

EGE ÜNİVERSİTESİ FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

(YÜKSEK LİSANS TEZİ)

***HELIX ASPERSA* MÜLLER, 1774
(GASTROPODA: PULMONATA)'ÜN AKTİF,
İNAKTİF, ERGİN VE JUVENİL FORMLARINDA
SEREBRAL GANGLİYON NÖROSEKRESYON
HÜCRELERİNİN HİSTOLOJİK OLARAK
ARAŞTIRILMASI**

Nermin BİTER

Biyoloji Anabilim Dalı

Bilim Dalı Kodu: 401.04.00

Sunuş Tarihi: 18.12.2007

Tez Danışmanı: Prof. Dr. Gürsel ERGEN

**Bornova - İZMİR
2007**

III

Sayın **Nermin BİTER** tarafından yüksek lisans tezi olarak sunulan “**Helix aspersa Müller, 1774 (Gastropoda: Pulmonata)’ün Aktif, İnaktif, Ergin ve Juvenil Formlarında Serebral Gangliyon Nörosekresyon Hücrelerinin Histolojik Olarak Araştırılması**” başlıklı bu çalışma E.Ü. Lisansüstü Eğitim ve Öğretim Yönetmeliği ile E.Ü. Fen Bilimleri Enstitüsü Eğitim ve Öğretim Yönergesi’nin ilgili hükümleri uyarınca tarafımızdan değerlendirilerek savunmaya değer bulunmuş ve **18.12.2007** tarihinde yapılan tez savunma sınavında aday, oy birliği ile başarılı bulunmuştur.

Jüri Üyeleri

İmza

Jüri Başkanı: **Prof. Dr. Gürsel ERGEN**

Üye : **Doç. Dr. Sema İŞİSAĞ ÜÇÜNCÜ**

Üye : **Doç. Dr. Bilal ÖZTÜRK**

ÖZET***HELIX ASPERSA* MÜLLER, 1774 (GASTROPODA: PULMONATA)'ÜN AKTİF, İNAKTİF, ERGİN VE JUVENİL FORMLARINDA SEREBRAL GANGLİYON NÖROSEKRESYON HÜCRELERİNİN HİSTOLOJİK OLARAK ARAŞTIRILMASI****BİTER, Nermin****Yüksek Lisans Tezi, Biyoloji Bölümü****Tez Yöneticisi: Prof. Dr. Gürsel ERGEN****18 Aralık 2007, 93 Sayfa**

Bu çalışmada, aktif, inaktif, ergin ve juvenil *Helix aspersa* Müller, 1774 (Gastropoda: Pulmonata)'ün serebral gangliyonlarındaki nörosekresyon hücrelerinin histolojik yapısı ve nörosekresyon dağılımının araştırılması amaçlanmıştır.

Gomori'nin PAF boyama tekniği ile aktif ergin bireylerde mezoserebrum ve postserebrum bölgelerinde yoğun nörosekresyon içeren hücrelerin varlığı ve proserebrumda da homojen dağılım gösteren nörosekresyon granülleri tespit edilmiştir. Aktif juvenil bireylerde erginlerdekine nispeten daha az nörosekresyon dağılımı olmakla birlikte postserebrum bölgesinde nörosekresyon içeren büyük hücrelerin varlığı dikkat çekmiştir.

İnaktif ergin ve juvenil bireylerde hücrelerdeki nörosekresyonun oldukça az olmasına karşın, serebral konnektifte çok yoğun nörosekresyon biriktiği gözlemlenmiştir.

Anahtar Sözcükler: *Helix aspersa*, serebral gangliyon, nörosekresyon

VII

ABSTRACT

**A HISTOLOGICAL STUDY ON NEUROSECRETORY CELLS OF
CEREBRAL GANGLION IN ACTIVE, INACTIVE, MATURE
AND JUVENILE *HELIX ASPERSA* MÜLLER, 1774
(GASTROPODA: PULMONATA)**

BİTER, Nermin

M.SC in Biology

Supervisor: Prof. Dr. Gürsel ERGEN

18 December, 2007, 93 pages

In this study, it is aimed to research the neurosecretory cells of cerebral ganglion and the dispersion of neurosecretion in active, inactive, mature and juvenile *Helix aspersa* Müller, 1774 (Gastropoda: Pulmonata).

In mesocerebrum and postcerebrum of active mature individuals, existence of the cells which include concentrated neurosecretion and in proserebrum, neurosecretion granules which show homogeneous dispersion determined with Gomori's PAF staining technique. In comparison with matures in active juvenile individuals, besides less neurosecretion dispersion, in postserebrum region the existence of big cells which contain neurosecretion paid attention.

It is observed that, very concentrated neurosecretion is stored in the cerebral connective, although there are quite little neurosecretion in the cells of cerebral ganglion of inactive mature and juvenile individuals.

Key words: *Helix aspersa*, cerebral ganglion, neurosecretion.

TEŐEKKÜR

Bu alıŐma sűresince her aŐamada bilgisini ve desteęini esirgemeyen Sayın Hocam Prof. Dr. Gűrsel ERGEN'e; histolojik preparasyon denemelerinde tecrűbelerinden faydalandıęım Sayın Őęr. Gűr. Dr. Deniz ENGİN'e ve Sayın AraŐ. Gűr. Őzlem AKICI'ya; fotoęraf ekimleri sırasında teknik yardımlarından űtűrű E.Ő. Tıp Fakűltesi Histoloji ve Embriyoloji Anabilim Dalı űęretim elemanlarından Sayın Yar. Do. Dr. Altuę YAVAŐOęLU'na ve saęlık teknisyeni Sayın Erdin YILMAZ'a; bu alıŐmayı 2005-Fen-053 no'lu proje kapsamında destekleyen E.Ő. Rektűrlűęű AraŐtırma Fon Saymanlıęı'na ve her zaman yanımda olan aileme teŐekkűrlerimi sunarım.

İÇİNDEKİLER

	Sayfa
ÖZET	V
ABSTRACT	VII
TEŞEKKÜR	IX
ŞEKİLLER DİZİNİ	XIII
1. GİRİŞ	1
2. MATERYAL VE METOT	27
3. BULGULAR	30
3.1. Aktif Ergin Hayvanlara İlişkin Gözlemler	31
3.2. İnaktif Ergin Hayvanlara İlişkin Gözlemler	45
3.3. Aktif Juvenil Hayvanlara İlişkin Gözlemler	55
3.4. İnaktif Juvenil Hayvanlara İlişkin Gözlemler	59
4. SONUÇ VE TARTIŞMA	65
5. KAYNAKLAR DİZİNİ	78
ÖZGEÇMİŞ	93

XIII

ŞEKİLLER DİZİNİ

<u>Sekil</u>	<u>Sayfa</u>
1.1: <i>Helix aspersa</i> 'da merkezi sinir sistemi.....	16
1.2: <i>Helix aspersa</i> 'da sağ serebral gangliyon	21
3.1.1: Aktif ergin bireylerde serebral gangliyonlar	32
3.1.2: Aktif ergin bireyde sol serebral gangliyon.....	33
3.1.3: Aktif ergin bireyde sağ serebral gangliyon	33
3.1.4: Aktif ergin bireyde genişlemiş sağ mezoserebrum	34
3.1.5: Sağ mezoserebrumdaki nörosekresyon hücreleri.....	34
3.1.6: Mezoserebrum bölgesindeki nörosekresyon hücreleri.....	35
3.1.7: Postserebrumda nörosekresyon hücreleri.....	36
3.1.8: Aktif ergin bireyde plöral lobda nörosekresyon hücreleri	36
3.1.9: Komisüral lobda nörosekresyon hücreleri	37
3.1.10: Plöral lobda nörosekresyon hücreleri.....	37
3.1.11: Plöral lobda nörosekresyon hücreleri.....	38
3.1.12: Pedal lobda büyük nörosekresyon hücresi	38
3.1.13: Komisüral lobda büyük nörosekresyon hücresi	39
3.1.14: Aktif ergin bireyde proserebrum bölgesi	40
3.1.15: Aktif ergin bireyde proserebrum bölgesindeki hücreler	40
3.1.16: Serebroplöral konnektifte nörosekresyon hücreleri	41
3.1.17: Serebroplöral konnektifte nörosekresyon hücreleri	42
3.1.18: Serebral gangliyonda belirgin nörosekresyon hücreleri.....	43
3.1.19: Aktif ergin bireyde dev serebral nöron	44
3.1.20: Aktif ergin bireyde C3 hücresi.....	44
3.2.1: İnaktif ergin bireyde serebral gangliyon	45

ŞEKİLLER DİZİNİ (Devam)

<u>Sekil</u>	<u>Sayfa</u>
3.2.2: İnaktif ergin bireyde serebral gangliyon.....	46
3.2.3: İnaktif ergin bireyde sağ serebral gangliyon	47
3.2.4: İnaktif ergin bireyde sol serebral gangliyon	47
3.2.5: Mezoserebrumdaki hücreler	48
3.2.6: İnaktif ergin bireyde postserebrum bölgesi	49
3.2.7: İnaktif ergin bireyde postserebrumdaki hücreler.....	49
3.2.8: İnaktif ergin bireyde proserebrum bölgesindeki hücreler.....	50
3.2.9: İnaktif ergin bireyde sıkı yapılı konnektifte nörosekresyon	51
3.2.10: İnaktif ergin bireyde sıkı yapılı konnektifte nörosekresyon	51
3.2.11: Serebral konnektifte biriken nörosekresyon	52
3.2.12: İnaktif ergin bireyde postserebrumda dev serebral nöron	53
3.2.13: İnaktif ergin bireyde dev serebral nöron.....	53
3.2.14: Proserebrum ve mezoserebrum arasında C3 hücresi	54
3.2.15: İnaktif ergin bireyde C3 hücresi	54
3.3.1: Aktif juvenil bireyde serebral gangliyon	55
3.3.2: Aktif juvenil bireyde postserebrumda hücreler	56
3.3.3: Aktif juvenil bireyde postserebrumda hücreler	56
3.3.4: Aktif juvenil bireyde postserebrumda nörosekresyon hücreleri	57
3.3.5: Postserebrumda yoğun nörosekresyon içeren hücreler.....	57
3.3.6: Aktif juvenil bireyde proserebrum bölgesi	58
3.3.7: Aktif juvenil bireyde proserebrum bölgesi	59
3.4.1: İnaktif juvenil bireyde serebral gangliyonlar.....	60
3.4.2: İnaktif juvenil bireyde tek serebral gangliyon.....	61

ŞEKİLLER DİZİNİ (Devam)

<u>Sekil</u>	<u>Sayfa</u>
3.4.3: İnaktif juvenil bireyde postserebrumda hücreler	61
3.4.4: İnaktif juvenil bireyde postserebrumda hücreler	62
3.4.5: İnaktif juvenil bireyde mezoserebrum	62
3.4.6: İnaktif juvenil bireyde proserebrum bölgesi	63
3.4.7: İnaktif juvenil bireyde serebral konnektifte nörosekresyon.....	64
3.4.8: Serebral konnektifte biriken nörosekresyon	64

1. GİRİŞ

Mollusca, Kambriyen döneminden günümüze kadar uzanan oldukça eski monofiletik bir omurgasız filumdur. İlk karmaşık yapıllı molluskların, büyük olasılıkla Geç Kambriyen döneminde ortaya çıktıkları belirtilmekte (Bergenhayan, 1960; Stinchcomb and Darrough, 1995) ve bu dönemdeki molluskların Polyplacophora üyelerine dahil olduğu tartışmaların odağında yer almaktadır (Pojeta, 1980; Stinchcomb and Darrough, 1995). Erken ve Orta Kambriyen molluskları, birbirine benzemeyen ve bugün nesli tükenmiş pek çok türü kapsamaktadır, fakat geç Kambriyenle (515 myö) bugün yaşayan pek çok mollusk klasisinin atasal formlarının ortaya çıktığı fosil kayıtlarda yer almaktadır (Taylor, 1996). Ordovisyen sonunda (440 myö) en azından beş bin mollusk türü bilinmektedir ve bugün varlığını sürdüren tüm mollusk klasislerinin ortaya çıktığı bildirilmektedir (Taylor, 1996). Geç Paleozoik, Mesozoik ve Senozoik süresince mollusklar elli bin türe ulaşacak sayıda çeşitlenmeyi sürdürmüşlerdir (Pojeta, 1980). Filum içerisinde yer alan türlerin evrimsel tarihlerinin fosil kanıtları, embriyolojik benzerlikleri ve anatomik benzerlikleriyle bir bütün oluşturmaktadır. Tüm bu bilgiler, filumdaki gruplar için ortak bir ataya işaret etmektedir (Runnegar and Pojeta, 1974). İlk kez, geç Kambriyen yaşlı (515 myö) kayalardaki fosil kayıtlarda ortaya çıkan ve hala günümüz okyanuslarının nispeten derin kısımlarından, ışığın nüfuz edebildiği seviyelere dek uzanan çok daha derin ve soğuk olan kısımlarına kadar görülen Monoplacophora, büyük ihtimalle tüm tek kavkılı, çift kavkılı ve psödokavkılı molluskların bilinen en son evrimsel atası olarak bildirilmektedir (Runnegar and

Pojeta, 1974). Bunların Kambriyen ve Ordovisyen atasal formları, tropikalden ılıman iklim rejimlerine dek sığ sularda birikerek tortullaşan kayalarda bulunmuştur (Taylor, 1996; Boardman et al., 1987). Bugün yaşamını sürdüren türlerin sayısının tahmini değerleri çeşitli yayınlarda yüz binle yüzotuz bin arasında belirtilmektedir. Bununla beraber henüz tanımlanmayan pek çok mollusk olduğu da düşünülmektedir.

“Mollusca” kelimesi Latince kökenli olup *mollis*’den gelmekte ve bu kelime pek çok türde kabuk içerisinde yerleşen yumuşak beden yapısını temsil etmektedir. Genel kavram olarak Mollusca, ilk bakışta birbirlerinden oldukça farklı gözükten salyangoz, sümüklü böcek, midye, deniztarağı, ahtapot, mürekkep balığı ve benzeri hayvanlar hakkında oldukça yüksek seviyede ortak bir bilgi birikimini de beraberinde getirir. Günümüzde filumun çeşitliliği, bilinen sekiz klasisle (Solenogastres, Caudofoveata, Monoplacophora, Polyplacophora, Scaphopoda, Cephalopoda, Bivalvia, Gastropoda) gösterilmektedir; fakat bu klasislerden Solenogastres ve Caudofoveata bazı yayınlarda Aplacophora altında ele alınmaktadır (Brusca and Brusca, 2002). Sahillerde bulunan pek çok kabuk mollusklara aittir ve mollusklar büyük olasılıkla günümüz okyanuslarında en çok dağılım gösteren omurgasız grubudur. Yaşayan mollusklar, mikroskobik boyuttaki salyangoz ve deniztaraklarından yaklaşık 18 metre uzunluğunda olan mürekkep balıklarına kadar oldukça değişkenlik gösteren ebatlardadır. Çoğunlukla denizel ve tatlı su çevrelerinde yaşamakla beraber bazı salyangoz ve sümüklü böcekler karasal alanlarda yaşarlar. Denizlerde mollusklar, gel git arası bölgelerden derin okyanus havzalarına kadar dağılım gösterirler ve

bunlar dipte yaşıyan, yüzen ve akıntı hareketleriyle sürüklenen organizmalar olarak varlıklarını devam ettirmektedir.

Mollusca filumundaki canlılar, geçmiş zamanlardan bu yana insan toplulukları arasında besin, ilaç, ziynet eşyası, ticari işlerde para ve çeşitli işlerde araç olarak kullanılmakla beraber, ayrıca tarım alanlarında ekin zararlısı ve insanlarla çiftlik hayvanlarında görülen helmint parazitleri için ara konak olmaları açısından önemlerini sürdürmektedir. Son zamanlarda da kozmetik sanayiinde kullanılmalarıyla ön plana çıkmaktadır. Bilimsel çalışma alanlarında da mollusklar, karşılaştırmalı araştırmaların en başından bu yana tartışmalı olan yüksek seviyeli klasifikasyon ve filogenetik yaşam çizgileri açısından anatomi, ekoloji ve fizyolojide oldukça çeşitlenmiş bir grup olarak varlığını sürdürmektedir. Barker (2001), Mollusca üzerinde ilginin bu denli yükselişini, anatomik karakterlerin incelenmesinde elektron mikroskopisi, genom karakterizasyonunda moleküler metotlar ve filogenetik hipotezlerin düzenlenmesinde kladistik metotlar gibi yeni teknik uygulamaların kullanılmasıyla aynı döneme denk gelmesiyle açıklamaktadır.

Mollusca içinde ekolojik olarak tamamen ayrı bir yerde duran gastropodlar, ilksel olarak denizel hayvanlardır, fakat bu mollusk sınıfındaki pek çok grup, sucul alanlardan karasal alanlara doğru adaptif değişim sağlamıştır (Ponder and Lindberg 1997). Günümüzde karasal gastropodlar, dünya çapında varlığını sürdüren yaklaşık otuz bin türle değerlendirilmektedir ve bu değerlendirmeye karasal gastropod molluskları, karasal ekosistemlere uyum sağlamış en başarılı ve en çok

çeşitlilik gösteren hayvan grubu olarak ifade edilmektedir (Solem, 1984; van Bruggen, 1995). Karasal çevrelerde bulunan Stylommatophora'ya dahil bazı gastropod grupları, Hydrocenoidea, Helicinoidea, Cyclophoroidea, Rissooidea, Littorinoidea, Ellobioidea, Onchidioidea, Rathousioidea, Succineoidea olarak örnek verilebilir (Solem, 1984; van Bruggen, 1995).

Tezin materyali olarak kullanılan *Helix aspersa*'nın da dahil olduğu Stylommatophora'nın karasal çevrelerdeki adaptif dağılımını tümüyle değerlendirmek için, ilk olarak bu karasal taksonun içerdiği primitif gastropod beden yapısının incelenmesi gerekmektedir. Primitif gastropodlarda beden, bir boyun yapısı ile bağlantıda olan baş, ayak ve viseral kütlede oluşmaktadır. Viseral kütle, kalker yapılı bir kabuk içinde yerleşmiştir. Erken dönem gastropodlarının limpet benzeri bir kabuğa sahip oldukları ve gastropodların büyük çoğunluğuna özgü olan kıvrılmış asimetrik yapıdaki kabuğun bu Mollusca sınıfı içerisinde pek çok kereler evrim geçirdiği görülmüştür (Haszprunar, 1988). Bazı gruplar, ikincil olarak kıvrımlı yapıda olmayan limpet benzeri kabuk geliştirmişlerdir ya da kabuğu tamamı ile indirgemişlerdir. Karasal gastropodlar, kıvrılmış kabuklu ortak atasal formdan evrimleşmiştir. Kabuğun kıvrılması, spiralın sağ iç tarafında organ miktarının azalmasıyla ortaya çıkan asimetrik yapıdaki bir beden planıyla bağlantılıdır. Gastropod kabukları, pek çok değişik katmandan oluşmuştur. Dışta "periostrakum" denilen ve konşiyolin¹ içeren ince organik katman, daha kalınca olan kristalin yapıdaki kalsiyum karbonat

¹ **Konşiyolin:** Pek çok mollusk kabuğundaki azot yapısında temel organik bileşik.

tabakaları üzerinde yerleşmiştir. Kabuk, manto kenar uçlarında, eklemli olarak büyümeyle şekillenmektedir. Manto, kabuk boşluğu dışına doğru ayrıntılı olarak genişleyen ince bir membrandır ve manto ucundan apertür kenarında bir kabuk artışı sağlanmaktadır; böylece her artış aynı zamanda manto kenar uç konfigürasyonunun bir kopyasını oluşturur. Kabuk borusu, büyüme sırasında uzunluk, alan ve hacim parametreleri arasında izometrik oranlara sahip olan logaritmik bir spiral içerisinde kıvrılır. Kabuk kıvrım eksenini şekillendiren en içteki duvarlar, kolumella olarak isimlendirilir. Tüm ontogeni kabuk içinde korunmaktadır; örneğin larval kabuk protokonka, genellikle postembriyonik kabuk olan teleokonkada apeks olarak hala varlığını devam ettirmektedir, bazen de postembriyonik kabuk içinde saklı tutulmaktadır (Barker, 2001).

Baş ve ayak duyuusal motor aktivitelerle ilişkilidir ve hareket ile beslenme sırasında koruyucu kabuktan dışarıya doğru çıkarılır. Baş ve ayağın dışarıya doğru çıkarılması, esas olarak kan basıncı etkisinde gerçekleşir, fakat kabuk kolumellası üzerinde yer alan sağ tarafta daha büyük, sol tarafta ise daha küçük kasların kontraksiyonuyla geri çekilmektedir. Cep şeklinde bir alan olan paliyal boşluk, başın hemen üst arka kısmında kabuğun içinde kalacak biçimde yer almaktadır. Paliyal boşluğun tabanı baş ve ayağın dorsal yüzeyi ile biçimlenmiştir, tavan kısmı ise baş ve ayağa lateral olarak bitişik olan viseral kütlelerin anterior yüzeyinden gelişerek ince bir kıvrım yapan manto eteği ile şekillenmiştir (Barker, 2001).

Primitif olarak baş, dorsalinde bir çift duyusal uzantı taşır, bunlar kaidelerinde yer alan ya kapalı bir kase ya da açık bir vezikül şeklindeki yapıların içinde birer göz taşıyan bir çift sefalik tentaküldür (Barker, 2001). *Helix aspersa*'da başın dorsalinde yer alan uzantıların yanı sıra bukkal bölgenin üstünde yer alan bir çift duyusal uzantı daha vardır.

Taban olarak isimlendirilen ayağın ventral yüzeyi, lokomotor yumuşak bir yastıkçık halindedir ve oldukça ayrıntılanmış, ince yapıdaki pedal kaslar üzerinde uzanan yoğun silli bir epitel içerir. Bu yapının anterior son kısmında ve kenarlarından aşağıya doğru kısa bir mesafe üzerinde derin bir çöküntü bulunur ve bu çöküntü dip kısmındaki medyan çizgiye yakın alanda bulunan “mentum” adındaki ince bir katlanmayla ayrılır. Menteum, suprapedal bez olarak da isimlendirilen pedal mukus bezinin eksternal açıklığıdır. Pedal mukus bezi, hayvanlar bir yüzey üzerinde sürüklenirken mukus yapılı bir yastıkçık oluşturmaktadır. Anteriyorde derin bir çöküntüyle taban ve mentumdan ayrılmış yapı, merkezi alanın yakınında ağızla birlikte bulunan rostrum veya burundur. Hareket genellikle mezopodiyal taban üzerindeki pedal kasın lokal kontraksiyonu ve gevşemesiyle oluşan bir seri dalgayla gerçekleşir. Bu dalgalar, direkt olarak posteriyorde başlayabileceği gibi tam karşıt yönde yani anteriyorde de başlayabilir. Dalgalar, tüm taban genişliğini kapsayacak şekilde monotaksik veya her biri taban genişliğinin yarısını kapsayan, bir bölgeden diğerine geçen iki faz serisini içerecek şekilde ditaksik olabilir. Miller (1974), karşıt yönde gerçekleşen dalgaların daha primitif yapıda olduğunu ileri sürmüştür. Çünkü bunlar, Kitonlar ve daha aşağı seviyedeki gastropodlarda meydana gelmektedir. Pedal kaslardaki

dalga salınımları üzerinde gerçekleşen bu temel hareket tipleri, pek çok gastropod yaşam çizgisinde çeşitli modifikasyonların konusu olmuştur (Fretter et al., 1998). İlâveten gastropodların bir kısmı, hareket yolu olarak siller üzerinde sürüklenme hareketine adapte olmuştur. Taban kısmının silli epitelle kaplı olmasına karşın bedenın dorsal kısmı, basit silsiz yapıda epitelle kaplıdır. Her iki epitel de çok sayıda mukus hücreсі içermektedir.

Gastropod operkulumu, ayağın dorsal yüzeyinden salınan ve yine bu yüzey üzerinde taşınan sert ve disk benzeri bir yapıdır. Operkulum, serbest larval gelişim sırasında tüm gastropodlarda bulunur. Operkulumun primer fonksiyonu, kabuk apertürünü kapatmaktır, böylece larva kabuk içerisinde geri çekili vaziyetteyken baş ve ayak kısımlarının da korunması sağlanmaktadır (Bandel, 1982). Bu fonksiyon ayrıca ontogenilerinde operkulumu koruyan bazı ergin gastropodlarda da görülmektedir. Çalışmaları arasında, Checa ve Jiménez-Jiménez (1998) operkulumun epitelde türevlendiğine dair kanıtlar sunmuşlardır. Bu epitel doku, kabuğu oluşturan mantodan operkulumu da salgılamaktadır (Checa and Jiménez-Jiménez 1998). *Helix aspersa*'da ise operkulum bulunmaz. Bununla birlikte, inaktif haldeyken baş ve ayak tamamen kabuk içine çekilir ve nem kaybını önlemek için kabuk açıklığı manto tarafından oluşturulan pamuksu kalınca bir katmanla kapatılır.

Perikardiyum tarafından sarılmış kalp genellikle, viseral kütle ve paliyal boşluğun bulunduğu sol tarafta asimetrik ve transversal olarak yerleşmiştir. Kalp, bir ventrikulus ve her bir kenarı üzerinde katlanma

yaparak ventrikulusa birleşmiş bir atriyumdan oluşmuştur (Barker, 2001). Sölömlü olmalarına karşın, gastropodlardaki vücut boşluğu perikardiyuma indirgenmiştir. Bunun sonucu olarak vücut boşluğu üç büyük sinüs venosusdan oluşmaktadır: a) Baş ve ayak bölgesindeki sefalopedal sinüs b) Viseral kütledeki viseral sinüs ve c) Viseral kütlede yer alan silindirik kasların yakınında yerleşmiş subrenal sinüs. Bu sinüslerdeki aortik dallar, çeşitli organlar içine nüfuz eden hemosölik alanlarda boşaltılır. Solunum ürünlerinin değişimi temel olarak ktenidyal yaprakçıkların yüzeylerindeki geçişle meydana gelmektedir, bununla birlikte bazı gel git bölgesi arasındaki türlerde ve karasal gastropodlarda manto eteğinde artan bir vaskülarizasyon söz konusudur, bu da respirasyon değişimine ayrıca olanak vermektedir (Deshpande, 1957). Filtre edilmiş kan, atriyumlardan perikardiyal boşluğa girer; podosit olarak isimlendirilen özelleşmiş hücrelerle birlikte atriyum duvarları içinde bulunan perikardiyal bez, bir filtrasyon alanı gibi iş görmektedir. Ventrikulus yeniden dolduğunda oluşan sistolde, kan perikardiyal bez çemberi içinde tutulur ve burada bir basınç gradiyentinin oluşması sağlanır. Oluşan basınç, artan sıvı ve moleküler parçacıkların perikardiyuma geçmesine neden olur. Primer yapıdaki bu ürün, nefridiyumlara renoperikardiyal kanallar üzerinden bırakılmaktadır. Primer yapıdaki ürün, paliyal boşluğa dökülecek olan son ürüne renoperikardiyal kanallarda dönüşmektedir (Deshpande, 1957).

Çift haldeki nefridiyumların, yapı ve fonksiyon açısından farklılaştığı uzun zamandan beri bilinmekte ve post-torsiyonal sağ nefridiyumun azot boşaltımıyla, sol nefridiyumun ise kandaki iyon

bileşimiyle ilişkili olduğu bildirilmiştir (Perrier, 1889; Cuénot, 1899; Delhaye, 1976; Andrews, 1988). Fonksiyonlardaki bu ayrımın nedeni, ktenidyumlar üzerinden sağ nefridyuma viseral kütleden atık ürünlerce zengin deoksijene kanın gelmesi ve buna karşın sol nefridyuma düşük atık miktarıyla oksijence zengin kanın gelmesi şeklinde açıklanmaktadır (Andrews, 1985). Sol nefridyumun, kan alanları tarafından penetre olmuş süngerimsi bağ dokudan oluşan bir kütleyi saran silli, papillalı ve uzunca epitelle kaplı paliyal bir lokasyon olduğu düşünülmekte ve bu papillar renal kesenin, perikardiyuma doğru nefridyal bir bez olarak özelleştiği bildirilmektedir (Andrews, 1985, 1988). Bu bezin, nefridyal lümenin tübüler uzantıları, kan lakünleri ve kas fibrilleri ile penetre olan bir bağ doku yastıkçığını içerdiği, bir tarafında kanla öbür tarafında ürinle iletişimde olan geniş bir yüzey sağladığı ve böylece osmoregülasyonda da önemli bir fonksiyona sahip olduğu ifade edilmektedir (Andrews, 1985, 1988). Nefridyal bez içerisindeki kan, efferent damarlarda toplanır, kanın biriktiği nefridyumun geri kalan kısmından ayrılır ve direkt olarak atriyuma gider (Andrews, 1985, 1988).

Ağız, çift haldeki tükürük bezlerinin salgısının akıtıldığı bukkal bir boşluk içerisine doğru uzanan pretentaküler burnun son kısmında yerleşmiştir. Anteriyorde bukkal boşluğun tavanı üzerinde iki kütikular çene vardır ve tabanında ise üzerinde diş sıraları olan radular bir membranla kaplı, dışarıya doğru çıkarılabilen, dil benzeri bir organ olan odontofor uzanır (van Weel, 1961; Tillier, 1984). Radula, mollusklara özgü bir yapıdır. En basit formlarında, her bir diş, radular membrana temaslarını sağlayan bazal bir tabaka ve bir ya da daha çok sayıda,

inceltirilerek yükseltilmiş sivri uçlar içermektedir. Radular membran, enine olarak düzenlenmiş diş sıralarıyla simetrik bir yapıdadır. Beslenme esnasında, kompleks kaslar, radula hareketini kontrol etmekte ve buna bağlı olarak kıkırdak yapı olan odontofora da desteklik sağlamaktadır. Odontofor dışarıya doğru çıkarıldığında radular membran üzerindeki dişler yükseltilir ve bu dişler temas ettikleri nesnelere, yutulabilmesi için daha küçük parçalar oluşturacak şekilde kazıyabilir, delebilir, kesebilir veya parçalayabilir. Beslenme esnasında dişler aşınmaya başlar, sivri uç kısımlar kıvrıklaşır, parçalanır ve sonuçta düşer. Bu problem, hayvanın yaşamı boyunca radulanın posteriyor son kısmında yeni diş sıralarının şekillenmesiyle çözülmektedir. Anteriyor son kısımda aşınan dişler sürekli olarak yutulmakta ve sonra dışkı ile dışarıya atılmaktadır (van Weel, 1961; Tillier, 1984).

Özofagus, bukkal kütlede dorsal kısmından gelişmiştir ve baş, ayak ve viseral kütleleri birbirine bağlayan boyun bölgesi içinden mideye ulaşır, bu nedenle torsiyon etkisindedir. Özofagus, dorsoventral olarak basık bir yapıdadır ve longitudinal iki güçlü katlanmayla karakterizedir. Bu katlanmalar silli dorsomedyan bir kanalla birlikte dorsal besin kanalını, bir çift lateral bezsel keseyi (özofagus bezleri) ve silli ventromedyan bir kanalı şekillendirir. Torsiyondan ötürü, bu özofagus bölgeleri, özofagusun orta hattı yakınında, saat yönünün tersinde 180°'lik bir rotasyon hareketi yapar. Mide, sol tarafta viseral kütlede tabanında uzanan kompleks bir yapıdır. Özofagus, viseral kütlede çoğunu dolduran oldukça büyük bir sindirim bezinin kanalları boyunca uzanarak sağ taraftan aşağıya doğru mideye açılmaktadır. Midenin orta kısmı, bir

seri birbirine paralel uzanan sırt yapılarıyla donatılmıştır. Bu paralel sırtlar, parçalayıcı alanlar oluşturmakta ve kütikularize gastrik bir koruyucu katmanla bitişik halde bulunmaktadır. Çekum, parçalayıcı alandan geriye doğru uzanmaktadır. Barsak, manto boşluğunun sol tarafına açılan ve anüs benzeri bir yapı olan çekumla birleşmeden önce, ventrikulus içinden geçerek perikardiyal boşluğa girmektedir (van Weel, 1961; Tillier, 1984).

Bu hayvanlar, baskın olarak herbivor ve detritivor beslenen canlılardır. Besin, mideye silli özofagiyal kanaldan geçerek ulaşmaktadır. Özofagiyal kanalda, lateral yerleşimli villuslardan salgılanan enzimler ve mukusdan oluşmuş bir karışım vardır. Bu karışım, midede sindirim bezinden salgılanan diğer enzimlerle birleşmekte, sindirim kanalları boyunca ilerlemekte ve çekumdan dışarı verilmektedir. Sindirilmiş besin ve diğer partiküller kullanılmak üzere sindirim bezine geçmektedir. Sindirilen besinden geriye kalan artıklar, midede özeleşmiş bir keseye geçmekte, mukusla iyice sarılıp paketlenmekte ve kompakt bir yapı halini almaktadır. Daha sonra, dışkı çıkışı başlangıç açıklığı olan protostile geçmektedir. Gastropodlar genellikle uzun kordonlar şeklinde dışkı üretmektedir (Gali and Giese, 1959; van Weel, 1961; Tillier, 1984; Mason, 1970).

Gonadlar, mezodermal orijinlidir ve organogenez esnasında perikardiyal hücrelerin çoğalarak göç etmesiyle ortaya çıkmaktadır. Temel olarak gastropodların pek çoğunda eşeyler ayrı haldedir, bu nedenle bireyler, viseral kütlelerin apeksine yakın bir alanda yerleşen tek

bir gonadla dioik yapıdadır (Gómez, 2001). Bununla beraber, *Helix aspersa* gibi karasal ekosisteme uyum sağlamış bazı gastropodlar, hem yumurta hem de sperm üretebilen tek bir gonada sahip hermafrodit canlılardır (Tompa, 1984; Adamo and Chase, 1988; Hodgson, 1996). Gastropodlar arasında, gonokorizm ve hermafroditizmden hangisinin primitif hal olduğuna ilişkin tartışmalar devam etmektedir (Haszprunar, 1988). Gonad, apertürü bir ürogenital por şeklinde olan sağ böbrek kanalı veya boşluğuyla bağlantı halindedir. En ilksel seviyelerde, gametler sucul bir alana bırakılmakta ve fertilizasyon eksternal olarak gerçekleşmektedir. Bu nedenle genel olarak kopulasyon için özel bir modifikasyon veya kanal ya hiç bulunmaz ya da çok küçüktür. *Helix aspersa*'da ise kopulasyon esnasında eşlerin birbirine sperm aktarımını sağlayan özel bir genital atrium bulunmakta ve fertilizasyon internal olarak gerçekleşmektedir (Adamo and Chase, 1988). Ovaryumların geniş alanlarında meydana gelen yumurtaların etrafı, jöle kıvamında bir materyalle kaplanmaktadır (Tompa, 1984). Özellikle sucul alanlara uyum sağlamış gastropodların embriyonik yaşamlarında görülen trokofor ve veliger basamakları, *Helix aspersa*'da görülmemektedir (Adamo and Chase, 1988).

Mollusca'da vücut segmentasyonun görülmemesi, merkezi sinir sisteminin farklı hayvanlarda, belirgin olarak farklı yollar içinde organize olmasına olanak vermiştir. Özellikle gangliyonlar, değişik sayı ve pozisyonlarda bulunmaktadır (Bargman, 1930; Haszprunar, 1985). Bu düzenlenişlerin genel olarak gözden geçirilmesi, yapıların tarihinin araştırılmasını zorunlu kılar. Erken dönem molluskları, simetrik yapılı

olup, anterior uçta bir ağızla başlayan ve posterior uçta bir anüsle sonlanan düz bir sindirim borusuna sahiptir. Anüs, kabuğun hemen altında uzanan paliyal boşluk içerisinde yer almaktadır. Paliyal boşluk içinde ayrıca, bir çift ktenidyum veya solungaç bulunmaktadır. İlksel olarak, sinir sistemi beş gangliyon çiftinden oluşmuştur. Anteriyorde yerleşen bukkal, serebral, plöral ve pedal gangliyonlar, uzun bir sinir kordonuyla intestinal ve viseral gangliyonlarla birleşiktir. Gangliyonların, sol paryetal gangliyondan başlayıp aşağıya doğru viseral gangliyona, daha sonra da sağ paryetal gangliyona geri gelecek şekilde sıralı dizilimleri, viseral zincir olarak bilinmektedir. Erken Kambriyen döneminde, manto boşluğu olan hayvanlar açığa çıkmış ve kendisiyle bağlantılı yapılarla beraber bu manto boşluğu, anterior uca doğru saat yönünün tersine 180^0 'lik bir rotasyon hareketi ile torsiyon olayını gerçekleştirmiştir (Bargman, 1930; Haszprunar, 1985).

Torsiyon olayının önemli bir sonucu olarak pek çok iç organın yeri değişmiştir. Başta solungaçlar olmak üzere diğer organları kapsayan adaptasyonların sonucu olarak, sinirsel gangliyonların yer değişimi ikincil olarak gerçekleşmiştir. Torsiyonu tam olarak anlayabilmek için, hem filogenetik bir süreç hem de gelişimsel bir süreç olarak ele alınması gerekmektedir. Ana gangliyonlar, hayvanın ya sağ ya da sol tarafında ortaya çıkmakta, fakat ergin dönemde tam karşıtı olan bölgeye yerleşmektedir. Bu gelişimsel süreç içerisinde, viseral zinciri oluşturan konnektifin bükülmesi nedeniyle, sinir sistemi sekiz cepheli bir görünüm kazanmıştır (Haszprunar, 1985, 1988). Streptonöri (streptoneury) olarak bilinen bu yapı, günümüze kadar varlığını sürdürmüş gastropodların

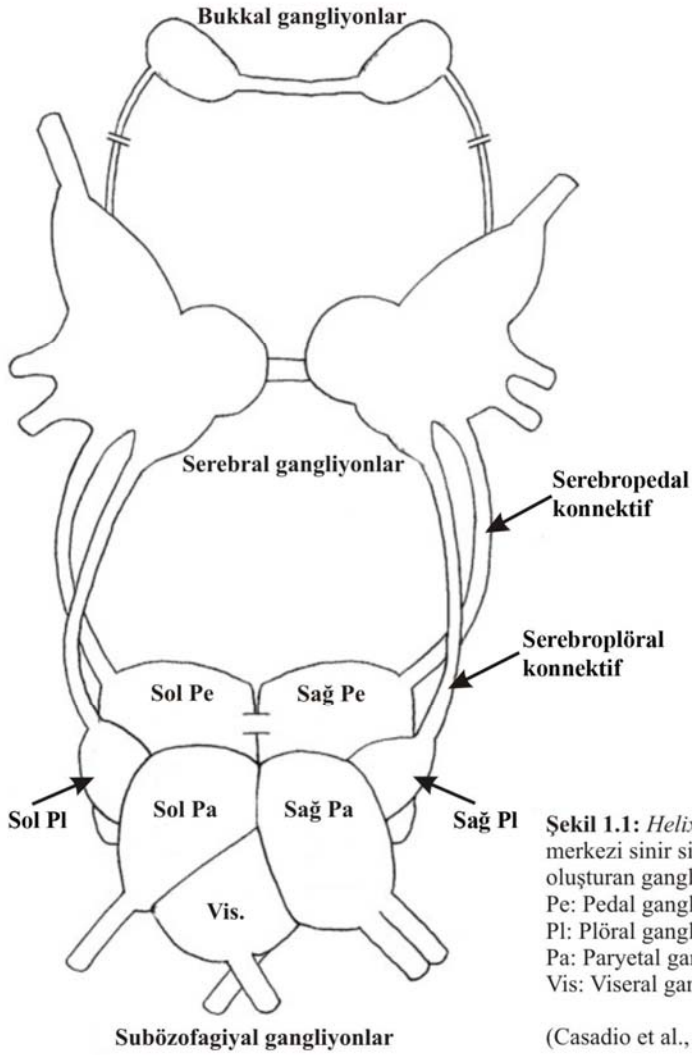
pleomorfik bir karakteridir. Bununla beraber pek çok gastropod nesli, “ötinöri” (euthyneury) olarak bilinen geri bükülmenin olduğu ikincil bir düzenleniş kazanmıştır. Kısaca gastropodların sinir sistemlerinin evrimsel tarihini, ilk önce düz, sonra bükülmüş ve daha sonra tekrar geri bükülmüş olarak özetlemek mümkündür (Fretter and Graham, 1962; Bullock, 1965; Haszprunar, 1985, 1988). Bir anlayışa göre ötinöri, anüs ile manto boşluğunun posteriyore doğru ikincil göçüyle ortaya çıktığı düşünülen detorsiyon ve gangliyon yoğunlaşması arasındaki bir kombinasyonla meydana gelmiştir (Fretter and Graham, 1962; Bullock, 1965; Haszprunar, 1985). Bununla beraber, diğer bazı bilim adamları, ötinöri için gangliyon yoğunlaşmasını belirgin bir faktör olmanın dışında tutan kanıtlar bulmuşlardır (Régodaud, 1964; Page, 1992). Streptonöriden ötinöriye geçişi değerlendiren pek çok teori üzerindeki tartışmalar yoğun bir biçimde devam etmektedir (Dorsett, 1986).

Ötinöri oluşumuna ek olarak, Opisthobranchia ve Pulmonata gibi yüksek gastropod kladlarının evrimi, iki önemli gelişimle daha işaretlidir. Birincisi, plöral gangliyonların, barsakların ventral yüzeyi üzerinde pedal gangliyonlara yakın olan pozisyondan yani hipoatroidi durumundan, barsakların dorsolateral yüzeyi üzerinde serebral gangliyonlara yakın bir pozisyona yani epiatroidi durumuna doğru hareket etmesidir. Bu değişim, detaylı olarak ilk kez Prosobranchia’da gösterilmiştir (Fretter and Graham, 1962) ve genellikle daha yüksek seviyedeki gastropodların sinir sisteminde bir yoğunlaşmanın oluşumuna meyil vermektedir. Bununla beraber, Stylommatophora’da her ne kadar hipoatroidi durumu hakim olsa da, sinir sistemi oldukça kondanse yapıdadır.

Pulmonata'yı etkileyen ikinci temel evrimsel olay, "paliyal" ya da "paryetal" olarak bilinen yeni bir gangliyon çiftinin ortaya çıkmasıdır. Bu gangliyonlar büyük olasılıkla, yeni beden alanlarının innervasyonunu sağlayan adaptif güçler altında, plöral gangliyonlardan türevlenmiştir (Brace, 1977). Yeni gangliyonlar, subözofagiyal, supraözofagiyal ve viseral gangliyonlarla birlikte viseral halkayı teşkil etmelerinden ötürü pentagangliyonik bir oluşum tanımlanmıştır (Haszprunar, 1985, 1988). Haszprunar'ın düşüncesinde, pentagangliyonik oluşum, sadece ötinöri ile yüksek seviyeli bir ilişki içinde değildir, aynı zamanda filogenez açısından da oldukça belirleyicidir. Bu nedenle Haszprunar, Heterobranchia'yı içeren Triganglionata ile birlikte en ileri düzeydeki gastropod grubu olan Pentagangliyonata taksonomik grubunu ortaya koymuştur. Bu taksonomik grubun içinde Opisthobranchia ve Pulmonata yer almaktadır. Haszprunar'ın pentagangliyonatayı monofiletik olarak değerlendirmesine rağmen, düşünceleri hala tartışmalıdır ve metodolojik alanlarda da eleştirilmektedir (Bieler, 1990).

Merkezi sinir sistemindeki embriyonik gelişimin yalnızca temel özellikleri, bazı mollusk türlerinde bilinmektedir ve karasal türlerle ilgili olan çalışmalar oldukça azdır. Nörogenez, lokal olarak ektoderm içinde gerçekleşir. Post-mitotik hücreler, vücut boşluğu içinde şekillenen gangliyon bölgelerine doğru göç ederler (Hickmott and Carew, 1991). Komisürler ve konnektif sinirler, gangliyonların ikincil gelişimleriyle şekillenirler. Gangliyonların ortaya çıkmasındaki düzen genellikle, anterior-posterior yönünde gelişmektedir (Chase, 2001) .

Helix aspersa'da merkezi sinir sistemi bir çift bukkal gangliyon, bir çift serebral gangliyon, bir çift pedal gangliyon, bir çift plöral gangliyon ve viseral gangliyonla kaynaşmış bir çift paryetal gangliyondan oluşmaktadır (Şekil 1.1).



Şekil 1.1: *Helix aspersa*'da merkezi sinir sistemini oluşturan gangliyonlar.
Pe: Pedal gangliyon
Pl: Plöral gangliyon
Pa: Paryetal gangliyon
Vis: Viseral gangliyon

(Casadio et al., 2004'ten değiştirilmiştir.)

Tüm gangliyonlar aynı oranda gelişmezler, tek bir gangliyon içinde bile bölgesel varyasyonlar gözlenebilir. Örneğin serebral gangliyonun mezoserebrum bölgesi, nispeten daha geç gelişmekte ve seksüel olgunlaşmanın hemen öncesinde bir gelişim patlamasına uğramaktadır (LaBerge and Chase, 1992). Mezoserebrumun geç gelişimi, evvelden var olan nöron miktarındaki epey geciktirilmiş bir artışa veya devam eden histogeneze bağlanmaktadır (LaBerge and Chase, 1992). Buna rağmen, proserebrumdaki yeni nöronların, yumurta açıldıktan sonra en geç bir ay içinde çoğaldığına dair kanıtlar mevcuttur (Zakharov et al., 1998).

Gangliyonların etrafı bir kılıfla çevrilidir. Bu kılıf, gerek nöronları bir arada tutan fiziksel bir bariyer olarak, gerekse hemosöl ve sinir hücreleri arasında madde geçişi açısından bir ara yüz olarak iş görmektedir. Glikojen ve lipofüsin partiküllerini içeren globüler hücreler, bez hücreleri, pigment hücreleri ve fibrilleri kısmen ekstra gangliyonik kaslarla devam eden kas hücreleri gibi çeşitli hücre tiplerini içermektedir (Fernandez,1966). Kollajen fibriller, baştan başa tüm dokuda kompleks lameller şekillendirir, fakat daha gevşek yapılı olan ve tüm genişliğin üçte ikisini kaplayan, dışsal bir bölge, daha sıkı yapılı olan içsel bölgeden ayırt edilebilmektedir. Kılıf kalınlığı ve yoğunluğu, farklı türlerde varyasyonlar göstermektedir. Ayrıca tür içinde de, kılıf kalınlığı ve yoğunluğu hayvanların yaşlarına ve yaz uykusu gibi fizyolojik durumlarına göre çeşitlilikler gösterebilmektedir (Fernandez,1966).

Merkezi sinir sisteminin kendisi avasküler bir yapıdadır, fakat gangliyonik kılıf içinde kan damarları bulunur. Anteriyor aorta dalları,

gangliyonların etrafını saran kılıfa girmekte ve bu bölgelerde geniş vasküler ağlar oluşturmaktadır. Vaskülarizasyon modelleri, en azından *Helix*'te, hayvandan hayvana tamamen uyum göstermektedir (Hernádi, 1992).

Diğer omurgasız gangliyonlarındaki duruma benzer olarak, pulmonat gastropodlarında da gangliyonlar, sinir hücre gövdelerini içeren dışsal bir korteks ile dendrit ve akson uzantılarını içeren içsel bir nöropil alanından oluşur. Fakat proserebrum, bu yapılanmanın dışında kalmaktadır (Gill, 1996).

Merkezi sinir sistemi nöronları genel olarak unipolardır ve giriş-çıkış fonksiyonları, ana nöritin farklı farklı dallarına ayrılmıştır. Bununla birlikte serebral gangliyonlarda bipolar nöronların da varlığı rapor edilmiştir (Kerkut et al., 1990; Marsden and Kerkut, 1970). Pek çok nöronun ilginç bir özelliği, çok sayıda paralel akson demetlerini aynı periferel ya da konnektif sinir içerisine gönderebilmesidir. Bu özelliği açıklayan en etkileyici hipotez, böylesi bir düzenlenişin, iletici moleküllerin, nöronlardan, önce sinirler içine ve buradan da kan dolaşımına salgılanması verimini arttırabileceği şeklindedir (Winlow and Kandel, 1976; Pin and Gola, 1984).

Nöronların toplam sayısı hakkında kesin bir bilgi mevcut değildir. Merkezi sinir sistemini oluşturan her bir gangliyon için, ortak bir tahminle nöron sayısı on bin-onbeş bin olarak belirtilmiştir (Dorsett, 1986). Bununla beraber bu tahmin, tek başına, *Achatina* ile *Helix*'te

yaklaşık olarak kırk bin nöron (Ratté and Chase, 2000) ve *Limax*'ta yaklaşık elli bin nöron (Kleinfeld et al., 1994) içeren proserebrum bölgesini kapsamaz. Ayrıca merkezi sinir sistemi dışında oldukça yüksek sayıda nöron bulunmaktadır. Örneğin yaklaşık değerlerle, her bir sefalik tentakülün olfaktoryal epitelinde yüz bin duyu hücresi, her bir tentaküler gangliyonda beş bin gliyal hücre ve her bir gözde üç bin nöron bulunmaktadır. Bu veriler doğrultusunda, tek başına olfaktör sistemin yaklaşık ikiyüzelli bin nöron içerdiği hesaplanabilmiştir (Chase, 1986b).

Nöronlar arasındaki kimyasal iletim, sinapslarda gerçekleşmektedir. Bu sinapslar, belirgin bir postsinaptik yoğunluğun olmaması dışında, omurgalıların merkezi sinapslarına benzer ultrastrüktürel bir oluşuma sahiptir. Erken dönemlere ait yayınlarda, sinapslar hakkındaki bilgiler ancak nadir olarak ve tam kesinliği olmayan şekillerde rapor edilebilmiştir (Amoroso et al., 1964). Fakat fiksasyon metotlarının gelişimiyle birlikte, gastropodlarda oldukça farklılaşmış sinapslar üzerine incelemeler yapılması kolaylaşmaya başlamıştır. Bununla birlikte, gastropod beynindeki sinapsların yoğunluğunu bildiren mevcut bilgi, diğer hayvanların merkezi sinir sistemleriyle ilişkili olanlardan oldukça azdır (Chase and Tollozko, 1992).

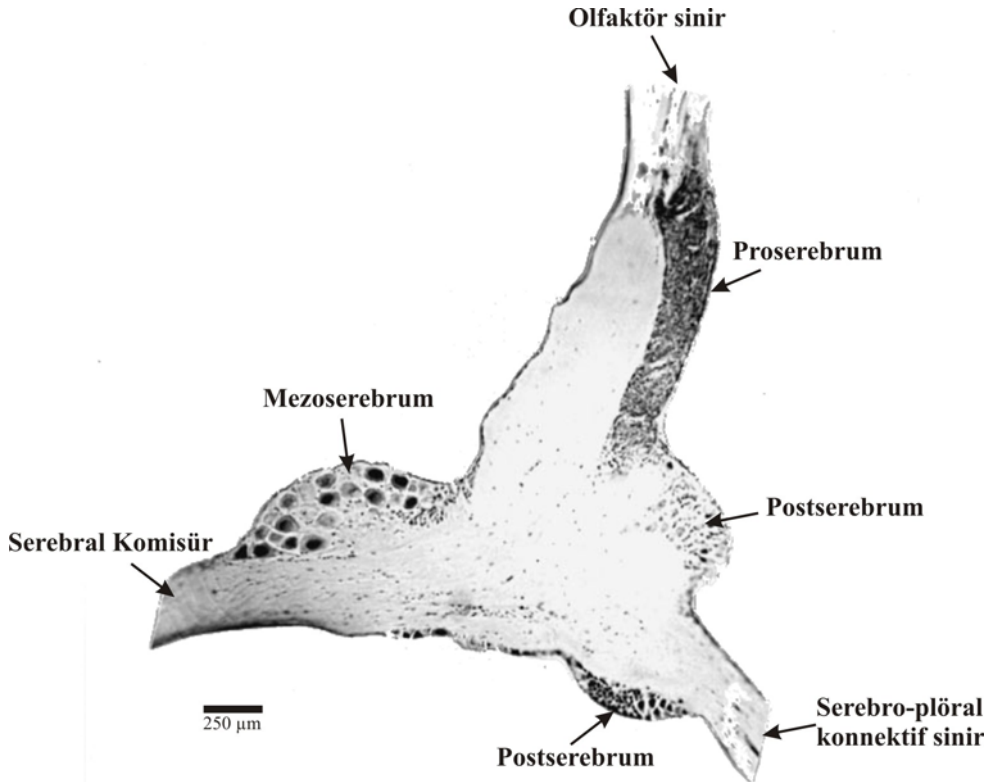
Gastropodlarda bir beyin yapısını temsil eden çift haldeki serebral gangliyonlar, bukkal kütle içinde yer alan özofagus başlangıç kısmının hemen dorsalinde yerleşmiştir. Sağ ve sol serebral gangliyonlar, özofagusun üzerindeki kement şeklinde bir komisürle ve özofagusun altından geçen subserebral bir komisürle birleşerek bütün bir yapı

oluşturmuştur. Gangliyonlar giriş bilgilerini, duyu organları ve tüm bedene dağılmış duyu hücrelerinden, periferel sinirler ile konnektif sinirler aracılığıyla alır. Fakat temel olarak giriş bilgilerinin geldiği ana bölge baş bölgesidir. Her bir sinirden gelen afferent uzantılar, tamamen farklı görünümlü bir nöropil alanı içinde sonlanır. Sonlanma alanlarının boyutları sinirlerin kendi çaplarıyla hemen hemen doğru orantılıdır (Chase and Tolloczko, 1993). Serebral gangliyonlar gelen bu duyu bilgileri tamamlar ve motor komutları oluşturur. Genellikle oluşan motor komutlar, direkt olarak periferel sinirler içine geri iletilir. Örneğin, bilateral olan üç dudak sinir çiftinin her biri afferent ve efferent fibrillerin karma popülasyonlarını içermektedir (Hernádi et al., 1987). Öte yandan, serebral çıkış bilgileri de plöral, pedal ve viseral gangliyonlara iletilir.

Başlıca serebral gangliyon bölgeleri, proserebrum, mezoserebrum ve postserebrum olarak adlandırılmıştır (Şekil 1.2). Bullock (1965) gibi bazı bilim adamları, postserebrumu plöral, pedal ve komisüral loblardan oluşan bir yapı olarak tanımlamaktadırlar. Ayrıca metaserebrum terimi, literatürde postserebral yapılara karşılık gelecek biçimlerde de bulunabilir (Chase, 2000).

Serebral gangliyon içinde pek çok nörosekresyon hücresi bulunmaktadır. 1935 yılında ilk kez Sharrer *Opisthobranchia*'da serebral gangliyonlardaki nörosekresyon hücrelerini *Aplysia* üzerinde yaptığı çalışmalarla tanımlamıştır ve bu hücrelerin salgılarının hormon özelliğinde olduğunu belirtmiştir. Genel bir bilgi olarak nörosekresyon hücreleri tarafından üretilen nörohormonlar, aksonlar boyunca nörohemal

alanlara taşınmakta ve bu bölgelerden önce hemolenfe daha sonra da hedef organlara iletilmektedir. Bununla beraber Pulmonata'da gangliyonlardaki nörosekresyon hücrelerinin uzun aksonlarının, herhangi nörohemal bir bölgeye uğramaksızın direkt olarak hedef organlara girdikleri ve bu bölgeler içinde sonlandıkları bildirilmiştir (Matsumoto and Ishii, 1987). Cephalopoda'da salgı, önce kan damarlarına sonra hedef organlara; diğer gruplarda ise başta hemosöl olmak üzere, hedef organlara aksonlar boyunca direkt olarak taşınmakta ve ekzositoz yoluyla iletilmektedir (Matsumoto and Ishii, 1987).



Şekil 1.2: *Helix aspersa*' da sağ serebral gangliyon bölgeleri. (Ratté, 1999'dan alınmıştır.)

Mollusca'da nörohormonlar, gelişim, üreme ve osmoregülasyon üzerinde etkilidir (Joosse and Geraerts, 1983; Joosse, 1988). Gerek *Aplysia*'da çanta hücreleri (bag cell) tarafından salgılanan ELH'in (yumurta bırakımından sorumlu hormon; egg-laying hormone) gerek *Lymnaea*'da serebral gangliyondan salgılanan kaudodorsal hücre hormonunun (CDCH, ovulasyon hormonu) primer yapıları ve moleküler ağırlıkları tanımlanmıştır. Türlerin farklı olmasına karşın, bu hormonlar amino asit dizileri bakımından birbirlerine dikkate değer homoloji gösterirler (Matsumoto and Ishii, 1987). İmmünohistokimyasal boyamalar yoluyla, bu nörosekresyon hücre içeriklerinin, vasopressin ve insülin gibi omurgalı beynindeki beyin-barsak peptitlerinin antikörlerine karşı pozitif tepki verdikleri bulunmuştur (Cooke and Gelperin, 1988; Elekes and Nässel, 1990; Marchand et al., 1991; Li and Chase, 1995; Kaufmann et al., 1995). Bu nedenlerle, bu canlılardaki nörosekresyon hücre ürünlerinin fonksiyonlarıyla ilgili olan daha kapsamlı ve ileri düzeyli çalışmalar beklenmektedir.

Mollusca'daki klasik nörotransmitterler, asetilkolin, serotonin, pek çok monoamin ve pek çok amino asit içermektedir (S.-Rózsa, 1984). İlaveten, immünohistokimyasal uygulamalar, hormon, transmitter ve modülatör oluşturabilecek sayısız peptit varlığını da göstermektedir. Bugüne kadar, en azından 16 peptit türüne karşılık gelen antikör için pozitif sonuçlar verildiği rapor edilmiştir. Kayda değer kanıtlar özellikle, APGWamid (Ala-Pro-Gly-Trp-NH₂) (Griffond et al., 1992; Li and Chase, 1995), enkefalin (Marchand et al., 1991), FMRFamid (Phe-Met-Arg-Phe- NH₂) (Elekes and Nässel, 1990; Marchand et al., 1991; Li and

Chase, 1995), vazoaktif bağırsak peptiti (Kaufmann et al., 1995) ve taşıkinin (Elekes and Nässel, 1994) için sunulmuştur. Bu maddelerin her biri, gangliyonlar arasında ve her bir gangliyon içindeki özel bireysel hücreler arasında kendilerine has dağılımlar gösterirler. Bununla birlikte söz konusu her hangi belirgin bir molekülün varlığını ispatlamak için immünohistokimyasal çalışmalarla elde edilen pozitif sonuçlar tek başına yeterli değildir. Kesinliği daha fazla olan testler, *in situ* hibridizasyonu ya da direkt kimyasal uygulamaları gerektirmektedir, fakat bu metotlar nadiren kullanılmaktadır. Ayrıca peptitlerin fizyolojik rolleriyle ilgili bilgi de yeterli değildir. Orijinal bir mollusk kardiyookaktif peptidi olarak tanımlanan FMRFamid (Phe-Met-Arg-Phe- NH₂), en titiz incelemelerin yapıldığı moleküldür. FMRFamid, *Helix*'te nöronların membran potansiyellerindeki değişiklikleri meydana getirir ve bu cinse ait olan FMRFamid iyonotrofik reseptörleri klonlanmıştır (Lingueglia et al., 1995). Ayrıca FMRFamid, kas kontraksiyonlarının şiddetini de düzenleyebilmektedir (Lehman and Greenberg, 1987). Ok atma ve diğer bazı çiftleşme davranışlarının düzenlenmesinde de FMRFamidin bir rolü olduğu ileri sürülmüştür (Li and Chase, 1995).

İlgi çekici olası bir transmitter molekülü, nitrik oksit gazıdır. Nitrik oksit üretiminden sorumlu olan enzim, özellikle proserebrumdaki yüksek konsantrasyonlarıyla birlikte, merkezi ve çevresel sinir sistemlerinin spesifik bölgelerinde bulunmuştur (Cooke et al., 1994; Sánchez-Alvarez et al., 1994). Omurgalılardan elde edilen verilerle, mollusklarda nitrik oksidin bir nörotransmitter rolü olduğu belirtilmiştir ve bu görüş,

prosererebrumda nitrik oksit üretimine bağı olan elektriksel salınımların bulunmasıyla desteklenmiştir (Gelperin, 1994).

Karasal gastropodlardan *Helix aspersa*'nın ortalama yaşam süresi 6-7 yıldır. Yumurtadan çıkan bireyler iklimatik koşullara bağı olarak 10-24 ay içinde juvenil halden ergin hale geçerler. Ortam koşullarının uygun olmadığı durumlarda, kabuk apertürünü koruyucu bir film şeridiyle kapatırlar ve inaktif hale geçerler. Hibernasyon, estivasyon ve açlık söz konusu olduğunda altı aydan bir yıla kadar kabuk apertürleri koruyucu film şeridiyle kapalı halde ya toprağa gömülü olarak ya da ağaç gövdeleri ve taşlık yüzeyler gibi tutunmaya uygun olan alanlar üzerinde inaktif durumda kalırlar (Heller, 2001; Cook, 2001).

Karasal gastropodların büyük bir kısmı, çoğunlukla küçük canlılar olmaları nedeniyle her ne kadar insanlar tarafından fark edilmese de, detritivor canlılar olarak yaşamlarını sürdürmekte ve bitki artıklarının toprağa dönmesi ve tekrar birikmesini kolaylaştırarak besin döngüsüne belirgin katkıda bulunmaktadır (Speiser, 2001; Heller, 2001; Cook, 2001). Dünyanın pek çok yerinde, gastropod komüniteleri, insan etkisiyle indirgenen ve hatta yok olmaya yüz tutan habitatlarda varlıklarını güçlkle devam ettirmekte ve giderek ortadan kalkmaktadır (Barker, 2001). Bununla beraber, tüm karasal gastropod çeşitleri arasında nispeten daha küçük olan, yüz türden meydana gelen ordoları kapsayan bir kesim insan aktiviteleriyle ortaya çıkan çevresel değışikliklere yüksek adaptasyon sağlamaktadır ve sıklıkla değışime uğramış habitatlarda omurgasız faunasının oldukça yüksek sayılara ulaşan karakteristik

bileşeni haline gelmektedir. Hemen hemen her yerde sayıları ile ekonomik önemlerinin artması ve laboratuvar hayvanı olarak sağladığı yararlarından ötürü yukarıda bahsi geçen bu aynı türler, en çok çalışılan omurgasızlar arasındadır. Bu canlılar, örneğin nörofizyoloji, davranış, ekoloji ve populasyon genetiği çalışmalarında oldukça iyi model sistemleri sağlamaktadır. Ayrıca bazıları, dokularında metal biriktirme kapasitelerinden dolayı çevresel kirlilik biyoindikatörü olarak da faydalıdırlar. Bu araştırma alanlarının pek çoğu, karasal gastropodlar üzerindeki çalışmaların, fizyoloji, ekoloji, evolusyon ve konservatif biyoloji araştırmalarını kapsayan daha geniş çalışma alanlarına katkıda bulunabildiğini göstermektedir (Barker, 2001).

Ülkemizde genel olarak mollusklarla ve dolayısıyla karasal gastropodlarla ilgili yapılan histolojik, fizyolojik ve moleküler çalışmalar henüz başlangıç aşamasındadır. Bununla birlikte, başta Amerika ve Avrupa'da olmak üzere dünyanın çeşitli yerlerinde bu canlılarla ilgili pek çok çalışma yapılmakta, malakoloji ve konkoloji dernekleri bulunmaktadır. Ayrıca yapılan çalışmaların sunulduğu çeşitli yayın kuruluşları mevcuttur. Ekonomik önemlerinden ötürü, dünyanın çeşitli yerlerinde bu canlıların üretilip yetiştirildiği çiftlikler kurulmuştur. Ülkemizde ise üretim yapılmaksızın, hayvanlar yaşadıkları ortamdan toplanmak suretiyle işlenerek ya da işlenmeksizin özellikle besin sektöründe kullanılmak üzere ihraç edilmektedir.

Literatür taraması yapılırken Türkiye'deki bilgi birikimine katkı sağlayacağı düşüncesi göz önünde bulundurularak bu tez çalışmasının

giriş kısmının başında mollusklarla ilgili genel bir bilgi verilmiştir. Daha sonra tezin materyali olan *Helix aspersa*'nın dahil olduğu karasal gastropodların genel vücut yapıları anlatılmıştır. Tezin esas konusu dikkate alınarak bundan sonraki kısımda, merkezi sinir sistemi organizasyonunun gelişimsel süreci ile birlikte özellikle serebral gangliyonlar, serebral gangliyondaki nöronlar, nöroendokrin hücreler ve kısaca bu canlıların yaşam süreçleri içinde gözlenen ergin, juvenil, aktif ve inaktif durumlardan bahsedilmiştir.

Sunulan bu tez çalışmasında hayvansal materyal olarak Mollusca filumu, Gastropoda klasisi, Pulmonata subklasisi, Stylommatophora ordosu, Helicidae familyası, *Helix* genusuna dahil, *Helix aspersa* Müller, 1774 kullanılmıştır. Son taksonomik revizyonlarla türlerin adlandırılmasında bir takım anlaşmazlıklar ortaya çıkabilmektedir. Bu nedenle özellikle bu çalışmada ve pek çok nörobiyolojik literatürde *Helix aspersa* Müller, 1774 olarak adı geçen türün sinonimlerini bildirmekte yarar görülmektedir. Bunlar: *Cantareus aspersus*, *Cornu aspersum*, *Cryptomphalus aspersus*'tur (Giusti et al., 1995; Koene and Muratov, 2004).

Bu çalışmanın amacı, ergin ve juvenil *Helix aspersa*'nın aktif ve inaktif evrelerinde serebral gangliyonlarda dağılım gösteren nörosekresyon hücrelerinin histolojik yapılarındaki benzerlik ve farklılıkların, Gomori'nin paraldehit fuksin boyama metoduyla incelenerek ortaya konulmasıdır.

2. MATERYAL - METOT

Bu tez çalışmasında hayvansal materyal olarak kullanılan *Helix aspersa* Müller, 1774 örnekleri, özellikle Ege Üniversitesi Kampüsü içerisinde yer alan ve tarımsal her hangi bir uygulamanın söz konusu olmadığı yeşillik alanlar başta olmak üzere, Bornova ilçesindeki çeşitli alanlardan toplanmıştır. Biyoloji Bölümü binasında güneş ışığı almayan bir laboratuvarında muhafaza edilen hayvanlar, uzun gün (UG, 18A:6K) fotoperiyot koşullarında tutulmuştur. Ergin aktif, ergin inaktif, juvenil aktif ve juvenil inaktif bireyler ayrı ayrı olarak plastik kaplarda muhafaza edilmiştir. Laboratuvarın sıcaklığı, salyangozlar için uygun olan 21-22°C'de tutulmaya çalışılmıştır. Bu canlıların yaşamları için oldukça önemli olan nem değerleri % 65'in altına düşürülmemeye çalışılmıştır. Salyangozlar için gerekli olan optimum koşullar 19-23 °C sıcaklıkla, %75-%85 nem oranlarıdır.

İnaktif bireyler için, tamamen kendilerine uygun koşulların olduğu ayrı bir laboratuvar sağlanamadığı için, aynı laboratuvar içinde tabanı toprakla kaplı olan plastik bir kaptaki hayvanlar beslenmeksizin tutularak inaktif koşul yaratılmaya çalışılmıştır. Sonuçta hayvanlar kabuk apertürlerini kapatmış ve tam anlamıyla kış-yaz uykusu olmasa da inaktif duruma geçmişlerdir. Rutin bakım ve temizlik işleri kapsamında, inaktif hayvanların dışındakilere en az iki günde bir havuç, marul, salatalık verilmiş, kalsiyum ihtiyaçları için toz haline getirilen mürekkep balığı kemiği kullanılmıştır. Kapların temizliği sırasında hayvanlar da, beden nemlerinin arttırılması için tek tek suya tutulmuştur. Kopulasyon ve

yumurtlama davranışlarının meydana gelebilme olasılığı göz önünde bulundurulduğundan ayrıca bu plastik kapların içine 12 cm derinliğinde 8 cm çapında içi gevşek yapılı toprak dolu olan cam kavanozlar konulmuştur.

Belirli aralıklarla diseksiyon işlemleri yapılmış, diseksiyon sırasında oldukça hassas olan serebral gangliyon dokusunda artefaktların oluşabilme riskinden dolayı her hangi bir anestezi yöntemi uygulanmamıştır. Uygun diseksiyon aletleriyle öncelikle hayvanların kabukları kırılmak suretiyle uzaklaştırılmıştır. Ağız kısmının başlangıcından dorsalde medyan hat doğrultusunda deriyi açarak özofagusun başlangıç kısmının hemen üzerinde yerleşen serebral gangliyonlar, dikkatle sinir bağlantılarından kesilmiş ve diseksiyon işlemleri sırasında kullanılan genel omurgasız fizyolojik suyu olan % 0.6'lık NaCl içine alınmıştır. Gereksiz görülen sinir uzantıları uzaklaştırıldıktan sonra doku vakit kaybetmeksizin fiksatif içerisine alınmıştır.

Fiksatif olarak Bouin ve tuzlu formalin kullanılmıştır. Yer yer fiksatiflerin uygulanma süreleri ve tespitten kurtarma işlemlerinde çeşitli değişikliklere gidilmiştir. Bouin için 24 ve 12 saat; tuzlu formalin için 24 ve 12 saat tespit süreleri uygulanmıştır. Bouin ile yapılan tespitlerde, dokuların tespitten kurtarılması için yapılan yıkama işlemlerinde yer yer % 70 alkol kullanılmış, yer yer dokunun hassasiyeti göz önüne alınarak hücrelerde alkolden kaynaklanabilecek büzülme durumunun önüne geçmek için saf suyla başlanarak düşük oranlarda yükselen alkol

serileriyle %70'lik alkole kadar gelinmiştir. Dokular, tuzlu formalin kullanılarak yapılan tespitten 24 saat akarsu altında bırakılarak kurtarılmış, yine saf suyla başlayıp düşük oranlarda yükselen alkol serileriyle %70'lik alkole kadar getirilmiştir. Daha sonra rutin dehidratasyon işlemleri, geçiş ortamına alma işlemleri ve parafine gömme işlemleri uygulanmıştır. Geçiş ortamı olarak alkol ve parafinle iyi karışabilen ksilol kullanılmıştır. Serebral gangliyonların küçük ebatta ve krem-beyaz renklerinde olmasından ötürü mavi renkli boncuk parafin kullanılmıştır.

Parafine gömülen ve bloklanan dokulardan 5 µm kalınlığında kesitler alınmıştır. Bu kesitler, Gomori'nin PAF (Paraldehit fuksin) boyama yönteminin, Gabe'nin önerdiği modifikasyonla birleştirilerek oluşturulmuş prosedürü uygulanarak boyanmıştır (Cameron and Steele, 1959). PAF, nörosekresyon hücrelerinin içerdiği nörosekresyon granüllerinin koyu mor renkte görülmesini sağlayan, benzer alanlarda yapılan çalışmalarda oldukça sık kullanılan bir boyadır.

Işık mikroskopundaki incelemeler için Olympus BX-51 Fluorescence Research Microscope ve fotoğraf çekimleri için Olympus C-5050 zoom, 5 megapixel çözünürlükteki fotoğraf makinesi kullanılmıştır.

3. BULGULAR

Sunulan bu tez çalışmasında, aktif ergin, inaktif ergin, aktif juvenil ve inaktif juvenil hayvanların serebral gangliyonlarındaki nörosekresyon hücrelerinden salgılanan nörosekresyon maddesi ve dağılımı Gomori'nin PAF boyama metodu ile gösterilmeye çalışılmıştır.

Aktif ergin hayvanlarda oldukça yoğun nörosekresyon granülleri içeren çeşitli büyüklüklerde hücrelerinin olduğu ve bunların mezoserebrum ve postserebrum bölgelerinde yerleştiği gözlemlenmiştir. Ayrıca proserebrum bölgesinde de homojen olarak dağılım gösteren noktasal görünümlü nörosekresyon granüllerinin olduğu tespit edilmiştir.

İnaktif ergin hayvanlarda hücrelerin az miktarda nörosekresyon içerdiği ve hücre yapılarının aktif hayvanlarda gözlemlendiği gibi düzgün olmadığı belirlenmiştir. Bununla birlikte nörosekresyon maddesinin serebral gangliyonu saran konnektif doku içinde yerleşmiş lakünlerde yer yer granüler yapıda yer yer agregasyonlar halinde biriktiği gözlemlenmiştir. Serebral gangliyonu saran içteki kompakt yapılı konnektif içinde, dıştaki gevşek yapılı konnektiften daha fazla miktarda nörosekresyon maddesi içeren lakünler olduğu gözlemlenmiştir. Ayrıca sağ ve sol gangliyonlar arasındaki bağlantı bölgesi olan serebral komisürün hemen üzerindeki konnektif içinde, çok sayıda nörosekresyon maddesi içeren lakünlerin varlığı tespit edilmiştir.

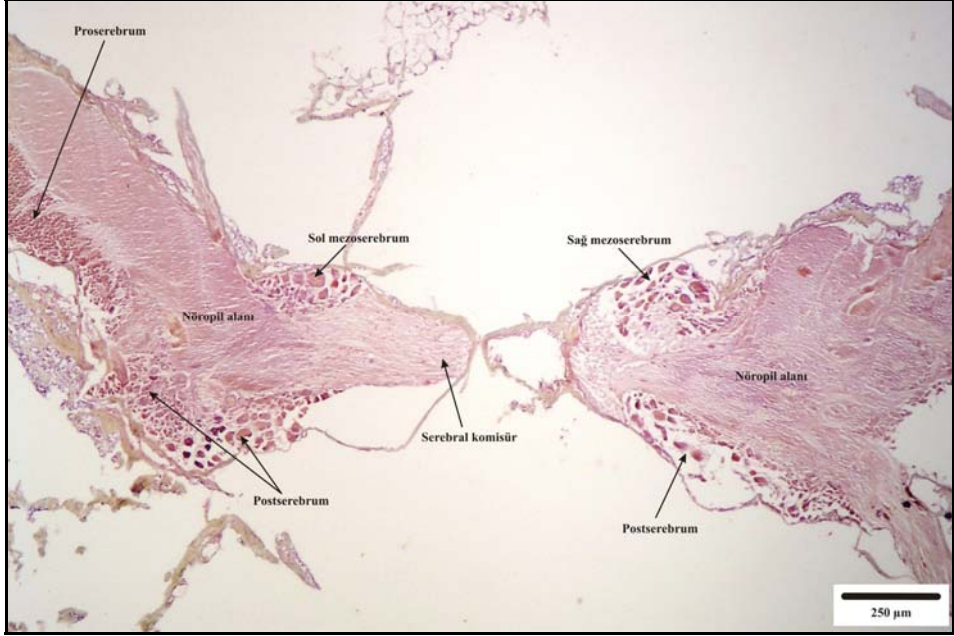
Aktif juvenil hayvanlarda mezoserebrum ve postserebrum bölgelerinde dağılım gösteren çeşitli büyüklüklerde hücrelerin olduğu tespit edilmiştir. Bu hücrelerin aktif ergin hayvanlardaki kadar yoğun salgı içermediği gözlemlenmiştir. Ayrıca ergin hayvanlara nispeten mezoserebrum bölgesinin daha az geliştiği ve nörosekresyon hücre yoğunluğunun postserebrum bölgelerinde daha çok olduğu gözlemlenmiştir.

İnaktif juvenil hayvanlarda mezoserebrum ve postserebrum bölgelerinde belirgin büyüklükleriyle göze çarpan ve diğer gruplardakilerle benzer olan hücrelerin varlığı tespit edilmekle beraber bunların salgı içeriklerinin yok denecek kadar az olduğu dikkat çekmiştir. Bununla birlikte inaktif ergin hayvanlardaki duruma benzer olarak nörosekresyon maddesinin serebral gangliyonları saran konnektif içinde yerleşmiş lakünlerde biriktiği gözlemlenmiştir. Yine inaktif ergin hayvanlardaki duruma benzer olarak nörosekresyon birikiminin, içteki kompakt yapılı konnektifte dıştaki gevşek yapılı konnektiftekinden daha fazla olduğu tespit edilmiştir.

3.1. Aktif Ergin Hayvanlara İlişkin Gözlemler

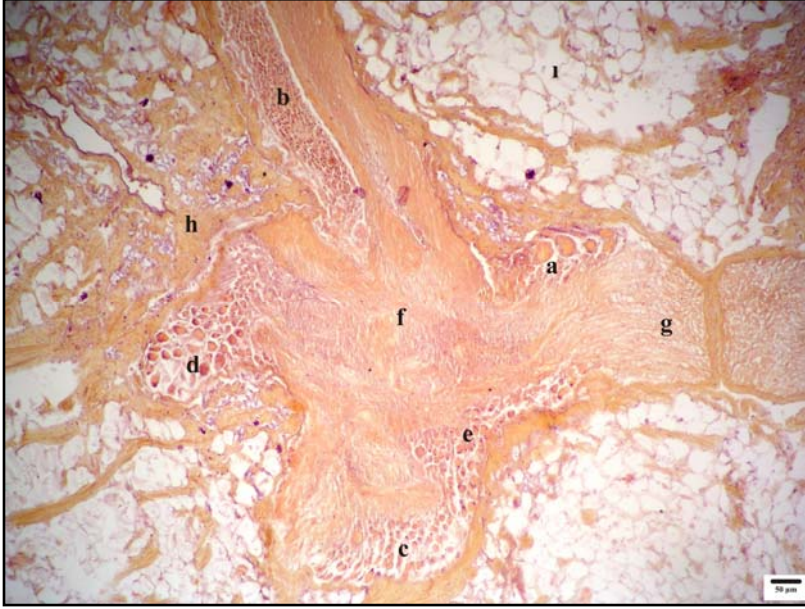
Şekil 3.1.1'de aktif ergin bireyden alınmış serebral gangliyonlar görülmektedir. Konnektif dokusu kısmen uzaklaştırılan serebral gangliyonun sağ lobunda mezoserebrum bölgesinin soldaki mezoserebrum bölgesinden daha genişlemiş olduğu dikkat çekmektedir. Daha önce de

tezin özet kısmında belirtildiği üzere bu durum, aktif ergin bireylerdeki üreme işlevleriyle ilişkilidir.

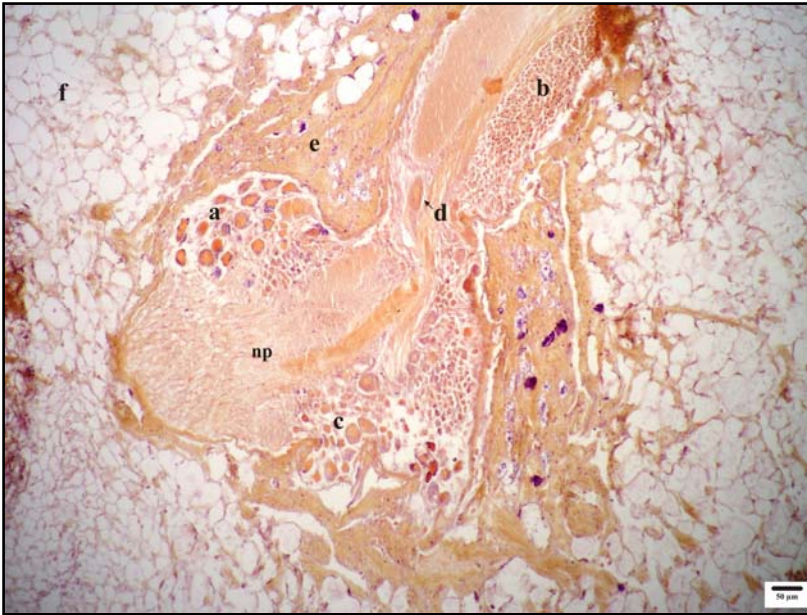


Şekil 3.1.1: Aktif ergin bireylerde serebral gangliyonlar bölgeleriyle gösterilmektedir. (Tuzlu formalin, 24 sa tespit; PAF)

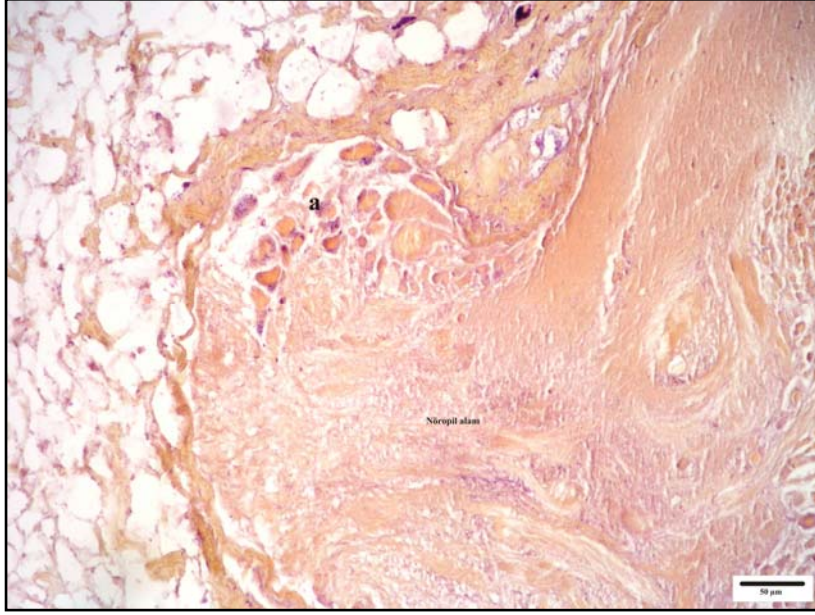
Şekil 3.1.2 ve 3.1.3'te ayrı olarak ele alınan ve dıştan konnektif dokuyla sarılı serebral gangliyonlarda mezoserebrum, proserebrum ve postserebrum bölgeleri ayırt edilmektedir. Ayrıca postserebrumun plöral, pedal ve komisüral lobları da görülmektedir. Bölgeler arasında yerleşmiş ve PAF boyasına afinite gösteren içsel nöropil alanı akson uzantılarından oluşmuştur. Nöropil alanının boyaya afinite göstermesinin, aksonlar boyunca taşınan nörosekresyon maddesiyle ilişkili olduğu düşünülmektedir. Şekil 3.1.4, 3.1.5 ve 3.1.6'da sağ mezoserebrum ve nörosekresyon hücreleri daha büyük büyütmelemlerle gösterilmiştir.



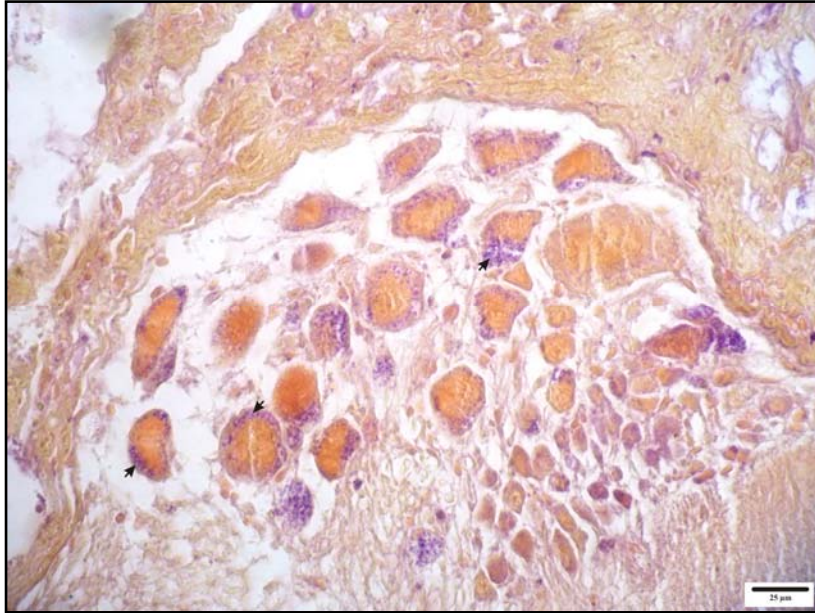
Şekil 3.1.2: Sol serebral gangliyon. a, mezocerebrum; b, prosocerebrum; c, postocerebrum plöral lob; d, postocerebrum pedal lob; e, postocerebrum komisüral lob; f, nöropil; g, serebral komisür; h, sıkı yapılı konnektif; i, gevşek yapılı konnektif. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



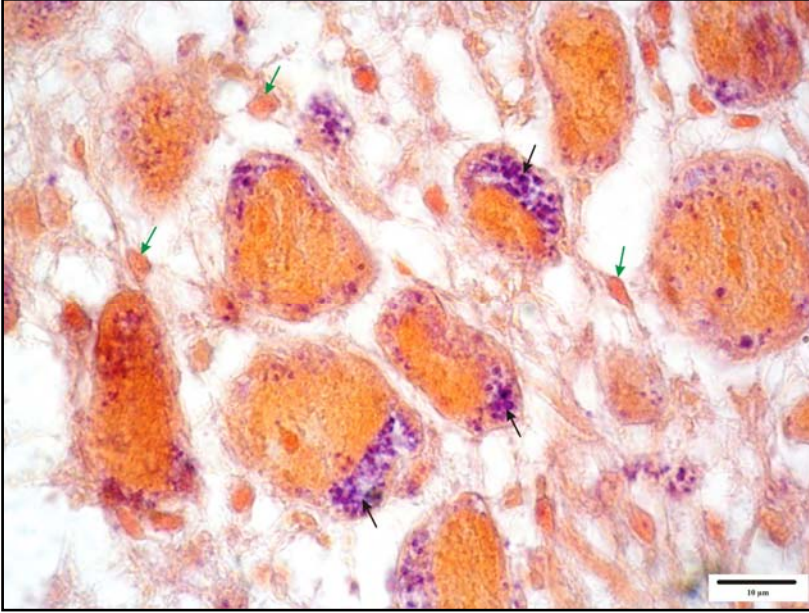
Şekil 3.1.3: Sağ serebral gangliyon. a, mezocerebrum; b, prosocerebrum; c, postocerebrum; d, prosocerebrum ve mezocerebrum arasında nörosekresyon hücresi; e, sıkı yapılı konnektif; f, gevşek yapılı konnektif; np, nöropil. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



Şekil 3.1.4: Genişlemiş sağ mezoserebrum (a), nörosekresyon hücreleri ve nöropil alanı. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

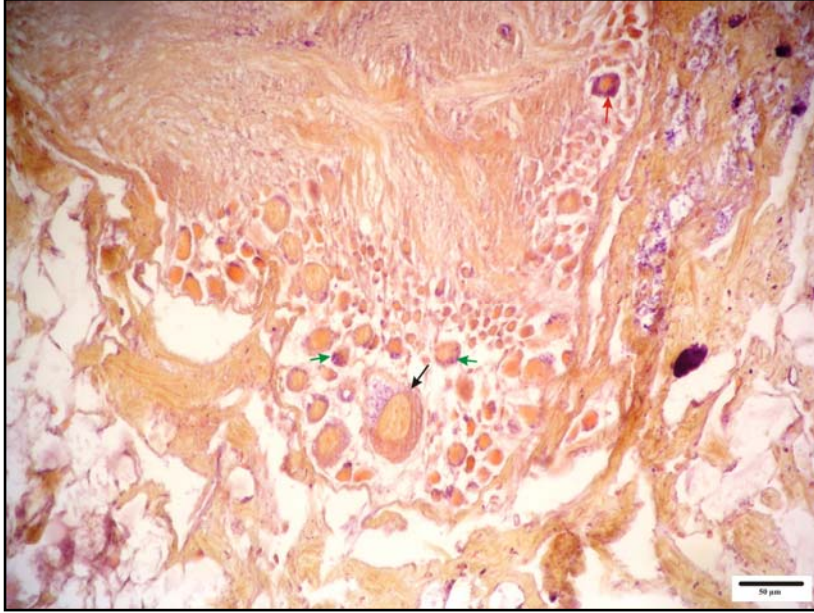


Şekil 3.1.5: Sağ mezoserebrumdaki nörosekresyon hücreleri. Oklar, nörosekresyon granüllerini işaret etmektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

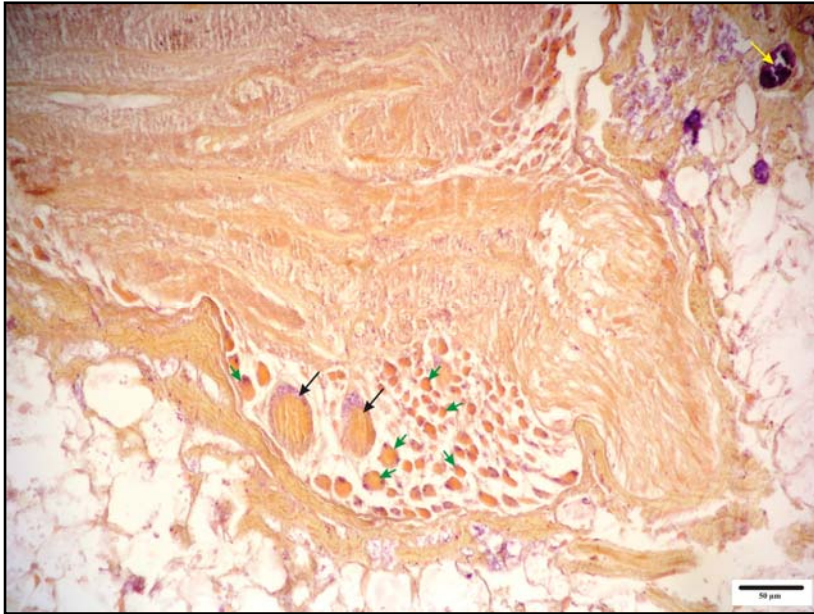


Şekil 3.1.6: Mezocerebrum bölgesindeki nörosekresyon hücreleri. Siyah oklar nörosekresyon granüllerini, yeşil oklar nöroglia hücrelerini göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

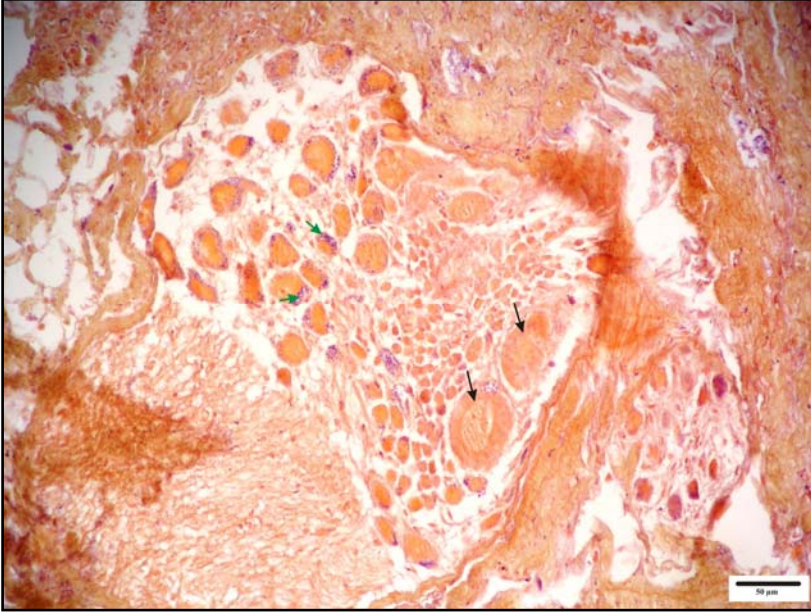
Aktif ergin hayvanların postserebrum bölgelerinde de çeşitli büyüklüklerde nörosekresyon granülleri içeren hücreler mevcuttur (Şekil 3.1.7, 3.1.8, 3.1.9). Daha önceki bazı yayınlarda postserebrum bölgesinde küçük nörosekresyon hücrelerinin olduğu belirtilmesine karşın, bu tez çalışmasında küçük hücrelerin yanı sıra çapları 40-50 μm 'ye kadar varan nörosekresyon hücrelerinin olduğu saptanmıştır (Şekil 3.1.10). Büyüklükleriyle belirgin olarak diğer nörosekresyon hücrelerinden ayrılan bu hücreleri, plöral, komisüral ve pedal lobda görmek mümkün olmuştur (Şekil 3.1.11, 3.1.12 ve 3.1.13). Ayrıca yalnızca birkaç tane görülmesine karşın, serebral gangliyonları saran konnektifte, içinde nörosekresyon birikiminin olduğu lakünler tespit edilmiştir (Şekil 3.1.8).



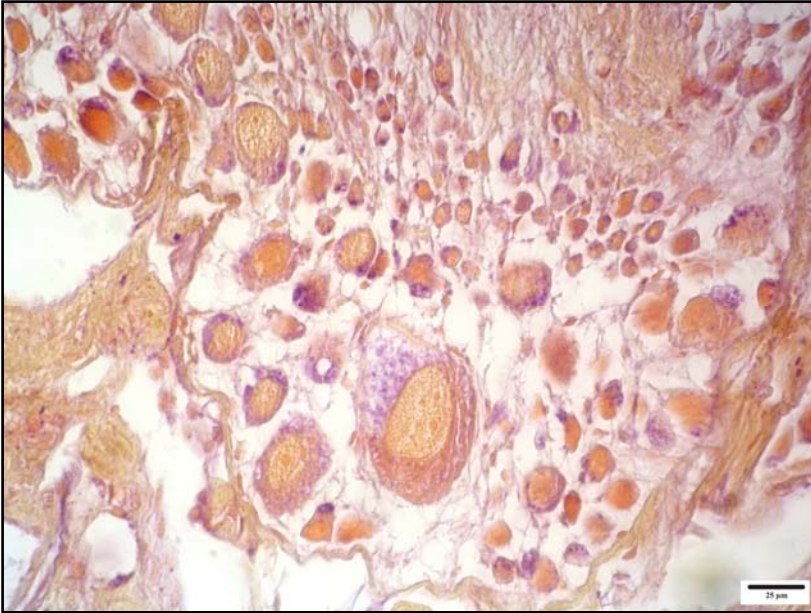
Şekil 3.1.7: Postserebrumda nörosekresyon hücreleri. Siyah ok büyük, yeşil ok küçük nörosekresyon hücrelerini göstermektedir. Kırmızı ok, yoğun nörosekresyon içeren ve pedal loba yakın olan bir hücreyi işaret etmektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



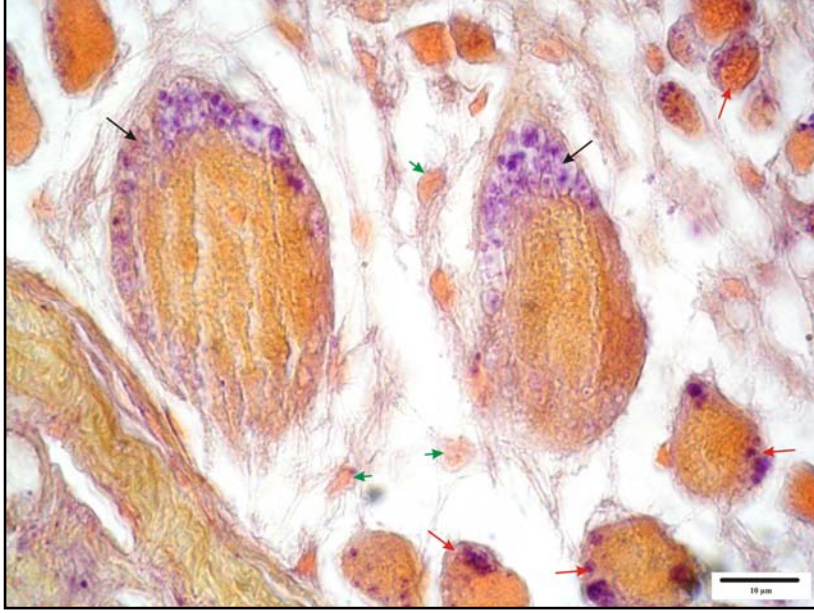
Şekil 3.1.8: Plöral lobda nörosekresyon hücreleri. Siyah ok büyük, yeşil ok küçük hücreleri göstermektedir. Sarı ok ise içinde nörosekresyon birikmiş bir lakünü göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



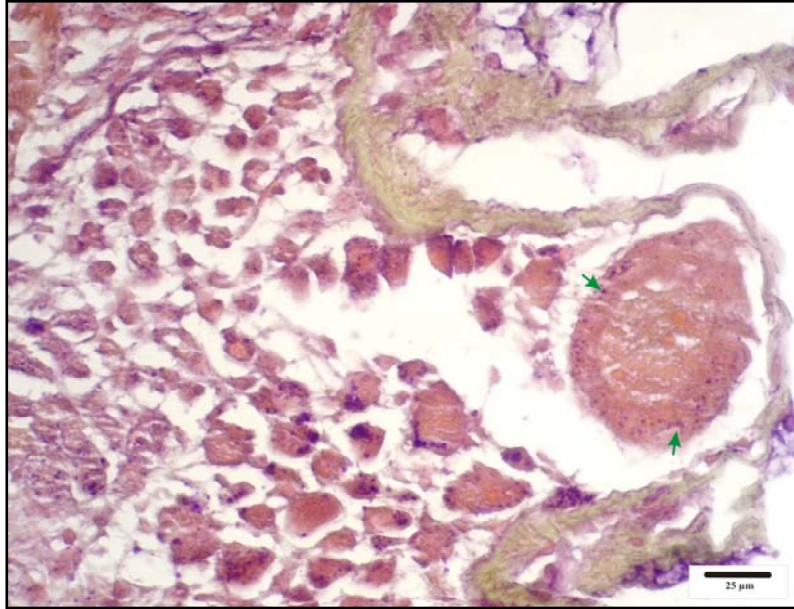
Şekil 3.1.9: Komisüral lobda nörosekresyon hücreleri. Siyah ok büyük, yeşil ok küçük nörosekresyon hücrelerini göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



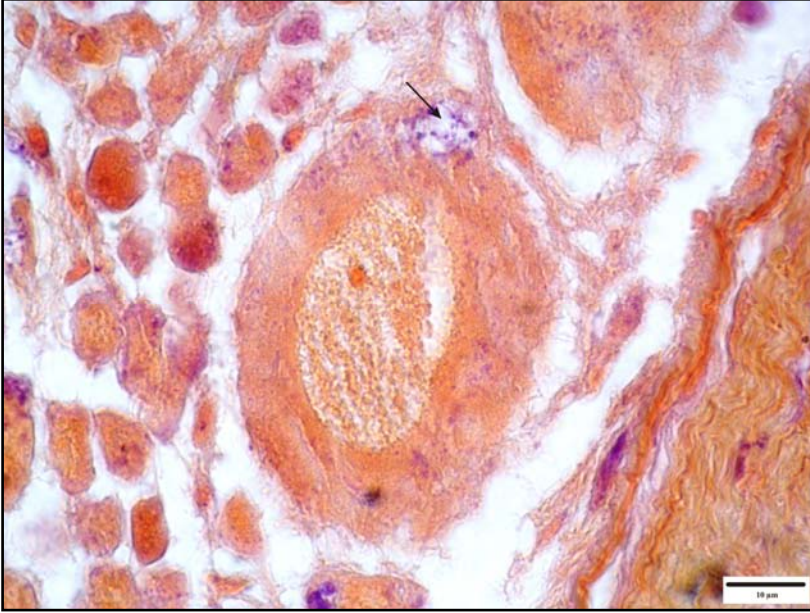
Şekil 3.1.10: Plöral lobda nörosekresyon hücreleri. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



Şekil 3.1.11: Plöral lobda nörosekresyon hücreleri. Siyah ok nörosekresyon granülleri içeren büyük hücreleri, kırmızı ok küçük hücreleri ve yeşil ok da nöroglia hücrelerini göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



Şekil 3.1.12: Pedal lobda büyük nörosekresyon hücresi. Yeşil ok, nörosekresyon granüllerini işaret etmektedir. (Tuzlu formalin, 24 sa tespit; PAF)

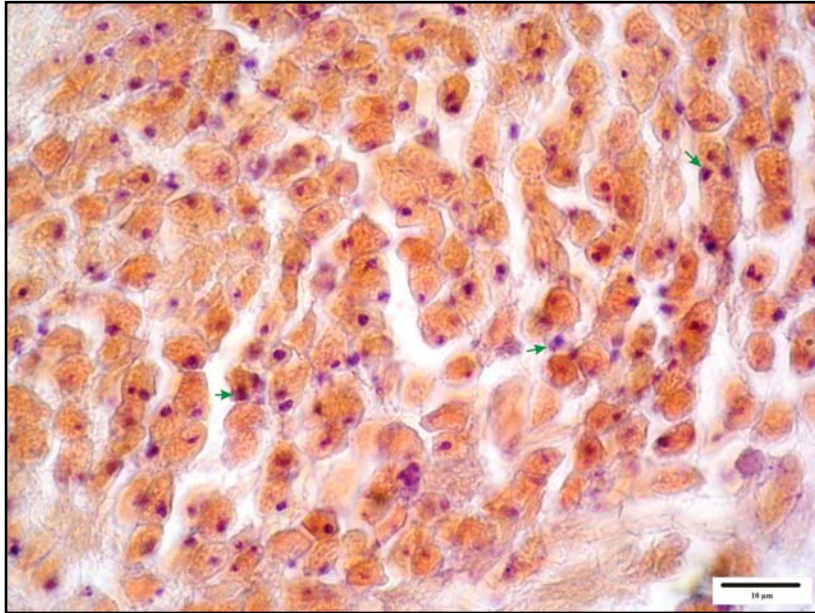


Şekil 3.1.13: Komisüral lobda büyük nörosekresyon hücresi. Ok, nörosekresyon granüllerini işaret etmektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

Aktif ergin bireylerin proserebrum bölgesinde diğer bölgelerdekine nispeten oldukça küçük boyutlu ve çok sayıda hücrelerin yer aldığı gözlemlenmiştir. Tezin tartışma kısmında ele alınan bazı yayınlarda (Haszprunar and Huber, 1990), bu bölgede büyük nörosekresyon hücrelerinin olduğu rapor edilmesine karşın, incelemeler sonucunda belirgin büyüklükte herhangi bir nörosekresyon hücresi tespit edilememiştir. Bununla birlikte proserebrum bölgesinde genel olarak homojen dağılım gösteren ve noktasal görünümlü nörosekresyon granüllerinin varlığı tespit edilmiştir (Şekil 3.1.14, 3.1.15).

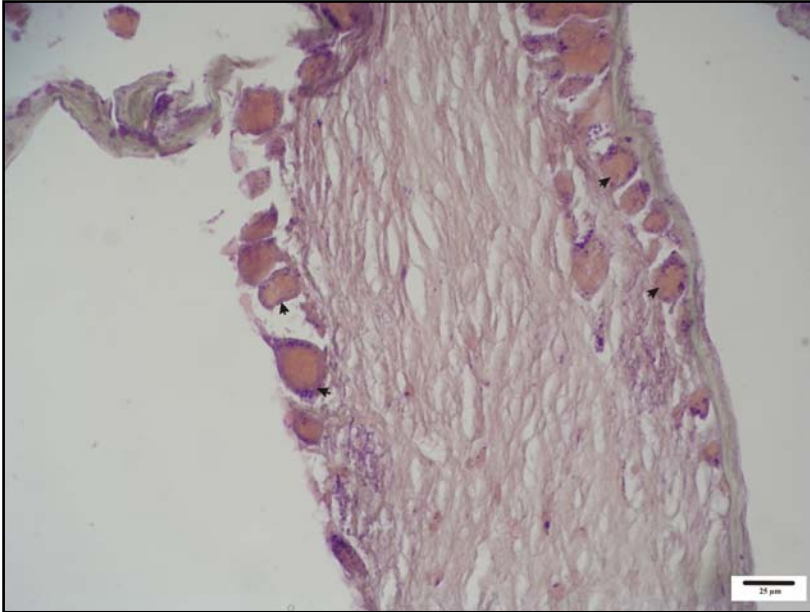


Şekil 3.1.14: Proserebrum bölgesi ve bu bölgede yer alan hücreler görülmektedir. prh: Proserebrumdaki hücreler. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

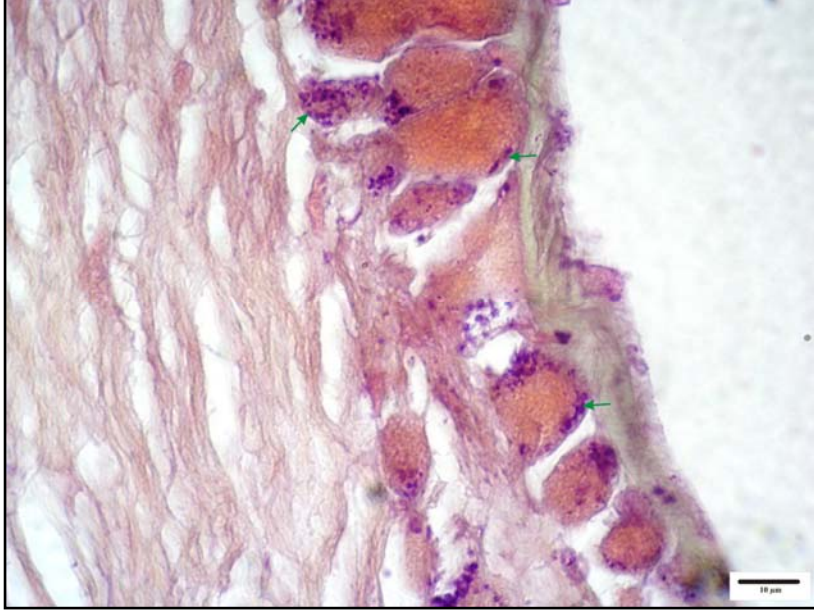


Şekil 3.1.15: Proserebrum bölgesindeki hücreler görülmektedir. Yeşil oklar, nörosekresyon granüllerini işaret etmektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

Bu tez çalışmasında, aktif ergin bireylerde oldukça yoğun nörosekresyon aktivitesinin bulunduğu, ayrıca serebral gangliyonlarla plöral gangliyonlar arasında bağlantıyı sağlayan serebroplöral konnektifin daha ziyade periferine yerleşmiş nörosekresyon hücrelerinin varlığıyla da gösterilmiştir. Serebroplöral konnektifin özellikle periferinde yer alan bu nörosekresyon hücrelerinin, oldukça yoğun nörosekresyon granülleri içerdiği gözlemlenmiştir (Şekil 3.1.16, 3.1.17).

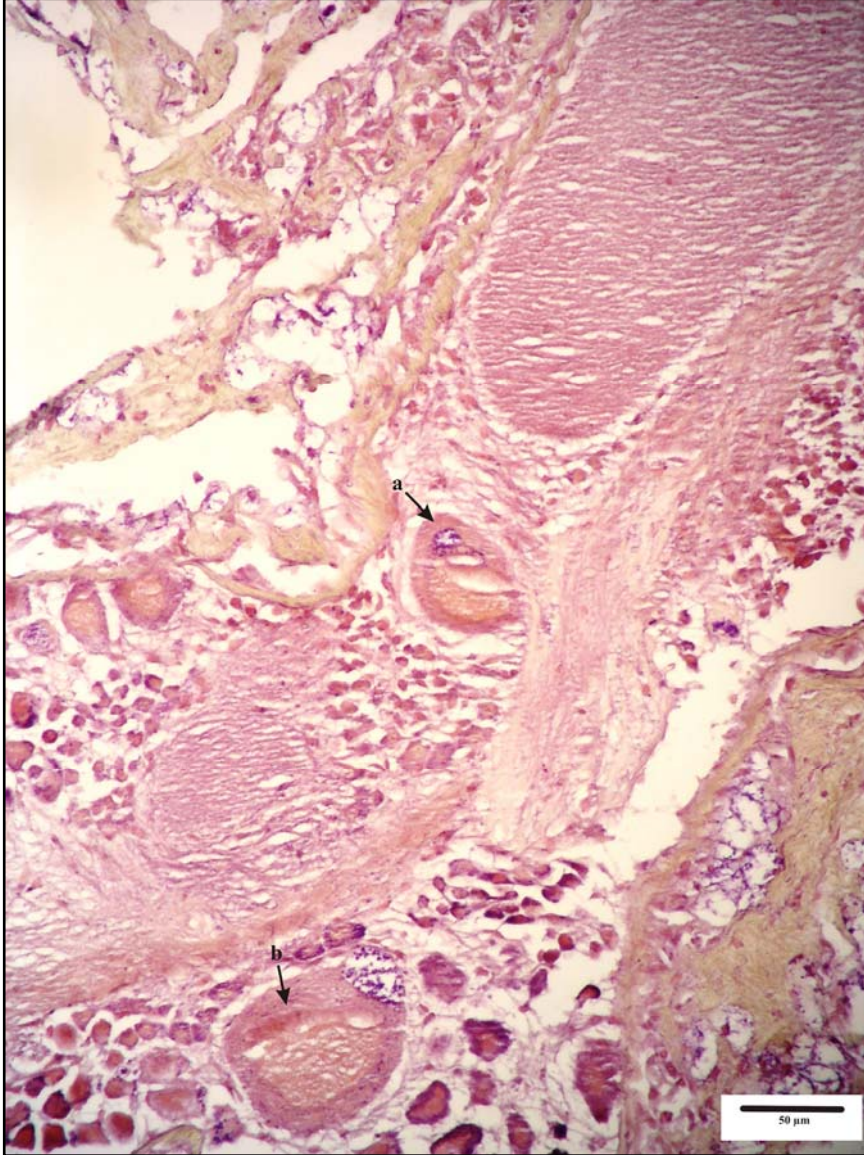


Şekil 3.1.16: Serebroplöral konnektifin periferine yerleşmiş nörosekresyon hücreleri görülmektedir. Oklar, yoğun nörosekresyon granülleri içeren hücreleri işaret etmektedir. (Tuzlu formalin, 24sa tespit; PAF)

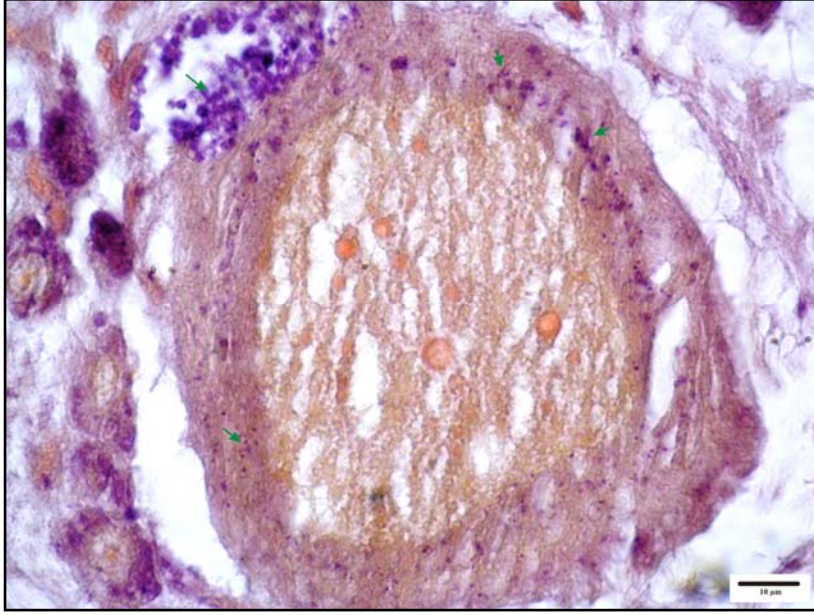


Şekil 3.1.17: Serebroplöral konnektifte nörosekresyon hücreleri ve nörosekresyon granülleri görülmektedir. Yeşil oklar, nörosekresyon granüllerini işaret etmektedir. (Tuzlu formalin, 24 sa tespit; PAF)

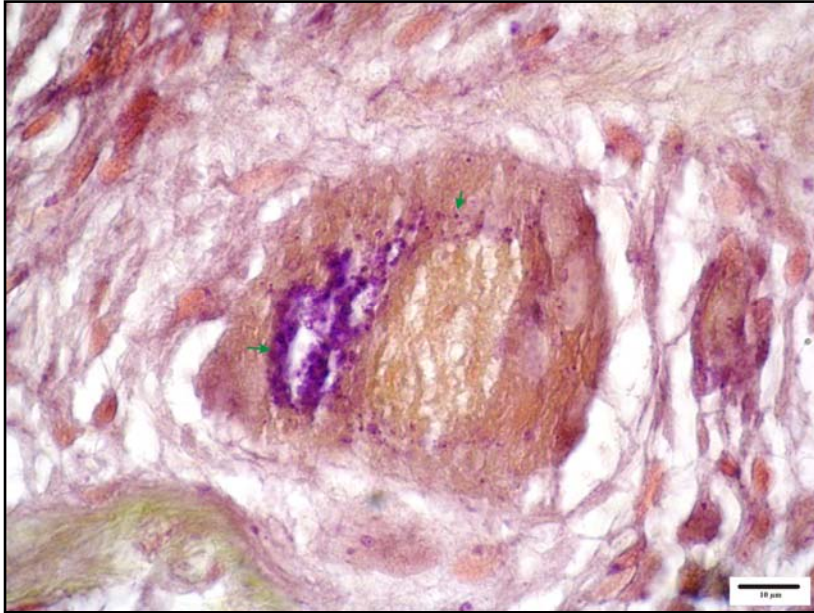
Her iki serebral gangliyonun ventral yüzeylerine yakın bölgesinde, postserebrumun plöral lobunda yer alan belirgin bir nörosekresyon hücresi ile proserebrum ve mezoserebrum arasındaki bölgede yer alan bir diğer belirgin hücrenin varlığı tespit edilmiştir (Şekil 3.1.18, Bkz. Şekil 3.1.3). Bu hücreler, büyük olasılıkla özel fonksiyonlara sahip hücrelerdir. Bunlardan plöral lobda olan hücrenin, önceki çalışmalarda adı geçen dev serebral nöron hücresi (Şekil 3.1.19) ve proserebrumla mezoserebrum arasında yer alan hücrenin de C3 (Şekil 3.1.20) ismiyle adlandırılan hücre olması söz konusudur.



Şekil 3.1.18: Serebral gangliyonda belirgin büyüklükteki nörosekresyon hücreleri. a, proserebrum ile mezocerebrum arasındaki bölgede yer alan ve C3 hücresi olduğu düşünülen nörosekresyon hücresi; b, postocerebrumun plöral lobunda yer alan ve dev serebral nöron olarak bilinen nörosekresyon hücresi olduğu düşünülen hücre. (Tuzlu formalin, 24 sa tespit; PAF)



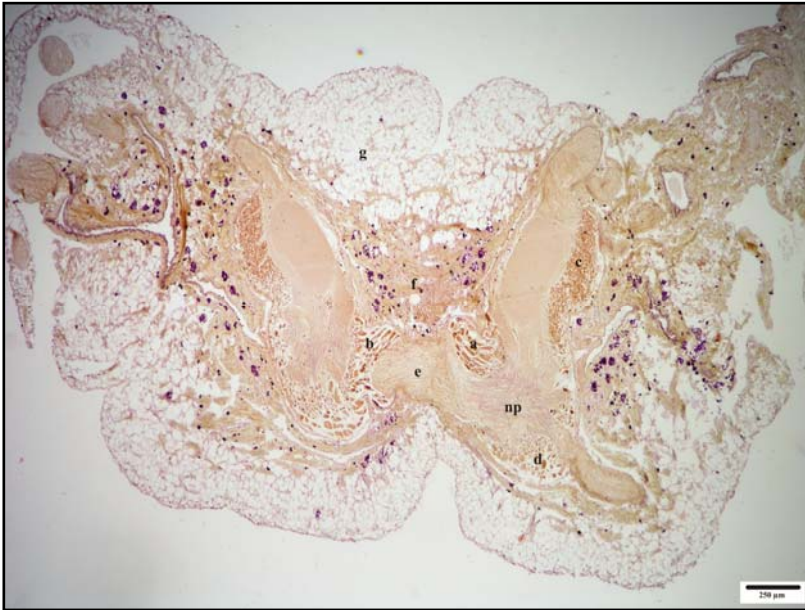
Şekil 3.1.19: Dev serebral nöron olduğu düşünülen nörosekresyon hücresi. Yeşil oklar, nörosekresyon granüllerini işaret etmektedir. (Tuzlu formalin, 24 sa tespit; PAF)



Şekil 3.1.20: C3 hücresi olduğu düşünülen nörosekresyon hücresi. Yeşil oklar, nörosekresyon granüllerini işaret etmektedir. (Tuzlu formalin, 24 sa tespit; PAF)

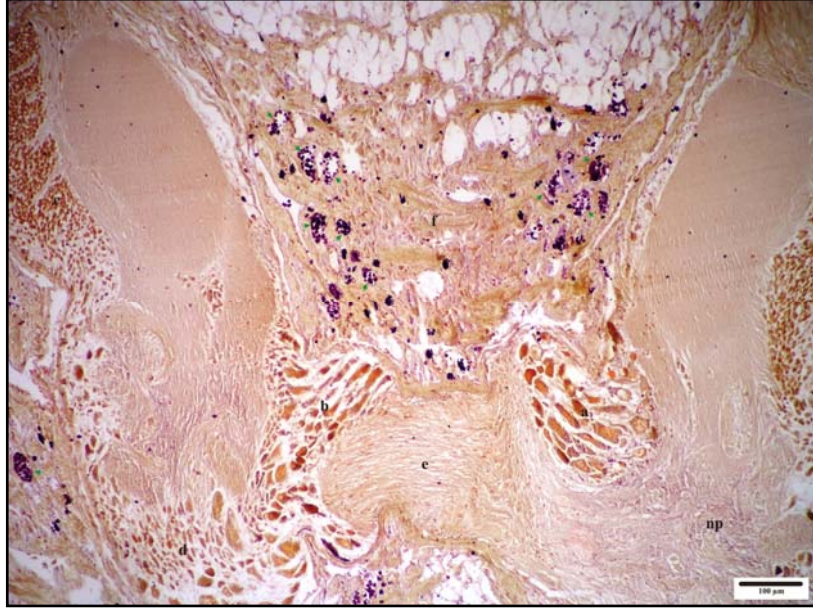
3.2. İnaktif Ergin Hayvanlara İlişkin Gözlemler

Şekil 3.2.1’de inaktif ergin bireyin serebral gangliyonlarının genel yapısı gösterilmiştir. Proserebrum, mezoserebrum ve postserebrum bölgeleri belirgin olarak ayırt edilebilmektedir. Aktif ergin hayvanlara kıyasla, serebral gangliyonları saran içteki sıkı yapılı konnektifin genişleyip kalınlaştığı ve daha kompakt bir hale geldiği tespit edilmiştir.



Şekil 3.2.1: İnaktif ergin bireyde serebral ganliyonun genel görünüşü. a, sağ mezoserebrum; b, sol mezoserebrum; c, proserebrum; d, postserebrum; e, serebral komisür; f, sıkı yapılı konnektif; g, gevşek yapılı konnektif; np: nöropil alanı (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

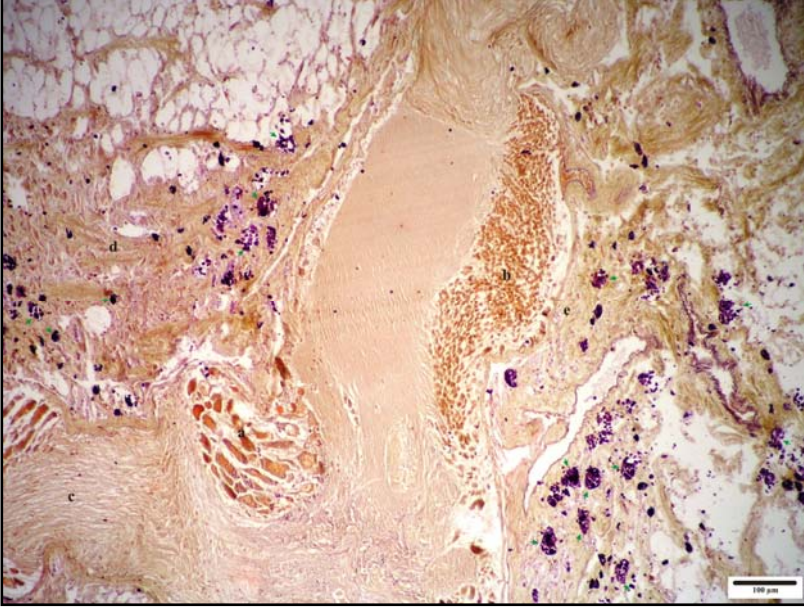
İnaktif ergin bireylerden alınan serebral gangliyonlardan geçen kesitlerde de sağ mezoserebrumun sol mezoserebruma göre genişlediği ve daha büyük hücrelere sahip olduğu gözlemlenmiştir (Şekil 3.2.2).



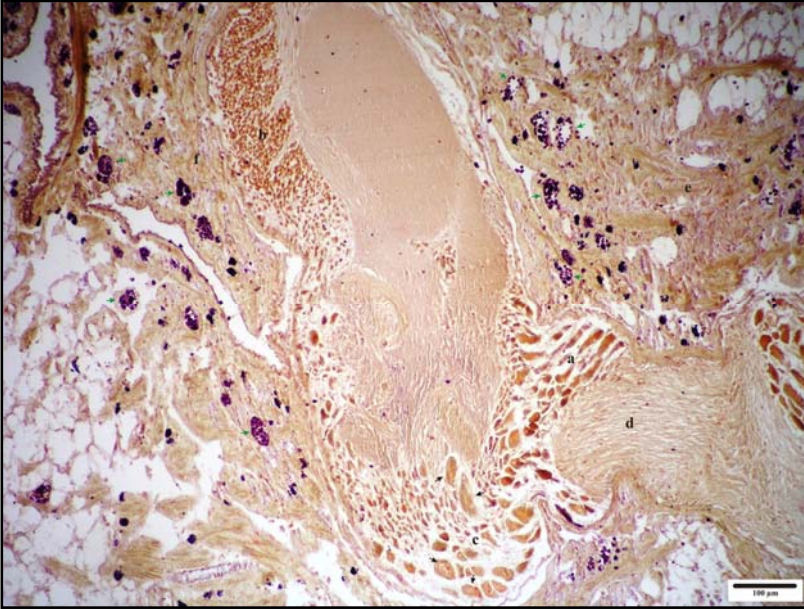
Şekil 3.2.2: a, sağ mezoserebrum; b, sol mezoserebrum; c, proserebrum; d, postserebrum; e, serebral komisür; f, sıkı yapılı konnektif; np: nöropil alanı. Yeşil oklar, konnektifteki nörosekresyon içeren lakünleri göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

Serebral gangliyon bölgelerinin arasında yerleşmiş nöropil alanının kısmen de olsa PAF ile boyanması (Şekil 3.2.2), aktif hayvanlardakine benzer olarak aksonlar üzerinden taşınan bir nörosekresyon aktivitesinin sürdüğünü düşündürmektedir.

Şekil 3.2.3 ve 3.2.4'te sağ ve sol serebral gangliyonlar ayrı olarak ele alınmıştır. Aktif hayvanlardaki kadar olmasa da, sağ mezoserebrumun soldakine kıyasla genişlemiş olması, üremeye ilişkili bölgesel etkinliğin inaktivite halindeyken de sürdüğünü düşündürmektedir.

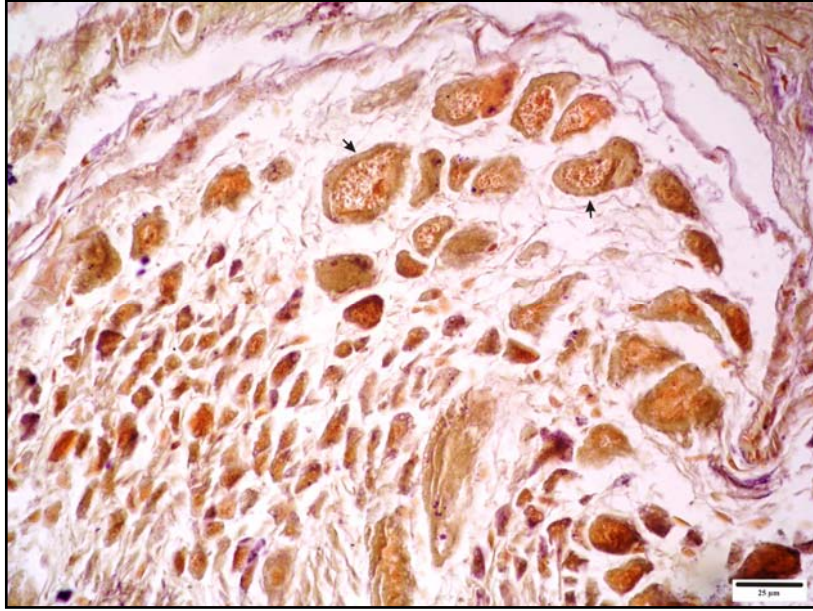


Şekil 3.2.3: Sağ serebral gangliyon. a, mezocerebrum; b, prosocerebrum; c, serebral komisür; d-e, sıkı yapılı konnektif. Yeşil oklar, nörosekresyon içeren lakünleri göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



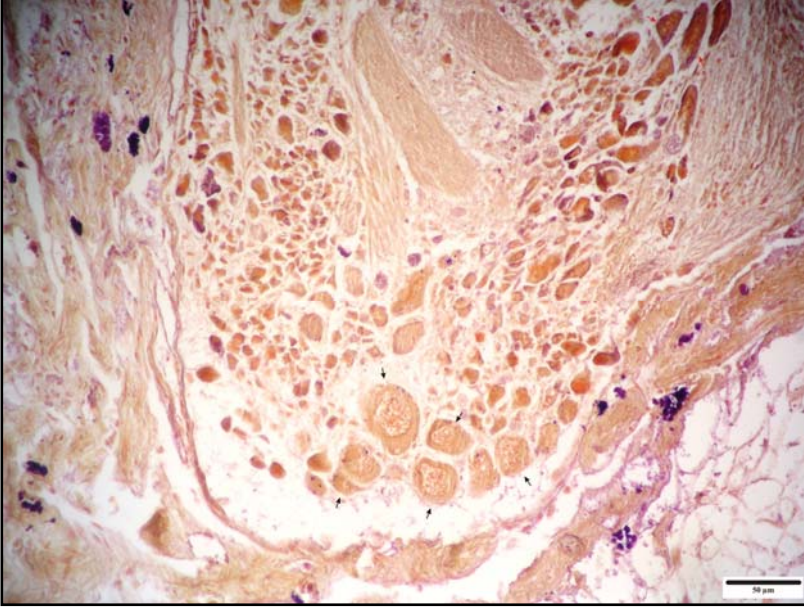
Şekil 3.2.4: Sol serebral gangliyon. a, mezocerebrum; b, prosocerebrum; c, postsocerebrum; d, serebral komisür; e-f, sıkı yapılı konnektif. Yeşil oklar, nörosekresyon içeren lakünleri göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

İnaktif ergin bireyden alınan kesitlerde, mezoserebrumda yerleşen değişik büyüklüklerdeki hücrelerin düzensiz yapıda oldukları ve neredeyse yok denecek kadar az nörosekresyon içerdikleri gözlemlenmiştir (Şekil 3.2.5).

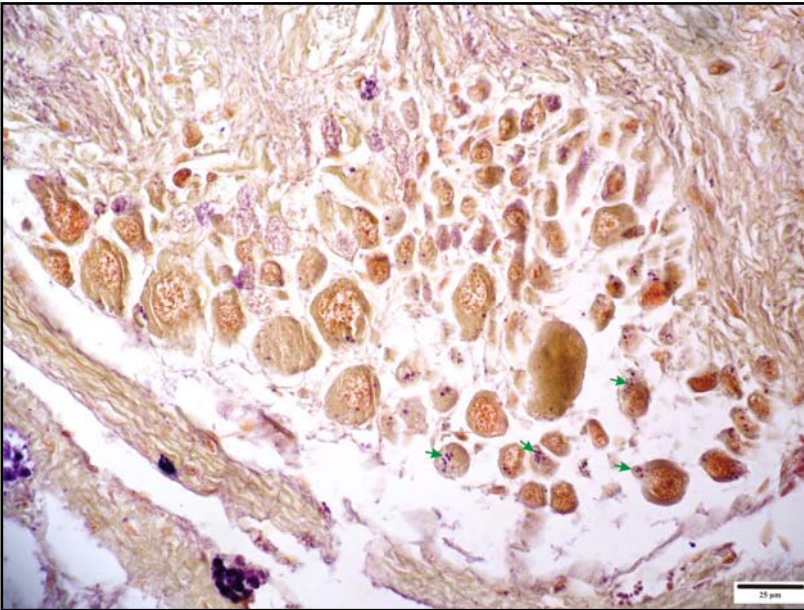


Şekil 3.2.5: Mezoserebrumdaki hücreler. Siyah oklar, büyük hücreleri göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

İnaktif hayvanların postserebrum bölgesinin genelinde değişik büyüklüklerde hücrelerin olduğu tespit edilmiştir (Şekil 3.2.6). Fakat bu hücrelerin aktif hayvanlardaki kadar büyük ebatta olmadığı ve hücre içinde yer alan nörosekresyon granüllerinin çok az miktarlarda olduğu gözlemlenmiştir. Bununla birlikte mezoserebrumdaki durumla karşılaştırıldığında (Bkz. Şekil 3.2.5), postserebrumda nörosekresyon granüllerinin daha belirgin olarak görülmesi söz konusudur (Şekil 3.2.7).

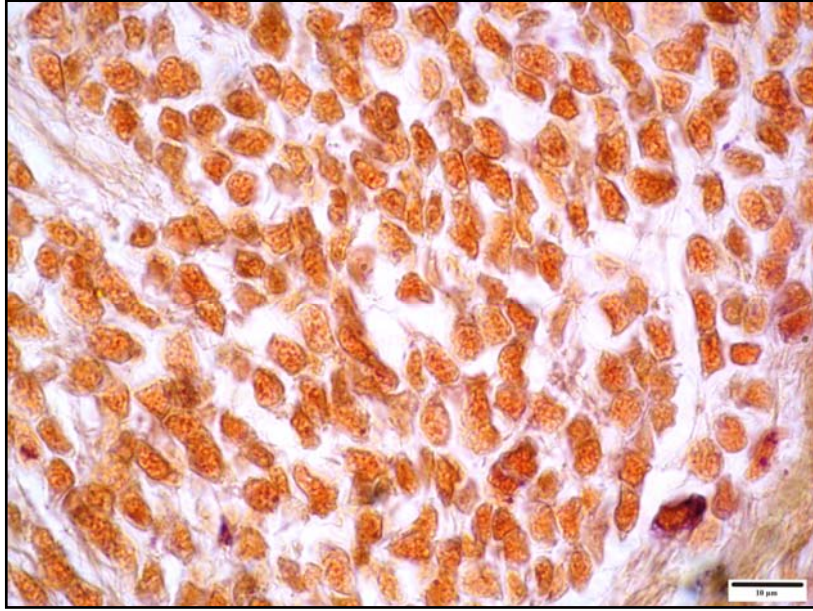


Şekil 3.2.6: Postserebrum bölgesi. Siyah oklar, büyük hücreleri göstermektedir. Kırmızı oklar (sağ üst köşe), mezoserebrum alanındaki düzensiz yapılı hücreleri göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



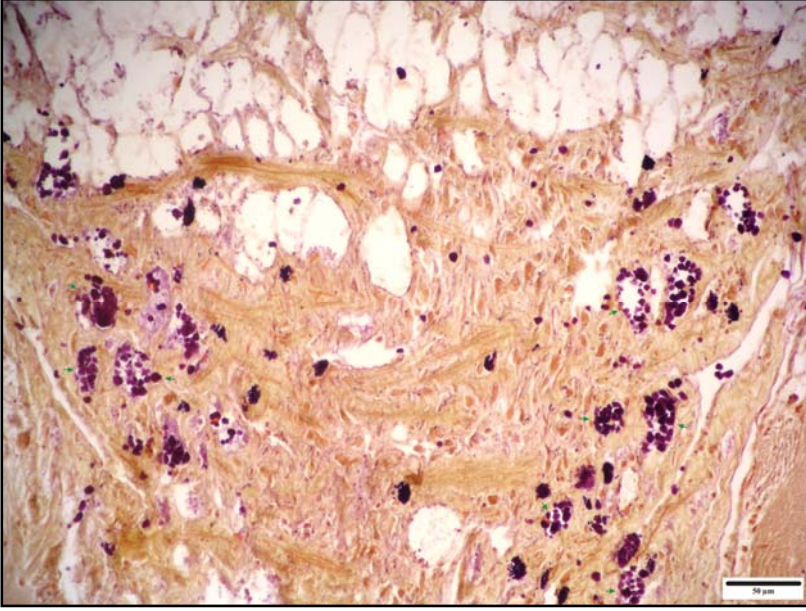
Şekil 3.2.7: Postserebrumdaki hücreler. Yeşil oklar, nörosekresyon granüllerini göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

Aktif ergin hayvanların proserebrum bölgesinde nörosekresyon varlığı tespit edilmesine karşın (Bkz. Şekil 3.1.15 ve 3.1.16), inaktif ergin hayvanların proserebrum bölgesinde böyle bir durum gözlenmemiştir (Şekil 3.2.8).

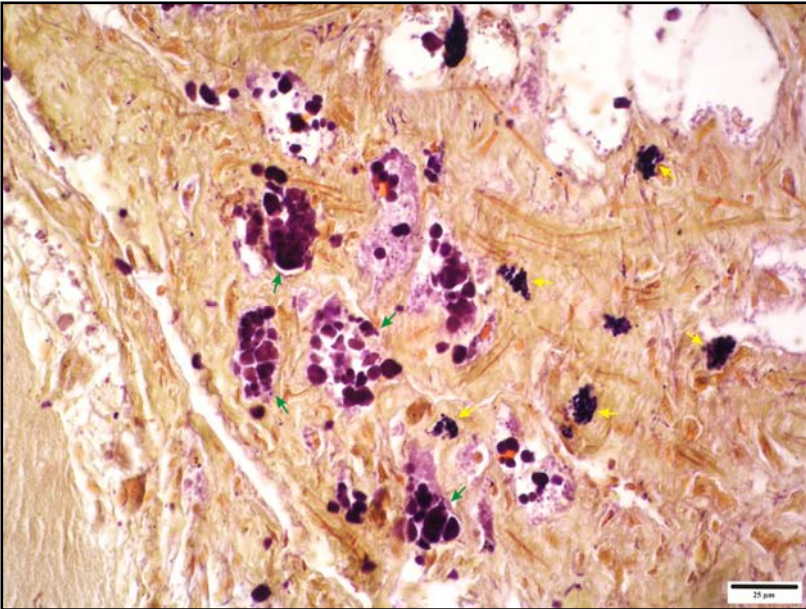


Şekil 3.2.8: İnaktif ergin bireyde proserebrum bölgesindeki hücreler. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

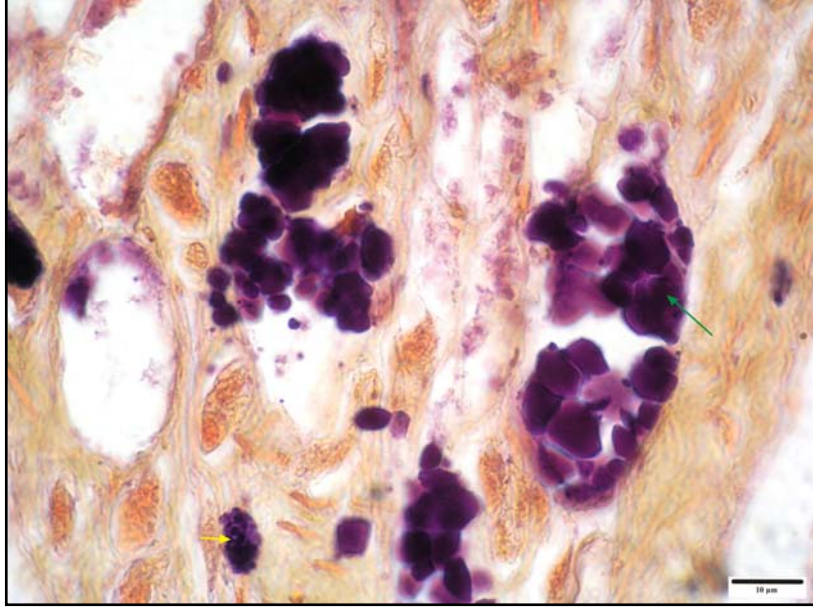
Bu tez çalışmasında önemli bir bulgu olarak inaktif ergin *Helix aspersa*'nın, serebral gangliyonlarını saran konnektif doku içinde oldukça yoğun nörosekresyon varlığı tespit edilmiştir (Bkz. Şekil 3.2.2, 3.2.3 ve 3.2.4). İçteki sıkı yapılı konnektifte dıştaki gevşek yapılı konnektife nispeten daha fazla sayıda olmak üzere, içinde nörosekresyonun biriktiği lakünler gözlemlenmiştir (Şekil 3.2.9, 3.2.10 ve 3.2.11).



Şekil 3.2.9: Sıkı yapılı konnektifte nörosekresyon. Yeşil oklar, yoğun nörosekresyon içeren lakünleri göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



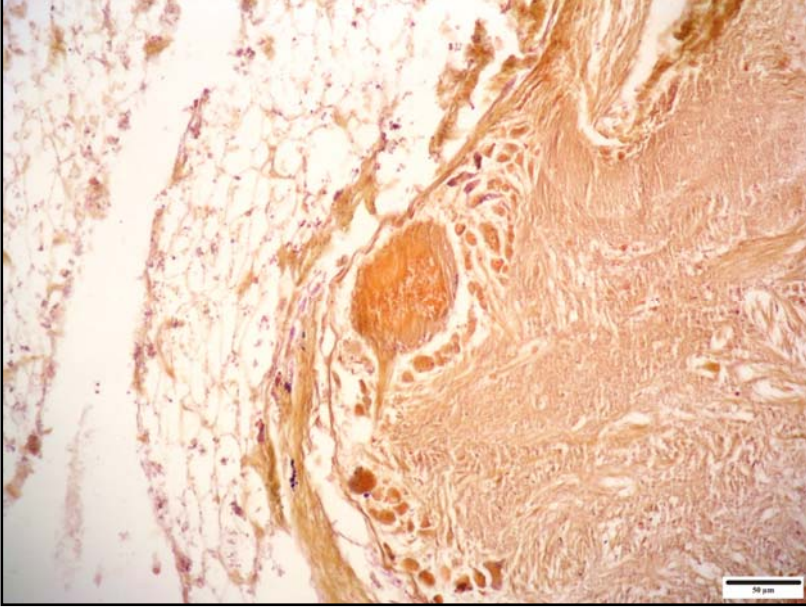
Şekil 3.2.10: Sıkı yapılı konnektifte nörosekresyon. Yeşil oklar, agregasyonlar halinde, sarı oklar granüller halinde biriken nörosekresyonu göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



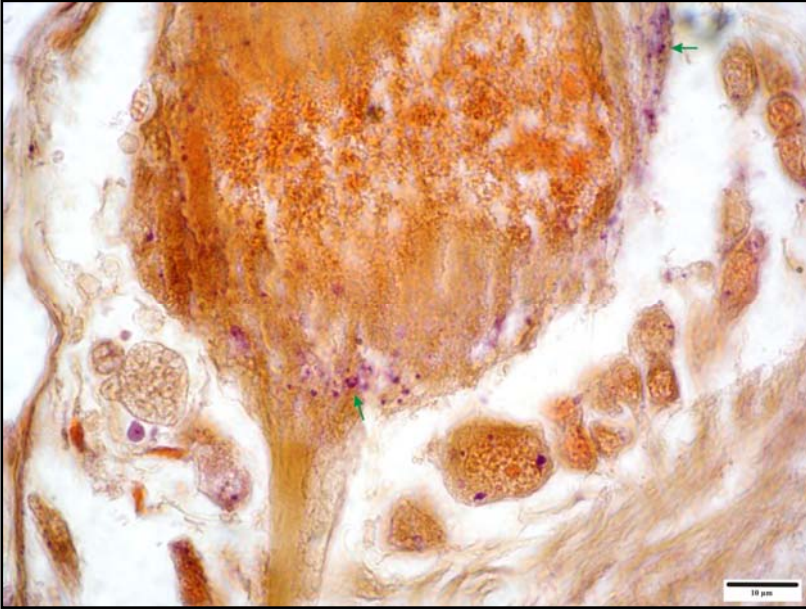
Şekil 3.2.11: Serebral konnektifte biriken nörosekresyon. Yeşil ok, agregasyon halinde, sarı ok, granüller halinde biriken nörosekresyonu göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

İnaktif ergin bireyden alınan kesitlerde, postserebrum bölgesinde yerleşmiş oldukça büyük bir hücre tespit edilmiştir (Şekil 3.2.12 ve 3.2.13). Her ne kadar az miktarda da olsa nörosekresyon granülleri içeren bu hücrenin, aktif ergin bireylerden alınmış kesitlerde de gözlemlenen (Bkz. Şekil 3.1.18 ve 3.1.19) dev serebral nöron hücresinin özdeşi olduğu düşünülmektedir.

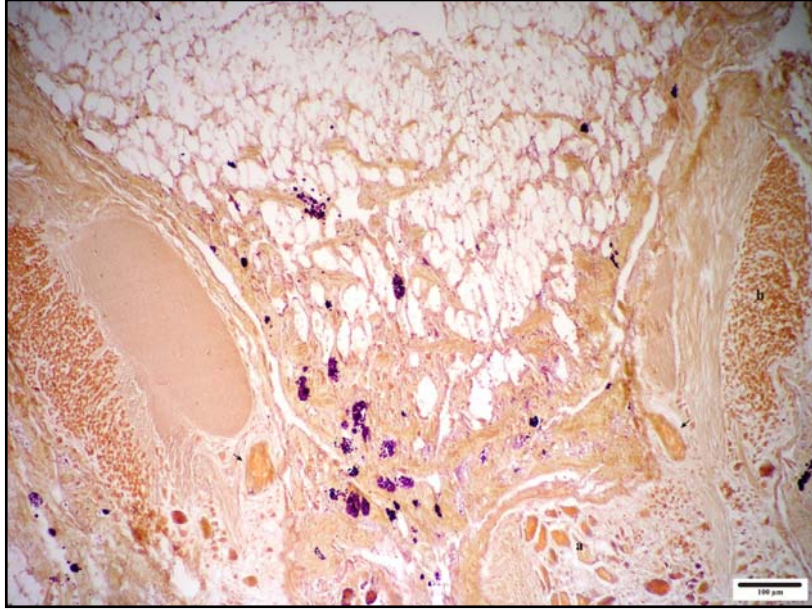
Proserebrum ve mezoserebrum bölgeleri arasında yerleşmiş bir diğer belirgin hücrenin varlığı tespit edilmiştir (Şekil 3.2.14 ve 3.2.15). Bu hücrenin de, aktif ergin bireyden alınan kesitlerde söz konusu olan C3 hücresiyle özdeş olduğu düşünülmektedir (Bkz. Şekil 3.1.18 ve 3.1.20).



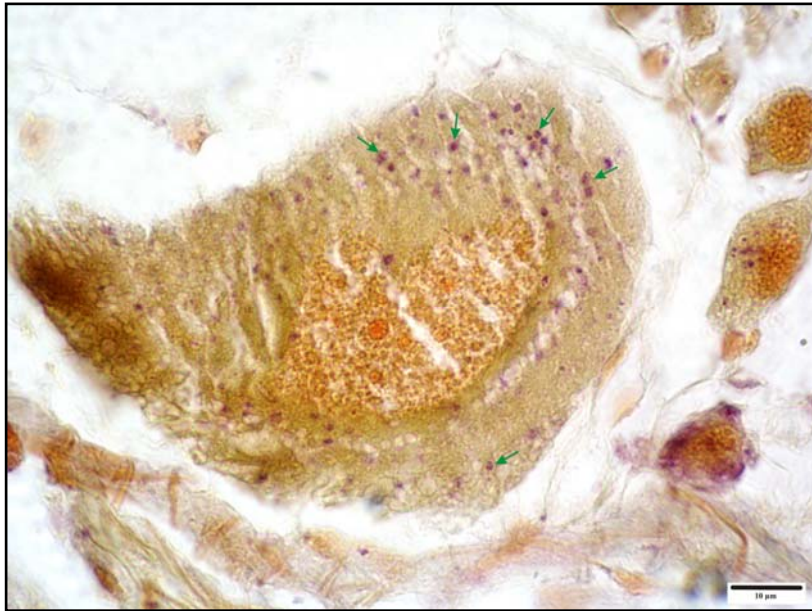
Şekil 3.2.12: İnaktif bireyin serebral ganglionunda, postserebrumda yerleşen ve dev serebral nöron olduğu düşünülen hücre. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



Şekil 3.2.13: İnaktif bireyde dev serebral nöron olduğu düşünülen hücre. Yeşil oklar, nörosekresyon granüllerini göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



Şekil 3.2.14: İnaktif bireyde proserbrum ve mezoserbrum arasında yerleşen ve C3 hücresi olduğu düşünülen hücre. a, mezoserbrum; b, proserbrum. Oklar, C3 hücrelerini göstermektedir (Bouin, 24 sa tespit; PAF)



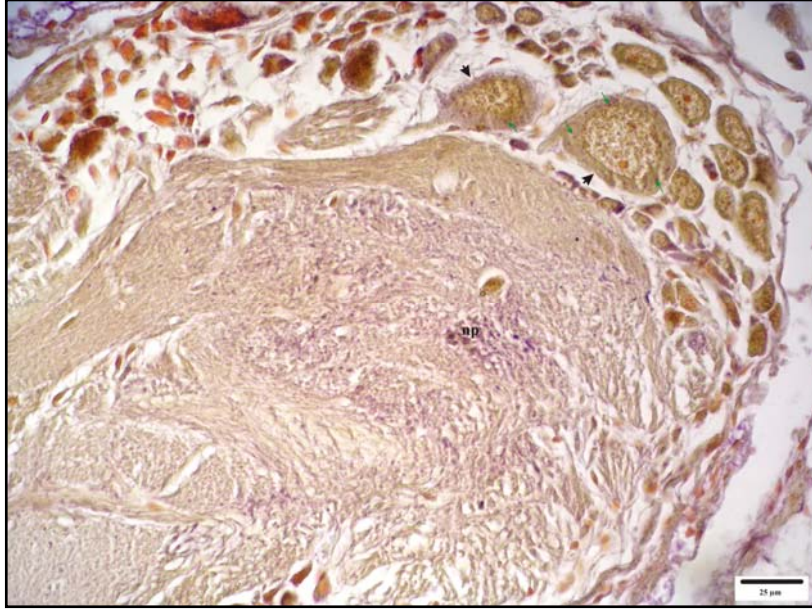
Şekil 3.2.15: İnaktif bireyde C3 hücresi olduğu düşünülen hücre. Yeşil oklar, nörosekresyon granüllerini göstermektedir. (Bouin, 24 sa tespit; PAF)

3.3. Aktif Juvenil Hayvanlara İlişkin Gözlemler

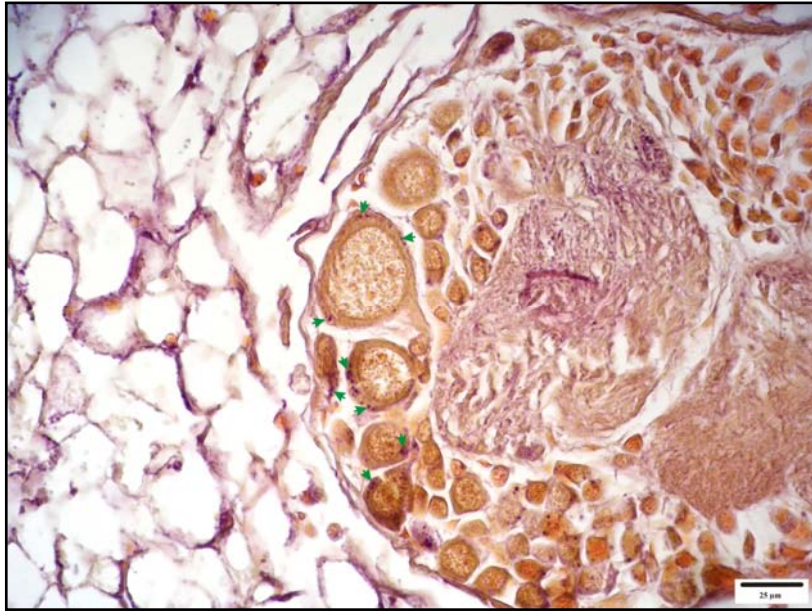
Juvenil *Helix aspersa*'nın serebral gangliyonlarında mezoserebrum bölgesinin, erginlere göre daha az gelişmiş bir yapı sergilediği ve erginlerdeki gibi büyük hücreler içermediği gözlemlenmiştir (Şekil 3.3.1). Bununla birlikte postserebrum bölgesinde büyük hücrelerin olduğu ve bunların aktif ergin bireylerdeki kadar olmasa da nörosekresyon granülleri içerdiği tespit edilmiştir (Şekil 3.3.2, 3.3.3 ve 3.3.4). Ayrıca postserebrum bölgesinde büyük hücrelerin yanı sıra, sitoplazmaları genel olarak PAF ile koyu mora boyanan daha küçük nörosekresyon hücrelerinin varlığı da dikkat çekmiştir (Şekil 3.3.5).



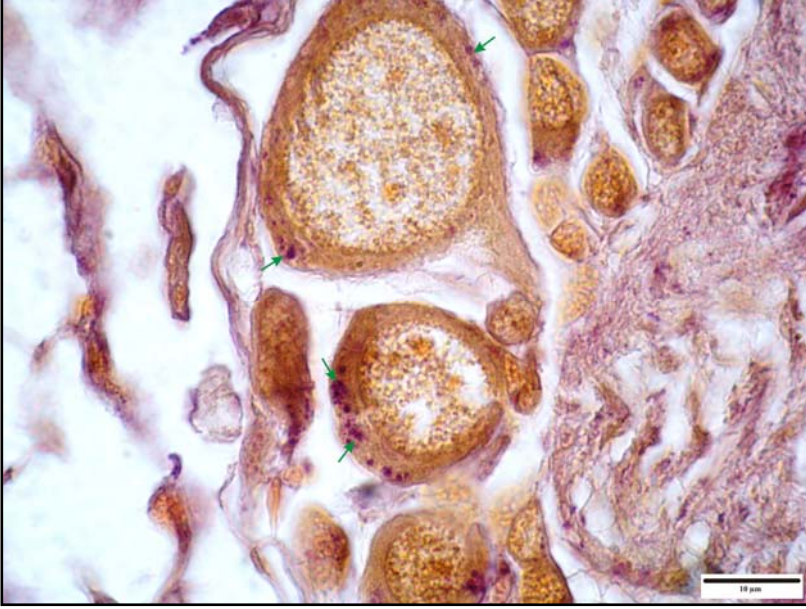
Şekil 3.3.1: Aktif juvenil bireyde serebral gangliyon. a, mezoserebrum; b, proserebrum; c, postserebrum; d, nöropil; e, serebral konnektif. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)



Şekil 3.3.2: Aktif juvenil bireyde postserebrumda hücreler. Siyah oklar, büyük hücreleri, yeşil oklar nörosekresyon granüllerini göstermektedir. np: nöropil. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)



Şekil 3.3.3: Aktif juvenil bireyde postserebrumda hücreler. Yeşil oklar, nörosekresyon granüllerini göstermektedir. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)



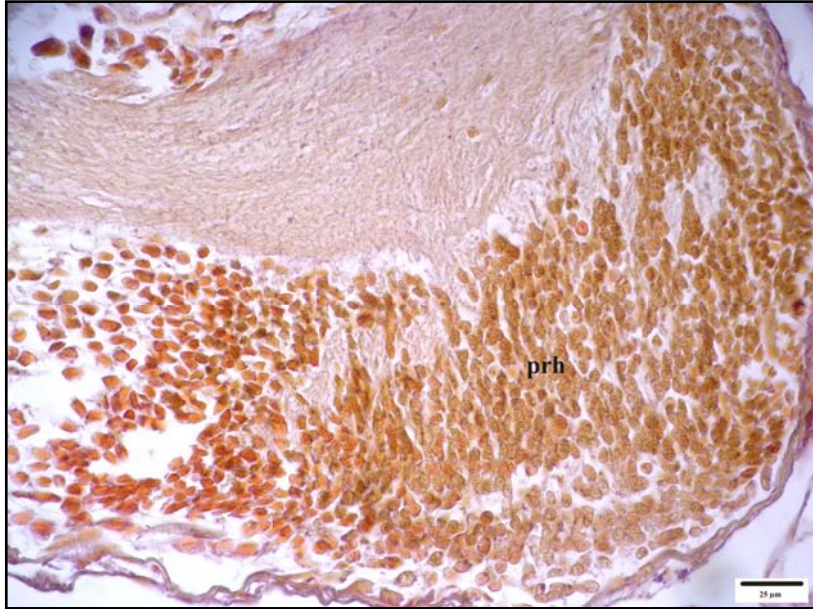
Şekil 3.3.4: Aktif juvenil bireyde postserebrumda nörosekresyon hücreleri. Yeşil oklar, nörosekresyon granüllerini göstermektedir. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)



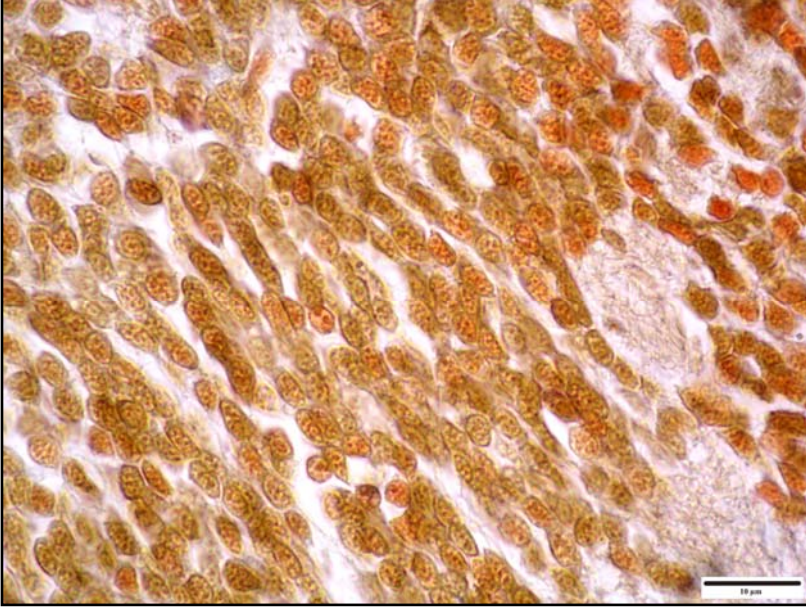
Şekil 3.3.5: Aktif juvenil bireyde postserebrumda yoğun nörosekresyon içeren hücreler. Siyah oklar, büyük hücreleri; kırmızı oklar, nörosekresyon içeren küçük hücreleri göstermektedir. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)

Aktif juvenil bireylerde de, serebral gangliyondaki nöropil alanının PAF ile boyandığı gözlemlenmiştir (Bkz. Şekil 3.3.1 ve 3.3.2). Bu da aksonlar üzerinden taşınan bir nörosekresyon iletiminin varlığına işaret etmektedir.

Aktif ergin bireylerin proserebrum bölgesinde, homojen dağılımlı nörosekresyon granülleri varlığına karşın (Bkz. Şekil 3.1.15 ve 3.1.16), aktif juvenil bireylerin proserebrum bölgeleri için, böyle bir durumun varlığı tespit edilememiştir (Şekil 3.3.6 ve 3.3.7).



Şekil 3.3.6: Aktif juvenil bireyde proserebrum bölgesi. prh: proserebrum hücreleri. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)

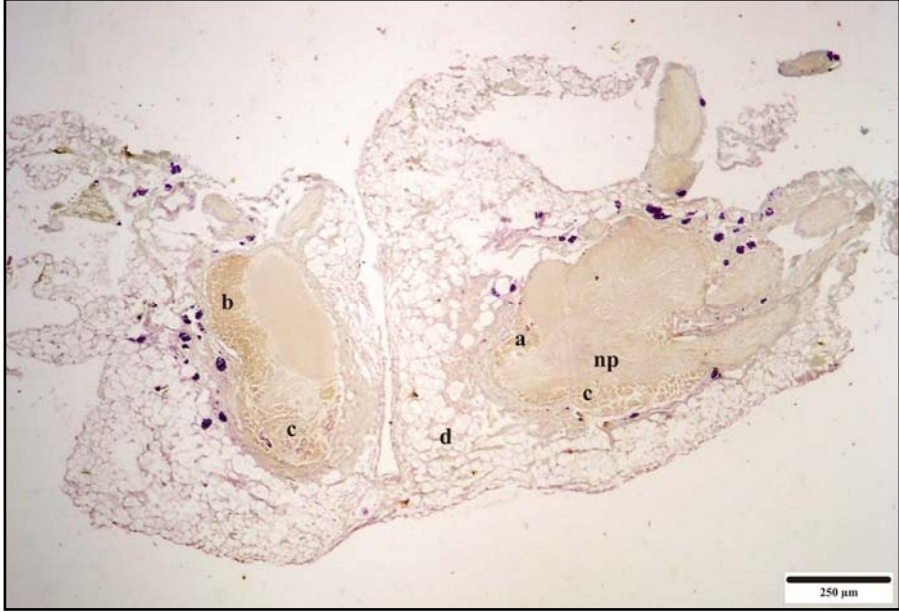


Şekil 3.3.7: Aktif juvenil bireyin proserebrum bölgesinde hücreler. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)

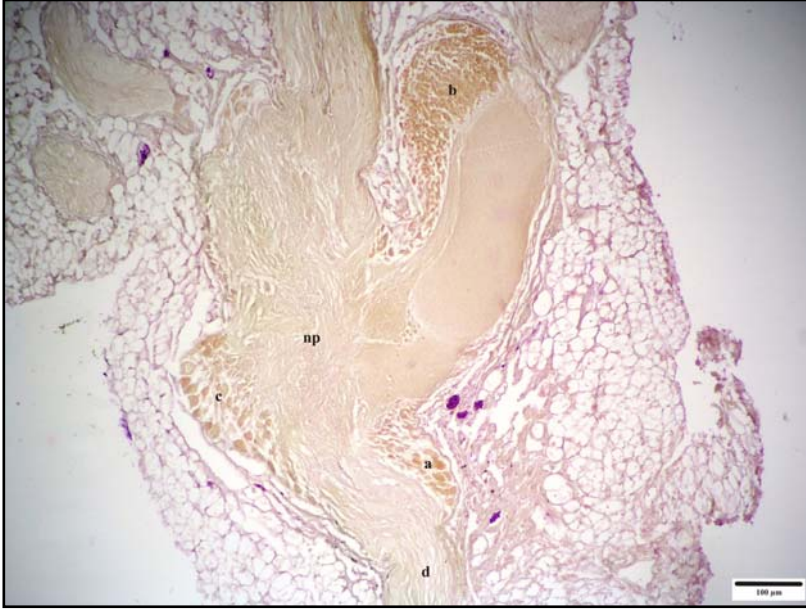
3.4. İnaktif Juvenil Hayvanlara İlişkin Gözlemler

Şekil 3.4.1’de inaktif juvenil *Helix aspersa*’nın serebral gangliyonları gösterilmektedir. Mezoserebrum bölgesinin üreme etkinlikleriyle ilişkili olarak erginlere göre daha az geliştiği gözlemlenmiştir. Şekil 3.4.2’de tüm bölgeleriyle inaktif juvenil bireyde tek serebral gangliyon görülmektedir. Post serebrum bölgesinin değişik büyüklüklerde çok sayıda hücre içerdiği gözlemlenmiştir (Şekil 3.4.3 ve 3.4.4).

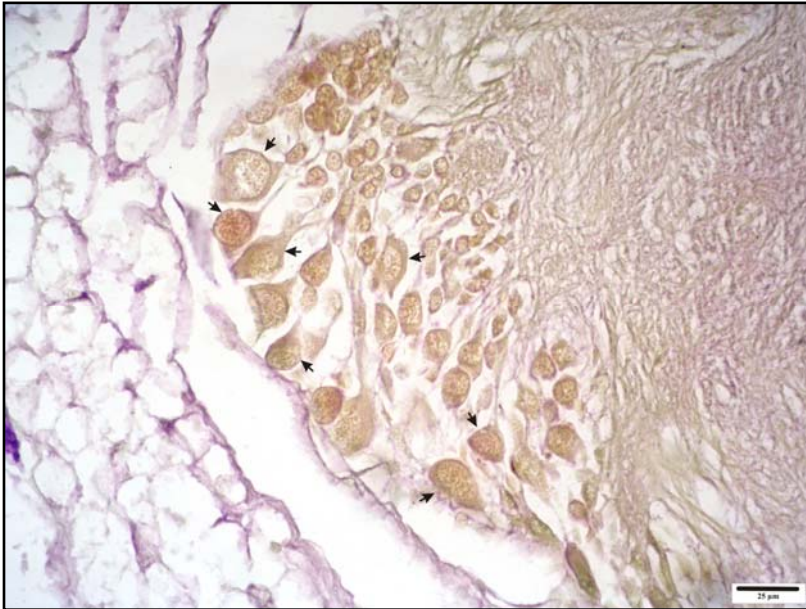
Her ne kadar postserebrum bölgesinde büyük hücreler bulunsa da, bunlarda nörosekresyon granüllerine rastlanmamıştır (Şekil 3.4.4). Benzer şekilde mezoserebrum bölgesinde de nörosekresyon granülleri içeren hücreler tespit edilememiştir (Şekil 3.4.5).



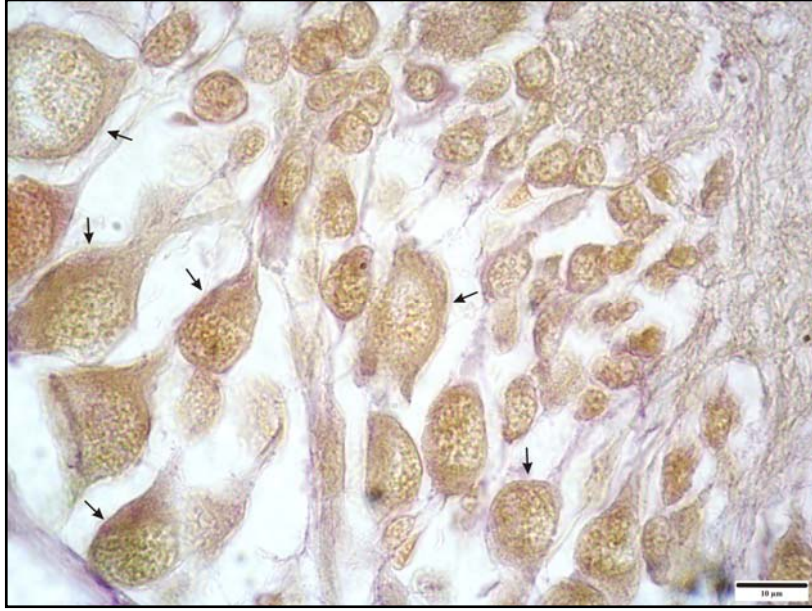
Şekil 3.4.1: İnaktif juvenil bireyde serebral gangliyonlar. a, mezoserebrum; b, proserebrum; c, postserebrum; d, serebral konnektif; np: nöropil. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)



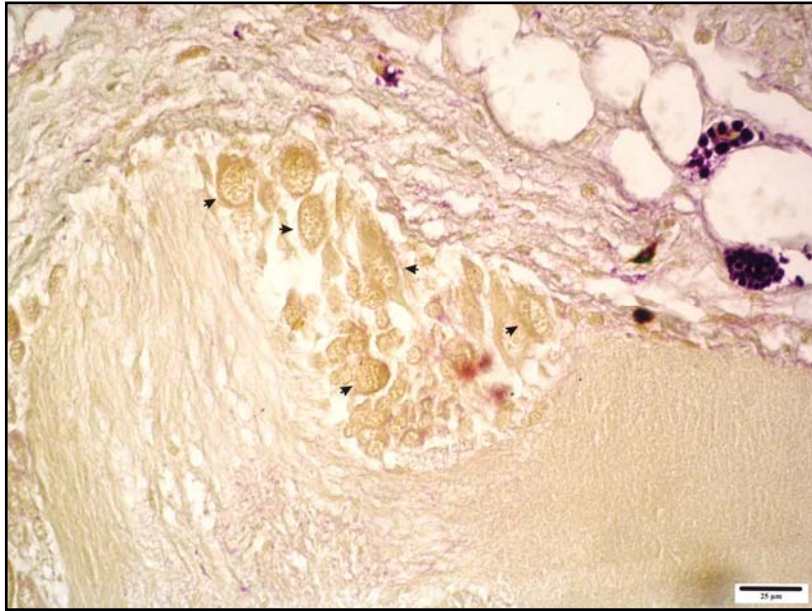
Şekil 3.4.2: İnaktif juvenil bireyde tek serebral gangliyon. a, mezocerebrum; b, procerebrum; c, postocerebrum; d, serebral komisür; np: nöropil alanı. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)



Şekil 3.4.3: İnaktif juvenil bireyde postocerebrumda hücreler. Oklar, büyük hücreleri göstermektedir. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)



Şekil 3.4.4: İnaktif juvenil bireyde postserebrumda hücreler. Oklar, büyük hücreleri göstermektedir. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)



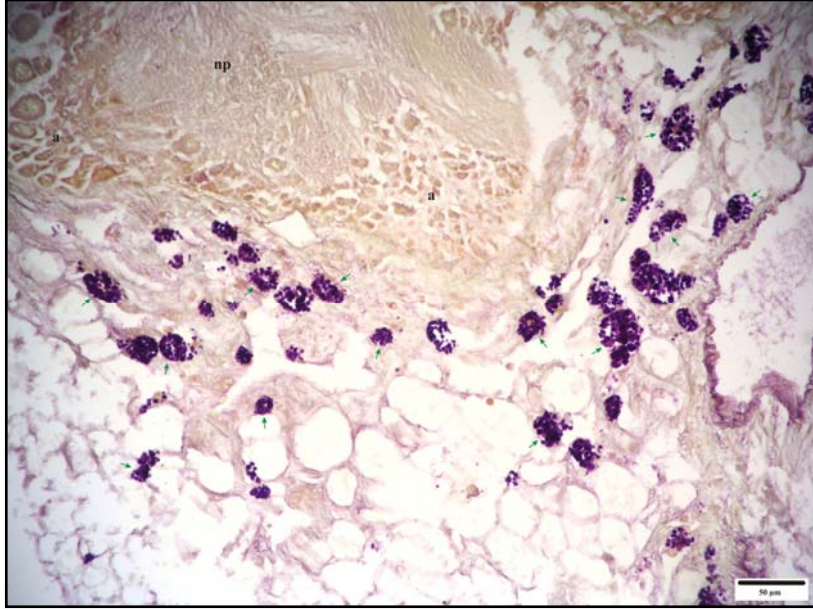
Şekil 3.4.5: İnaktif juvenil bireyde mezoserebrum. Oklar, nispeten büyük olan hücreleri göstermektedir. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)

İnaktif juvenil *Helix aspersa*'nın proserebrum bölgesinde de herhangi bir nörosekresyon maddesi varlığı tespit edilememiştir (Şekil 3.4.6).

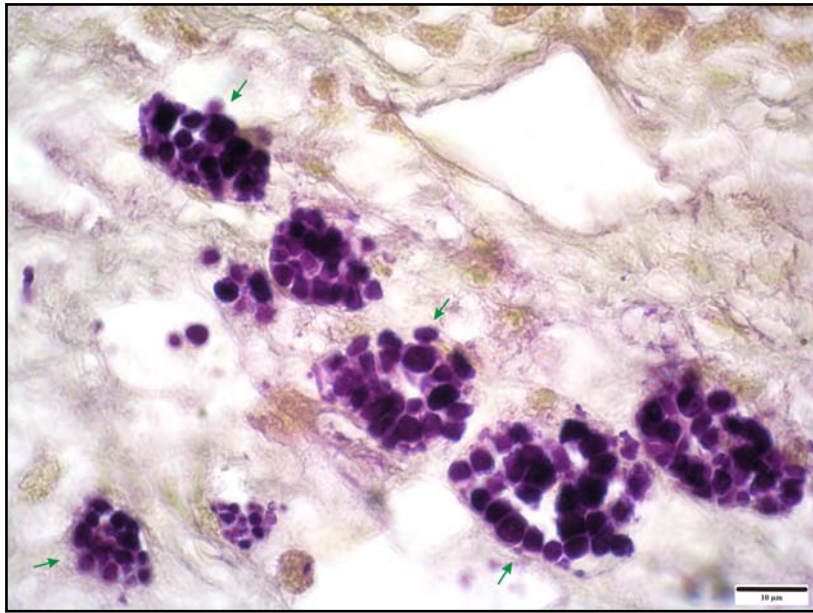
Bununla birlikte nörosekresyon maddesinin, inaktif ergin bireylerde olduğu gibi, inaktif juvenil bireylerde de, serebral konnektifte yerleşen lakünlerde biriktiği gözlemlenmiştir (Şekil 3.4.7 ve 3.4.8).



Şekil 3.4.6: İnaktif juvenil bireyde proserebrum bölgesi. prh: proserebrum hücreleri. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)



Şekil 3.4.7: İnaktif juvenil bireyde serebral konnektifte nörosekresyon. a, postserebrum; np: nöropil alanı. Yeşil oklar, nörosekresyon içeren lakünleri göstermektedir. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)



Şekil 3.4.8: Yeşil oklar, inaktif juvenil bireyde serebral konnektifte biriken nörosekresyon maddesini göstermektedir. (Bouin, 12 sa tespit; PAF)

4. SONUÇ VE TARTIŞMA

Özel davranış biçimlerinin oluşmasından ve yaşam stratejilerinin düzenlenmesinden sorumlu olan nöroendokrin mekanizmanın anlaşılması için, ilk olarak bu mekanizmayla ilişkili olan yapıların tanımlanması gerekmektedir. Omurgasızlarda yapılan çalışmalar, bu alandaki çalışmalar için oldukça iyi model sistemleri sunmaktadır, çünkü sinir sistemleri ve bu sistemle bağlantılı olan yapılar basit olarak omurgalılarla karşılaştırılabilmektedir (Gill, 1996). Mollusca filumuna dahil olan gastropodlar, merkezi sinir sistemlerinde büyük ebatlarda ve belirgin özelliklerde hücelere sahip oldukları için bu çalışmalarda teknik avantajlar sunmaları açısından oldukça önemlidir (Gill, 1996).

Gastropodlarda serebral gangliyonları çevreleyen kılıf, diseksiyonla uzaklaştırıldığında, sinir hücre gövdeleri, gangliyon yüzeyleri üzerinde kolaylıkla görülebilmektedir. Sinir hücrelerinin, yuvarlak, armudi ya da oval şekilli olup yaklaşık 7-200 µm arasındaki değerlerde çaplarıyla büyüklük açısından oldukça çeşitlilik gösterdiği bildirilmiştir (Gillette, 1991). Tüm diğer hayvan gruplarıyla karşılaştırıldığında, bazı çok büyük nöronların yaygınlığı, Opisthobranchia ve Pulmonata grupları için karakteristik bir özelliktir (Gillette, 1991). En küçükleri haricindeki tüm nöronlar, poliploittir ve diferansiyel DNA endoreplikasyonu için kanıtlar sunulmuştur (Chase and Tolloczko, 1987). Büyük ihtimalle, orantılı DNA içeriği ile birlikte bir nöronun büyüklüğü, nöron proseslerini kapsayan hücrenin tüm yüzey alanına yansımaktadır ve alanın büyümesi, protein üretiminin artmasını gerekli kılmaktadır (Gillette, 1991; LaBerge

and Chase, 1992). Büyük nöronlar, morfolojik, fizyolojik ve biyokimyasal özellikleri gibi diğer özellikleri kadar yerleşim alanlarıyla da bireysel olarak tanımlanabilmektedir (Gillette, 1991).

Karasal gastropodlarda, sinir sisteminin yapısı ve fonksiyonuyla ilgili erken dönemlerde yapılmış önemli bir çalışma, 1965'te Bullock tarafından yayınlanmıştır. O zamandan bu yana inceleme modellerindeki değişikliklerle beraber, çalışılan hayvan çeşitliliğinin az olması dikkat çekicidir. Sinir sistemiyle ilgili bilgilerin oldukça önemli bir kısmı, yalnızca birkaç tür üzerinde yapılan çalışmalardan elde edilmiştir; bu türler temel olarak *Achatina* de Lamarck (Achatinidae), *Helix* Linnaeus (Helicidae), *Cantareus* Risso (Helicidae) ve *Limax* Linnaeus (Limacidae) genuslarına dahildir. Stylommatophora'da merkezi sinir sisteminin en iyi çalışıldığı tür, *Achatina fulica* Bowdich'tir. Bu canlının merkezi sinir sistemi organizasyonu, genel olarak Stylommatophora'yı temsil etmektedir (Chase, 2001).

Gastropodların endokrinolojisi hakkındaki bilgi, son otuz yılda sinir gangliyonlarındaki farklı nörosekresyon hücre tiplerinin, boyama afinitelerine, ultrastrüktürlerine ve nöronların sekresyon aktiviteleri ile büyüme ve üreme fizyolojisi arasındaki bağlantıların deneysel olarak gösterildiği durumlara dayanarak ayırt edilip tanınmasıyla birlikte oldukça gelişmiştir. Bugün, Stylommatophora ordosunun nöroendokrin fonksiyonlarının serebral gangliyonlar içindeki nörosekresyon hücreleri tarafından ve endokrin fonksiyonunun da serebral gangliyonların konnektif dokusunda yerleşen "dorsal body" (DB) hücreleri tarafından

düzenlendiği bilinmektedir (Chase, 2001; Gomot de Vaufleury, 2001). Ayrıca sefalik tentaküller ve ovotestiste de bir endokrin fonksiyon belirlenmiştir. Pulmonatlarda endokrin ve nöroendokrin fizyolojilerin açıklanmasındaki ilerleme, diğer omurgasız grupları için yapılan değerlendirmelerle paralel gerçekleşmiştir (Durchon and Joly, 1978; Highnam and Hill, 1977). Joosse ve Geraerts (1983), Joosse (1988), Geraerts ve diğ. (1991), özellikle Basommatophora grubuyla çalışmışlar ve hormonları saflaştırarak tekrardan zincirler oluşturmuşlardır. Stylommatophora ordosuyla ilişkili, endokrinoloji ve üreme üzerine olan bilgiler Griffond ve Gomot (1989) tarafından özetlenmiştir.

Nörosekresyon hücreleri, Gomori'nin PAF (paraldehit fuksin) boya metoduyla boyanan nörohormonlar salgılamaktadır. Son olarak yapılan immünohistokimyasal boya metotlarıyla, her bir hormonun kesin tanımlamaları yapılmaya çalışılmaktadır. PAF-negatif olan hücreler de dahil, nörosekresyon hücrelerinin nörohormonlar veya beyin-sindirim kanalı peptidleri gibi fizyolojik olarak aktif olan peptid antikörlerine karşı pozitif immünoreaksiyon gösterdikleri bulunmuştur (Matsumoto and Ishii, 1987). Pulmonatlardaki neredeyse tüm peptid yapılı hormonların, belirli omurgalı hormon antikörlerine karşı reaktif olması oldukça ilgi çekicidir. Antikörlere karşı bir immünoreaksiyon gösteren ve mollusklara ait olan bu substantların, orijinal omurgalı antijenleriyle aynı olup olmadığı henüz kesin değildir. Bu nedenden ötürü, insüline karşılık gelen antikora pozitif reaksiyon gösteren hücreler, insülin-benzeri hücreler veya insülin-immünoreaktif hücreler olarak adlandırılmaktadır (Matsumoto and Ishii, 1987). Pulmonatların merkezi sinir sisteminde,

omurgalı hormonlarına benzer olan başka substantlar da rapor edilmiştir. Bu buluşlar, uzun evrimsel süreç boyunca bazı hormonal peptidlerin moleküler yapısında oldukça az miktarda değişiklik olduğunu göstermektedir (Matsumoto and Ishii, 1987).

Sunulan bu yüksek lisans tez çalışmasında, *Helix aspersa* Müller, 1774 (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora)'ün aktif, inaktif, ergin ve juvenil formlarının serebral gangliyonlarındaki nörosekresyon hücreleri ve nörosekresyon maddesinin dağılımı, histolojik boyama tekniklerinden Gomori'nin PAF (paraldehit fuksin) boyama metodu uygulanarak gösterilmeye çalışılmıştır.

Sınırlarının tanımlanması oldukça güç olabilmesine karşın mezoserebrumun aktif ergin bireylerde, değişik büyüklüklerde yoğun nörosekresyon içeren hücelere sahip olduğu gözlemlenmiştir (Bkz. Şekil 3.1.4, 3.1.5 ve 3.1.6). Daha önce yapılan çalışmalarda da özellikle *Cantareus* cinsine dahil hayvanların mezoserebrumlarında, 50 µm'den daha büyük çapta olan gövdeleriyle, büyük nöronendokrin hücreler olduğu bildirilmiştir (Chase, 1986a). Ergin hayvanlarda, daha büyük boyutlarda ve sayıda nöron içeren sağ mezoserebrumun sol mezoserebrumdan belirgin biçimde büyük olduğu görülmüştür (Bkz. Şekil 3.1.2 ve 3.1.3). Bu asimetric durum, üreme organlarının hayvanın sağ tarafında yerleşmesi şeklindeki anatomilerine de uymaktadır. Deneysel çalışmalardan elde edilen veriler, mezoserebrumun üremeyi kontrol eden fonksiyonel bir rolü olduğu sonuçlarını da destekler niteliktedir (Chase and Li, 1994; Koene et al., 2000). Mezoserebrum

hücreleri, *Helix aspersa*'da ağırlıklı olarak penis ve ok kesesini innerve etmektedir (Li and Chase, 1995). Bu hücrelerin yaklaşık %25'i bahsi geçen yapıları ayrı ayrı innerve ederken, bazı hücreler her ikisini de innerve etmektedir. Ayrıca pedal gangliyon ve çeşitli periferel sinirler de innerve edilmektedir (Li and Chase, 1995). Sağ mezoserebrumun elektriksel stimülasyonu *in vitro*'da penis ve ok kesesi hareketlerine neden olmuştur. Nöronlar, ayrı ayrı stimüle edildiğinde bile, penis ve ok kesesinde hareketlenme sağlanabilmiştir (Chase, 1986b). Mezocerebrumun motor fonksiyonu, üzerine tutturulan oldukça ince ve hassas bir tel elektrot kullanılarak, *in vivo*'da elektriksel stimülasyonların sağlanmasıyla da teyit edilmiştir (Koene et al., 2000). Aynı implante elektrotun kullanılmasıyla, doğal çiftleşme davranışları esnasında mezocerebrumdaki elektriksel etkinliğin arttığı gösterilmiştir (Koene et al., 2000).

İnaktif ergin bireyden alınan kesitlerde de her ne kadar aktif erginlerdeki ölçüde belirgin olmasa da sağ mezocerebrumun, soldakinden daha genişlemiş olduğu gözlemlenmiştir (Bkz. Şekil 3.2.2, 3.2.3 ve 3.2.4). Bununla birlikte hücrelerin neredeyse hiç nörosekresyon maddesi içermediği ve yapılarının düzenli olmadığı gözlemlenmiştir. İnaktif durumla ilişkili olarak üreme fonksiyonlarının askıya alınmasının böyle bir sonucun ortaya çıkmasına neden olduğu düşünülmektedir.

Aktif juvenil ve inaktif juvenil bireylerde mezocerebrum bölgesinin henüz gelişmemiş olması ve belirgin nörosekresyon içermemesi daha

önce de vurgulandığı gibi üreme erişkinliğine ulaşılmamasından kaynaklıdır (Bkz. Şekil 3.3.1, 3.4.1, 3.4.2 ve 3.4.5).

Gastropodlarda yapılan daha önceki çalışmalarda postserebrumun, çoğunlukla küçük hücreler içerdiği bildirilmesine karşın (Ierusalimsky et al., 1994; Hernádi et al., 1987; Delaney and Gelperin, 1990c), çalışmamızda *Helix aspersa*'nın postserebrum bölgesinde oldukça büyük hücreler olduğu ve bu hücrelerin özellikle aktif ergin bireylerde belirgin biçimde nörosekresyon granülleri içerdiği gözlemlenmiştir (Bkz. Şekil 3.1.7, 3.1.8, 3.1.9, 3.1.10, 3.1.11, 3.1.12 ve 3.1.13). İnaktif ergin bireyde de postserebrumun belirgin büyüklüklerde hücreler içerdiği, fakat bu hücrelerin nörosekresyon içeriğinin oldukça azaldığı gözlemlenmiştir (Bkz. Şekil 3.2.6 ve 3.2.7).

Aktif juvenil örneklerde de postserebrum bölgesinde küçük hücrelerin yanı sıra oldukça büyük hücreler olduğu ve bunların nörosekresyon granülleri içerdiği gözlemlenmiştir (Bkz. Şekil 3.3.2, 3.3.3, 3.3.4 ve 3.3.5). İnaktif juvenil bireylerden alınan kesitlerde yine postserebrumda değişik büyüklüklerde hücreler olduğu, fakat bunların nörosekresyon içermediği gözlemlenmiştir (Bkz. Şekil 3.4.3 ve 3.4.4).

Limacidae ve *Helicidae*'de yapılan araştırmalarda, postserebral hücrelerin aksonlarını, dudak sinirleri (Ierusalimsky et al., 1994), pedal gangliyonun kutanöz sinirleri (Ierusalimsky and Zakharov, 1994; Li and Chase, 1995), serebrobukkal konnektifler (Delaney and Gelperin, 1990a) ve penis siniri (Eberhardt and Wabnitz, 1979; Li and Chase, 1995) olmak

üzere çeşitli sinirler içine gönderdikleri gösterilmiştir. Bazı postserebral nöronlar, dudak bölgesine kimyasal stimülasyonlar uygulanarak harekete geçirilmiştir (Hernádi et al., 1987; Delaney and Gelperin, 1990c). Bu yolla uyarılan hücrelerin, duyuşal hücre olmadıkları, fakat dudak sinirlerinden direkt ya da indirekt olarak giriş bilgilerini aldıkları bildirilmiştir. Her biri bukkal gangliyona birer akson gönderen bu hücrelerin sekizi, *Limax*'ta ayrı ayrı olarak tanımlanmıştır (Delaney and Gelperin, 1990a). Bu nöronların, bukkal gangliyon içindeki ritmik canlanmayı tetikleyebilme aktivitelerinden ötürü, açık olarak beslenme davranışlarının başlatılmasıyla ilişkili oldukları belirtilmiştir (Delaney and Gelperin, 1990b). Aynı tipteki tek bir nöron, *Achatina fulica*'da tanımlanmıştır (Yoshida and Kobayashi, 1992).

Aktif ergin bireylerde proserebrum bölgesinde homojen dağılımlı nörosekresyon granüllerinin varlığı tespit edilmiştir (Bkz. Şekil 3.1.15 ve 3.1.16). Buna karşın inaktif ergin, aktif juvenil ve inaktif juvenil bireylerin proserebrum bölgelerinde nörosekresyon varlığı gözlemlenmemiştir (Bkz. Şekil 3.2.8, 3.3.6, 3.3.7 ve 3.4.6).

Pek çok açıdan proserebrum, tüm merkezi sinir sisteminin en sıra dışı bölgesi olarak ifade edilmektedir (Ratté, 1999). Embriyolojik orijini, tentaküler gangliyonlarla bağlantılıdır ve ancak gelişimin geç bir safhasında serebrumun geri kalan kısımlarıyla birleşir (van Mol, 1974). Periferal tentaküler yapılarla merkezi sinir sistemini birbirine bağladığı için proserebrumun bir olfaktör fonksiyona sahip olduğu düşünülmektedir. İlginç bir biçimde, proserebrum pulmonat

gastropodlarına özgüdür ve Stylommatophora'da çok yüksek gelişim göstermektedir (van Mol, 1974). Metabolik ve fizyolojik çalışmalar, olfaktör fonksiyon tahminlerini destekler niteliktedir (Chase, 1985; Gelperin and Tank, 1990). Morfolojik olarak proserebrum istisnai bir özellik gösterir, çünkü Stylommatophora'da oldukça fazla miktarda çok küçük boyutlarda nöronlar içerir. Her bir lob için elli bin kadar nöron bulunmaktadır, fakat bu nöronların gövdeleri yalnızca 6-8 µm çapındadır. Bununla birlikte Haszprunar ve Huber (1990), van Mol'un çalışmalarını tekrar değerlendirmişlerdir ve proserebrumda van Mol'un önerdiği gibi küçük nöronların değil, büyük nöronların yer aldığını ileri sürmüşlerdir. Fakat sunulan bu tez çalışmasında da proserebrum bölgesinde herhangi belirgin büyüklükte bir hücre tespit edilememiştir.

Tüm diğer gangliyon bölgelerinin aksine, proserebrumdaki hücreler, dış alanlara yakın olmaktan ziyade, bütünleşmiş bir alan olarak ayırt edilen nöropil bölgesine daha yakın yerleşim göstermektedir. Tüm nöropil bölgesi, oldukça ince dokunmuş bir yapı halinde olsa da, histolojik görüntüleme ve immünohistokimya çalışmalarına dayanarak, iç tarafta daha küçük olan birleşik bir alanının, dış taraftaki daha büyük olan birleşik alandan ayırt edilebildiği belirtilmiştir (Cooke et al., 1994; Sánchez-Alvarez et al., 1994).

Proserebral hücre popülasyonlarının küçük boyutlarda ve oldukça yüksek miktarlarda olmaları, böceklerin protoserebrumlarındaki Kenyon hücreleri ve omurgalıların olfaktör soğanlarındaki granül hücreleriyle bir karşılaştırmanın yapılmasını teşvik eder niteliktedir ve bahsi geçen her

iki yapı da olfaktör fonksiyonla ilişkilidir (Chase and Tolloczko, 1993). Her üç durumda da, intrinzik nöron morfolojisi, açıkça belirgin bir akson içermez. Proserebral nöronların gümüş boyamaları, bölgeden ayrılan herhangi bir prosesi göstermek açısından sonuç vermemiştir (Zaitseva, 1994). Chase ve Tolloczko (1989), uzun proseslerini proserebrum içine gönderen, pedal gangliyon içinde yer alan yaklaşık iki düzinelik bir nöron kümesi tanımlamışlardır. Nadiren presinaptik olsalar da, sinapsları aldıkları gösterilen bu fibrillerin, proserebral çıkış bilgilerinin dendritik reseptörleri olarak fonksiyonel oldukları düşünülmektedir (Chase and Tolloczko, 1989). Buna benzer olarak *Limax*'ta, bir çift bukkal gangliyon hücresinden ayrılan uzun dendritik prosesin, proserebrumdan bukkal gangliyona doğru bilgi akışını sağladığı belirtilmiştir (Gelperin and Flores, 1997). Proserebral nöronlar, görünebilen radyoaktif bir izotopla teker teker *Helix aspersa*'ya enjekte edilmiştir (Ratté and Chase, 1997). Bu teknik, prosesleri gangliyonun merkezindeki nöropil bölgesinin içine kadar uzanan, proserebral bir hücre kümesinin varlığını açıkça göstermiştir. İşaretli proseslerin elektron mikroskopundaki incelemeleri, merkezi nöropil alanı içindeki çıkış bilgileriyle ilişkili sinapsların, giriş bilgileriyle ilişkili sinapslara baskın olduğunu doğrulamaktadır (Ratté and Chase, 2000). Bu nedenle, proserebrumun, merkezi sinir sistemi içerisinde olfaktör bilginin yayılmasına direkt olarak katıldığı belirtilmiştir (Ratté and Chase, 2000).

Olfaktoryal fonksiyon içinde, proserebral elektriksel salınım hareketlerinin rolü, kesin değildir. Pek çok araştırmacı tarafından rapor edildiği gibi kokular, bu salınım hareketlerini, salınım frekansı, genişliği

ve uzaysal dinamik oluşumlarındaki değişikliklerle birlikte, çeşitli yollardan etkilemektedir (Chase, 2000). Karasal gastropodlar, besine ulaşmak için, olfaktoryal öğrenme yollarına güvendiklerinden, salınım hareketlerinin proserebral öğrenme mekanizmasının parçası olabileceği düşünülmektedir (Croll and Chase, 1980).

Aktif ergin bireylerin proserebrum bölgesinde nörosekresyon dağılımı gözlenmesine karşın, bu çalışmada ele alınan diğer gruplarda böyle bir durumun gözlenmemesine ilişkin herhangi bir bilgiye ulaşılamamıştır. Olasılıkla, proserebrum bölgesinde nörosekresyon varlığı, hem aktif hem de ergin hal ile ilişkili olan bir durumun düzenlenmesiyle ilişkilidir. Fakat bunun tam olarak ortaya konabilmesi için daha ayrıntılı çalışmaların yapılması gerekmektedir.

Aktif ve inaktif ergin bireylerden alınan kesitlerde, serebral gangliyonların postserebrum bölgesinde yer alan oldukça büyük bir hücre ile proserebrum ve mezoserebrum bölgeleri arasındaki bir diğer büyük hücre dikkat çekmiştir. Bu hücrelerin, aktif bireylerde inaktiflerden daha yoğun biçimde nörosekresyon granülleri içerdiği gözlemlenmiştir.

Bu hücrelerden postserebrumda yer alan hücrenin (Bkz. Şekil 3.1.18, 3.1.19, 3.2.12 ve 3.2.13) “dev serebral nöron” olarak bildirilen hücre olması olasılığı söz konusudur. Dev serebral nöronun (GCN: Giant Cerebral Neuron), 150 μm 'lik gövde çapıyla, serebral gangliyon içindeki en büyük nöron olma özelliğini gösterdiği bildirilmiştir (Sakharov, 1976; Pentreath et al., 1982; Croll, 1987). Gangliyonun ventral tarafında

yerleşmiş, bir çift bilateral simetrik hücre olarak göze çarpmaktadır. Genel olarak, dev serotonerjik nöron şeklinde ifade edilir, çünkü yüksek miktarlarda serotonin içermektedir. Dev serebral nöronun boyutu, Prosobranchia'da bulunmayan ancak, diğer Opisthobranchia ve Pulmonata gruplarında da bulunan homolog nöronları temsil edebilen nadir özelliklerin tanımlanmasını kolaylaştırmıştır (Sakharov, 1976; Pentreath et al., 1982; Croll, 1987). Bu nedenle dev serebral nöron, Mollusca filumunda oldukça önemli olan hücresel homoloji fikrini destekleyen örneklerin başında gelmektedir.

Dev serebral nöronun fonksiyonu, beslenme davranışlarını kolaylaştırmaktır. Bu nöronun serebral gangliyon içindeki geniş dendritik dallanmaları, olfaktör ve üç adet dudak siniri başta olmak üzere, tüm ana periferik sinirler aracılığıyla giriş bilgilerini almaktadır (Kandel and Tauc, 1966; Chase and Tolloczko, 1992). Bu afferent uzantılar, besin varlığını belirten duyu bilgileri taşımaktadır. Dev serebral nöronun efferent uzantıları ise, dendritler gibi oldukça yaygın olan terminal dallanmaların olduğu bukkal gangliyonu hedeflemektedir. Morfolojik özellikler, türler arasında çok az farklılaşma gösterir ve bu da oldukça dikkat çeken bir durum olarak ele alınmaktadır. Dev serebral nöron tarafından serotonin salgılanmasını gösteren fizyolojik çalışmalarla, bu hücrenin üç ayrı mekanizmayla beslenmeyi düzenlediği bildirilmiştir: 1) Bukkal motornöronları depolarize etmekte, 2) Uyarılmaları motornöronlar üzerinden gerçekleşen beslenme kaslarının tepkilerini arttırmakta, 3) Beslenmeyle ilgili motor programı düzenlemektedir (Chase, 2001).

Proserebrum ile mezoserebrum arasında yer alan diğerk büyük hücrenin ise C3 olarak bildirilen hücre olması olasılığı söz konusudur (Bkz. Şekil 3.1.18, 3.1.20, 3.2.14 ve 3.2.15). C3, en iyi şekilde *Helix* ve *Cantareus* cinsleri içinde tanımlanmış olan ve kolaylıkla fark edilebilen büyük boyutlu bir serebral nörondur. Mezoserebrum ve proserebrum arasında yerleşmiş olup, gövde çapının yaklaşık 100 µm değerlere dek ulaşabildiği bildirilmiştir (Cottrell et al., 1982; Zakharov et al., 1982). C3'ün, tentaküler retraktör kası innerve eden bir motornöron olduğu ve tentaküllerin geri çekilmesi davranışlarını sağlayan mekanik ve kimyasal stimülasyonların, güçlü bir biçimde C3 nöronunu aktive ettiği bildirilmiştir (Cottrell et al., 1982; Zakharov et al., 1982; Chase and Hall, 1996). C3'e spesifik lezyonlar kullanılarak refleksler oluşmasını sağlayan nicelik testleri, C3'ün merkezi motor bileşenlerin % 85'ine katkıda bulunduğunu göstermiştir (Prescott and Chase, 1997). C3 nöronu içindeki baskın peptidin, her bir hücre için ölçülen yaklaşık 0.2 pmol'luk konsantrasyonu ile FMRFamid (Phe-Met-Arg-Phe-NH₂) olduğu bildirilmiştir (Cottrell et al., 1992).

Gerek dev serebral nöronun, gerek C3 hücresinin juvenil bireylerde net olarak gözlenememesi, bu hücrelerin gelişim süreçleriyle bağlantılı olarak belirgin büyüklüklere ulaştığını düşündürmüştür. Juvenil bireylerde bu hücrelerin tanımlanabilmesi ve ergin bireyler için de net sonuçlara ulaşılabilmesi için histolojik çalışmaların, ileri düzeydeki çalışmalarla desteklenmesi gerekmektedir.

Sunulan bu tez çalışmasının giriş kısmında genel bilgi olarak, Pulmonata'da gangliyonlardaki nörosekresyon hücrelerinin uzun aksonlarının, herhangi nörohemal bir bölgeye uğramaksızın direkt olarak hedef organlara girdikleri ve bu bölgeler içinde sonlandıkları bildirilmiştir (Matsumoto and Ishii, 1987). Bu durum, nöroendokrin sistemleri çalışılan diğer omurgasız gruplar için gözlemlenen nörohemal organlar veya nörohemal alanların Pulmonata grubunda olmadığı anlamına gelmektedir. Fakat yapılan incelemelerde özellikle inaktif ergin ve inaktif juvenil *Helix aspersa*'nın serebral gangliyonlarını saran konnektif doku içinde nörosekresyon maddesinin biriktiği ortaya konmuştur (Bkz. Şekil 3.2.9, 3.2.10, 3.2.11, 3.4.7 ve 3.4.8). İçteki sıkı yapıli konnektifte daha çok sayıda olmak üzere, genel olarak serebral konnektif dokuda, içinde nörosekresyon maddesinin yer yer agregasyonlar halinde biriktiği çok sayıda lakün tespit edilmiştir. Her ne kadar özelleşmiş bir organdan bahsedilemezse de, *Helix aspersa*'da inaktivite süresince serebral konnektifin nörohemal bir alan olarak işlevsel olduğu bu tez çalışmasının önemli bir bulgusu niteliğindedir.

İnaktif haldeki *Helix aspersa* bireylerinin uygun ortam koşullarında, hemen aktif hale uyum sağlayabilmeleri ve özellikle üreme davranışlarında bulunabilmeleri, hali hazırda düzenleyici bir mekanizmanın gerekliliğini ortaya koymaktadır. Serebral gangliyonlardaki hücrelerde üretilen nörosekresyon maddesinin, serebral konnektif içinde depolanarak zamanı geldiğinde kullanılabilmesi, bu çalışmada ortaya konan nörohemal alan bulgusunu destekler niteliktedir.

KAYNAKLAR DİZİNİ

- Adamo, S.A. and Chase, R.**, 1988, Courtship and copulation in the terrestrial snail *Helix aspersa*, Canadian Journal of Zoology, 66: 1446–1453.
- Amoroso, E.C., Baxter, M.I., Chiquoine, A.D. and Nisbet R.H.**, 1964, The fine structure of neurons and other elements in the nervous system of the giant African land snail *Archachatina marginata*, Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 160: 167-180.
- Andrews, E.B.**, 1985, Structure and function in the excretory system of archaeogastropods and their significance in the evolution of gastropods, Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences, 310: 383- 407.
- Andrews, E.B.**, 1988, Excretory systems of molluscs, In: Trueman, E. R. And Clarke, M. R. (eds) The f, Vol. 2, Form and Function. Academic Press, San Diego, 381-448.
- Bandel, K.**, 1982, Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken, Facies (Erlangen), 7: 1- 198, i-xxii.
- Bargmann, H.E.**, 1930, The morphology of the central nervous system in the Gastropoda Pulmonata, Journal of the Linnaean Society of London, Zoology, 37: 1- 59.
- Barker, G.M.**, 2001, Gastropods on Land: Phylogeny, Diversity and Adaptive Morphology, Biology of Terrestrial Molluscs, Cambridge, MA, USA, CABI Publishing, 1- 126.
- Berghayan, J.B.M.**, 1960, Cambrian and Ordovician loricates from North America, Journal of Paleontology, 34: 168-178.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

- Bieler, R.**, 1990, Haszprunar's 'clado-evolutionary' classification of the gastropoda - a critique, *Malacologia*, 31: 371-380.
- Boardman, R.S. et al. (Ed.)**, 1987, *Fossil Invertebrates*, Blackwell Scientific Publications, Palo Alto and Oxford, 270-435.
- Brace, R.C.**, 1977, Anatomical changes in nervous and vascular systems during the transition from prosobranch to opisthobranch organization, *Transactions of the Zoological Society of London*, 34: 1- 25.
- Brusca, R.C., and Brusca, G.J.**, 2002, *Invertebrates*, Second Edition, Sinauer Associates, Inc. Publication, Massachusetts, USA, 20: 1-69.
- Bullock, T.H.**, 1965, Mollusca: Gastropoda, In: Bullock, H. and Horridge, G. A. (eds) *Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates*, Vol. II. W. H. Freeman, San Francisco, 1283- 1386.
- Casadio, A., Fiumara, F., Sonetti, D., Montarolo, P.G. and Ghirardi, M.**, 2004, Distribution of sensorin immunoreactivity in the central system of *Helix pomatia*: Functional aspects, *Journal of Neuroscience Research* 75: 32-45.
- Cameron, M.L. and Steele, J.E.**, 1959, Simplified aldehyde-fuchsin staining of neurosecretory cells, *Stain Techn.*, 34: 265-266.
- Chase, R. and Hall, B.**, 1996, Nociceptive inputs to C3, a motoneuron of the tentacle withdrawal reflex in *Helix aspersa*, *Journal of Comparative Physiology*, 179A: 809-818.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

- Chase, R. and Li, G.,** 1994, Mesocerebral neurons and their role in the control of mating behaviour. *Netherlands Journal of Zoology* 44, 212-222.
- Chase, R. and Tolloczko, B.,** 1987, Evidence for differential DNA endoreplication during the development of a molluscan brain, *Journal of Neurobiology*, 18: 395-406.
- Chase, R. and Tolloczko, B.,** 1989, Interganglionic dendrites constitute an output pathway from the procerebrum of the snail, *Journal of Comparative Neurology*, 283: 143-152.
- Chase, R. and Tolloczko, B.,** 1992, Synaptic innervation of the giant cerebral neuron in sated and hungry snails, *Journal of Comparative Neurology*, 318: 93-102.
- Chase, R. and Tolloczko, B.,** 1993, Tracing neural pathways in snail olfaction: from the tip of the tentacle to the brain and beyond, *Microscopy Research and Technique*, 24: 214- 230.
- Chase, R.,** 1985, Responses to odors mapped in snail tentacle and brain by ¹⁴C-2deoxyglucose autoradiography, *Journal of Neuroscience*, 5: 2930-2939
- Chase, R.,** 1986a, Brain cells that command sexual behavior in the snail *Helix aspersa*. *Journal of Neurobiology*, 17: 669— 679.
- Chase, R.,** 1986b, Lessons from snail tentacles, *Chemical Senses*, 11: 411- 426.
- Chase, R.,** 2000, Structure and function in the cerebral ganglion, *Microscopy Research and Technique*, 49: 511- 520.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

- Chase, R.**, 2001, Sensory organs and the nervous system, In: The Biology of Terrestrial Molluscs, edited by G.M. Barker, Cromwell Press, Trowbridge, 179-213.
- Checa, A.G. and Jiménez-Jiménez, A.P.**, 1998, Constructional morphology, origin, and evolution of the gastropod operculum, *Paleobiology*, 24: 109- 132.
- Cook, A.**, 2001, Behavioural ecology: On Doing the Right Thing, in the Right Place at the Right Time, In: The Biology of Terrestrial Molluscs, edited by G.M. Barker, Cromwell Press, Trowbridge, 447-488.
- Cooke I.R.C. and Gelperin, A.**, 1988, Distribution of FMRFamide-like immunoreactivity in the nervous system of the slug *Limax maximus*. *Cell Tissue Research*, 253: 69-76.
- Cooke, I.R.C., Edwards, S.L. and Anderson, C.R.**, 1994, The distribution of NADPH diaphorase activity and immunoreactivity to nitric oxide synthase in the nervous system of the pulmonate mollusc *Helix aspersa*, *Cell and Tissue Research*, 277: 565-572.
- Cottrell, G.A., Price, D.A., Doble, K.E., Hettle, S., Sommerville, J. and Macdonald, M.**, 1992, Identified *Helix* neurons: mutually exclusive expression of the tetrapeptide and heptapeptide members of the FMRFamide family, *Biological Bulletin*, 183: 113-122.
- Cottrell, G.A., Schot, L.P.C. and Dockray, G.J.**, 1982, Identification and probable role of a single neurone containing the neuropeptide *Helix* FMRFamide, *Nature*, 304: 638-640.
- Croll, R.P. and Chase, R.**, 1980, Plasticity of olfactory orientation to foods in the snail *Achatina fulica*, *Journal of Comparative Physiology*, 136A: 267-277.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

- Croll, R.P.**, 1987, Identified neurons and cellular homologies, In: Ali, M. A. (ed.) *Nervous Systems in Invertebrates*, Plenum, New York, 41-59.
- Cuénot, L.**, 1899, L'excrétion chez les mollusques, *Archives de Biologie*, Paris, 16: 49- 96.
- Delaney, K. and Gelperin, A.**, 1990a, Cerebral interneurons controlling fictive feeding in *Limax maximus*. I. Anatomy and criteria for re-identification, *Journal of Comparative Physiology*, 166A: 297-310.
- Delaney, K. and Gelperin, A.**, 1990b, Cerebral interneurons controlling fictive feeding in *Limax maximus*. II. Initiation and modulation of fictive feeding, *Journal of Comparative Physiology*, 166A: 311-326.
- Delaney, K. and Gelperin, A.**, 1990c, Cerebral interneurons controlling fictive feeding in *Limax maximus*, III. Integration of sensory inputs. *Journal of Comparative Physiology* 166A: 327-343.
- Delhaye, W.**, 1976, Histophysiologie comparée des organes rénaux chez les Archaeogastéropodes (Mollusca-Prosobranchia), *Cahiers de Biologie Marine*, 17: 305- 322.
- Deshpande, R.D.**, 1957, Observations on the anatomy and biology of British trochids, PhD thesis, University of Reading, UK.
- Dorsett, D.A.**, 1986, Brains to cells: the neuroanatomy of selected gastropod species, In: Willows, A. O. D. (ed.) *The Mollusca*, Vol. 9, *Neurobiology and Behavior*, Part 2. Academic Press, Orlando, 101- 187.
- Durchon, M. and Joly, P.**, 1978, L'Endocrinologie des Invertébrés, Collection 'Le biologiste', Presses Universitaires de France, Paris.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

- Eberhardt, B. and Wabnitz, R.W.**, 1979, Morphological identification and functional analysis of central neurons innervating the penis retractor muscle of *Helix pomatia*, *Comparative Biochemistry and Physiology*, 63A: 599-613.
- Elekes, K. and Nässel, D.R.**, 1990, Distribution of FMRFamide-like immunoreactive neurons in the central nervous system of the snail *Helix pomatia*, *Cell and Tissue Research*, 262: 177-190.
- Elekes, K. and Nässel, D.R.**, 1994, Tachykinin-related neuropeptides in the central nervous system of the snail *Helix pomatia*: an immunocytochemical study, *Brain Research*, 661: 223- 236.
- Fernandez, J.**, 1966, Nervous system of the snail *Helix aspersa*. I. Structure and histochemistry of ganglionic sheath and neuroglia, *Journal of Comparative Neurology*, 127: 157- 182.
- Fretter, V. and Graham, A.**, 1962, *British Prosobranch Molluscs, Their Functional Anatomy and Ecology*, Ray Society, London.
- Fretter, V., Graham, A., Ponder, W.F. and Lindberg, D.R.**, 1998, Prosobranchs introduction, In: Beesley, P. L., Ross, G. J. B. and Wells, A. (eds) *Mollusca: the Southern Synthesis, Fauna of Australia*, Vol. 5, Part B. CSIRO Publishing, Melbourne, 605- 638.
- Galli, D.R. and Giese, A.C.**, 1959, Carbohydrate digestion in a herbivorous snail *Tegula funebris*, *Journal of Experimental Zoology*, 140: 415-440.
- Gelperin, A. and Flores, J.**, 1997, Vital staining from dye-coated microprobes identifies new olfactory interneurons for optical and electrical recording, *Journal of Neuroscience Methods*, 72: 97-108.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

- Gelperin, A. and Tank, D.W.**, 1990, Odour-modulated collective network oscillations of olfactory interneurons in a terrestrial mollusc, *Nature*, 345: 437-440.
- Gelperin, A.**, 1994, Nitric oxide mediates network oscillations of olfactory interneurons in a terrestrial mollusc, *Nature*, 369: 61- 63.
- Geraerts, W.P.M., Smit, A.B., Li, K.W., Vreugdenhil, E. and Van Heerikhuizen, H.**, 1991, Neuropeptide gene families that control reproductive behaviour and growth in molluscs, In: Osborne, N.N. (ed.) *Current Aspects of the Neurosciences*, Vol. 3, MacMillan Press, London, 255-305.
- Gill, N.**, 1996, The morphology of C3, a motorneuron mediating the tentacle withdrawal reflex in the snail *Helix aspersa*, Master thesis, Department of Biology McGill University Montréal, Canada.
- Gillette, R.**, 1991, On the significance of neuronal giantism in gastropods, *Biological Bulletin*, 180: 234- 240.
- Giusti, F., Manganelli, G. and Schembri, P.J.**, 1995, The non-marine molluscs of the Maltese Islands, Monografie XV, Museo Regionale di Scienze Naturali, Turin.
- Gómez, B.J.**, 2001, Structure and functioning of the reproductive system, In: *The Biology of Terrestrial Molluscs*, edited by G.M. Barker, Cromwell Press, Trowbridge, 307-331.
- Gomot, P., Gomot, L. and Griffond, B.**, 1989, Evidence for a light compensation of the inhibition of reproduction by low temperatures in the snail *Helix aspersa*, Ovotestis and albumen gland responsiveness to different conditions of photoperiods and temperatures, *Biology of Reproduction* 40: 1237-1245.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

- Gomot de Vaublery, A.**, 2001, Regulation of growth and reproduction, In: The Biology of Terrestrial Molluscs, edited by G.M. Barker, Cromwell Press, Trowbridge, 331-357.
- Griffond, B. and Gomot, L.**, 1989, Endocrinology of reproduction in stylommatophoran pulmonate gastropods with special reference to *Helix*, Comparative Endocrinology, Life Science Advances, 8: 23-32.
- Griffond, B., van Minnen, J. and Colard, C.**, 1992, Distribution of APGWaimmunoreactive substances in the central nervous system and reproductive apparatus of *Helix aspersa*, Zoological Science, 9: 533-539.
- Haszprunar, G. and Huber, G.**, 1990, On the central nervous system of Smeagolidae and Rhodopidae, two families questionably allied with the Gymnomorpha (Gastropoda: Euthyneura), Journal of Zoology, London, 220: 185— 199.
- Haszprunar, G.**, 1985, The Heterobranchia - a new concept of the phylogeny of the higher Gastropoda, Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung, 23: 15 -37.
- Haszprunar, G.**, 1988, On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura, Journal of Molluscan Studies, 54: 367- 441.
- Heller, J.**, 2001, Life history strategies, In: The Biology of Terrestrial Molluscs, edited by G.M. Barker. Cromwell Press, Trowbridge, 413-445.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

- Hernádi, L.**, 1992, Relationships between the distribution of serotonergic cell bodies and the running of vascular elements in the central nervous system of the snail, *Helix pomatia*, *Comparative Biochemistry and Physiology*, 103A: 85- 92.
- Hernádi, L., Kemenes, G. and Salánki, J.**, 1987, Sensory responses and axonal morphology of two different types of cerebral neurones in *Helix pomatia* L., *Comparative Biochemistry and Physiology*, 88: 641- 646.
- Hickmott, P.W. and Carew, T.J.**, 1991, An autoradiographic analysis of neurogenesis in juvenile *Aplysia californica*, *Journal of Neurobiology*, 22: 313- 326.
- Highnam, K.C. and Hill, L.**, 1977, *The Comparative Endocrinology of the Invertebrates*, Edward Arnold, London.
- Hodgson, A.N.**, 1996, The structure of the seminal vesicle region of the hermaphrodite duct of some pulmonate snails, *Malacological Review, Supplement*, 6: 89–99.
- Ierusalimsky, V.N. and Zakharov, I.S.**, 1994, Mapping of neurons participating in the innervation of the body wall of the snail, *Neuroscience and Behavioral Physiology* 24: 33-39.
- Ierusalimsky, V.N., Zakharov, I.S., Palikhova, T.A. and Balaban, P.M.**, 1994, Nervous system and neural maps in gastropod *Helix lucorum* L., *Neuroscience and Behavioral Physiology* 24: 12-22.
- Joose, J. and Geraerts, W.P.M.**, 1983, Endocrinology, In: Saleuddin, A.S.M. and Wilbur K.M. (eds.) *The Mollusca*, Vol. 4, Physiology, Academic Press, New York, 317-406.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

- Joosse, J.**, 1988, The hormones of molluscs. In: Laufer, H. and Downer, G.H. (eds) *Endocrinology of Selected Invertebrate Types*. Alan R. Liss, New York, 89-140.
- Kandel, E.R. and Tauc, L.**, 1966, Input organization of two symmetrical giant cells in the snail brain, *Journal of Physiology*, 183: 269-286.
- Kaufmann, W., Kerschbaum, H.H., Hauserkronberger, C., Hacker, G.W. and Hermann, A.**, 1995, Distribution and seasonal variation of vasoactive intestinal (VIP)like peptides in the nervous system of *Helix pomatia*, *Brain Research*, 695: 125- 136.
- Kerkut, G.A., French, M.C. and Walker, R.J.**, 1990, The location of axonal pathways of identifiable neurons of *Helix aspersa* using the dye Procion yellow M-4R, *Comp. Biochem. Physiol*, 32: 681-690.
- Kleinfeld, D., Delaney, K.R., Fee, M.S., Flores, J.A., Tank, D.W. and Gelperin, A.**, 1994, Dynamics of propagating waves in the olfactory network of a terrestrial mollusk: an electrical and optical study, *Journal of Neurophysiology*, 72: 1402-1419.
- Koene, J.M., Jansen, R.F., ter Maat, A. and Chase, R.**, 2000, A conserved location for the CNS control of mating behaviour in gastropod molluscs: Evidence from a terrestrial snail, *Journal of Experimental Biology* 303, 1071-1080.
- Koene, J.M., Muratov, I.V.**, 2004, Revision of the reproductive morphology of three *Leptaxis* species (Gastropoda, Pulmonata, Hygromiidae) and its implication on dart evolution, *Malacologia*, 46 (1): 73-78.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

- LaBerge, S. and Chase, R.**, 1992, The development of mesocerebral neurons in the snail *Helix aspersa maxima*, Canadian Journal of Zoology, 70: 2034-2041.
- Lehman, H.K. and Greenberg, M.J.**, 1987, The actions of FMRFamide-like peptides on visceral and somatic muscles of the snail *Helix aspersa*, Journal of Experimental Biology, 131: 55-68.
- Li, G. and Chase, R.**, 1995, Correlation of axon projections and peptide immunoreactivity in mesocerebral neurons of the snail *Helix aspersa*, Journal of Comparative Neurology, 353: 9- 17.
- Lingueglia, E., Champigny, G., Lazdunski, M. and Barbry, P.**, 1995, Cloning of the amiloride-sensitive FMRFamide peptide-gated sodium channel, Nature, 378: 730-733.
- Marchand, C.R., Griffond, B., Mounzih, K. and Colard, C.**, 1991, Distribution of methionine-enkephalin-like and FMRFamide-like immunoreactivities in the central nervous system (including dorsal bodies) of the snail *Helix aspersa* Müller, Zoological Science, 8: 905- 913.
- Marsden, C. and Kerkut, G.A.**, 1970, The occurrence of monoamines in *Planorbis corneus*: a fluorescence microscope and microspectrometric study, Comp. Gen. Pharmac, 1: 101-116.
- Mason, C.F.**, 1970, Food feeding rates and assimilation in woodland snails, Oecologia, 4: 358–373.
- Matsumoto, A. and Ishii, S. (Ed.).**, 1987, Atlas of Endocrine Organs Vertebrates and Invertebrates, By the Japanese Society for Comparative Endocrinology, Kodonsha Ltd., Tokyo.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

- Miller, S.L.**, 1974, The classification, taxonomic distribution and evolution of locomotor types among prosobranch gastropods, Proceedings of the Malacological Society of London, 41: 233- 272.
- Page, L.R.**, 1992, New interpretation of a nudibranch central nervous system based on ultrastructural analysis of neurodevelopment in *Melibe leonina*. I. Cerebral and visceral loop ganglia, Biological Bulletin, 182: 348- 365.
- Pentreath, V.W., Berry, M.S. and Osborne, N.N.**, 1982, Serotonergic cerebral cells in gastropods, In: Osborne, N. N. (ed.) Biology of Serotonergic Transmission, John Wiley & Sons, New York, 457-513.
- Perrier, R.**, 1889, Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des gastéropodes Prosobranchiata, Annales des Sciences Naturelles, Zoologie (Series 7), 8: 61- 315.
- Pin, T. and Gola, M.**, 1984, Axonal mapping of neurosecretory Helix bursting cells, Comparative Biochemistry and Physiology, 78A: 637- 649.
- Pojeta, J.Jr.**, 1980, Molluscan phylogeny, Tulane Studies in Geology and Paleontology, 16:55-80.
- Ponder, W.F. and Lindberg, D.R.**, 1997, Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters, Zoological Journal of the Linnean Society, 119: 83-265.
- Prescott, S. and Chase, R.**, 1997, The neural circuit mediating tentacle withdrawal in *Helix aspersa*, with specific reference to the motoneuron C3, Journal of Neurophysiology, 78: 2951-2965.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

- Ratté, S. and Chase, R.,** 1997, Morphology of interneurons in the procerebrum of the snail *Helix aspersa*, Journal of Comparative Neurology, 384: 359-372.
- Ratté, S. and Chase, R.,** 2000, Synapse distribution of olfactory interneurons in the procerebrum of the snail *Helix aspersa*, Journal of Comparative Neurology, 417: 366- 384.
- Ratté, S.,** 1999, Morphology and synapse distribution of olfactory interneurons in the procerebrum of the terrestrial snail *Helix aspersa*, PhD Dissertation, 168 p.
- Régondaud, J.,** 1964, Origine embryonnaire de la cavité pulmonaire de *Lymnaea stagnalis* L. Considérations particulières sur la morphogenèse de la commissure viscérale, Bulletin Biologique de la France et de la Belgique, 48: 433- 471.
- Runnegar, B. and Pojeta, J.Jr.,** 1974, Molluscan phylogeny: The Paleontological viewpoint, Science, 186: 311-317.
- S.Rózsa, K.,** 1984, The pharmacology of molluscan neurons, Progress in Neurobiology, 23: 79-150.
- Sakharov, D.A.,** 1976, Nerve cell homologies in gastropods, In: Salánki, J. (ed.) Neurobiology of Invertebrates, Gastropoda Brain, Akadémiai Kiadó, Budapest, 27-40.
- Sánchez-Alvarez, M., León-Olea, M., Talavera, E., Pellicer, F., Sánchez-Islas, E. and Martínez-Lorenzana, G.,** 1994, Distribution of NADPH-diaphorase in the perioesophageal ganglia of the snail, *Helix aspersa*, Neuroscience Letters, 169: 51-55.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

- Solem, A.**, 1984, A world model of land snail diversity and abundance, In: Solem, A. and van Bruggen, A. C. (eds) *World-wide Snails: Biogeographical Studies on Non-marine Mollusca*, Brill, Leiden, 6-22.
- Speiser, B.**, 2001, Food and feeding behaviour, In: *The Biology of Terrestrial Molluscs*, edited by G.M. Barker, Cromwell Press, Trowbridge, 259-288.
- Stinchcomb, B.L. and Darrough G.**, 1995, Some molluscan Problematica from the Urrep Cambrian- Lower Ordovician of the Ozark Uplift, *Journal of Paleontology*, 69: 52-65.
- Taylor, J.D. (Ed.)**, 1996, *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*, Oxford University Press, Oxford, 392p.
- Tillier, S.**, 1984, Patterns of digestive tract morphology in the limacisation of helicarionid, succineid and athoracophorid snails and slugs (Mollusca: Pulmonata), *Malacologia*, 25: 173-192.
- Tompa, A.S.**, 1984, Land snails (Stylommatophora), In: Tompa, A.S., Verdonk, N.H. and van den Biggelaar, J.A.M. (eds) *The Mollusca*, Vol. 7, Reproduction, Academic Press, London, 47-139.
- van Bruggen, A.C.**, 1995, Biodiversity of the Mollusca: time for a new approach, In: van Bruggen, A. C., Wells, S. M. and Kemperman, Th. C. M. (eds) *Biodiversity and Conservation of the Mollusca*, Backhuys Publishers, Oegstgeest-Leiden, 1-19.
- van Mol, J.J.**, 1974, Evolution phylogenetique du ganglion cerebroide chez les gasteropodes pulmones, *Haliotis*, 4: 77-86.
- van Weel, P.B.**, 1961, The comparative physiology of digestion in molluscs, *American Zoologist*, 1: 245-252.

KAYNAKLAR DİZİNİ (Devam)

Winlow, W. And Kandel, E.R., 1976, The morphology of identified neurons in the abdominal ganglion of *Aplysia californica*, Brain Research, 112: 221-249.

Yoshida, M. and Kobayashi, M., 1992, Identified neurones involved in the control of rhythmic buccal motor activity in the snail *Achatina fulica*, Journal of Experimental Biology, 164: 117-133.

Zaitseva, O.V., 1994, Structural organization of the sensory systems of the snail, Neuroscience and Behavioral Physiology, 24: 47-57.

Zakharov, I.S., Hayes, N.L., Ierusalimsky, V.N., Nowakowski, R.S. and Balaban, P.M., 1998, Postembryonic neurogenesis in the procerebrum of the terrestrial snail, *Helix lucorum* L., Journal of Neurobiology, 35: 271-276.

Zakharov, I.S., Mats, V.N. and Balaban, P.M., 1982, Role of the giant cerebral ganglion neuron in control of defensive behavior of *Helix lucorum*, Neurophysiology, 14: 262-266.

ÖZGEÇMİŞ

05.09.1980 tarihinde İstanbul'da doğdu. İlk ve orta dereceli eğitimini Gebze'de tamamladı. 1999 yılında Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü'nü kazandı. Bir yıllık yabancı dil hazırlık eğitiminden sonra lisans eğitimine başladı ve 2004 yılında mezun oldu. Aynı yıl, Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü Zooloji Anabilim Dalı'nda yüksek lisansa başladı.