmıştır (Şekil 8-1,2). Her yutak yayı tipik olarak belirli temel yapılar içerir. Bu yapılar:

1. Visseral kıkırdak veya kıkırdak kemik veyahutta pre-iskelet mezenşimi (Şekil 5 - 20).
2. Brankiomerik kaslar (Şekil 6-11).
3. Belirli kranial sinirlerin dalları.
4. Embriyoda ventral ve dorsal aortayı doğrudan bağlantılı kılan kan damarı (aortik yay) (Şekil 8-1).

Bu temel bileşenler birinci kesenin ön tarafında bulunduğu gibi sonuncu kesenin arkasında da yer alırlar. Bu nedenle bir yutak yayı, birinci kesenin veya yarığın ön tarafı ve hemen sonuncu kesenin arkasında dıştan ektoderm, içten endodermle çevrili olan ve brankiomerik kaslar, kranial sinirler, aortik yay ve yutak iskelet elemanları ile karakteristik olan bir yapıdır.

Üst ve alt çeneler ile bunlarla ilişkili olan I.kesenin ve yarığın ön tarafında yer alan kaslar, sinirler ve damarlar **mandibular yay**'ı oluştururlar. İkinci kese veya **hiyoid yay** doğrudan doğruya I. kese veya yarığın arkasında yer alır. Geri kalan yutak yayları sadece rakamlar ile ifade edilmektedir. Köpek balıklarında 7 yutak yayı vardır (Şekil 8-2B). Tetrapodlarda daima 4 veya 5 tam yay vardır VI. yay tam değildir.

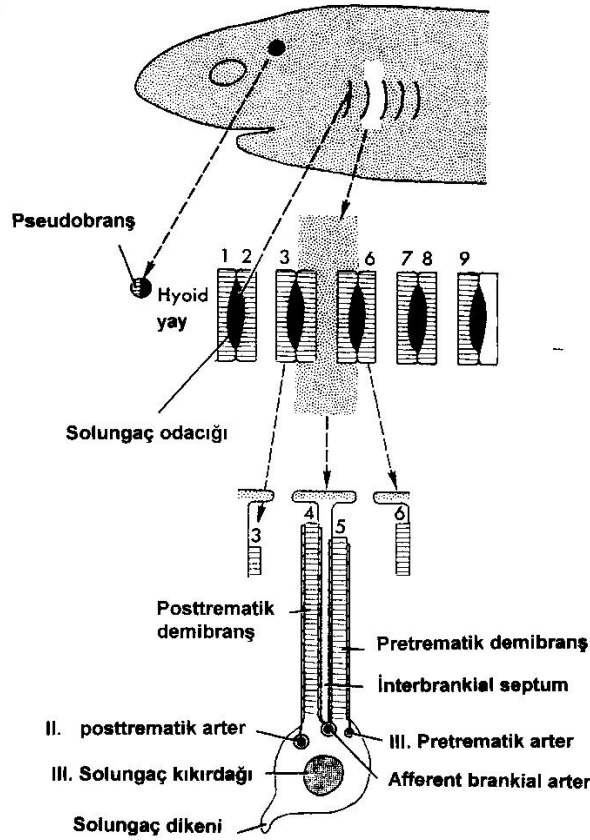
Ergin Solungaçları:

Solungaçlar, tipik olarak balık ve amfibilerin yutakları ile ilişkili solunum organlarıdır. Embriyonal veya ergin halde hiçbir dönemde solungaçlarla solunum yapan amniot yoktur.

Köpek balıklarının solungaçları, hem yapıları hem de diğer gruplarla olan yakınlıkları bakımından genelleştirildikleri için öncelikli olarak dikkate alınacaklardır.

Squalus: Köpekbalığı (*Squalus acanthias*)'nın yutak duvarı solunum için özelleşmiştir. Yutağın yüzeyinde beş external solungaç yarığı serisi görülür (Şekil 8-4). *Squalus*' ta yarıklar operkulumla örtülü değildir. Bu nedenle **çıplak solungaç yarıkları**' dir. İlk dört solungaç kesesi veya solungaç odacığının anterior ve posterior duvarları solungaç yüzeyi veya **demibrans**' ı oluşturur. Son (V.) solungaç kesesi veya odacığı posterior duvarında demibrans içermez. İlk solungaç kesesinin anterior duvarında hyoid kırkırdaklar uzanır. Diğer demibransların ilişkili yapılarla olan yakınlığı Şekil 8-4'te gösterilmiştir. Solungaç kesesinin anterior duvarında yer alan demibrans, **pretrematik demibrans** (pre=önce, trema=delik), solungaç kesesinin posterior duvarında yer alan demibrans ise **postrematik demibrans** adını alır. Bir solungacın iki demibransı **interbrankial septum** ile birbirinden ayrılır. Septum, solungaç kırkırdagından uzanan narin kırkırdagımsı solungaç ışınları ile güçlendirilmiştir. Solungaç kırkırdagından yutağa doğru da solungaç dikenini uzanır.

Bir solungaca ait iki demibrans, interbrankial septum, solungaç kırkırdagı, ilgili kan damarları, brankiomerik kaslar, sinirler ve bağ dokusu bir **holobrans**' ı oluşturur. *Squalus*' ta 4 holobrans vardır. Diğer balıkların demibransları daha az veya çoktur



Şekil 8 - 4. *Squalus acanthias*'ta solunum ile ilgili yapılar. Bir spirakulum, beş çıplak solungaç yarığı, dokuz demibrans (1 - 9) ve dört holobrans. İkinci holobrans (dördüncü visseral yay) enine kesitte ayrıca gösterilmiştir.

Su, yutağa ağız veya spirakulum yoluyla gelir ve solungaç keselerinde demibranslarla temasa geçer. Demibranslar kan kapiler yatakları bakımından zengin birçok solungaç filamentleri içerir. Kapilerlere kan, afferent brankial arterler yoluyla gelir ve efferent brankial arterler yoluyla gider. Su, solungaç kesesinden brankiomerik kaslar yoluyla oluşturulan itme gücüyle çıkar.

I. solungaç yarığının ön tarafında spirakulum yer alır. Embriyoda spirakulum solungaç yarığı ile aynı boydadır. Fakat diğer yarıklarla aynı hızda büyüme göstermez. Solungaç yarığının anterior duvarlarında oluşan demibranslar vestigial haldedirler ve pseudobrans olarak adlandırılırlar.

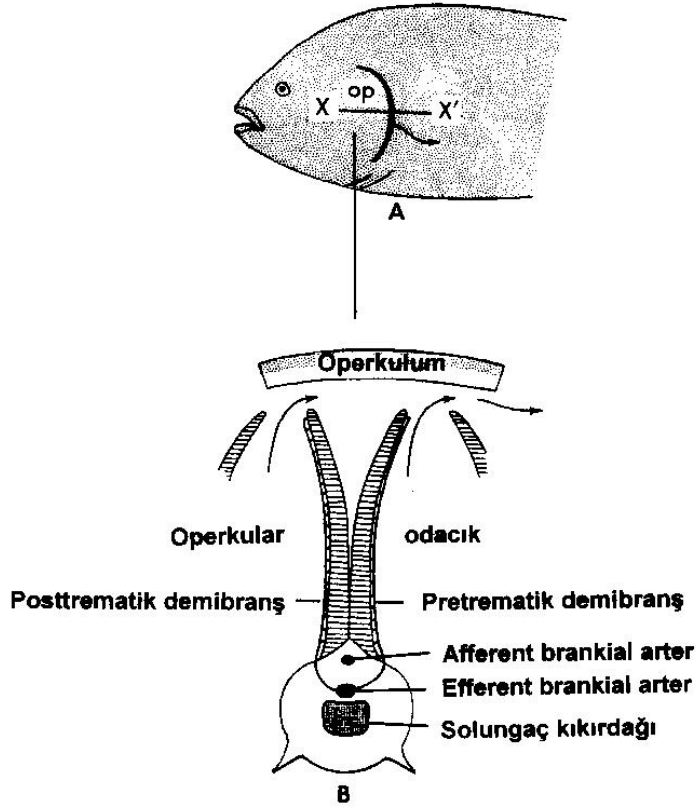
Diğer kıkırdaklı balıklar: Elasmobransların çoğunda 5 solungaç yarığı vardır. *Hexanchus*'ta 6 solungaç yarığı ve bir spirakulum, *Heptanchus*'ta 7 solungaç yarığı ve bir spirakulum vardır ve çeneli omurgalılarda en çok yarık içeren cinstir. Ergin vatozlarda solungaç yarıklarının 5'i de yassılaştırmış haldeki vücudun altında bulunur. Fakat spirakulum dorsalde ve gözlerin arkasında yer alır ve su alınmasında kullanılırlar. Vatozlar dipte yaşarlar. Eğer solunum suyu ventralden alınsaydı bu yolla çamur ve kum da alınmış olacaktı. Ancak embriyonik vatozlarda solungaç yarıkları ve spirakulum, köpek balıklarında olduğu gibi yutağın yan tarafında seri halinde yer alırlar. Bazı ergin Elasmobrans'larda spirakulum bir membranla örtülür.

Osteichthyes (Şekil 8-5). Kemikli balıkların solungaç cihazı temelde *Squalus*'unkine benzerdir. Kural olarak 5 solungaç yarığı vardır. Ancak istisnalar da bulunur. Temel farklar ise aşağıdaki şekilde sıralanabilir:

Kemik operkulumun varlığı: Operkulum veya kemik kapak hyoid yaydan meydana gelir ve solungaç odacıkları (keseleri) üzerinden geriye doğru uzanır. Sonuçta operkular bir boşluk oluşur ve yarım ay şeklindeki bir yarıkla dışarıya açılır. Bu yarık pektoral kemerin hemen ön tarafında yer alır. Birkaç balıkta sağ ve sol operkular boşluklar orta ventral hatta yer alan ortak bir açıklıkla açılır. Operküllerin hareketi solungaç odacıklarından suyun atılmasını sağlar.

Interbrankial septumların redüksiyonu: Kemikli balıklardaki interbrankial septumlar deriye ulaşmaz ve teleostlarda demibranslardan daha kısadırlar.

Spirakulumların kapanması: Spirakulum, atasal Chondrostei'de bulunur. Fakat embriyonik yaşam esnasında modern balıklarda ve akciğerli balıklarda kapanır.



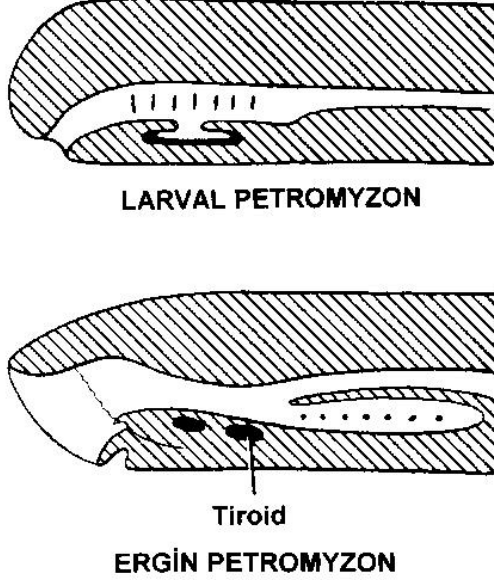
Şekil 8 - 5. A. Teleostlarda operkulumla örtülü solungaç odacıkları, **op.** Operkulum, solungaçların üzerinde hyoid yaydan geriye doğru gelişen kapak. B. x-x' düzlemine göre bir holobranşın enine kesiti. Teleost holobranşında interbrankial septum bulunmayışına dikkat edin. Oklar efferent su akış yönünü göstermektedir.

Demibrans sayılarında azalma: Teleostların çoğu hyoid yay üzerindeki demibranslarını kaybederler. Ancak atasal Chondrostei ve Holostei'de bulunurlar. Bazı akciğerli balıklarda diğer demibranslar da kaybolurlar.

Agnatha: Yaşayan agnat'larda 6-15 çift solungaç kesesi vardır. *Myxinae gulutinosa*'da daima 6 çift solungaç kesesi vardır fakat bu sayı bazen 5 veya 7 çift de olabilir. *Bdellostoma*'nın çeşitli türlerinde 5-15 çift solungaç kesesi vardır. *B. stouti*'de bu sayı 10-15 çift arasında değişmekle beraber en yaygın sayı 12 çifttir. *Petromyzon*'da 8 çift embriyonik, 7 çift ergin solungaç kesesi vardır.

Agnat'larda solungaç keseleri farinkse afferent brankial kanalla, dışarıya ise ayrı ayrı veya birlikte efferent brankial kanalla açılırlar. *Petromyzon*'larda ve *Bdellostoma*'da ayrı ayrı kanallar vardır. Kanalların her biri ayrı açıklığa sahiptir. *Myxinae* ve yakın türlerinde efferent kanallar birleşirler ve her yanda ortak external açıklık yoluyla dışarıya açılırlar.

Metamorfoz esnasında petromyzontia'da farinks, dorsalde özofagus ve ventralde farinkse ayrılır. Böylece erginde farinks kör uçla sonlanmış olur (Şekil 8-6).



Şekil 8 - 6. Larval ve ergin Petromyzon'da solungaç yarıklarının konumu. Siyah olarak gösterilen subfaringeal bezler larval evrede yutağa açılmakta erginde ise izole olmuş kanalsız tiroid bezine dönüşmektedir.

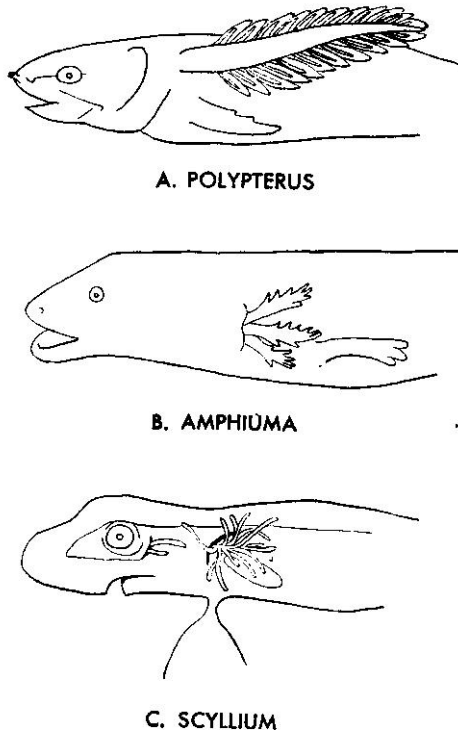
Solungaçların Boşaltım

Görevleri: Çoğu denizel balığın solungaçlarında klor salgılayan bezler vardır. Bu bezler fazla kloru solungaçlar yoluyla dış akım suyuna boşaltırlar. Solungaçlar, deniz balıklarında azotlu artıkların atılmasını da sağlar. Solungaçlar, boşaltım fonksiyonları ile rektal bezler ve böbreklere boşaltımda yardımcı olur.

Larval Solungaçlar:

Eksternal solungaçlar brankial yayların dış yüzünden meydana gelirler. Tipik olarak larval dönemde bulunurlar bu bakımdan da geçici organlardır. Petromyzontia'da, *Polypterus* (atasal chondrostei) ta (Şekil 8-7A), akciğerli balıklar ve bazı

larval teleost balıklar ile coecilidae dahil tüm larval amfibi'lerde bulunurlar.



Şekil 8 - 7. Larval external solungaçlar. **A.** Kemikli Balık, **B.** Amfibi, **C.** Elasmobranch. *Amphiuma*'da operkulum solungaçların üzerinden geriye doğru gelişiyor.

yapıda operkulum gelişir. Bu solungaç serilerinin II.'si internal solungaçlar olarak kabul edilirler çünkü operkular boşluk içerisinde yer alırlar. İnternal solungaçlar damarlarla kuşatıldıktan sonra I. seri fonksiyonunu kaybeder ve atrofiye olur. İnternal solungaçlar tüm tetar safhalarında görev yaparlar. Bu süre kurbağalarda birkaç aydan bir yıla kadar sürebilir. Operkulumlar geriye doğru, ön ekstremitelerin daha sonra tomurcuklanacağı yere kadar büyürler ve içte hapsedilmiş olan ön ekstremiteler daha sonra operkulumları iterek çıkarlar. Metamorfoz esnasında sağ ve sol operkular boşluklar ventralde birleşirler. Sağ operkular yarık daima kapanır, soldaki ise spirakulum (hava deliği) olarak kalır. Ancak bu yapı balıkların spirakulumu ile homolog değildir.

Larval Urodel'ler ve Coecilidae'de operkulum vestigial olarak belirir. Ancak bu yapı hyoid yayın üzerinde küçük bir katlanma olarak kalır. Metamorfoz esnasında solungaç yarıkları kapanır ve solungaçlar geri emilirler. Ancak urodel'lerin iki familyasında (Proteidae ve Sirenidae) solungaçlar yaşam süresince muhafaza edilirler. Böylece tam olmayan bir metamorfoz gösterirler. Ergin *Necturus*'ta external solungaçlar III. den V. ye kadar olan visseral yaylar üzerinde bulunurlar. Yarıkları III. ve IV. embriyonik keseleri temsil ederler.

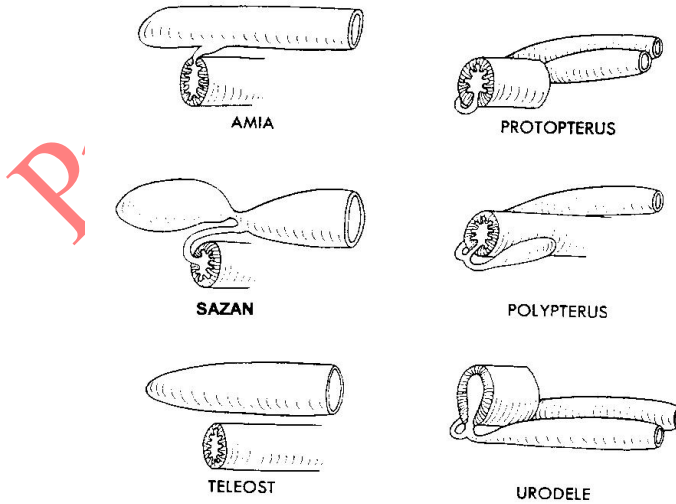
Kurbağa tetarlarında; External solungaçlar, solungaç yarıkları delinmeden önce III., IV. ve V. visseral yayların dış yüzeylerinden parmak şeklindeki çıkıntılar halinde gelişirler. Solungaçlar silli epitelle örtülüdürler. VI. yayın üzerinde de rudimenter solungaç gelişebilir. Daha sonra ağız delinir ve II. - V. ye kadar olan solungaç keseleri dışa doğru delinerek 4 solungaç yarığını oluştururlar. I. kese tipik olarak orta kulak boşluğunu oluşturur. Solungaç yarıkları geliştikleri zaman duvarları, II. solungaç serisini oluşturmak üzere katlanır ve hyoid yaydan geriye doğru kemikli balıklarda olduğu gibi tüm solungaç cihazını örtecek şekilde etsi

Cinsel bakımdan olgun amfibi'lerin, fonksiyonel solungaçları dahil larval vücut şeklini muhafaza etmeleri çevresel ve kalıtım faktörlerinin etkisiyle olsa gerektir. Bazı çevresel faktörlerin etkisiyle (örneğin iyod noksanlığı) tiroid bezi iyi çalışmaz, sonuçta metamorfozun tamamlanmasına engel olur ve böylece larval karakterler kalır. Bu olay Neoteni olarak adlandırılır. Neotenik semenderler gerekli hormon ve minerallerin verilmesiyle metamorfozlarını tamamlayabilirler. *Necturus* gibi diğer hayvanlarda ise metamorfozun tamamlanması ya da durması çevresel kontrol altında olmayıp kalıtsaldır. Bu hayvanlar solungaçlarını kaybetmezler. Genetik olarak metamorfozun durması olayı Paedogenesis olarak bilinir.

Yüzme kesesi ve akciğerlerin orijinleri:

En primitif olandan en çok gelişim gösteren hemen her omurgalıya kadar tüm omurgalılarda embriyonik yaşamları esnasında yutak veya yemek borusundan meydana gelen bir invaginasyonla doğrudan ya da dolaylı olarak atmosfer havası ile dolu bir ya da iki çift kese meydana gelir. Bu pneomatik keseler temel fonksiyonlarına göre akciğer ya da yüzme kesesi olarak adlandırılırlar (Şekil 8-8). Bu tür pneomatik keseleri bulunmayan omurgalılar, agnatha, kıkırdaklı balıklar, birkaç deniz teleost'u ve tam metamorfoz geçirmeyen birkaç kuyruklu amfibi'dir.

Ergin halde iken bu organları bulunmayan bazı elasmobranch ve teleost ise embriyonal halde bu yapılarını muhafaza ederler. Ataları hakkında pek bir şey bilmediğimiz agnatlar hariç, pneomatik keselerini geliştiremeyen omurgalılar hakkında kolaylıkla bu keselerin oluşumunu başlatmak için gerekli genetik faktörlerini kaybetmişlerdir diyebiliriz.



Şekil 8 - 8. Aquatik omurgalılarda yüzme kesesi ve akciğerler. Çoğu teleost'ta embriyonik pneumatik kanal daha sonra kapanır ve yüzme kesesinin barsakla olan bağlantısı kesilir.

Evaginasyondan sonra pneumatik keseler ön bağırsakla olan bağlantılarını bir kanal yoluyla devam ettirebilirler. Bu durumda kanal, hava kanalı olarak hizmet eder veya embriyonik bağlantı kaybolabilir. Bu durumda da ergin kesesi kanalsızdır.

Pneumatik keseler; ilkel formlarda olduğu gibi eğer pneumatik kanalla yemek borusuna açılırlarsa bu keseye sahip balıklara **fizostom**, yüksek organizasyonlu formlarda olduğu gibi pneumatik kanalın sindirim kanalıyla bağlantısı yoksa bu tip keseye sahip balıklara da **fizoglist** balıklar denir.

Keseler solunum organı olarak görev yaptıkları zaman akciğer olarak kabul edilirler. Kanal yoluyla atmosferik havayı içeri alarak oksijeni alır, karbondioksiti dışarı verir ve gaz halinde atmosfere gönderir. Bu özellik akciğerli balıklar, muhtemelen bazı atasal ışın yüzgeçliler (*Polypterus*) ve tetrapodlarda bu keselerin fonksiyonlarından biridir. Akciğerler ön bağırsağa ventralde tek kanal ile bağlanırken bu kanal distalde tipik olarak çift halledir.

Solungaçlı balıklarda olduğu gibi, keselerin temel fonksiyonu hidrostatik olduğu zaman; keseler, yüzme kesesi olarak bilinirler. Hidrostatikliğin anlamı, keselerdeki gazın hacim yönünden refleks olarak düzenlenmesi ve böylece hayvanın özgül ağırlığının etkilenmesidir. Eğer balık deneysel olarak oldukça derin sularda olduğu gibi; artan bir basınçta tutulursa, yüzme kesesindeki gaz hacim olarak arttırılır (Boyle-Mariotte yasasına göre gazın hacmi basınçla ters orantılıdır. Balık derine indikçe basınç artacağından kese küçülecek, derine inildikçe keseye gaz eklenecek, yüzeye yaklaştıkça kesedeki gaz azaltılacak ve böylece kese hacmi ortamla dengelenmiş olacaktır. Kese içindeki gazın hacmi ve basıncı belli bir derinlikte ise ortamla denge halindedir).

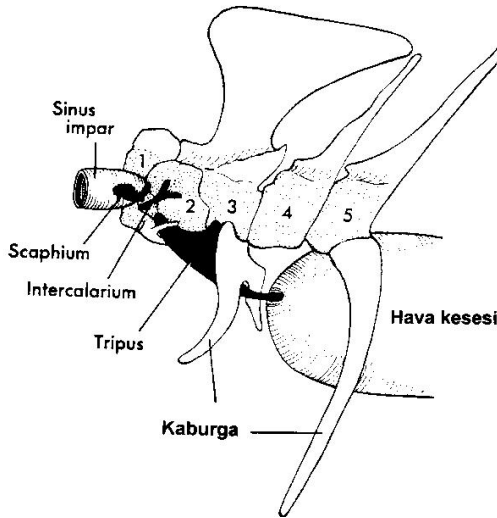
Pneumatik organ, yüzme kesesi olarak görev yaptığı zaman, kanalını kaybeder.

Hidrostatik yüzme kesesindeki gaz kandan gelir. Gaz aktif olarak, kırmızı görünümünden dolayı kırmızı cisim (kırmızı bez) olarak adlandırılan ve keseyi astarlayan belirgin bir şekildeki küçük arter ve ven ağı (**rete mirabile**) 'dan transfer edilir. Bezi donatan arterial yapılar siliak arter'den gelmekte ve venler de hepatik portal vene boşalmaktadırlar. Gaz, kesenin kaudal ucuna yakın yerdeki değişikliğe uğramış epitelden keseye çekilir veya fizostom (açık kanallı) balıklarda olduğu gibi ağız yoluyla hava yutulup keseye doldurulur. Eğer pneumatik kanal varsa hava, keseye doğal olarak yutularak da sağlanır fakat çoğu kez rete mirabile tarafından sağlanır ve kanal da gaz çıkışında kullanılır. Gazın bileşimi balıklara göre farklıdır. Bazı yüzme keseleri her zaman %99 saf azot, bazıları %87'ye kadar oksijen ve tüm

balıklar dört atmosferik gaz (Azot, Oksijen, Karbondioksit ve Argon)'ın izlerini taşır. Derin dip balıklarında Azot, kandan keseye, azot basıncının 10 atmosfere yükselmesine karşı taşınabilir.

Işın yüzgeçli balıklarda yüzme kesesi tek loplu kese halinde olup böbreğin ventralinde ve sölomun tavan kısmında kısa veya uzun bir çıkıntı halinde yer alır. Duvarları elastik doku ve düz kaslar içerir ve omurgaya ait çıkıntılarla desteklenmiştir. İç yüzeyi nispeten düzdür. Pneumatik kanal yüzme kesesini özofagus ile bağlantılı kılar ender olarak ta mide veya yutakla bağlantılı kılar. Aşağı organizasyonlu ışın yüzgeçliler ve primitif teleostlar hariç kanal embriyonal döneme özgüdür. Kanalin bulunması halinde kanal özofagusa daima dorsalden bağlanır fakat sağ ya da soldan girebilir (Şekil 8-8). Yüzme kesesinin bazı türlerde hidrostatik rolü dışında başka fonksiyonları da vardır. Teleost'ların bir alt takımında (Cypriniformes) bir seri küçük kemik (weberian osiküller), yüzme kesesinin anterior ucunu perilymfatik boşluğun çıkıntısı halindeki sinüs impar ile bağlantılı kılar (Şekil 8-9). Yüzme kesesindeki gazın düşük frekanslı titreşimleri, suda aynı şiddetteki dalgalar tarafından uyarılırlar ve titreşimler osiküller tarafından zar labirente aktarılır. Böylece bu balıklar duyabilirler.

Ringa balığı gibi bazı Teleost'larda yüzme kesesinin bir divertikulumu aralarında kemik olmadığı için zar labirentle doğrudan doğruya temas eder.



Şekil 8 - 9. Teleost'larda Weberian ossikül (siyah renkte). 1 - 5. İlk beş omurun gövdesi. Sinüs impar perilymfatik boşluğun uzantısı halindedir.

Bu modifikasyonun bir çeşit işitme cihazı olup olmadığı tam olarak anlaşılmış değildir. Bu özelleşmenin yüzme kesesindeki gaz basıncını refleks olarak düzenlemesi veya derinlik algılama ile ilişkili olması da mümkündür. Birkaç balıkta extrinsik kasların kasılması (spinal sinirlerle donatılmış), yüzme kesesinin gümbürtülü ses çıkarmasına veya havayı kaslı sıfinkterler boyunca bir odadan diğerine ileri geri itme ile kurbağa sesi veya domuz hırıltısı gibi ses çıkarmasına neden olur.

Yüzme kesesi ile akciğerin benzerliği aralarında filogenetik bir yakınlığın olduğunu göstermektedir. Yüzme kesesi ile akciğerlerin filogenetik olarak bir çift genişlemiş posteriyör yutak kesesinden meydana gelmeleri mümkündür. Hem yüzme kesesi hem de akciğer içeren omurgalı yoktur. Akciğerlerin yutak

keselerinden meydana geldiklerini destekleyen bir diğer yapı da Tetrapod hava kanalının proksimal kısmındaki (larinks) kaslarının, iskelet elemanlarını destekler nitelikteki brankiomerik kaslar oluşudur. Hava kanallarının ön bağırsaktan orijinlendiklerinde tek olmaları çift haldeki faringeal divertiküllerin orta hat boyunca birleştiklerini veya keselerden birinin sonradan kaybolduğunu göstermektedir. Keselerden birinin kaybolması akciğerli balık olan *Neoceratodus*'un embriyolojik gelişimi esnasında görülür. Balıklardaki pneumatik kanalın lateral veya dorsale doğru kayması daha sonra meydana gelen bir değişimdir. Kanalın bazı türlerde tamamen kapanması son zamanlarda meydana gelmiş bir mutasyon olarak kabul edilebilir.

Ön bağırsakta meydana gelen pneumatik evaginasyonun orijinal fonksiyonunun, bu konu ile çalışan çoğu araştırmacıya göre, yardımcı solunum organı olduğu şeklindedir. Hidrostatik yüzme organının gereksinim duyulduğu zaman yardımcı solunum organı olarak görev yapabildiği belirtilmektedir. Kuşkusuz ki bu keselerin solunum fonksiyonu görmesi oldukça eskilere dayanmaktadır ve akciğerler *Crossopterygii*'lerde, bu gruptan orijinlenenlerin sürekli karada yaşamaya başlamalarından çok daha önce de vardı.

Akciğerler ve Kanalları:

Chondrostei'lerden *Polypterus*'ta akciğerler asimetric olarak iki lopludur (Şekil 8-8) ve kanalı yutağa ventralden açılır. İç yüzeyi yüzme kesesinde olduğu gibi düzgün değildir ve hava ile temas halinde olan yüzeyi arttırmak üzere en azından birkaç oyuk içerir.

Dipnoi'lerin akciğeri Afrika ve Güney Amerika akciğerli balıklarında olduğu gibi iki loplulu olabilir veya Avustralya'da yaşayan akciğerli balıklardaki gibi tek olabilir. Dipnoilerde kanal özofagusa, ventralden hafifçe sağ taraftan açılır fakat keseler erginde bağırsağın dorsal mezenterinde gelişirler. Akciğerlilerde iç yüzey cep şeklinde bazı bölünmeler gösterir. Hem *Polypterus*'ta hem de akciğerli balıklarda akciğerler VI. embriyonik aortik yaydan çıkan pulmonar arterlerle donatılmıştır. *Polypterus*'ta venler, hepatik venlere dönerken, dipnoi'lerde; tetrapod'larda olduğu gibi sol atriuma dönerler.

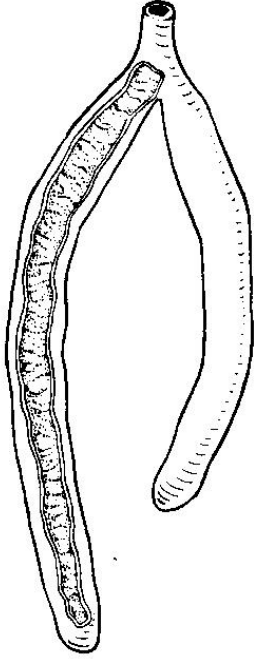
Tetrapod akciğerleri yutağa ventralden giren tek haldeki trake ile bağlanırlar. Trakeler embriyonik VI. aortik yaydan ayrılan pulmonar arter ile donatılmışlardır ve venleri de sol atriuma açılır. İç yüzeyi bölmelidir veya ceplere ayrılmıştır. Akciğerler ve kanalları yüksek tetrapodlarda artan bir şekilde özelleşmeler gösterirler. Amfibi'lerin akciğerleri basittir ve akciğerli balıklarinkine benzerler.

Akciğerlerin embriyogenes'i

Tetrapod'larda akciğerler yutağın kaudal tabanında orta ventral bir evaginasyon olarak meydana gelir (Şekil 8-1). Amfibi'lerin akciğer tomurcukları tıkız çıkıntılar halinde gelişmeye başlarlar fakat daha sonra içlerinde bir lümen gelişir. Yüksek omurgalılarda akciğer tomurcuğu başlangıçtan itibaren oyuktur. Yutak tabanında meydana gelen median açıklık glottis'i oluşturur. Tek haldeki akciğer tomurcuğu iki akciğerin başlangıcını oluşturmak üzere çatallanmadan önce hafifçe uzar (Şekil 8 -16). Başlangıç çatalları, ön barsağın altına doğru ve daha sonra kalbin sol tarafına doğru embriyonik sölomda yer almak üzere itilirler. Söloma itildiklerinde çatallar periton tarafından sarılır ve bu periton daha sonra visseral pleura'yı oluşturacaktır. Amfibi'lerin ve çoğu reptil'in akciğeri sölom içinde nispeten basit keseler geliştikten sonra gelişimini durdurur fakat ileri reptil'lerde, kuş'larda ve memeli'lerde gelişme daha kompleks olarak devam eder.

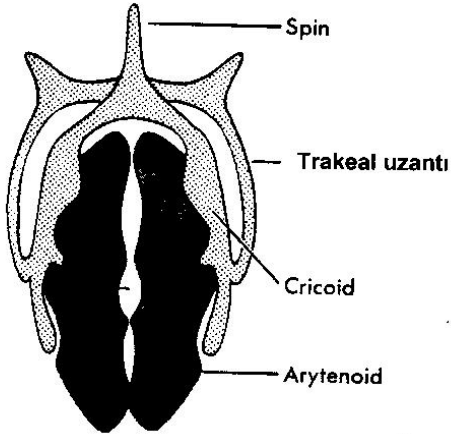
Amphibia:

Amfibilerin akciğeri iki basit kese halindedir (Şekil 8-10). Kuyruklu amfibilerde uzamış, anuralarda gövde tıkız olduğu için şişkin haldedir. Diğer içyapılarla birlikte pleuperitoneal boşluğu doldururlar. Coeciliidae hariç, (akciğerleri rudimenter olduğu için) sol akciğer daima sağdakinden daha uzundur. İç yüzeyi boylu boyunca düz olabildiği gibi proksimal kısmı basit keseler halinde olabilir veya tüm yüzeyi ceplere ayrılmış olabilir. Soluk borusu (trake), daima kısadır. Duvarları küçük kıkırdak levhalar ile veya bir tarafları açık olmak üzere kıkırdak halkalar ile güçlendirilmiştir. Trake daima, sillerle astarlı iki kısa bronş oluşturmak üzere çatallanır fakat bazı aşağı urodel'lerde bronşlar bulunmaz ve iki akciğer trakeye birlikte açılırlar.



Şekil 8 - 10. *Necturus*'un akciğeri

kurbağa türlerinin erkekleri oral boşluklarında çift halde kese benzeri çıkıntılar içerirler (Şekil 7 - 4A - Ses keseleri). Bu keseler derinin altında yer alırlar ve sesi yansıtıcı (rezonatör) keseler halindedirler.



Şekil 8 - 11. Kurbağada gırtlak iskeleti. Glottis iki aritenoid kıkırdak arasında yer alır.

içermezler. Özellikle yutak ve özofagus astarının damar içeren bölgeleri deri ile birlikte solunum membranı olarak görev yapar. Hızlı akan dağ derelerinde yaşayan semenderler sadece birkaç mm boyda, vestigial akciğerlere sahip olabilirler. Akciğerlerin redüksiyonu bu özel habitatta yaşamaya olanak sağlar. Çünkü hızlı akan sularda su üstünde durabilmek bir dezavantajdır.

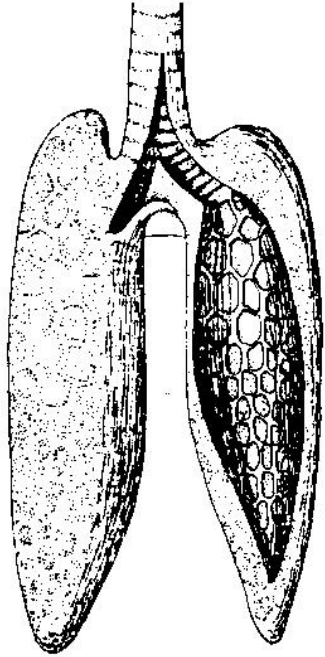
Trakenin anterior ucu olan larinks (gırtlak) *Necturus* gibi bazı urodel'lerde basittir. Larinks yutağa, yarık şeklindeki glottisle açılır. Hiyoid cihazın hemen arkasında bir çift lateral kıkırdak glottisi çevreler. Amfibi'lerin çoğunda bu kıkırdaklar **arytenoid** ve **cricoid** kıkırdak adını alırlar (Şekil 8-11). Kara ve tatlı su kurbağalarında larinks odacığı boyunca gerili halde bir çift ses şeridi uzanır. Oral boşluk ve akciğerler arasında havanın geri ve ileri itilmesi ses şeritlerin titreşmesine ve çeşitli seslerin oluşmasına neden olur. Bu nedenle larinks bu gibi formlarda gerçek bir ses kutusu halindedir. Çoğu kara ve tatlı su

Anura'nın dişileri ile urodel'lerin erkek ve dişileri duyulamayacak kadar zayıf ses çıkarırlar veya hiç ses çıkarmazlar. Perennibrans urodel'lerin akciğerleri, sudaki çözünmüş oksijen miktarının solungaç solunumuna yeterli olmadığı durumlar dışında esas olarak hidrostatik organ olarak görev yapar. Birkaç urodel (Pletodont'lar) de akciğer tomurcukları gelişmez ve yaşam boyu hem solungaç hem de akciğer

Amfibi'lerin akciğerlerine hava, oral boşluğun tabanı ile dış burun deliklerini çevreleyen valvlerin birlikteliği ile pompalanır. Soluk alındığı zaman, dış burun delikleri açılır ve oral boşluğun tabanı mylohyoid ve diğer kasların kasılması ile içeri doğru bastırılır. Atmosferik basınç havayı oral boşluğa doğru iter. Burun delikleri sonra düz kasların etkisiyle kapanır ve ağız tabanı yükselir. Bunun sonucunda da hava glottise doğru ve akciğere doğru itilir (özofagus sıkıştırılmış haldedir ve östaki boruları sadece orta kulak boşluğuna uzanır). Anura'nın erkeklerinde vokal keselerin açıklıkları havanın bu keselere girişini de sağlar. Soluk verildiğinde vücut duvarı kasları pleuroperitoneal boşluktaki yapıları sıkıştırır ve böylece havayı oral boşluğa doğru iter. Daha sonra hava akciğerlere geri pompalanabilir veya açık burun delikleri boyunca dışarıya verilir. Urodel'ler havayı yuttukları gibi dış burun delikleri yoluyla da soluk alırlar. Fakat ağızın tabanı bunlarda da havayı akciğerlere itmek zorundadır. Soluk verme esnasında açık solungaç yarıkları bulunan bazı urodel'ler (örneğin *Siren*) havayı büyük bir güçle solungaç yarıkları yoluyla dışarı verirler.

Reptiller:

Sphenodon'da (Şekil 8-12) ve yılanlarda akciğerler basit kese şeklinde bir yapı gösterirler. Yılanlarda akciğerlerin posteriyördeki $\frac{3}{4}$ 'lük kısmı bölmelidir ve depolanmış (artık) hava ile doludur.



Şekil 8 - 12. *Sphenodon*'da akciğer

Kertenkele'lerde, timsah'larda ve kaplumbağalarda bölmeler büyük odalar halindedirler ve her oda da kendi içinde bağımsız odacıklar içerir. Trakeler iki bronş oluşturmak üzere çatallanmıştır. Her bronş da çeşitli sayıda bronşiole ayrılır. Bunlar da hava odacıklarına uzanır. Bu tip akciğerler çeşitli sayıda sıkıştırılmış hava paketleri içerdiği için süngerimsi yapıdadırlar.

Bacaksız kertenkele ve yılanlarda (bazı siyah yılanlar hariç) sol akciğer bulunmaz veya tamamen rudimenterdir. Amfibi'lerde ve *Sphenodon*'da bronşlar akciğerin

anteriyördeki boşluğuna açılırken, amniot'larda daima orta bölgedeki bir boşluğa

açılırlar. Reptil'lerde trake boyun bölgesinde yer aldığı için uzundur. Trake kıkırdakları ön bölgede tam bir halka oluştururlar ve genelde trakenin geri kalan kısmında dorsal taraf kıkırdak içermez (timsahlar hariç). Timsahlarda kıkırdaklar hem tam halka şeklindedirler hem de kemikleşmiştir. Bronşların duvarlarını düzensiz kıkırdaklar desteklerler. Bazı kaplumbağa'larda ve timsah'larda trake kıvrıntılıdır. Kaplumbağalarda bu durum büyük bir olasılıkla boyunun kabuk içine doğru çekilip kabuktan dışarı doğru uzatılabilmesi ile ilişkilidir.

Reptil'lerin larinksi amfibi'lerinkinden biraz daha gelişmiş düzeydedir. Bir çift aritenoid kıkırdak ile krikoid kıkırdak halka içerir. Timsahlar bunlara ilave olarak, sadece memelilerde görülen tiroid kıkırdağı da içerirler.

Bazı reptil'lerde glottisin anteriöründe epiglotis benzeri, mukus membranından oluşan bir katlanma uzanır. Bu yapı memeli epiglottisinin öncü elemanı olabilir. Bazı kertenkelelerde gırtlak sesi oluşturan vokal şeritler vardır. Reptil'lerin çoğunda ses şeritleri yoktur ve timsahların üreme mevsiminde çıkardıkları böğürme şeklindeki ses dışında ses çıkarmazlar. Reptil'lerin çoğu hava pompası olarak oral boşluğun tabanını kullanmasına karşın bir kısmı akciğerlerini hava ile doldurmada atmosfer basıncından yararlanırlar. Uzun kemik kaburgalarını yukarı doğru kaldırır ve bu hareketle vücut boşluğu genişler. Akciğerin etrafındaki sölom basıncı düşer ve atmosfer basıncı çabucak akciğerleri şişirir. Bu yöntemle akciğerler zorunlu olmaktan öte pasif olarak şişerler. Kaplumbağalar, kaburgalarını solunumda kullanamazlar. Çünkü kaburgalar kabukla kaynaşmış haldedir. Fakat kaslı peritoneal zarların bir kısmı soluk almada aktiviteyi artırırken bir kısmı soluk vermede akciğeri bastırırlar.

Reptil ve kuşların obliq septum ve pleural boşlukları reptil'lerin çoğunda akciğerler, anamniot'larda olduğu gibi diğer iç organlarla birlikte pleuroperitoneal boşluğu doldururlar. Bazı yüksek organizasyonlu reptil (timsahlar, yılanlar ve bazı kertenkeleler) ve tüm kuşlarda, dorsal ve lateral parietal peritondan membransı katlanmalar oluşur. Bu katlanmalar embriyonik pleuroperitoneal boşluğa doğru gelişirler ve her akciğeri kendi pleural boşluğunda (pleura=kaburga) çevrelerler. Kuşlarda katlanmalar sonucu oluşan bölme, konumundan dolayı obliq septum adını alır. Sonuç olarak bu özel reptiller ve kuşların sölomu üç alt bölüme ayrılır:

1. Tüm omurgalılarda görülen *perikardial boşluk*
2. Çift haldeki *pleural boşluklar*
3. Diğer sölomik iç organları içeren *abdominal boşluk*

Memeliler aynı alt bölümlere kaslı yapıdaki diyaframı geliştirerek ulaşırlar. Kalbin kaudal ucundaki transfers septum memelilerin diyaframının ve kuşların obliq septumunun oluşumuna katılır.

Kuşlar:

Kuşlarda akciğer ve kanalları, genel bir reptil yapısı ile karşılaştırıldığında çeşitli bakımlardan farklılıklar gösterirler. Bu farklılıklar:

1. Akciğerlerde vücudun büyük bir kısmını saran hava keselerinin oluşumu
2. Hava kanallarının, akciğerler içinde kör uçla sonlanmayacak şekilde anastomozlaşması .
3. Sirinksin gelişimi ve larinksin vokal organ olarak görev yapmaması.
4. Akciğerlerin pleural boşluk içinde izolasyonu.

Hava keseleri ve pleural boşluklar özelleşmiş birkaç reptilde de bulundukları için kuşlara özgü değildirler. Kör uçla sonlanan ince duvarlı şişebilen divertiküller hava keseleri olarak bilinirler ve vücudun tüm geniş bölgelerine yayılırlar. Pektoral kas tabakaları arasında iç organların içlerine doğru hatta kemik iliği boşluğuna doğru uzanırlar (Şekil 8-13).

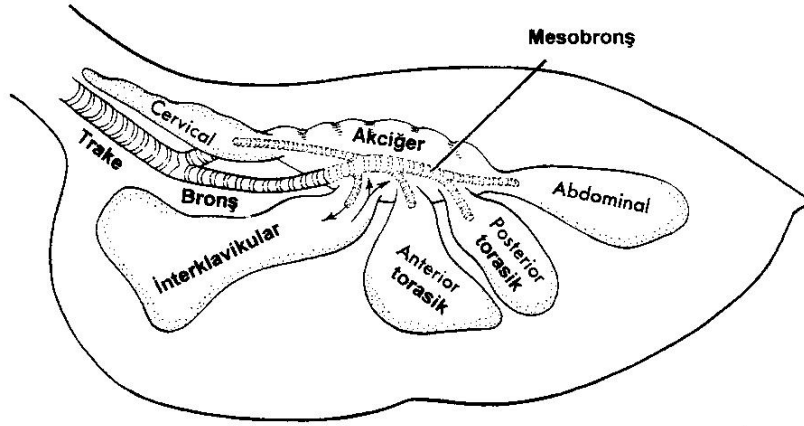
Kuşların çoğunda 5 veya 6 çift hava kesesi vardır:

1. Boyunun kaide kısmında **servikal kese**'ler
2. Furkulanın dorsalinde ve bazen orta hattı boyunca birleşmiş **interklavikular kese**'ler
3. Kalbin yanlarında **anterior torasik kese**'ler
4. Obliq septum içinde **posterior torasik kese**'ler
5. Abdominal iç organlar arasında en uçta yer alan **abdominal kese**'ler
6. Pektoral kasların arasında yer alan ve seyrek olarak bulunan **axillar kese**'ler

Hava keseleri reptil'lerde de bulunurlar fakat çok yaygın değildirler. Bukalemunlarda iç organlar arasında pelvis bölgesine kadar uzanırlar.

Hava keselerinin damar ağı zayıftır ve solunum epiteli bulunmaz, bu bakımdan gaz alışverişinde doğrudan rol oynamazlar. Ancak solunuma önemli derecede yardımcı olurlar. Uçuş esnasında komşu kasların sürekli olarak değişen basıncı ile eklemlerin ve diğer vücut kısımlarının ritmik hareketleri ile bastırılırlar. Böylece körük gibi görev yaparlar ve solunum epiteli üzerinde sürekli olarak sabit bir hava akımı oluştururlar. Diğer zamanlarda ise kaburgalar üzerinde ve obliq septum

da yer alan vücut duvarı kasları bu körüğü çalıştırmak için yeterlidir. Hava keseleri fazla ısıyı dağıttıkları için termoregülatör görevini yüklenirler.



Şekil 8 - 13. Kuşlarda hava keseleri. Axillar kese çok yaygın değil ve şekilde gösterilmemiştir. Hava keselerden recurrent bronş ile taşınır ve akciğerin solunum yüzeyine ulaştırılır. Bir recurrent bronşun pozisyonu çift ok ile gösterilmiştir.

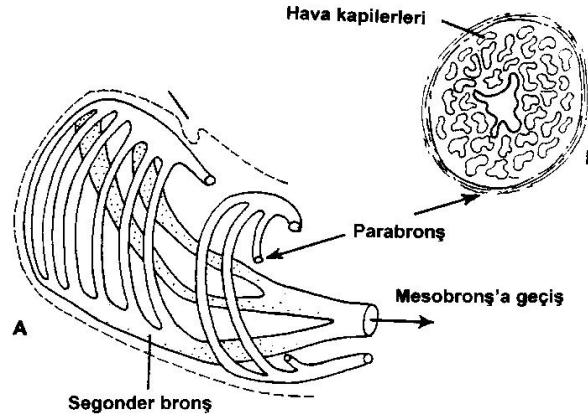
Hava kanalları ve hava akımı:

Kuş akciğerlerindeki hava kanalları çok özel yapıdadırlar (Şekil 8-13,14). Bronşlar her bir akciğere girdikten sonra boşluğun sonuna doğru uzanırlar. Akciğer içindeki bronşlar bu konumları ile **mesobronş** olarak adlandırılırlar. Mesobronşlardan ayrılan kollar, akciğer yüzeyinden çıkarak boyun ve torakstaki hava keselerine girerler. Mesobronşlar en son olarak da abdominal hava keselerine girmek üzere akciğerin kaudal ucundan çıkarlar. Her mesobronşdan **segonder bronş** ayrılır. Segonder bronşlar az çok benzer çapta çok sayıda küçük tüplere ayrılırlar. Bu tüpler **parabronş**'lardır. Parabronşlar diğer sekonder bronşlarla birleşebilecek şekilde çıkıntılar içerirler. Her parabronşu hava kapileri olarak adlandırılan çok sayıda küçük tubül çevreler. Bu tubüller birbirleriyle anastomozlaştıkları gibi parabronşlara da açılırlar. Hava kapillerlerinin astarları (epiteli) aktif solunum yüzeyini oluştururlar. Her hava kesesi de akciğer içinde sekonder bronşlarla recurrent bronşlar vasıtasıyla bağlantılı olup havayı keselerden geri alıp akciğerdeki kanal sistemine verir.

Embriyonik yaşam esnasında trake, bronşlar, sekonder bronşlar ve parabronşlar yutağın orta ventral bölgesinde tek kese halindeki akciğer tomurcuğundan meydana gelirler. Rekurrent bronşlar ise hava keselerinden meydana gelirler ve sekonder bronşlarla bağlanmak üzere akciğere yayılırlar.

Soluk alma esnasında hava atmosferik basınç ile hiç durmadan mesobronşlara ve hava keselerine geçer ve böylece hava keseleri şişer. Hava keselerine yapılan basınç veya sıkıştırma ile hava rekurrent bronşlar yolu ile

akciğerlerdeki sekonder bronşlara ve parabronşlara geçer. Havanın doğrudan mesobronşlara geri dönüşü valvler vasıtasıyla önlenir. Hava parabronşlara ait, hava kapillerlerinin solunum yüzeylerinden yavaşça ve sürekli olarak akar. Daha sonra mesobronşlar, bronşlar, trake, farinks, nasal geçit ve dış burun delikleri yoluyla dışarı çıkar. Akciğerlerin kör uçla sonlanmayan ve anastomozlaşmış kanal sistemi nispeten serbest ve sürekli bir hava akımını mümkün kılar ve böylece geniş bir solunum yüzeyi sağlar. Hava kapillerlerindeki hava sabit ve hava keselerinin körük etkisiyle tamamen değişebildiği için kuş akciğerleri tamamen temiz hava içerirler. Bu durum akciğerlerinde kısmen oksijen miktarı azalmış ve solunmamış artık hava içeren omurgalılarınkinden farklıdır. Bu nedenle kuşların solunum sistemi kuşların uzun uçuşları için gereksinim duyulan yeterli oksijeni sağlamada oldukça etkili ve uyumlu bir yapıdır.



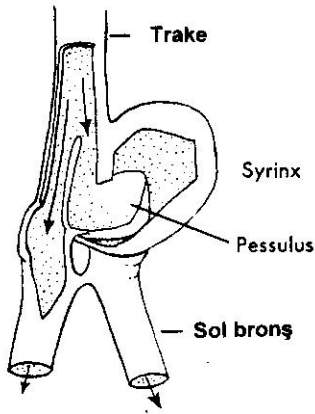
Şekil 8 - 14. Kuşların akciğerinden küçük bir bölüm. **A**, Büyük kanalları bağlantılı kılan parabronşlar gösterilmektedir. **B**, Parabronşlardan enine kesitte hava kapillerlerinin görünümü. Şekilde ayrıca hava keseleri ile mesobronşlar arasındaki hava akım yönü de gösterilmiştir.

Trake, syrinks ve larinks:

Kuşlarda trakenin uzunluğu genellikle boyun uzunluğu ile orantılıdır. Ancak daha uzun ve kıvrıntılı olabilir. Trake halkaları kemiksi yapıdadır ve çoğunlukla dorsalde tamamdırlar. Bronşların çatallaştıkları yerde kuşlara özgü bulunan küçük veya büyük boyda özel bir ses kutusu (sirinks) bulunur (Şekil 8-15).

Sirinksler 3 tiptedirler: *Bronşotrakeal*, *trakeal*, *bronşial*.

Bronşotrakeal tip sirinkste son birkaç trake halkası ve ilk bronşial yarım halka, genişlemiş haldeki hava yansıtıcı oda (tympanum)'nın duvarlarını destekler. Bu odacıkta sirinks astarının membranimsı uzantıları yer alır. Bu odada yarım ay şeklinde membran taşıyan kemiksi pessulus bulunabilir. Hava akciğerlerden çıktığında ve çizgili sirinks kasları kasıldığında, membranlar gerilir ve kuş sesi çıkmaya başlar. Bronşotrakeal sirinks median konumlu veya asimetric olabilir.



Şekil 8 - 15. Yabani ördekte asimetric brankotrakeal sirinks. Oklar, soluk alma havasının izlediği yolu göstermektedir.

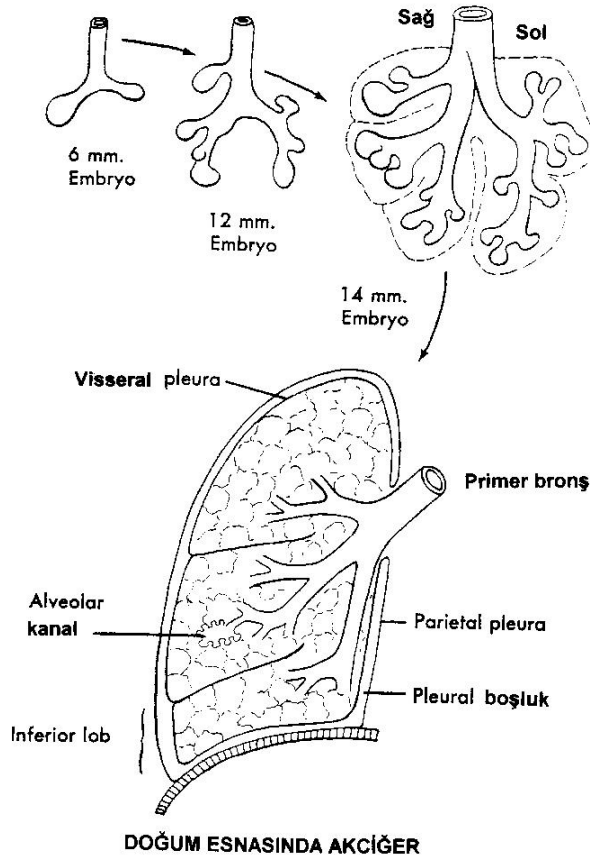
Diğer iki sirinks tipi basittir. **Trakeal sirinks**'te, son birkaç trake halkasının yan parçaları yoktur sonuçta membranimsi duvarlar titreşir ve böylece kuş sesi oluşturulur. **Bronşial sirinks**'te kıkırdaklar birlikte çekildiği zaman iki bronşial kıkırdak arasındaki membran, bronşun bir lümeni şeklinde katlanır. Bu basit ses şeridinin titreşimiyle de ses oluşur.

Kuşların larinksi ses şeritleri içermez ve larinksin ses organı olarak bir fonksiyonu yoktur. Aritenoid kıkırdak ve kemikler glottisin kenarlarında yer alır ve bunları krikoid kıkırdaklar izler. Krikoid çoğu kez ayrı bir dorsal segment olan prokrikoid içerir. Tiroid kıkırdak bulunmaz.

Memeliler:

Memelilerin akciğerleri çok odacıklıdır ve loplara ayrılmıştır. Sağdaki loplar soldakinden fazladır. İnsanda sol 2, sağ 3 lop halindedir (Şekil 8-16). Tavşanda her yanda 3 lop vardır ancak sağ posterior lop alt loplara ayrılmış haldedir. Kedilerde sol 3, sağ 4 lopludur ve birkaç alt lop vardır. Balinalar, sirenler, filler, perissodaktiller ve *Hyrax*' ta akciğer loplara ayrılmaz. Monotremat ve sıçanlarda sadece sağ akciğer loplara ayrılmıştır.

Trake, dorsalde düz kaslarla birleştirilmiş ve tam olmayan kıkırdak halkalarla desteklenmiştir. İki primer bronşa çatallanır. Her bronş akciğere girer, sekonder ve tersiyer bronşlara dallanır. Tersiyer bronşlar çok sayıda bronşiolelere ayrılır. Bronşioleler tekrar tekrar dallanırlar. Bronşların ve büyük bronşiolelerin duvarları düzensiz kıkırdak levhalar ile desteklenmiştir. Kıkırdaklar küçükbronşiolelerde bulunmazlar. Terminal bronşioleler ince duvarlı **alveolar kanallar**'a açılırlar. Alveolar

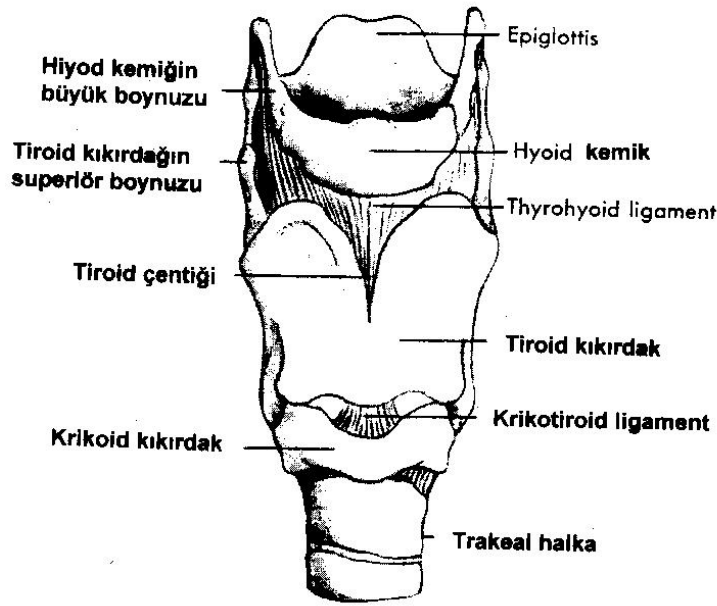


Şekil 8 - 16. Memeli akciğerinin gelişimi

kanalların duvarları **alveol kümeleri**'ni veya solunum ceplerini oluşturmak üzere çıkıntı oluşturmuşlardır. Alveol sayısı insanda 400.000-1.000.000 arasındadır. Her alveolar kanal birbirine benzerdir fakat aşağı tetrapodlarınkinden çok daha küçüktür.

Memeli larinks iskeleti, glottisi dorsalde çevreleyen bir çift **aritenoid kıkırdak**, birinci trakeol kıkırdak halkasının anteriöründe halka şeklinde **krikoid kıkırdak** ve tek halde (kalkan şeklinde) **tiroid kıkırdak** içerir (Şekil 8-17). Tiroid kıkırdak memelilerden daha aşağı organizasyonlu omurgalılarda sadece timsahlarda bulunur. Kuşlarda olduğu gibi, krikoidin dorsal segmenti halinde **prokrikoid kıkırdak** bulunabilir. Glottisin anteriöründe yutak duvarından kıkırdak özellikli epiglottis gelişebilir. Bazı türlerde (insan, tavşan v.b.) küçük kıkırdaklar (**cuneiform corniculat'** lar v.b.) da aritenoid kıkırdak ile ilişkili olarak gelişir. Hiyoid kemiğin posteriyör boynuzu tiroid kıkırdakla eklemlenir ve tiroid ile hiyoid, aynı zamanda tirohiyoid ligament ve kaslarla bağlantılıdır. Tüm omurgalılar arasında en yüksek ve en farklı frekansta ses çıkarabilen hayvanlar memelilerdir. Larinks odacığının sefalik kısmında tiroidin anteriör kısmı ile aritenoid'in posteriyör kısmı arasında bir çift etsi yapıda ses şeridi uzanır. Bu ses şeritleri larinks duvarının iç katlanmaları olarak

gelişirler ve larinksin mukoz membranı ile örtülü elastik bağ dokusundan ibarettirler. İntrinsik larinks kaslarının kasılması ile bu katlanmaların gerilmesi sonucu ses oluşturulur. Bazı memelilerde gerçek ses şeritlerinin anteriöründe daha narin yapıllı çift halde yalancı ses şeritleri yer alır. Kedilerde yalancı ses şeritlerinin titreşimi ile kedi mırılaması oluşur. Gerçek ses şeritleri su aygırı gibi bazı memelilerde bulunmazlar.



Şekil 8 - 17. İnsan larinx'i. Frontal kesit.

Besin partikülleri herhangi bir şekilde larinkse girerse burada mukusla örtülürler ve sillerin yardımı ile farinkse geri gönderilirler. Siller aşağıya doğru küçük bronşiolerde devam eder.

Memeli diyaframı ve pleura'nın morfogenezi :

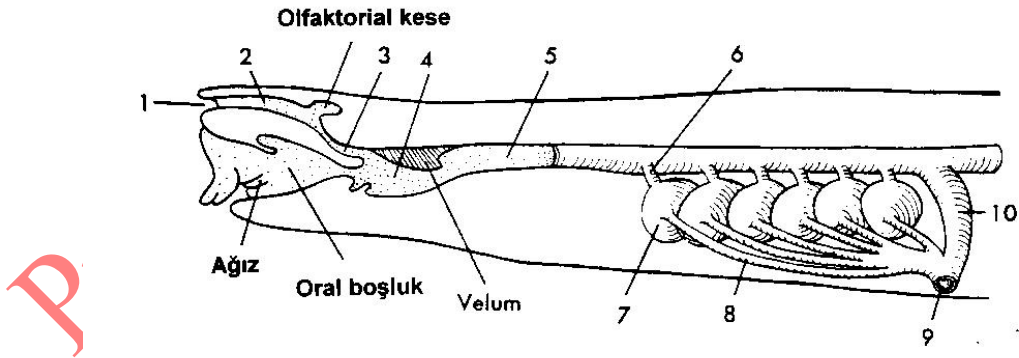
Memelilerde tendon benzeri ve kaslı yapıda olup kubbe şeklinde gelişen diyafram, sölomu torasik ve abdominal boşluklara böler. Kubbe şeklindeki yapı toraksa doğru gelişir. Diyafram, memelilerin solunumunda rol oynayan kaburgaları destekler. Diyafram kaslarının kasılması ile diyafram düzleşir ve böylece torasik boşluğun hacmi büyür. Diyafram ve kaburgaların birlikte etkileri sonucu akciğerin etrafındaki basınç azaltılmış olur. Böylece atmosferik basınç ile hava hemen akciğerlere dolar. Soluk verme, kısmen kaburga kaslarının ve diyaframın gevşeme fazına pasif olarak geçişi ile olur. Güçlü soluk verme için kas etkisi gerekmektedir.

Diyafram, pleuroperitoneal zarlar sölomik boşluğuna doğru ilerlediklerinde gelişirler ve kalbin kaudal tarafındaki septum transversum (transvers bölme) ile birlikte son kaburga düzeyinde bir bölme oluşturur. Bu bölmenin zarımsı kısmı servikal miyotomlardan orijinlenen vücut duvarı kasları tarafından sarılır. Transvers bölme, diyaframın merkezde yer alan tendonuna katılır. Diyaframın tamamlanması ile ayrı bir torasik bölme oluşturulmuş olur.

Embriyonik akciğerler gelişen torasik boşluğu dolduracak duruma geldiklerinde periton etraflarını bir iç örtü gibi sarar ve kalbi kuşatan median septum (**mediastinum**) un yanlarında yer alırlar. Böylece her akciğer ayrı bir pleural boşluğu doldurur. Her pleural boşluğun peritonu torasik duvarların iç yüzeyini astarlar ve **parietal pleura** adını alır (Şekil 8-16). Bu periton aynı zamanda diyaframın sefalik yüzünü de astarlar ve diyafragmatik pleura adını alır. Pleura aynı zamanda bronşların ve pulmonar arterlerin girip çıktığı akciğerin kök kısmının üzerinden döner ve visseral pleura olarak akciğeri tamamen sarar. Bu pleuralar tarafından örtülen boşluk ta pleural boşluktur.

Nasal delikler ve nasal kanallar:

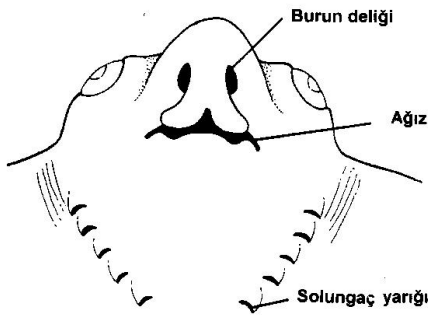
Balıkların çoğunda dış burun delikleri olfaktorial epitel içeren olfaktorial keselere açılırlar. Çoğunlukla bir bölme ile ayrılmış iç ve dış açıklıkları vardır. Burun deliği agnat'larda dorsomedian açıklık halindedir. *Petromyzon*'da burun deliği nasal kanala açılır. Nasal kanal olfaktorial keselerin biraz ötesinde kapalı ucla sonlanır.



Şekil 8 - 18. *Myxinae glutinosa*'da soluk yolu. Lateral den görünüş. 1, Burun deliği; 2, nasal kanal; 3, nasofaringeal kanal; 4, velar oda; 5, farinks; 6, afferent brankial kanal; 7, solungaç kesesi; 8, efferent brankial kanal; 9, birleşik external solungaç odacığı; 10, faringokutenos kanal. Solungaç keseleri ve kanalları çift haldedir fakat sadece sol taraf gösterilmiştir.

Myxinae'de (Şekil 8-18) nasofaringeal kanal ile farinkse açılır ve solunum suyunun yutağa geçişine olanak verir. Çünkü ağızı içeren bukkal tünel başka fonksiyonlar için görevlendirilmiştir.

Choanichthyes (choana: tnel Őekliinde aıklık) olarak ta bilinen Sarcopterygii'de nasal kanallar olfaktorial keselerin tesine kadar devam ederler ve oral boŐluđu **internal nares** (i burun delikleri) olarak aılırlar (Őekil 5-29). Fakat akciđer solunumu yapan bu balıklarda hava ađız yoluyla yutulur ve nasal kanal hava almada kullanılmaz. YaŐayan Crossopterygii olan *Latimeria*'da i burun delikleri yoktur. Nasal kanallar sadece tetrapodlarda hava geiŐi iin bir nasal geit halindedirler. Elasmobranchlarda oronasal oluk her burun deliđini ađız kŐeleri ile bađlantılı kılar (Őekil 8-19). Vatozlarda oluđu yan duvarlarının birlikte bklmeleri sonucu oluk tp halini alır. Aynı iŐlem ile Sarcopterygii, amfibi ve amniot'larda da oronasal oluk nasal kanala dnŐmŐtr.

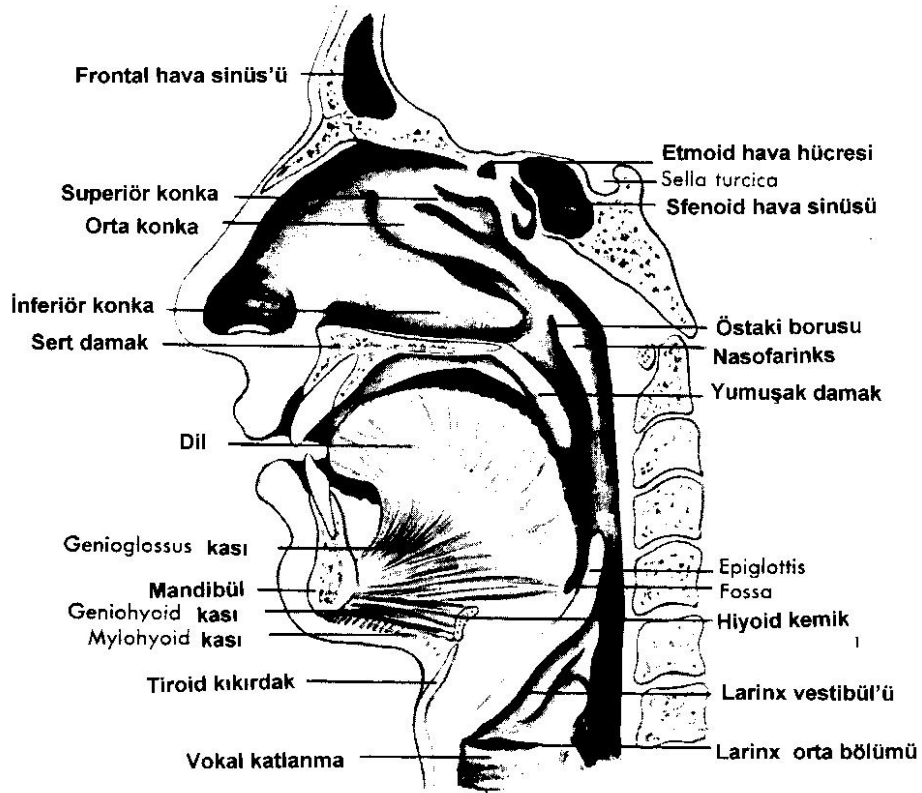


Őekil.8 - 19. Vatoz'da burun deliklerinin ađızla olan bađlantısını sađlayan oral oluđu nrnm (ventralden).

Segonder damađın oluŐumu ile nasal kanallar damađın sonuna kadar uzanırlar. Segonder damađı daha geliŐmiŐ olanlarda i burun delikleri daha da teye aılırlar. Bu nedenle Sarcopterygii ve amfibi'lerde segonder damak bulunmadıđı iin i burun delikleri ađız boŐluđuunun n tarafında yer alırlar ve lateral konumludurlar.

AŐađı organizasyonlu reptil'lerde ve kuŐlarda ađız boŐluđuunun daha gerisindedir ve ortaya yakındır. Timsahlarda i burun delikleri oral boŐluđuun olduđu gerisindedir. Memelilerde nasal kanal yumuŐak damađın zerinde yer alan nasofarinkse aılır.

Tetrapodların dıŐ burun deliklerinin primitif rol ortamdaki havanın olfaktorial epitele ulaŐmasını sađlamaktır. Yksek organizasyonlu omurgalılarda olfaktorial epitel nasal kanalların st taraflarında yer alır ve kanalın ventral kısmı trake ve bronŐlarda olduđu gibi bezsi epitel ierir. Memelilerin nasal geitlerinde tm hava turbinal elementlerin (concha. őekil 8-20) epiteli altında uzanan, ven plexusu (damar ađı) tarafından ısıtılır. DıŐ burun deliklerindeki kıllar buruna dŐen partikl ve bcekleri szmek zere bir filtre gibi iŐ grrlar. Memeli kafa iskeletinin bazı kemikleri nasal kanala aılan **hava sinsleri** ierirler. Bu da vokal sesin resonansını arttırır. Memelilerde etli ve kısmen kıkırdađımsı burun geliŐebilir ve dıŐ burun deliklerini karakteristik pozisyonlarında tutar. Balinalarda bu zellikte bir burun yoktur. DıŐ burun delikleri hava delikleri halindedir ve dorsal konumludur. Bazı balinalarda iki delik daha sonraki geliŐme esnasında median burun deliđi haline gelir.



Şekil. 8 - 20. İnsanda segonder damak ve üst solunum yolları, Sagittal kesit. Concha, turbinal elementleri içermektedir.

Yardımcı solunum organları:

Ergin balıklar solunumlarını esas olarak solungaçlarla sağlarlar. Aquatik amfibi'lerde kloak, rektum, oral boşluk veya yutak astarları solungaçlara yardımcı olur veya onların rolünü üstlenir. Amfibi'lerde deri yoluyla solunum oldukça yaygındır. Karasal ortamda yaşayan omurgalılarda ise deri keratinleştiği için solunumda etkili olarak kullanılamaz. Pratikte tüm embriyonik omurgalılar solunum organları gelişinceye kadar solunumlarında yumurta sarısı kesesi ve vitellus dolaşımını kullanırlar. Ovovivipar omurgalılar, marsupial'lerde olduğu gibi solunumda uterus duvarı ile teması olan yumurta kesesini kullanırlar. Embriyonik vivipar balıklarda perikardium, solunum zarını oluşturmak üzere genişlemiştir ve bu balıklarda embriyonik anal solungaç filamentleri de bulunur. Reptil'ler, kuşlar ve marsupial'ler hariç memelilerde allantois ve allantoik (umbilikal) damarlar daha sonra yumurta kesesi ve vitellin damarlarının yerine geçer. Allantois korion ile birlikte solunum organı olarak görev yapar.