

**T.C.
SÜLEYMAN DEMİREL ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

**GÖKKUŞAĞI ALABALIĞI (*Oncorhynchus mykiss*) SİNDİRİM
KANALININ POSTNATAL GELİŞİMİ VE ENDOKRİN HÜCRE
KOMPOZİSYONU ÜZERİNDE HİSTOLOJİK,
HİSTOKİMYASAL VE İMMUNOHİSTOKİMYASAL
ÇALIŞMALAR**

Abdulkerim AKSOY

Danışman: Prof. Dr. Ülker EREN

II. Danışman: Yrd. Doç. Dr. Kenan ÇINAR

**DOKTORA TEZİ
BİYOLOJİ ANABİLİMDALI
ISPARTA-2009**

İÇİNDEKİLER

	Sayfa
İÇİNDEKİLER.....	i
ÖZET	iii
ABSTRACT	v
TEŞEKKÜR	vii
ŞEKİLLER DİZİNİ	viii
ÇİZELGELER DİZİNİ	x
1.GİRİŞ	1
2. KAYNAK ÖZETLERİ	6
3. MATERYAL ve YÖNTEM	14
3.1. Balıkların Elde edilmesi, Beslenmesi ve Yetiştirilme Koşulları	14
3.2. Histolojik Yöntemler	15
3.3. Histokimyasal Yöntemler	17
3.4. İmmunohistokimyasal Yöntem	17
3.5. Preparatların İncelenmesi ve Hücre Yoğunluklarının Belirlenmesi	18
4. ARAŞTIRMA BULGULARI.....	20
4.1. Histolojik Bulgular	20
4.2. Histokimyasal Bulgular	29
4.2.1. Özofagus Histokimyası	29
4.2.2. Mide Histokimyası	30
4.2.3. Bağırsak Histokimyası	32
4.3. İmmunohistokimyasal Bulgular	36
5. TARTIŞMA ve SONUÇ	42
5.1. Histoloji	42
5.1.1. Özofagus Histolojisi	43
5.1.2. Mide Histolojisi	46
5.1.3. Bağırsak Histolojisi	49
5.2. Histokimya	52
5.2.1. Özofagus Histokimyası	52
5.2.2. Mide Histokimyası	54

5.2.3. Bağırsak Histokimyası	57
5.3. İmmunohistokimya	59
5.3.1. Serotonin IR hücreler	60
5.3.2. Glukagon IR hücreler	62
5.3.3. Gastrin ve CCK IR hücreler	63
5.3.4. Somatostatin IR hücreler	65
6. KAYNAKLAR	67
ÖZGEÇMİŞ.....	102

ÖZET

Doktora Tezi

GÖKKUŞAĞI ALABALIĞI (*Oncorhynchus mykiss*) SİNDİRİM KANALININ POSTNATAL GELİŞİMİ VE ENDOKRİN HÜCRE KOMPOZİSYONU ÜZERİNDE HİSTOLOJİK, HİSTOKİMYASAL VE İMMUNOHİSTOKİMYASAL ÇALIŞMALAR

Abdulkerim AKSOY

Süleyman Demirel Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü

Biyoloji Anabilim Dalı

Jüri: Prof. Dr. Reşat N. AŞTI
Prof. Dr. Ülker EREN (Danışman)
Prof. Dr. Yusuf AYVAZ
Prof. Dr. Hikmet ALTUNAY
Prof. Dr. Abdullah DİLER
Doç. Dr. Şadiye KUM
Yrd. Doç. Dr. Kenan ÇINAR (II.Danışman)

Gökkuşığı alabalıklarında (*Oncorhynchus mykiss*) kuluçkadan sonra 45. günden erişkin döneme kadar sindirim kanalının histolojisi ve histokimyasal özellikleri ile bazı endokrin hücrelerin dağılımları; histolojik, histokimyasal ve immunohistokimyasal metodlar kullanılarak incelendi.

Elde edilen bulgular, genç dönemlerdeki balıklara ait sindirim kanalının, erişkin dönem balıklarının sindirim kanalı özelliklerine genellikle benzer olmakla birlikte, gelişime bağlı olarak bazı histolojik farklılıkların bulunduğunu gösterdi.

Sindirim kanalının, tunika mukoza, tunika muskularis ve tunika seroza olmak üzere üç tabakadan meydana geldiği görüldü. Sindirim kanalı boyunca mukozal katlanmalar gösteren tunika mukozanın, özofagusta yoğun Goblet hücreleri içeren çok katlı yassı epitel, midede tek katlı prizmatik epitel ve bağırsaklarda ise Goblet hücrelerinden zengin tek katlı prizmatik epitel ile örtülü olduğu gözlemlendi. Tunika muskularisin, özofagusta tek katlı sirküler çizgili kas demetlerinden, mide ve bağırsaklarda ise longitudinal ve sirküler iki düz kas tabakasından meydana geldiği tespit edildi.

Gökkuşığı alabalıklarının sindirim kanalı mukozasının nötral ve asidik; sülfatlı asidik, güçlü sülfatlı asidik ve karboksilatlı asidik mukosubstans salgılandığı belirlendi. Ancak mukosubstans yapısının, sindirim kanalı boyunca farklı karakterler gösterdiği dikkati çekti.

Bu alıřmada arařtırılan endokrin hcrelerin drt tipinin, gkkuřaęı alabalıklarının sindirim kanalı mukozası boyunca spesifik bir daęılıma sahip olduęu tespit edildi. Bunlardan serotonin immunreaktif hcrelerin, sindirim kanalının hem epitel hemde baę dokuda, glukagon immunreaktif hcrelerin sadece epitelde, gastrin ve kolesistokinin immunreaktif hcrelerin ise sadece baę dokuda yerleřim gsterdikleri dikkati ekti.

Anahtar Kelimeler: Gkkuřaęı alabalıęı, *Oncorhynchus mykiss*, sindirim kanalı, histoloji, histokimya, endokrin hcreler, immunohistokimya

2009, 103 sayfa

ABSTRACT

Ph.D. Thesis

HISTOLOGIC, HISTOCHEMICAL AND IMMUNOHISTOCHEMICAL STUDIES ON POSTNATAL DEVELOPMENT AND COMPOSITION OF ENDOCRINE CELLS IN ALIMENTARY TRACT OF RAINBOW TROUT (*Oncorhynchus mykiss*)

Abdulkerim AKSOY

Süleyman Demirel University Graduate School of Applied and Natural Sciences

Department of Biology

Thesis Committee: Prof. Dr. Reşat N. AŞTI
Prof. Dr. Ülker EREN (Supervisor)
Prof. Dr. Yusuf AYVAZ
Prof. Dr. Hikmet ALTUNAY
Prof. Dr. Abdullah DİLER
Assoc. Prof. Şadiye KUM
Asst. Prof. Kenan ÇINAR (II. Supervisor)

The histology and histochemical aspects of gastrointestinal tract, as well as the distribution of some endocrine cells, were investigated in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), using histological, histochemical and immunohistochemical methods, from 45 day after hatching toward adult stage.

Results obtained showed some histological differences occurred with development, in addition, the gastrointestinal tract of fishes of younger periods are similar generally to aspects of the gastrointestinal tract of adults.

It was seen that the gastrointestinal tract was composed of three layers: the tunica mucosa, tunica muscularis and tunica serosa. The mucosa which exhibited mucosal folds throughout the gastrointestinal tract, was observed to line in oesophagus by a stratified squamous epithelium with numerous Goblet cells, in the stomach with a simple columnar epithelium, and in the intestines with a simple columnar epithelium which rich in Goblet cells. Tunica muscularis was detected to consist of a circular layer of striated muscle at the oesophagus, when consisting of two layers of longitudinal and circular smooth muscle in the stomach and intestines.

The mucosa of the gastrointestinal tract of rainbow trout was demonstrated to secrete neutral and acidic; sulphated acidic, strong sulphated acidic and carboxylated acidic mucosubstance. However, it was detected that mucosubstances showed different aspects throughout the gastrointestinal tract.

Four types of endocrine cells investigated in this study were detected to have a specific distribution pattern throughout the mucosa of the digestive system of the rainbow trout. It was observed that serotonin immunoreactive cells from these cells locate in both the epithelium and connective tissue of gastrointestinal tract, glucagon only in the epithelium, whereas gastrin and cholecystokinin immunoreactive cells only in the connective tissue.

Key Words: Rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, gastrointestinal tract, histology, histochemistry, endocrine cells, immunohistochemistry

2009, 103 pages

TEŞEKKÜR

Bana bu konuda çalışma olanağı veren değerli hocamlarım Prof. Dr. Ülker EREN ve Yrd. Doç. Dr. Kenan ÇINAR'a denemelerin her aşamasında kesintisiz destek veren Akdeniz Su Ürünleri Araştırma Üretim ve Eğitim Enstitüsü Müdürü Dr. Yılmaz EMRE'ye ve tez çalışmamı 1508-D-07 nolu proje ile maddi olarak destekleyen Süleyman Demirel Üniversitesi Bilimsel Araştırma Projeleri Yönetim Birimi Başkanlığına sonsuz teşekkür ederim.

Ayrıca tez çalışmam boyunca sınırsız sabrından ve manevi desteğinden dolayı canım annem Nebahat AKSOY'a teşekkürlerimi sunarım.

Abdulkerim AKSOY

ISPARTA, 2009

ŞEKİLLER DİZİNİ

Şekil 3.1. Farklı gelişim dönemlerindeki balıkların sindirim kanalından doku örneklemelerinin yapıldığı bölgeler	16
Şekil 4.1. Kuluçkadan sonra 45 günlük, 270 günlük ve erişkin dönemlerdeki balıklarda özofagusun enine kesiti	21
Şekil 4.2. Erişkin balıklarda özofagusdaki mukozal katlanmaların histolojik görünümü	21
Şekil 4.3. a. Erişkin balıklarda özofagus mukozasında lamina propria ve submukoza bağ dokusu tabakaları, b. Eozinofilik granüler hücreler	22
Şekil 4.4. Erişkin dönemdeki balıklarda özofagus mukozasında tunika muskularis	23
Şekil 4.5. a. Erişkin dönemdeki balıklarda kardiyanın histolojik görünümü, b. Fundusun histolojik görünümü, c. Pilonun histolojik görünümü	23
Şekil 4.6. Erişkin dönemdeki balıklarda mide mukozasındaki lamina propria ve submukoza bağ dokusu tabakalarının histolojik görünümü	24
Şekil 4.7. a. Mide bezlerini şekillendiren bez epitel hücreleri, b. Mukozal katlanmaların dip bölgelerinden lümeneye açılan mide bezleri	25
Şekil 4.8. Erişkin dönemdeki balıklarda mide mukozasında tunika muskularis	25
Şekil 4.9. Erişkinlerde arka bağırsak mukozasında dallanan büyük mukozal katlanmalar	26
Şekil 4.10. a. Ön bağırsak mukozasında lamina epitelyalis, b. Arka bağırsak mukozasında lamina epitelyalis	27
Şekil 4.11. a. Bağırsak mukozasında lamina propria ve submukoza bağ dokusu tabakaları, b. Eozinofilik granüler hücreler	28
Şekil 4.12. Bağırsak mukozasında tunika muskularis	29
Şekil 4.13. Erişkin <i>O. mykiss</i> 'in özofagus mukozasında farklı histokimyasal boyama yöntemleri ile reaksiyon veren Goblet hücreleri	31
Şekil 4.14. Erişkin <i>O. mykiss</i> 'in fundus mukozasına uygulanan farklı histokimyasal boyama yöntemleri ile reaksiyon veren epitel hücreleri ve mide bezleri	33
Şekil 4.15. Erişkin <i>O. mykiss</i> 'in bağırsak mukozasına uygulanan farklı histokimyasal boyama yöntemleri ile reaksiyon veren Goblet hücreleri	34

Şekil 4.16. Erişkin <i>O. mykiss</i> 'in bağırsak mukozasında glikokaliks	35
Şekil 4.17. Erişkin <i>O. mykiss</i> 'in kardiya, fundus ve pilorus mukozasında yerleşim gösteren serotonin IR hücreler	37
Şekil 4.18. Erişkin <i>O. mykiss</i> 'in ön bağırsak mukozasında lamina propria ve submukoza tabakaları içerisinde dağılım gösteren serotonin IR hücreler	37
Şekil 4.19. Erişkin <i>O. mykiss</i> 'in ön bağırsak lamina epitelyalisinde yerleşim gösteren glukagon IR hücreler	38
Şekil 4.20. Erişkin <i>O. mykiss</i> 'in arka bağırsak mukozasında yerleşim gösteren glukagon IR hücreler	38
Şekil 4.21. Özofagus mukozasında lamina propria ve submukoza tabakaları içerisinde dağılım gösteren gastrin ve CCK IR hücreler	39
Şekil 4.22. Erişkin <i>O. mykiss</i> 'in özofagus, mide ve ön bağırsak mukozasında lamina propria ve submukoza tabakaları içerisinde dağılım gösteren gastrin IR hücreler	40
Şekil 4.23. Erişkin <i>O. mykiss</i> 'in özofagus, mide ve ön bağırsak mukozasında lamina propria ve submukoza tabakaları içerisinde dağılım gösteren CCK IR hücreler	41

ÇİZELGELER DİZİNİ

Çizelge 3.1. Gökkuşığı alabalıklarının yetiştirilmesinde kullanılan suyun 1 yıllık kimyasal kompozisyonu	15
Çizelge 3.2. Kuluçka sonrası balık büyüklüğüne göre gökkuşığı alabalıklarının beslenmesinde kullanılan yemlerin partikül büyüklükleri ve besin madde içerikleri.....	15
Çizelge 3.3. Farklı gelişim dönemlerindeki <i>O. mykiss</i> 'lerin ortalama uzunluk ve ağırlıkları.....	16
Çizelge 3.4. Kesitlere uygulanan histokimyasal boyama yöntemleri ve belirledikleri mukosubstans maddeler.....	17
Çizelge 3.5. Kullanılan primer antiserumlar ve dilüsyon oranları	18
Çizelge 4.1. Farklı gelişim dönemlerinde ön ve arka bağırsaklarda mukozal katlanmaların uzunlukları	26
Çizelge 4.2. Farklı gelişim dönemlerinde ön ve arka bağırsaklarda Goblet hücresi sayısı.....	27
Çizelge 4.3. Gökkuşığı alabalıklarının sindirim kanalı mukozasında histokimyasal boyama yöntemleri ile reaksiyon veren bölgeler ve uygulanan boyama yöntemleri ile boyanma şiddetleri.....	35
Çizelge 4.4. Gökkuşığı alabalıklarında sindirim kanalının farklı bölgelerinde IR hücrelerin göreceli yoğunlukları	36

1.GİRİŞ

İnsanoğlunun yeryüzünde varlığını sürdürebilmesi, uygun besin, barınak ve diğer çevre koşullarının bulunmasına bağlıdır. Son yıllarda nüfus artışı ve endüstrinin gelişimi, sınırlı çevre olanakları üzerinde olumsuz baskılar yaparak çevrenin değişmesine, bitki ve hayvan komunitelerinin yok olmasına neden olmuştur. Bu durum, aynı zamanda insanlar için yaşamsal önem taşıyan hayvansal protein açığını ortaya çıkarmıştır. Dünyada hayvansal protein açığını dengelemenin ve protein ihtiyacının karşılanması en önemli kaynağını ise balıkların oluşturduğu ileri sürülmektedir (Geldiay ve Balık, 1999; Alpbaz, 2001; Ekingen, 2001). Bunun en önemli nedenlerinden biri olarak, balıkların kara hayvanlarına göre besin maddelerini daha çabuk ete çevirme yeteneklerinin olduğu bildirilmiştir (Sabaut, 2007). Lovell (1998), uyguladığı çalışmada tavukların aldıkları her 1gr yemin sadece 0,48 gr'sini ete çevirirken, balıkların aldıkları her 1 gr yemin 0,84 gr'sini ete dönüştürebildiğini kanıtlamıştır. Balıkların tercih edilmesinin diğer bir önemli sebebinin de, balıklarda tür çeşitliliğinin diğer omurgalı sınıflarına göre daha fazla olması gösterilmektedir. Omurgalılar arasında bir sınıflandırmaya gidilecek olursa, balık türlerinin diğer hayvan türlerinden çok daha fazla olduğu görülür. Yeryüzünde kuş türlerinin sayısı yaklaşık olarak 8600 ve memeli türlerinin sayısı 4500 civarında iken, balık türlerinin sayısı 20000'in üzerindedir (Langeland ve Kimmel, 1997; Ekingen, 2001).

Hayvansal protein potansiyelinin arttırılması ve protein ihtiyacının karşılanması amacıyla bütün dünya ülkelerinde olduğu gibi ülkemizde de, balık temini için deniz ve iç sulardan sistemli bir şekilde faydalanma çarelerine başvurulmuş, deniz ve iç sularda avcılık ve yetiştiricilik faaliyetleriyle balık ihtiyacının giderilmesine çalışılmıştır. Bugün dünyada ve ülkemizde balık temininin büyük çoğunluğunun halen denizsel alanlardan elde edilmesine karşın, 1970'li yılların başlarında aşırı avcılık ve ekolojik şartlarda gözlenen ani değişimler, denizlerde balık stoklarının tükenmesine ve denizlerden avcılıkla elde edilen balık miktarının azalmasına neden olmuştur. Ülkemizde ise bu azalmanın en büyük nedenini, ülkemiz balıkçılığında yıllık tüketimin yaklaşık %70'ini karşılayan Karadeniz hamsi stokunun aşırı derecede yıpratılması oluşturmuştur. Türkiye'de ve dünyada denizlerden avcılıkla

elde edilen balık miktarının azalmaya başlaması, denizlerde ve tatlı sularda yetiştiriciliğe dayalı balık üretiminin artırılması ve bu sektörde kaliteli ürün elde edilmesi gerekliliğini ortaya çıkarmıştır (Geldiay ve Balık, 1999; Alpbaz, 2001; Korkut vd., 2004; Avşar, 2005). Bugün dünya su ürünleri üretimi, yıllık yaklaşık 130 milyon tondur ve bu üretimin yaklaşık sadece %30'u yetiştiricilik faaliyetleriyle elde edilmektedir. Genel bir kanı olarak 25-30 yıl boyunca avcılıktan elde edilen balık miktarında önemli bir artışın olmayacağı ve yaklaşık olarak 100-110 milyon ton civarında sabit kalacağı bildirilmiş ve böylece insanların artan besin ihtiyacı ve oluşan protein açığının yetiştiricilikle kapatılması zorunluluğunun doğacağı ifade edilmiştir (Korkut vd., 2007).

Yetiştiriciliğin Türk balıkçılığındaki yeri, 1970'li yılların ortalarına dayanmaktadır. Bu yıllarda, yetiştiricilik faaliyetleriyle elde edilen balık miktarı yok denecek kadar azken, zamanla bu alanda yapılan başarılı çalışmalar sonucunda çok az da olsa bir üretim artış ivmesi yakalanmıştır. Yetiştiriciliğin 1986 yılında toplam balık üretimindeki payı %0,5 düzeyinde iken, 1990 yılında %1'e, 1994 yılında %2'ye, 1995 yılında %3'e ve bu yıldan itibaren hızlı bir artış göstererek 1998 yılında %10'a yükselmiştir (Avşar, 2005). Hatta 2000'li yıllarda yetiştiricilik faaliyetlerinin, toplam su ürünleri üretimindeki oranının %10-14 düzeyinde olduğu ifade edilmiş ve 2004 yılında bu oranın % 14,6'lara ulaştığı bildirilmiştir (Demir, 2008). Tarım ve Köyişleri Bakanlığı Tarımsal Üretim ve Geliştirme Genel Müdürlüğü verilerine göre ise 2005 yılında 544 773 ton olan toplam su ürünleri üretiminin %22'sinin (118 277 ton) yetiştiricilikten elde edildiği ve bu üretimin 48 033 tonunu alabalık, 27 634 tonunu çipura, 37 290 tonunu levrek, 571 tonunu aynalı sazan ve 2 000 tonunu da diğer deniz ürünlerinin oluşturduğu görülmektedir (Anonim, 2007).

Türkiye'de iç su balıkları yetiştiriciliği faaliyetleri, ilk yıllarda sazan ve alabalık yetiştiriciliği ile başlamış fakat yetiştiricilik faaliyetleri alabalık yönünde sürekli değişim göstermiştir (Emre ve Kürüm, 2007). Bunun önemli nedenleri arasında, alabalığın etinin pembe veya kırmızı renkte, yumuşak, kılçıksız ve sindiriminin kolay olması ifade edilmiştir (Demirsoy, 1998).

Alabalıklar, Salmonidae familyasının üyeleri olan ve genellikle su sıcaklığının 20-21 °C'yi geçmediği; soğuk, berrak, temiz ve bol oksijen içeren akarsu ve göllerde yaşayan balıklardır. Beslenme yönünden karnivor olan alabalıkların, doğal ortamlardaki besin kaynaklarını küçük balık larvaları, kurtçuklar, su üzerinde uçan sinekler, böcekler ve kabuklu hayvanlar oluşturmaktadır (Gerking, 1994). Yetiştiricilik bakımından alabalıklar iki büyük sınıfa ayrılmaktadır: Bunlardan birini hayatlarının tüm safhalarını nehir, göl gibi tatlı sularda geçiren türler oluştururken; diğerini hayatlarının bir kısmını tatlı suda geçirip, sonradan deniz suyuna göç eden türler oluşturmaktadır (Güner ve Özden, 1996). Alabalık türleri içinde yoğun ve yaygın yetiştiriciliği yapılan en önemli tür ise hayatlarının tüm safhalarını nehir ve göller gibi tatlı sularda geçiren türlerden biri olan gökkuşağı alabalığıdır. Gökkuşağı alabalığını ilk yetiştirme çalışmaları, California'da McCloud adlı küçük bir nehirde başlamış ve daha sonra 1880 yılında Avrupa'ya gelmiştir. Ülkemizde yetiştiriciliği ise 1970'li yıllara dayanmaktadır. Gökkuşağı alabalığının yetiştiricilikte bu denli tercih edilmesinin başlıca nedenleri;

- diğer balık türlerine oranla çevre koşullarına çok iyi uyum sağlaması,
- evcil olup, özellikle elden beslemeye çok elverişli olması,
- diğer alabalık türlerinin uyum sağlayamadığı 20-25°C gibi yüksek su sıcaklıklarına uyum sağlayabilmesi,
- 7-8 mg/L oksijen ihtiva eden sularda yaşamını sürdürme kabiliyeti,
- gelişim hızının ve yemden yararlanma kabiliyetinin son derece yüksek olması,
- diğer alabalık türlerine oranla hastalığa daha dayanıklı olması sayılabilir (Tekelioğlu, 2000).

Alabalık üretimi, bugün ülkemizde yetiştiriciliğe uygun suların da bulunması dolayısıyla tesis sayısı ve üretim miktarı bakımından ilk sırada yer almaktadır. Türkiye'de kültürü yapılan iç su balıkları arasında alabalık üretimi bugün 1 235'i aşan tesis sayısına ulaşmıştır. Bugün bazı illerimizde alabalık üretim tesisi sayısı, 60-70 adedi bulmaktadır (Emre ve Kürüm, 2007). McLarney (1998), alabalığın dünya ticaretindeki yıllık değerini 127 milyon pound (577 000 ton) olduğunu bildirmiştir.

Yetiştiricilik alanında dünyada ve ülkemizde meydana gelen bu hızlı gelişmeye paralel olarak, kültüre alınacak balık türünün kısa süre içerisinde pazar ağırlığına getirilmesi büyük önem kazanmıştır. Bu da balığın beslenme ve dolayısıyla optimum gelişimi için gerekli besin maddelerinin uygun şekilde bir araya getirilmesi ile mümkündür (Hoşsu vd., 2003). Bununla birlikte yetiştiriciliği yapılan balık türlerinin büyük çoğunluğunu, alabalık gibi karnivor balıklar oluşturduğundan, bu balık türlerinin beslenmelerinde %60-80 oranında balık unu/yağı gibi pahalı hayvansal protein/yağ kaynakları yem ham maddesi olarak kullanılmakta (Demir, 2008) ve sonuç olarak yetiştiricilik üretim maliyeti de yükselmektedir. Bugün beslenme maliyeti, yetiştiricilik üretim maliyetinin yaklaşık % 40-60'ını oluşturmaktadır ve balık yetiştiriciliğinin en yüksek gidere sebep olan kısmını meydana getirir (Atay, 1995; Hardy ve Tacon, 2002). Bundan dolayı beslenme maliyetindeki herhangi bir azalmanın, su ürünleri endüstrisinin daha da gelişmesine neden olacağı açıktır.

Bu nedenle dünyada ve ülkemizde balığın optimum beslenme gereksinimini ve aynı zamanda beslenme maliyetinin azaltılmasını sağlamak amacıyla, yemlerde yeni hayvansal veya bitkisel besin kaynaklarının kullanım olanakları ve balığın büyüme performansı üzerine çok sayıda çalışma yapılmaktadır. Uygulanan bu araştırmalarda soya fasulyesi, lupin, kanola veya kolza tohumu gibi bitkilerden elde edilen bitkisel ham maddelerin (Higgs vd., 1995; Petterson, 2000; Glencross vd., 2003a; 2003b; 2003c; Alvarez vd., 2007), hayvan işleme fabrikalarından elde edilen kemik unu, et veya kan gibi hayvansal atıkların (Bureau vd., 1999; 2000), kümes hayvanlarının et ürünlerinin (Nengas vd., 1999), balık ve balık işleme artıklarının (Güllü ve Güzel, 2003; Türker ve Büyükhatipoğlu, 2006) ve diğer sucul canlılarının (Aral vd., 1999) yemlerde kullanım özellikleri araştırılmış, sonuç olarak balıkların besinsel ihtiyacını karşılayacak ve aynı zamanda yem maliyetinin azalmasına katkı sağlayacak yem formülasyonları belirlenmiştir. Ancak hazırlanan bu yeni yem formülasyonlarının, aynı zamanda balıkların sindirim kanalı morfolojisi üzerine de etkilerinin olduğu görülmüştür. Baeverfjord ve Krogh (1996), Atlantik salmon (*Salmo salar*) balıklarıyla yaptıkları çalışmada soya unu içeren yemlerle beslenen balıkların bağırsak mukozasında mukozal katlanmaların kısaldığını, prizmatik epitel hücrelerinin sitoplazmalarında vakuolizasyon oranının azaldığını, bağ doku

miktarının artması ile mukozal katlanmaların boyutlarının genişlediğini ve buna ek olarak lamina propriada inflammatuar hücre miktarının arttığını da bildirmişlerdir. Bununla birlikte van den Ingh vd. (1991), aynı balık türü üzerine yaptıkları çalışmada soya proteini ağırlıklı beslenen balıkların ön ve arka bağırsak epitellerinde Goblet hücrelerinin miktarının, kontrol grubu balıklara oranla çok daha fazla olduğunu ifade etmişlerdir. Sanden vd. (2005) ise soya veya mısır unu ağırlıklı olmak üzere iki farklı yemle besledikleri Atlantik salmonlarında soya ağırlıklı beslenen balıkların bağırsaklarındaki hücre yenilenme oranının, mısır ile beslenen balıklara oranla daha yüksek olduğunu tespit etmişlerdir. Benzer sonuçlar, farklı oranlarda protein ve lipid içeren yemler ile lupin, mısır, keten tohumu veya kolza tohumu gibi farklı bitkisel ham maddeler içeren yemlerin balıkların beslenme aktiviteleri üzerine etkinliklerinin araştırıldığı çalışmalarda da elde edilmiştir (Fontagne vd., 1998; Bakke-McKellep vd., 2000; Farhangi ve Carter, 2001; Caballero vd., 2003; Ostaszewska vd., 2005; Refstie vd., 2006). Sindirim kanalının mukozasındaki bu farklılıkların, membran bağımlı ve sitosolik sindirim enzimlerini, taşıyıcı protein besin taşıma transportunu ve sindirilmiş besin maddelerinin bağırsak epitel hücreleri tarafından emilmesi gibi bazı sindirim fonksiyonlarını etkileyerek, sindirim kanalının etkinliğini azalttığı ifade edilmiştir (Bakke-McKellep, 1999; Bakke-McKellep vd., 2000; Krogdahl vd., 2003; De Almeida vd., 2006; Hakim vd., 2006).

Balıkların sindirim kanalı morfolojisinin, fizyolojisinin ve sindirim kanalı fonksiyonlarını düzenleyen faktörlerin bilinmesinin su ürünleri yetiştiriciliğinde önemli olması nedeniyle bu çalışmada, ülkemizde yetiştiriciliği yaygın olarak yapılan türler arasında birinci sırada yer alan gökkuşuğu alabalığının kuluçka sonrası dönemden erişkin döneme kadar olan süre boyunca sindirim kanalının histolojik gelişimi ve histokimyasal özellikleri ile sindirim kanalında mide asidinin salgılanması, besinlerin sindirilmesi ve sindirilmiş besinlerin emilimi gibi fonksiyonların düzenlenmesinde görev alan bazı endokrin hücrelerin dağılımlarının belirlenmesi amaçlandı. Böylece, kuluçka sonrası dönemden erişkin döneme kadarki sürede sindirim kanalı fonksiyonlarının anlaşılmasına yönelik temel bilgi birikimine katkı sağlayacak verilerin elde edilmesi öngörüldü.

2. KAYNAK ÖZETLERİ

Sindirim kanalı, diğer omurgalılarda olduğu gibi balıklarda da besinlerin alınması, sindirilmesi ve sindirilmiş besin maddelerinin emilimi gibi görevleri yerine getirecek şekilde özelleşmiş bir kanaldır (Kuru, 1999; Ekingen, 2001). Ancak sindirim kanalının, beslenme alışkanlığına bağlı olarak balıklarda bazı anatomik, morfolojik veya fizyolojik adaptasyon farklılıkları gösterdiği tespit edilmiştir. Bu çalışmalarda bağırsakların herbivor balıklarda, karnivor veya omnivor balık türlerine göre daha uzun olduğu (Gerking, 1994; Goddard, 1996; Shepherd ve Bromage, 2001), karnivor balıklarda ise bağırsak duvarının, herbivor balıklara göre daha kalın olduğu tespit edilmiştir (Dawes, 1929). Buna ek olarak genellikle detritivor ve herbivor beslenme davranışı gösteren balıkların sindirim kanalında gerçek bir mide bulunmazken, karnivor beslenen balıklarda sindirim kanalının hidroklorik asit ve pepsinojen salgılayan bir mideye sahip olduğu gözlenmiştir (Chakrabarti vd., 1995; Ringo vd., 2003).

Sindirim kanalının, alabalık gibi karnivor türlerde; ağız, farinks, özofagus, mide, bağırsaklar ve anüsden oluştuğu ifade edilmiştir (Stevens, 1988; Olsen ve Ringo, 1997). Ağızın konumu, balığın beslenme alışkanlığına bağlı olarak değişiklik gösterir. Suyun yüzeyinden beslenen balıklarda ağız genellikle dorsalde bulunurken, dipten beslenen balıklarda başın alt kısmında, alabalık gibi karnivor türlerde ise başın ön kısmında yer alır (Geldiay ve Balık, 1999; Ekingen, 2001). Ağız boşluğunun bazalinde basit yapılı, hareketsiz, bağ dokusundan yapılmış bir kabartı halinde dilin bulunduğu bildirilmiştir (Demirsoy, 1998). Dil, balıklarda çok etkili bir fonksiyona sahip olmamasına karşın, tat duyusunun algılanmasında önemli rol oynar (De Silva ve Anderson, 1998). Ağız ile alınan besin maddelerinin, mukus hücrelerinden zengin olan epitelin salgısıyla yoğunlaştırılarak kolayca yutulabilir hale getirildiği ve daha sonra farinkse gönderildiği ifade edilmiştir (Bilgüven, 2002; Hoşsu vd., 2003).

Farinks, sindirim kanalının ağız ile özofagus arasında uzanan kısa ve geniş bir bölgesini oluşturur. Ağıza alınan suyun mideye gitmesini önlemek için devamlı kapalı durumdadır. Sadece besin maddelerinin, ağızdan özofagusa geçişleri sırasında

açılır (Timur, 2008). Özofagusun uzunluğunun, balık türleri arasında değişiklik gösterdiği, fakat alabalıklarda olduğu gibi genellikle kısa bir boru şeklinde olduğu bildirilmiştir (Barnabe, 1994; Geldiay ve Balık, 1999; Guillaume vd., 2001). Özofagus duvarında bulunan dairesel ve boyuna uzanan kas demetlerinin, özofagusa büyük bir esneme kabiliyeti verdiği ifade edilmiştir (Kilarski ve Bigaj, 1971; Morrison ve Wright, 1999; Hoşsu vd., 2003). Özofagusun genellikle besin maddelerinin mideye aktarılmasında görev aldığı bildirilmesine karşın, balıklarda ozmoregulasyon olaylarında ve mukozasında bulunan yoğun tat tomurcukları aracılığı ile besin maddelerinin seçilmesinde ve tat duyusunun algılanmasında da görevi olduğu ifade edilmiştir (Martin ve Blaber, 1984; De Silva ve Anderson, 1998).

Balıklarda midenin, şekil ve büyüklük bakımından beslenme davranışına bağlı olarak değişiklik gösterdiği bildirilmiştir. Ancak çoğu balık türünde tespit edildiği gibi genellikle “U” şeklinde ya da alabalıklarda olduğu gibi “J” şeklindedir (Geldiay ve Balık, 1999; Ekingen, 2001; Guillaume vd., 2001). Kahverengi alabalıklar üzerine yapılan bir çalışma, midenin önemli ölçüde genişleme yeteneğine sahip bir organ olduğunu göstermiştir (De Silva ve Anderson, 1998). Çalışmada (De Silva ve Anderson, 1998) midenin, uzunlamasına olarak yaklaşık %30-35, enine ise yaklaşık %75 oranında genişleyebildiği tespit edilmiştir. Mide, balıklarda besin maddelerinin sindirime uğradığı ilk bölgedir. Ağız ile alınan besin maddelerinin, özofagustan geçerek mideye ulaşması ile mide duvarında meydana gelen gerilmenin, mide mukozasından hidroklorik asit ve pepsinojenin salgılanmasını stimule ettiği ve salgılanan hidroklorik asit ve pepsinin aktivitesiyle proteinlerin sindirilmeye başladığı bildirilmiştir (Wedemeyer, 1996; Lovell, 1998; Shepherd ve Bromage, 2001). Bununla birlikte bazı balıklarda midenin, geçici bir depolama organı olarak da görev yaptığı ileri sürülmüştür (Goddard, 1996).

Kimyasal sindirimin ve besin emiliminin büyük kısmı bağırsaklarda gerçekleşmektedir (Shepherd ve Bromage, 2001; Bilgüven, 2002). Bağırsakların; bazı araştırmacılar tarafından ön ve arka bağırsaklar olmak üzere iki bölgeden meydana geldiği (Bucke, 1971; Anderson, 1986; Lee vd., 2004; Sanden vd., 2005), diğer bazı araştırmacılar tarafından ise ön, orta ve son bağırsaklar olmak üzere üç bölgeden

meydana geldiği bildirilmiştir (Albrecht vd., 2001; Pedini vd., 2001; Jeong vd., 2005; Rodriguez vd., 2005). Bu durumun, dış bakıda bağırsaklar arasında önemli anatomik farklılıkların gözlenememesinden kaynaklandığı ifade edilmiştir (Guillaume vd., 2001). Demirsoy (1998), balıklarda ön bağırsakların arka bağırsaklara oranla daha geniş çaplı olduğunu ifade etmiştir. Mideden kısmi olarak sindirilerek gelen besin maddelerinin, bağırsaklarda karaciğer ve pankreastan bağırsak lümenine salgılanan safra tuzları ve enzimlerin etkisiyle monomerlerine parçalanarak emildiği bildirilmiştir. Balıkların sindirim kanalında rektumun varlığı ise balık türleri arasında değişmektedir. Alabalık gibi kemikli balıklarda rektum doğrudan doğruya dışa açılarak anüsü meydana getirmektedir (Geldiay ve Balık, 1999; Hoşsu vd., 2003).

Sindirim kanalının, diğer omurgalılarda olduğu gibi balıklarda da endodermden meydana geldiği (Warga ve Nusslein-Volhard, 1999; Warga ve Stainier, 2002; Sancho vd., 2003; Ng vd., 2005) ve kuluçkadan hemen sonra histolojik olarak farklılaşmamış düz bir tüp şeklindeyken, ağız ve anüsün açılması ve balığın kısmi olarak dışardan beslenmeye geçmesi ile birlikte hızla gelişerek bölgesel ve histolojik olarak farklılaştığı tespit edilmiştir (Kolkovski, 2001; Santamaria vd., 2004). Gerek larval ve gerekse erişkin balıklar üzerine yapılan çalışmalarda sindirim kanalının, histolojik olarak tunika mukoza, tunika muskularis ve tunika seroza olmak üzere 3 katmandan meydana geldiği ve farklı görevleri yerine getiren çeşitli spesifik hücrelerden oluştuğu bildirilmiştir (Clarke ve Witcomb, 1980; Anderson, 1986; Williams ve Nickol, 1989; Domeneghini vd., 2002).

Buna ek olarak sindirim kanalının histolojisini belirlemeye yönelik bazı çalışmalarda sindirim kanalı boyunca mukozayı örten, vizköz bir mukus katmanının varlığından da bahsedilmiştir (Domeneghini vd., 1998; Ortiz-Delgado vd., 2003; Jeong vd., 2005; Desantis vd., 2007). Bu katmanın, sindirim kanalı mukozasında bulunduğu yere bağlı olarak besin maddelerinin yutulması ve kanal boyunca hareketinin sağlanmasında kayganlaştırıcı bir yüzey oluşturduğu, mide mukozası tarafından salgılanan hidroklorik asit ve sindirim enzimlerinin zararlı etkilerinden mukozayı koruduğu, alınan besin maddelerinin enzimatik olarak parçalanmasında kofaktör olarak görev yaptığı ve sindirilmiş besin maddeleri ve suyun emiliminde yarı geçirgen bir tabaka

meydana getirdiđi ifade edilmiřtir (Gevers, 1987; Smith, 1989; Loretz, 1995; Scocco vd., 1998; Radaelli vd., 2000).

Biyokimyasal arařtırmalar (Voynow, 2002; Thornton ve Sheehan, 2004; Rose ve Voynow, 2006), sindirim kanalı mukozasını örten mukusun %95'inin sudan ve arta kalan kısmının ise mukosubstanslar, tuzlar, fosfolipidler, yađ asitleri, kolesterol, lizozim, immunoglobulinler ve büyüme faktörlerinden meydana geldiđini göstermiřtir. Mukus içerisinde bulunan mukosubstans, molekül ağırlıkları 0,5-20 MDa arasında deđiřen büyük ekstraselüler glikoproteinlerden oluřmaktadır. Yapısal olarak %80'ini oligosakkarit zincirlerinin, %20'sini ise protein merkezin meydana getirdiđi bildirilmiřtir. Protein merkezin, serin, threonin ve prolin aminoasitlerince zengin çeřitli sayılarda tekrar dizilerinden meydana geldiđi, 5-15 monomeren meydana gelen oligosakkarit zincirlerinin ise orta dereceli dallanmalar yaparak O-glikozitik bađlarla protein merkeze bađlandıkları tespit edilmiřtir (Gum, 1992; Rose, 1992; Lis ve Sharon, 1993; Seregni vd., 1997; Hang ve Bertozzi, 2005; Bansil ve Turner, 2006). Bazı arařtırıcılar (Corfield vd., 2000; Brooks vd., 2002), mukosubstansı sekretuar mukosubstans ve membrana bađlı mukosubstans olmak üzere iki alt gruba ayırmıřlardır. Sekretuar mukosubstansın, birbirlerine disülfid bađlarıyla bađlanarak büyük oligomerler řekillendirdiđi ve sindirim, solunum veya üreme sistemi gibi epitelyal yüzeylerde hidrofilik, katı viskoz bir jel meydana getirdiđi ifade edilmiř, membrana bađlı mukosubstansın ise C-terminallerinde hücre membranının hemen altındaki uzun filamentli yapılara bađlanan hidrofobik membran bađlanma bölgelerine sahip olmaları ve apikal hücre yüzeyine bađlanarak hücre yüzeyinden yaklařık olarak 200-500 nm kadar yukarı uzandıkları ve böylece glikokaliksi řekillendirdikleri bildirilmiřtir (Corfield vd., 2000; Brooks vd., 2002).

Mukosubstansın karakterini oligosakkarit zincirlerinin belirlediđi; oligosakkarit zincirlerin yapılarındaki sialik asit ve sülfat esterli kaynakların varlıđına bađlı olarak mukosubstansın, asidik ya da nötral özellik kazandıđı ifade edilmiřtir (Carlstedt ve Sheehan, 1984; Jeffery ve Li, 1997; Nieuw Amerongen vd., 1998; Rose ve Voynow, 2006). Aynı zamanda farklı karakterli mukosubstansların, sindirim kanalı mukozasında farklı görevleri yerine getirdiđi ifade edilmiřtir. Nötral

mukosubstansın, midede pH seviyesinin düzenlenmesi (Scocco vd., 1996) ve asit fosfataz ile kombine olarak besin maddelerinin emiliminde görev aldığı (Clarke ve Witcomb, 1980; Grau vd., 1992), asidik mukosubstansın ise mukusun vizkozitesini arttırarak mukozanın mekanik hasarlara ve patojenik mikroorganizmalara karşı mukozayı koruduğu ve mukozaya kayganlık verdiği bildirilmiştir (Suprasert vd., 1987; Tibbetts, 1997).

Histokimyasal çalışmalar (Specian ve Oliver, 1991; Arellano vd., 1999, 2001a, 2001b; Sarasquete vd., 2001; Jeong vd., 2005), balıkların sindirim kanalı mukozasında mukosubstansın, Goblet hücreleri, epitelyal hücreler ve mide bezleri tarafından salgılandığını göstermiştir. Ayrıca sindirim kanalının farklı bölgelerinde farklı karakterlerde mukosubstansın salgılandığı ve balığın türüne ve beslenme alışkanlığına bağlı olarak mukosubstansın sindirim kanalı mukozasındaki dağılımlarının değişiklik gösterdiği tespit edilmiştir. Balıkların farklı dokuları üzerine uygulanan çalışmalar, mukosubstans maddelerin aynı zamanda balıkların solungaç (Diaz vd., 2005; Vigliano vd., 2006; Çınar vd., 2008) ve deri (Zuchelkowski vd., 1985; Zacccone vd., 2001; Arellano vd., 2004) gibi organlarından da salgılandığı göstermiştir.

Sindirim kanalının, diğer omurgalı canlılarda olduğu gibi balıklarda da besin maddelerinin alınması (beslenme), alınan besin maddelerinin hem fiziksel hem de kimyasal olarak parçalanması (sindirim), sindirilmiş besin maddelerinin absorbe edilmesi (emilim) ve artık maddelerin vücuttan atılması gibi görevleri yerine getirmektedir (Fange ve Grove, 1979; Wedemeyer, 1996; Kay, 1998). Sindirim kanalının bu faaliyetlerinin, otonom sinir sistemi, endokrin bezler ve sindirim kanalı epitelinde yerleşim gösteren endokrin hücrelerin kontrolü altında olduğu bildirilmiştir (Olsson vd., 1999; Ronnestad, 2002; Ronnestad vd., 2007; Nelson ve Sheridan, 2006; Ruddell vd., 2008). Balıklarda sindirim kanalı mukozası üzerine yapılan immunohistokimyasal araştırmalar, sindirim kanalı mukozasında farklı fonksiyon ve lokalizasyonlara sahip çok çeşitli endokrin hücrelerin var olduğunu göstermiştir (Rombout ve Reinecke, 1984; Abad vd., 1987; Beorlegui vd., 1992b; Visus vd., 1996; ShuGen vd., 2005).

Omurgalı canlıların sindirim kanalı mukozasında epitel hücrelerin aralarında soliter olarak yerleşim gösteren bu endokrin hücrelerin, sindirim kanalını mukozasını meydana getiren hücrelerin yaklaşık sadece %1'ini oluşturmalarına karşın, eğer bir araya gelecek olurlarsa hemen hemen pankreasa eşit ya da daha büyük bir endokrin organ şekillendirecekleri ifade edilmiştir (Solcia vd., 2000). Bu kadar yoğun endokrin hücre popülasyonuna sahip olmasından dolayı sindirim kanalı, omurgalı canlılarda organizmanın en büyük endokrin organı olarak kabul edilmektedir (Rawdon ve Andrew, 1999; Chaudhri vd., 2008). Balıkların farklı organları üzerine yapılan immunohistokimyasal çalışmalar, endokrin hücrelerin sindirim kanalına ek olarak balıkların solungaçlar, ürogenital sistem ve sinir sisteminde de lokalize oldukları göstermiştir (Crawley ve Corwin, 1994; Himick ve Peter, 1994; Becerra vd., 1995; Peyon vd., 1998; Volkoff vd., 2005). Endokrin hücreler, organizmada böyle geniş bir dağılıma sahip olduklarından yaygın neuro-endokrin sistemin (Diffuse Neuro-Endocrine System, DNES) bir parçası olarak da kabul edilmektedirler (Montuenga vd., 2003).

Pearse ve Polak (1971), endokrin hücrelerin embriyonik kökenleri ile ilgili olarak bu hücrelerin, krista nöralisten köken aldığını ileri sürmüşlerdir. Araştırmacılar (Pearse ve Polak, 1971), embriyonik gelişim sırasında krista nöralis hücrelerinin embriyonun ventral bölgesine göç ederek farinks, özofagus, mide, duodenum ve pankreas gibi organlarda lokalize olduklarını ve gelişimin ileriki aşamalarında bu organlarda endokrin hücreleri meydana getirdiklerini ifade etmişlerdir. Ancak Andrew (1982), kuşların sindirim kanalı üzerine yaptığı bir çalışmada krista nöralis hücreleri çıkarılmış civciv endodermi ile bıldırcın mezodermini birlikte kültüre ettiğinde civciv endoderminde endokrin hücrelerin şekillendiğini ve sindirim kanalı endokrin hücrelerinin endodermal kökenli olduğunu bildirmiştir.

Endokrin hücreler, sindirim kanalı faaliyetlerini sitoplazmalarında salgı granülleri içersinde bulunan hormonlar aracılığı ile düzenlerler. Uygun bir uyarım geldiğinde hücre membranı ile salgı granülünün zarı arasında gerçekleşen füzyon ile hücre dışına salgılanan hormonların, hedef hücreler üzerinde etkilerini o hücrenin membranı üzerinde bulunan yüksek affiniteli reseptörlere bağlanarak gösterdikleri

ifade edilmiştir (Rothman ve Orci, 1992; Telatar ve Şimşek, 1993; Montuenga vd., 2003). Hücre dışı ortama salınan hormonlar ise hedef hücreleri farklı şekillerde etkilerler. Hormonlardan bazılarının, hücreler arası sıvıya ve oradan da kan dolaşımına geçerek hedef hücre üzerinde etkili olduğu (endokrin etki), diğer bazı hormonların kan dolaşımına katılmaksızın etkilerini direkt olarak komşu epitel, endokrin veya bez hücreler üzerinde (parakrin etki) gösterdikleri bildirilmiştir. Hatta bazı hormonların, salgılandıkları endokrin hücrelerin membranları üzerindeki reseptörlere bağlanarak, salgılandıkları hücreyi (otokrin etki) etkiledikleri de bilinmektedir (Solcia vd., 2000).

Bu çalışmada da araştırılan hormonlardan biri olan serotoninin, enterokromaffin (enterochromaffin, EC) hücreler tarafından üretildiği ve bu hücreler tarafından salgılandığında direkt olarak düz kas hücreleri üzerindeki etkilerini göstererek sindirim kanalının kan basıncını ve gastrointestinal motiliteyi düzenlediği ifade edilmiştir (Sundin vd., 1998; Rawdon ve Andrew, 1999; Olsson ve Holmgren, 2001). Buna ek olarak, balıkların tuzlu suya adaptasyonlarında önemli rol oynayan kortisol seviyesinin düzenlenmesinde de görev aldıkları bildirilmektedir (Wendelaar Bonga, 1993).

Araştırılan hormonlarda gastrin ve kolesistokinin'in (cholecystokinin, CCK) ise yapısal olarak benzer hormonlar oldukları ve her iki hormonun yapısında da aynı C-terminal tetrapeptid diziliminin bulunduğu ifade edilmiştir (Konturek vd., 2003). Gastrin hormonunun, sindirim kanalı lümeni içinde yarı sindirilmiş besin maddelerinin varlığına cevap olarak G hücreleri tarafından salgılandığı ve mide bezlerinden hidroklorik asit ve pepsinin salgılanmasını stimule ettiği tespit edilmiştir (Olsson ve Holmgren, 2001). CCK'nın ise sindirim kanalı mukozasındaki I hücreleri tarafından kan dolaşımına verildiğinde safra kesesinden safra tuzlarının, pankreastan ise sindirim enzimlerinin salgılanmasını stimule ettiği ve besin maddelerinin mideden bağırsaklara geçişini düzenlediği bildirilmiştir (Liddle, 1997; Ronnestad, 2002; Schneeman, 2004). CCK'nın aynı zamanda balıkların beyin hücreleri tarafından da salgılandığı ve beyinde iştahın düzenlenmesinde önemli role sahip olduğu ileri sürülmektedir (Olsson vd., 1999; Ronnestad, 2002; Woods, 2004).

Balık türüne bağılı olarak 14-37 aminoasitten meydana gelen somatostatinlerin, sitokinlere, büyüme faktörlerine, steroid hormonlara, neurotransmitterlere ve sindirim kanalı lümenindeki besin maddelerine cevap olarak sindirim kanalı mukozasında D hücreleri tarafından salgılandıklarında, balıkların beslenme davranışı ve sindirim kanalı faaliyetleri üzerinde direkt ve indirekt etkilerinin olduğu tespit edilmiştir. Somatostatinlerin, balıklara doygunluk hissi vererek iştahı düzenlediği ve depolanmış karbonhidratların ve yağların mobilizasyonu stimule ettiği (Sheridan ve Kittilson, 2004; Volkoff vd., 2005), sindirim kanalı mukozasından salgılanan sekretin, grelin, CCK, vazoaaktif intestinal polipeptid, gastrik inhibitör peptid, motilin, enteroglukagon, neurotensin, gastrin gibi diğer sindirim kanalı hormonlarının (Barnett, 2003; Broglio vd., 2003) ve pankreas'tan pankreatik polipeptid ve glukagon'un salınımını inhibe ettiği (Patel, 1999) bildirilmiştir. Buna ek olarak ekzokrin pankreastan sindirim enzimlerinin, bikarbonatın salınımını (Patel, 1999, Sheridan vd., 2000, 2001), safra kesesinin kontraksiyonu ve gastrik boşalmanın düzenlenmesinde (Olias vd., 2004) önemli etkilerinin olduğu bildirilmiştir.

Bu çalışmada incelenen bir diğer hormon olan glukagonun ise 29 aminoasitten oluştuğu ve genellikle pankreatik bir hormon olarak düşünülmesine karşın (Plisetskaya, 1995), sindirim kanalı mukozasında yerleşim gösteren endokrin hücreler tarafından da salgılandığı tespit edilmiştir (Holst ve Orskov, 1994). Sindirim kanalında glukagonun genellikle depolanmış yağların mobilizasyonunu (Sheridan, 1994) ve yağ hücrelerinde lipolizisi stimule ederek (Albalat vd., 2005a,b) hücresel glikoz üretimini teşvik ettiği ve plazma glukoz seviyesini arttırdığı bildirilmiş (del Sol Novoa vd., 2004), buna ek olarak diğer sindirim kanalı hormonlarıyla da ilişki halinde olduğu tespit edilmiştir (Eilerston vd., 1995).

3. MATERYAL ve YÖNTEM

Bu tez çalışmasına ait materyaller Tarım ve Köy İşleri Bakanlığı, Akdeniz Su Ürünleri Araştırma Üretim ve Eğitim Enstitüsü Müdürlüğü'ne ait Kepez biriminden temin edildi. Kepez biriminde balık yetiştiriciliği için kullanılan su kaynağı, tesise 17 km uzaklıktaki Kırkgöz kaynaklarından gelmektedir. Materyal olarak kullanılan gökkuşağı alabalıklarının (*Oncorhynchus mykiss*) yetiştirilmesinde kullanılan suyun aylık kimyasal kompozisyonu Çizelge 3.1'de verildi.

3.1. Balıkların elde edilmesi, beslenmesi ve yetiştirilme koşulları

Çalışmada dış ortamda suni olarak döllenirilmiş yumurtalardan elde edilen balıklar kullanıldı. Larvalar, döllenmiş yumurtaların 24 gün süreyle kuluçka dolabında 14,5 °C su sıcaklığında inkübe edilmesiyle elde edildi. Kuluçka dolabında 3 gün daha bekletilen larvalar, su derinliği 10 cm olan betonarme kuluçka yalaklarına (yalak boyutu: 3 x 0,5 x 0,25 m; balık yoğunluğu: 25.000-30.000 larva/m³) alındı. Kuluçka yalakları içinde besin keselerinin yaklaşık 2/3'ini tüketen larvalar, canlı ağırlığın %10'u oranında başlangıç yemi ile günde 8 kere dışarıdan yemlenmeye başlandı. Larval aşamadan erişkin döneme kadar balıkların beslenmesinde kullanılan yemlerin partikül büyüklükleri ve besin madde içerikleri, balıkların ağırlıklarına bağlı olarak Çizelge 3.2'de gösterildi. Kuluçka yalaklarında gelişimini tamamlayan balıklar, daha sonra balık yoğunluğunun 5.000-10.000 balık/m³ olduğu betonarme yavru büyütme havuzlarına (havuz boyutu: 4x 1,2 x 1 m) taşındı. Yavru yetiştirme havuzlarında 6-8 cm boy uzunluğuna erişinceye kadar günde iki kez yemlenen balıklar, daha sonra balık yoğunluğu 25 kg/m³'ü geçmeyecek şekilde büyütme havuzlarına (15 x 3 x 1,6 m) alındı ve günde iki kez yemlenerek erişkin hale gelene kadar büyütme havuzlarında stoklandı.

Çizelge 3.1. Gökkuşığı alabalıklarının yetiştirilmesinde kullanılan suyun 1 yıllık kimyasal analizi

Aylar	Ocak	Şubat	Mart	Nisan	May	Haz.	Tem.	Ağus.	Eylül	Ekim	Kas.	Aral
pH	7,92	8,04	7,82	7,92	7,6	7,6	7,7	7,6	7,6	7,7	7,7	7,8
Sıcaklık	13,5	12,5	13,5	15,7	17,2	18,0	19,4	19,0	17,8	16,1	14,6	14,0
Sertlik	41,0	42,5	39,5	42,5	38,0	40	39	40	41	39	38	39
İletkenlik	510	602	700	695	585	610	618	624	648	610	590	575
Bulanıklık	4,2	2,2	5,0	3,2	3,5	3,5	4,3	3,6	3,3	2,9	4,3	3,7
Tuzluluk	0,2	0,3	0,3	0,25	0,2	0,15	0,2	0,2	0,2	0,1	0,1	0,1
Ort.Çöz.O ₂	8,4	8,1	8,5	8,3	8,6	8,5	8,6	9,0	8,0	8,3	8,4	8,9
Kalsiyum	122,0	104,0	126,0	124,0	102,0	106	104	114	116	104	100	104
Bikarbonat	701,5	652,7	518,5	634,4	503,2	512	516	684	690	516	528	516
Klorür	20,5	19,9	20,5	19,1	17,7	18,7	19,3	19,9	20,1	21,5	20,4	19,8
Nitrat	0,17	0,18	0,12	0,19	0,26	0,30	0,29	0,32	0,33	0,29	0,35	0,28

Çizelge 3.2. Kuluçka sonrası balık büyüklüğüne göre gökkuşığı alabalıklarının beslenmesinde kullanılan yemlerin partikül büyüklükleri ve besin madde içerikleri

Yem partikül büyüklüğü	Balık büyüklüğü (gram)	Yem besin madde içeriği
Başlangıç granül (300-500)	<0.23	Protein: % 45-50 Yağ : % 16-18
1 numara granül (500-800)	0.23-0.5	
2 numara granül (800-1200)	0.5-1.5	
3 numara granül veya 1 mm	1.5-3.5	
4 numara granül veya 2 mm	3.5-9	
3 mm pelet	9-38	Protein: % 42-48 Yağ: 20-24
4 mm pelet	39-90	
5 mm pelet	90-450	

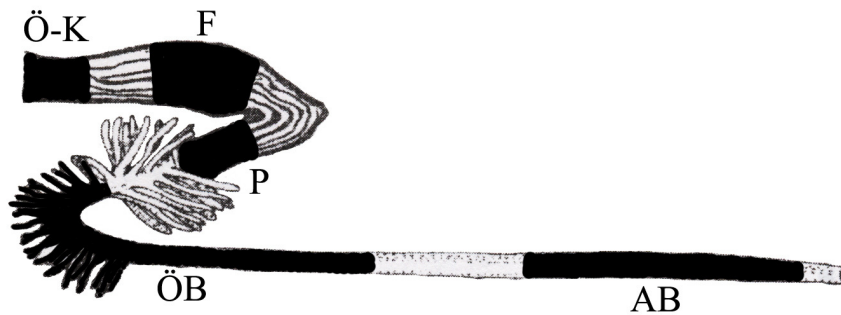
3.2. Histolojik yöntem

Bu çalışmada 45, 60, 75 günlük onar adet; 120 günlük 7 adet; 270 günlük ve erişkin döneme ait 5 adet olmak üzere toplam 47 adet gökkuşığı alabalığına ait sindirim kanalı doku örnekleri materyal olarak kullanıldı. Çalışmada kullanılan balıklardan dokuların alındığı dönemlerdeki ağırlık ve uzunlukları Çizelge 3.3.'de verildi.

Çizelge 3.3. Farklı gelişim dönemlerindeki *O. mykiss*'lerin ortalama uzunluk ve ağırlıkları

Dönemler	45. gün	60. gün	75. gün	120. gün	270. gün	Erişkin dönem
Ort. Ağırlık (gr)	1,01	2,3	4,6	10,7	192,5	297
Ort. Boy (cm)	4,9	6,4	7,3	11,6	25,3	29,9

Farklı gelişim dönemlerindeki gökkuşağı alabalıklarının sindirim kanalından alınan doku örnekleri [özofagus, mide (kardiya, fundus, pilorus) ve bağırsaklar (ön ve arka bağırsak)], Bouin solusyonu içinde 18-24 saat süreyle bekletilerek tespit edildi. Daha sonra alkol serisinden (%70, %80, %90, %100, %100, %100 alkol) geçirilerek dehidre edilen doku örnekleri, ksilolde şeffaflaştırılarak parafine gömüldü. Materyalden 45, 60 ve 75 günlük olan balıkların özofagus ve mideleri “özofagus-kardiya-fundus-pilorus” şeklinde birarada, bağırsakları “ön bağırsak-arka bağırsak” olarak birarada bloklanırken, 120 ve 270 günlük ile erişkin balıkların dokuları özofagus-kardiya, fundus, pilorus, ön bağırsak ve arka bağırsak şeklinde ayrı ayrı bloklandı (Şekil 3.2.1). Parafin bloklardan 6-7 mikron kalınlığında kesitler alındı ve alınan doku kesitleri üzerine sindirim kanalının genel histolojik yapısını belirlemek için Masson'un üçlü boyama metodu (Luna, 1997) ve Gomori'nin üçlü boyama metodu (Carson, 1997) uygulandı.



Şekil 3.1. Farklı gelişim dönemlerindeki balıkların sindirim kanalından doku örneklemelerinin yapıldığı bölgeler. Ö-K, özofagus-kardiya; F, fundus; P, pilorus; ÖB, ön bağırsak; AB, arka bağırsak.

3.3. Histokimyasal yöntemler

Farklı gelişim dönemlerindeki balıkların sindirim kanalı mukozasında, farklı karakterlerdeki mukosubstansın lokalizasyonunu belirlemek için doku kesitlerine Çizelge 3.4’de belirtilen boyama yöntemleri uygulandı.

Çizelge 3.4. Kesitlere uygulanan histokimyasal boyama yöntemleri ve belirledikleri mukosubstans maddeler

Histokimyasal Yöntemler	Mukosubstans
Periodik Asit Schiff (PAS) (McManus, 1948)	Nötral mukosubstans
Alcian Blue (AB) pH 2,5 (Lev ve Spicer, 1964)	Asidik mukosubstans
AB pH 1,0 (Lev ve Spicer, 1964)	Sülfatlı mukosubstans
AB pH 0,5 (Lev ve Spicer, 1964)	Güçlü sülfatlı mukosubstans
PAS/AB (Mowry, 1956)	Asidik ve nötral mukosubstansın bir arada gösterilmesi
Metilasyon/AB (Spicer, 1960)	Sülfatlı mukosubstans
Metilasyon/Saponifikasyon/AB (Spicer ve Lillie, 1959)	Karboksilatlı mukosubstans
Aldehid fuksin/Alcian blue (AF/AB) (Spicer ve Meyer, 1960)	Sülfatlı ve karboksilatlı mukosubstansın bir arada gösterilmesi
Toluidine Blue pH 5,6 (Lison, 1953)	Sülfatlı ve karboksilatlı mukosubstans.

3.4. İmmunohistokimyasal yöntem

Farklı gelişim dönemlerindeki balıkların sindirim kanalı mukozasında gastrin, serotonin, somatostatin, glukagon veya CCK içeren hücrelerin lokalizasyonlarının belirlenmesi için, doku kesitlerine peroksidaz-anti-peroksidaz (PAP) (Sternberger, 1986) yöntemi uygulandı. Bu yönteme göre; kesitler, ksilol ve alkol serilerinden geçirildikten sonra fosfat buffer saline solusyonu (PBS; 0,01M, pH 7,2) ile yıkandı. Daha sonra doku kesitleri, sırasıyla 20 dk süreyle %3’lük hidrojen peroksit (H₂O₂)

solusyonu ve 30 dk süreyle %10'luk normal keçi serumu ile inkübe edilerek, endojen peroksidaz aktivitesinin ve nonspesifik reaksiyonun engellenmesi sağlandı. Sonrasında isimleri ve sulandırma oranları Çizelge 3.5'de gösterilen primer antikorlar ile 4 °C sıcaklıkta 24 saat süreyle doku kesitleri inkübe edildi. Kesitler PBS ile yıkandıktan sonra oda koşullarında 30 dk süreyle sekonder antikor (1:10), goat anti-rabbit IgG ile inkübe edildi. PBS ile tekrar yıkanan doku kesitleri oda sıcaklığında 30 dk süreyle rabbit peroksidaz-antiperoksidaz kompleks ile inkübe edildikten sonra PBS ile tekrar yıkandı. İmmunreaktivite, doku kesitlerinin % 0,05'lik 3,3'-diaminobenzidine tetrahydrochloride (DAB) solusyonunda 15 dk süreyle inkübe edilmesiyle demonstre edildi.

Çizelge 3.5. Kullanılan primer antiserumlar ve dilüsyon oranları

Antiserumlar	Kod no	Dilüsyon oranı	Marka
Gastrin	G0785	1:300	Sigma
Serotonin	S5545	1:400	Sigma
Kolesistokinin	C2581	1:400	Sigma
Somatostatin	Sc-13099	1:100	Santa Cruz
Glukagon	Sc-13091	1:100	Santa Cruz

3.5. Preparatların incelenmesi ve hücre yoğunluklarının belirlenmesi

Histolojik, histokimyasal ve immunohistokimyasal yöntemlerle boyanan doku preparatları, Nikon Coolpix 4500 digital kamera entegre edilmiş Olympus BX 40 model mikroskop kullanılarak incelendi. Mikrofotoğraflar, Nikon Coolpix 4500 digital kamera kullanılarak çekildi ve Pentium IV 3000 Mhz işlemcili bilgisayara kaydedildi. Çekilen mikrofotoğraflar üzerinde morfolojik ölçümler, bilgisayar ortamında Image J (rsbweb.nih.gov/ij/) görüntü analiz programı kullanılarak gerçekleştirildi. Programın kalibrasyonu, preparatlardan mikrofotoğraflar çekilirken,

aynı büyütmede objektif mikrometrenin de mikrofotograflarının çekilmesi ile sağlandı.

Ön ve arka bağırsaktaki mukozal katlanmaların yükseklikleri, x20 objektif büyütmede, farklı gelişim dönemlerine ait her hayvandan 5 adet kesitte ve her kesitte rastgele seçilmiş 5 adet 1 mm bağırsak uzunluğundaki bölgede ölçüldü. Elde edilen değerlerin ortalaması ve standart sapması hesaplandı ve milimetre (mm) olarak ifade edildi.

Ön ve arka bağırsak mukozasında yerleşim gösteren Goblet hücrelerinin sayısı, x20 objektif büyütmede, her hayvanda 40 µm arayla alınmış 5 adet kesitte ve her kesitte rastgele seçilmiş 1 mm uzunluktaki bağırsak epitelinde belirlendi. Goblet hücrelerin sayısı, mm'deki hücre sayısı (hücre/mm) olarak ifade edildi.

Materyalden 45, 60 ve 75 günlük balıklara ait mide (özofagus-kardiya- fundus-pilorus) ve bağırsak (ön bağırsak-arka bağırsak) bloklarından, her balık için ikişer kesite; 120 ve 270 günlük ile erişkin balıkların mide (özafagus-kardiya, fundus, pilorus) ve bağırsak (ön bağırsak, arka bağırsak) bloklarından her balık için üçer kesite histokimyasal boyama yöntemleri ve PAP metodu uygulandı.

Histokimyasal boyama yöntemleri ile boyanarak hazırlanan preparatlar, mikroskop altında farklı objektif büyütmelerinde (x20, x40, x100) incelendi ve sindirim kanalının farklı bölgelerindeki mukozanın boyanma şiddetleri subjektif olarak (-) ile (+++++) arasında derecelendirildi.

PAP metodu ile boyanarak hazırlanan preparatlar ise x40 objektif büyütmede incelendi ve gözlenen hücre miktarına doğrultusunda endokrin hücrelerin yoğunlukları, subjektif olarak (-) ile (+++) arasında derecelendirildi.

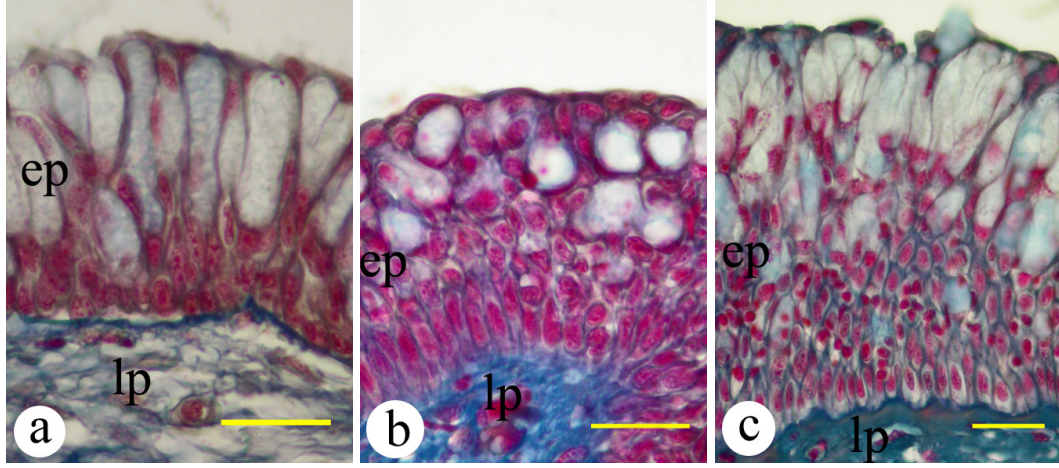
4. ARAŞTIRMA BULGULARI

Farklı gelişim dönemlerindeki gökkuşığı alabalıklarının sindirim kanalı doku örnekleri üzerine uygulanan histolojik, histokimyasal ve immunohistokimyasal yöntemler; 45, 60, 75, 120, 270 günlük ve erişkin döneme ait balıkların özofagus, mide ve bağırsaklarının histokimyasal ve immunohistokimyasal özelliklerinin birbirlerine benzer olduğunu, ancak gelişim ile birlikte bazı histolojik farklılıkların meydana geldiğini gösterdi.

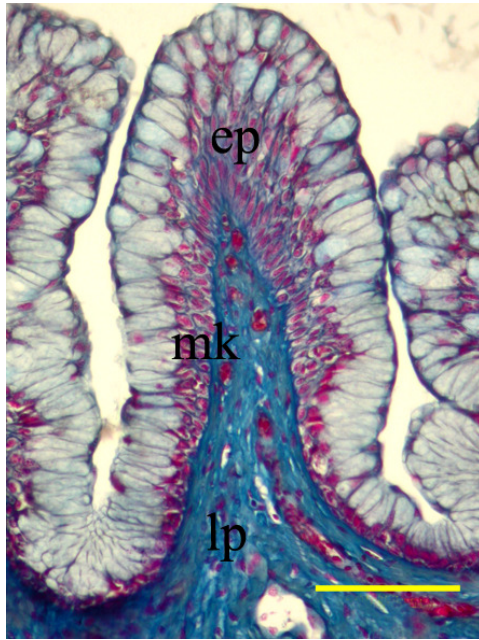
4.1. Histolojik Bulgular

İncelenen tüm farklı gelişim dönemlerindeki alabalıklarda sindirim kanalı mukozasının, tunika mukoza, tunika muskularis ve tunika seroza katmanlarından meydana geldiği görüldü. Buna ek olarak sindirim kanalının farklı bölgelerinde [özofagus, mide (kardiya, fundus, pilorus) ve bağırsak (ön bağırsak, arka bağırsak)] mukozalarının farklı yapısal özellikler gösterdiği belirlendi.

Özofagus mukozasının farklı boy ve genişliklerde lümeneye doğru uzanan mukozal katlanmalar yaptığı ve bu mukozal katlanmaların boyutunun gelişim ile arttığı gözlemlendi. Mukozayı örten lamina epitelyalisin, özofagusda Goblet hücrelerinden zengin çok katlı yassı karakterde olduğu ve gelişimle birlikte kalınlığının arttığı gözlemlendi (Şekil 4.1). Buna ek olarak lamina epitelyalisin kalınlığının, mukozal katlanmaların dip ve tepe bölgelerinde değiştiği; mukozal katlanmaların tepe bölgelerinde daha fazla hücre tabakasından oluştuğu ve dolayısıyla daha kalın olduğu, mukozal katlanmaların dip bölgelerinde ise birkaç hücre katmanından meydana geldiği tespit edildi (Şekil 4.2). Lamina epitelyalisde Goblet hücrelerinin çoğunlukla yüzeye yakın yerleşim gösterdikleri, az sayıdaki Goblet hücrelerinin ise orta katmanlarda lokalize oldukları belirlendi.



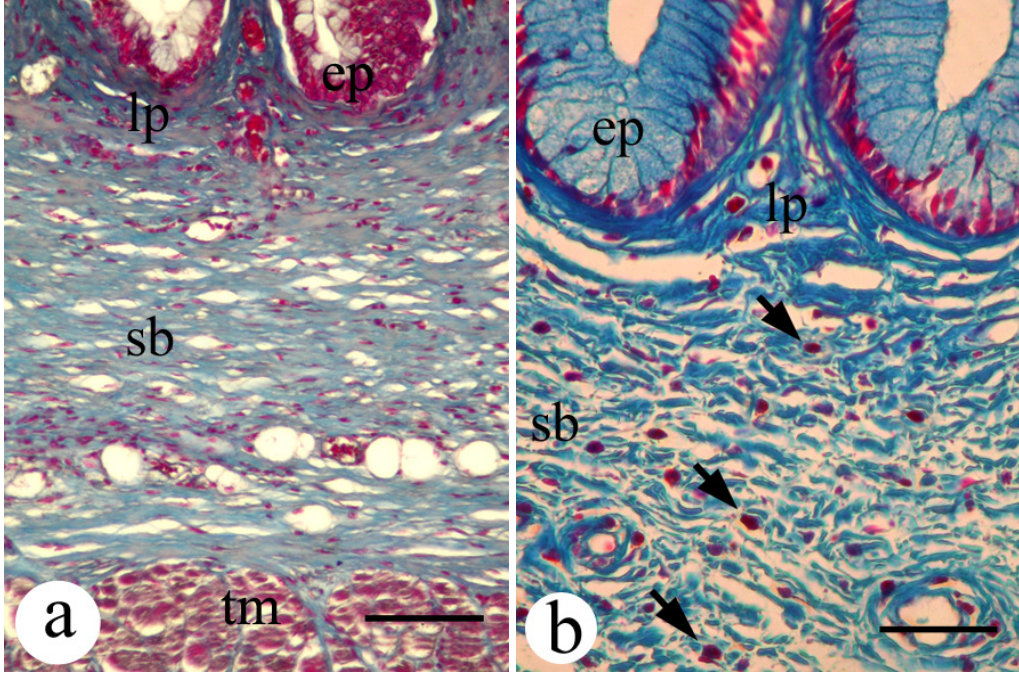
Şekil 4.1. Kuluçkadan sonra 45 günlük (a), 270 günlük (b) ve erişkin (c) dönemlerdeki balıklarda özofagusun enine kesiti. Lamina epitelyalis (ep), lamina propria (lp). Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 30 μ m.



Şekil 4.2. Erişkin balıklarda özofagusdaki mukozal katlanmaların histolojik görünümü. Mukozal katlanma (mk), lamina propria (lp), lamina epitelyalis (ep). Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 100 μ m.

Lamina epitelyalinin altında lamina propria ve submukoza bağ doku tabakalarının uzandığı gözlemlendi (Şekil 4.3a). Gelişimin hiçbir döneminde özofagus mukozası içinde belirgin bir lamina muskularise rastlanmadı. Doku kesitleri üzerine Gomori'nin üçlü boyama metodu uygulandığında lamina propria ve submukoza

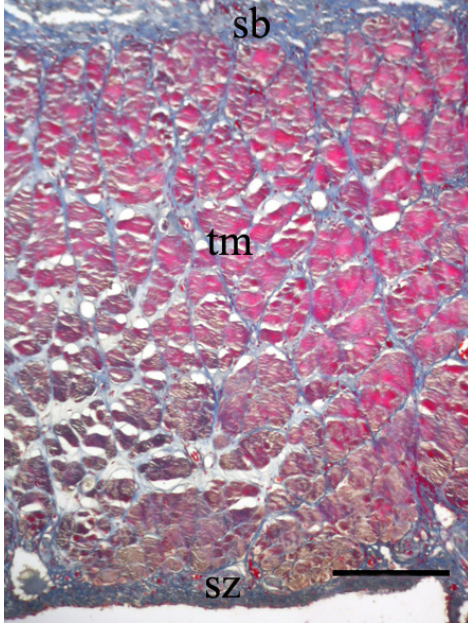
tabakaları içinde yoğun eozinofilik granüler hücrelerin bulunduğu belirlendi (Şekil 4.3b). Özofagus mukozasının en kalın tabakasını meydana getiren tunika muskularisin, çizgili kas hücrelerinden oluşan sirküler kas tabakasından meydana geldiği gözlemlendi (Şekil 4.4). Tunika muskularisin hemen altında ise ince bir tunika seroza katmanının özofagusu dıştan sardığı gözlemlendi.



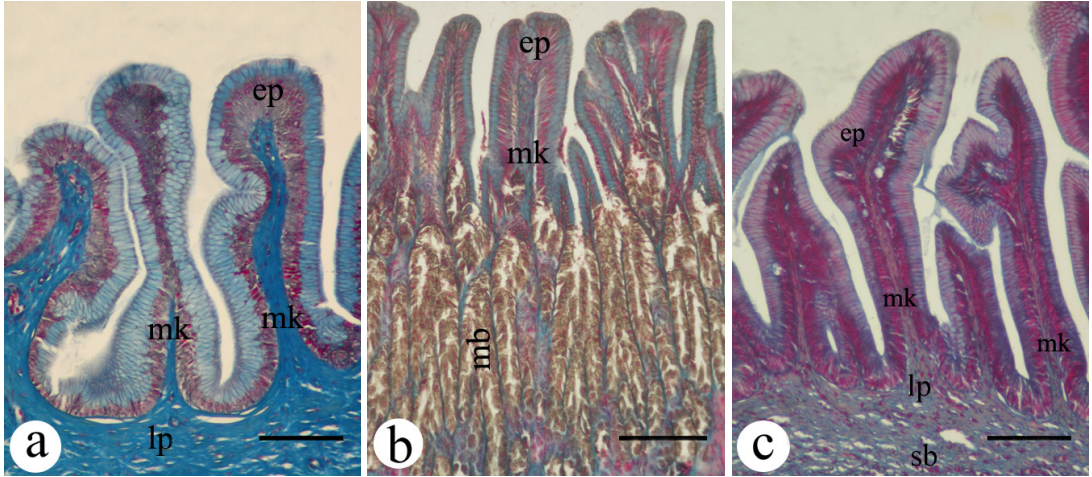
Şekil 4.3. a. Erişkin balıklarda özofagus mukozasında lamina propria ve submukoza bağ dokusu tabakaları. Lamina epitelyalis (ep), lamina propria (lp), submukoza (sb), tunika muskularis (tm). Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 100 µm; b. Eozinofilik granüler hücreler (oklar). Lamina epitelyalis (ep), lamina propria (lp), submukoza (sb). Gomori'nin üçlü boyama metodu, Bar 50 µm.

Midenin farklı histolojik özelliklere sahip üç farklı bölgeden (kardiya, fundus ve pilorus) meydana geldiği belirlendi (Şekil 4.5). Mukozasının, midenin ilk bölgesini oluşturan kardiyada özofagusta olduğu gibi lümeneye doğru uzanan mukozal katlanmalar yaptığı, midenin en geniş kısmını oluşturan fundus ve midenin son bölgesi olan pilorusda ise epitelyal çöküntüler yaparak faveola gastrika ve pilika gastrikalari şekillendirdiği tespit edildi. Mukozal katlanma ve çöküntülerin boyutlarının gelişim ile arttığı belirlendi. Özofagus mukozasını örten Goblet hücrelerince zengin çok katlı yassı özellik gösteren lamina epitelyalisin, midenin ilk

bölgesi olan kardiyada Goblet hücresi içermeyen tek katlı prizmatik epitele dönüştüğü ve bu epitelin tüm mide mukozasını örttüğü belirlendi.

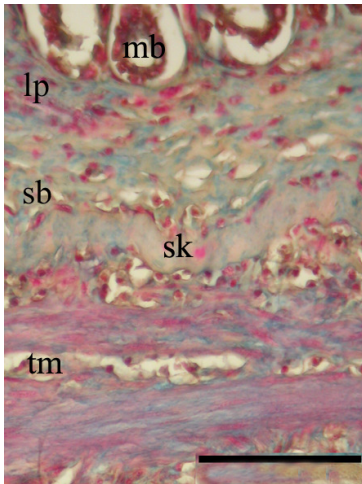


Şekil 4.4. Erişkin dönemdeki balıklarda özofagus mukozasında tunika muskularis. Submukoza (sb), tunika muskularis (tm), tunika seroza (sz). Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 200 μ m.

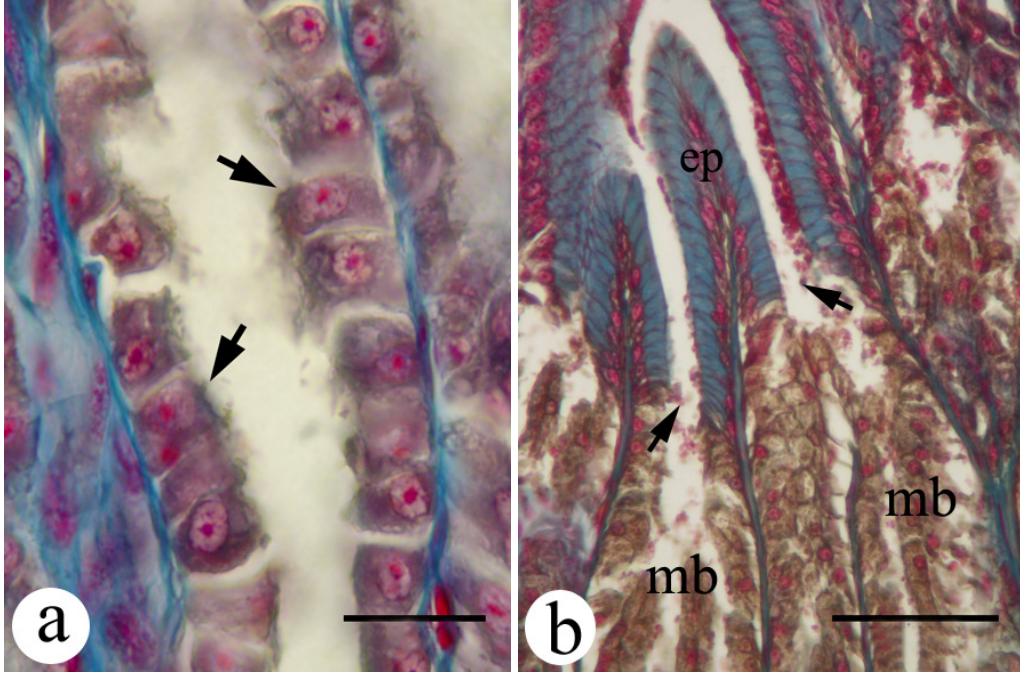


Şekil 4.5. a. Erişkin dönemdeki balıklarda kardiyanın histolojik görünümü, Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 100 μ m. b. Fundusun histolojik görünümü, Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 150 μ m. c. Pilonun histolojik görünümü. Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 100 μ m. Lamina epitelyalis (ep), mukozal katlanma (mk), lamina propria (lp), submukoza (sb), mide bezleri (mb).

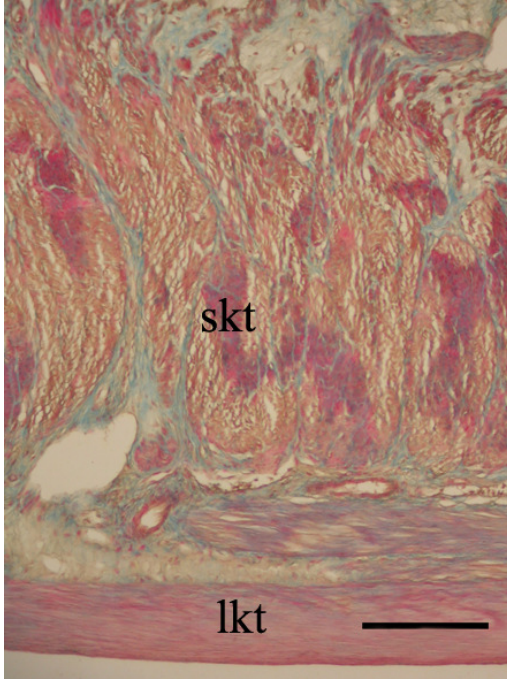
Lamina epitelyalisin altında lamina propria ve submukoza bağ doku tabakalarının mide mukozası boyunca uzandığı belirlendi (Şekil 4.6). Kuluçkadan sonra 120 günlük ve sonraki dönemlere ait balıkların lamina propria ve submukoza bağ doku tabakaları arasında yoğun kollagen ipliklerden oluşan stratum kompaktumun bulunduğu tespit edildi (Şekil 4.6). Midenin fundus bölgesinde lamina propria ve submukoza katmanları içinde çok sayıda basit tubular mide bezlerinin bulunduğu belirlendi (Bkz. Şekil 4.5), buna karşın kardiya ve pilorus bölgelerine ait lamina propria ve submukoza içinde mide bezlerine rastlanmadı. Tek katlı kübik epitel hücrelerden meydana geldiği (Şekil 4.7a) gözlenen mide bezlerinin, midedeki mukozal çöküntülerin dibinden lümenine açıldığı gözlemlendi (Şekil 4.7b). Mide doku kesitlerinde Gomori'nin üçlü boyama metodu uygulandığında çok sayıda eozinofilik granüler hücrenin, lamina propria ve submukoza tabakaları içersinde lokalize olduğu tespit edildi. Özofagusta çizgili kas hücrelerinden oluşan sirküler yerleşimli tunika muskularisin, midede düz kas özelliğinde içte sirküler ve dışta longitudinal olmak üzere iki katmandan oluştuğu tespit edildi (Şekil 4.8). Bununla birlikte midenin pilorus bölgesindeki tunika muskularisin kalınlığının, midenin diğer bölgelerine göre daha kalın olduğu gözlemlendi. Gelişim ile birlikte özellikle lamina propria ve submukoza bağ dokusu tabakaları ve tunika muskularisin kas tabakalarındaki genişlemelere bağlı olarak mide duvarının kalınlığının arttığı belirlendi.



Şekil 4.6. Erişkin dönemdeki balıklarda mide mukozasındaki lamina propria ve submukoza bağ dokusu tabakalarının histolojik görünümü. Mide bezleri (mb), lamina propria (lp), submukoza (sb), stratum kompaktum (sk), tunika muskularis (tm). Masson'un üçlü boyama metodu. Bar 100 µm.



Şekil 4.7. a. Mide bezlerini şekillendiren bez epitel hücreleri (oklar). Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 20 μ m; b. Mukozal katlanmaların dip bölgelerinden lümeneye açılan mide bezleri (oklar). Lamina epitelyalis (ep), mide bezleri (mb). Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 70 μ m.

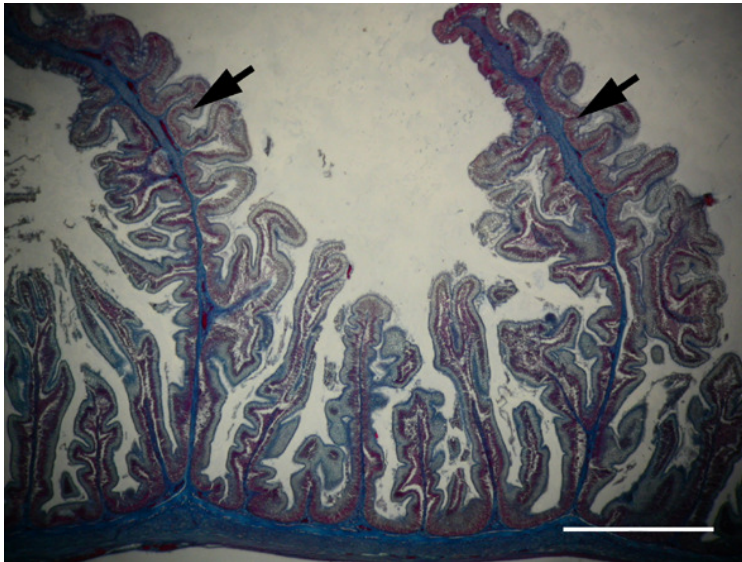


Şekil 4.8. Erişkin dönemdeki balıklarda mide mukozasında tunika muskularis. Sirküler katman (skt), longitudinal katman (lkt). Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 200 μ m.

Bağırsaklarda mukozanın, parmak şeklinde düzenli mukozal katlanmalar yaptığı ve bu mukozal katlanmaların ön bağırsakta arka bağırsağa oranla daha kısa, fakat miktarının daha fazla olduğu tespit edildi. Kuluçkadan sonra 120 günlük ve sonraki dönemlere ait balıklarda arka bağırsak mukozasının parmak şeklinde düzenli mukozal katlanmalara ek olarak dallanmalar yapmış büyük mukozal katlanmalar yaptığı da gözlemlendi. Bu dallanmalar yapmış büyük mukozal katlanmaların, düzenli mukozal katlanmalara göre çok daha uzun oldukları (Çizelge 4.1) ve her 5-7 düzenli mukozal katlanmadan sonra şekillendikleri tespit edildi (Şekil 4.9). Gelişim ile beraber her iki bağırsakta mukozal katlanmaların boyutlarında bir artışın olduğu tespit edildi.

Çizelge 4.1. Farklı gelişim dönemlerinde ön ve arka bağırsaklarda mukozal katlanmaların uzunlukları (mm).

		45.gün	60.gün	75.gün	120.gün	270.gün	Erişkin
Ön Bağırsak	Mukozal katlanmalar	0,201±0,04	0,244±0,03	0,256±0,03	0,296±0,06	0,609±0,12	0,619±0,07
Arka Bağırsak	Mukozal katlanmalar	0,354±0,16	0,371±0,08	0,402±0,07	0,432±0,09	0,728±0,09	0,902±0,19
	Dallanan büyük mukozal katlanmalar	-	-	-	0,636±0,09	1,547±0,12	2,420±0,24

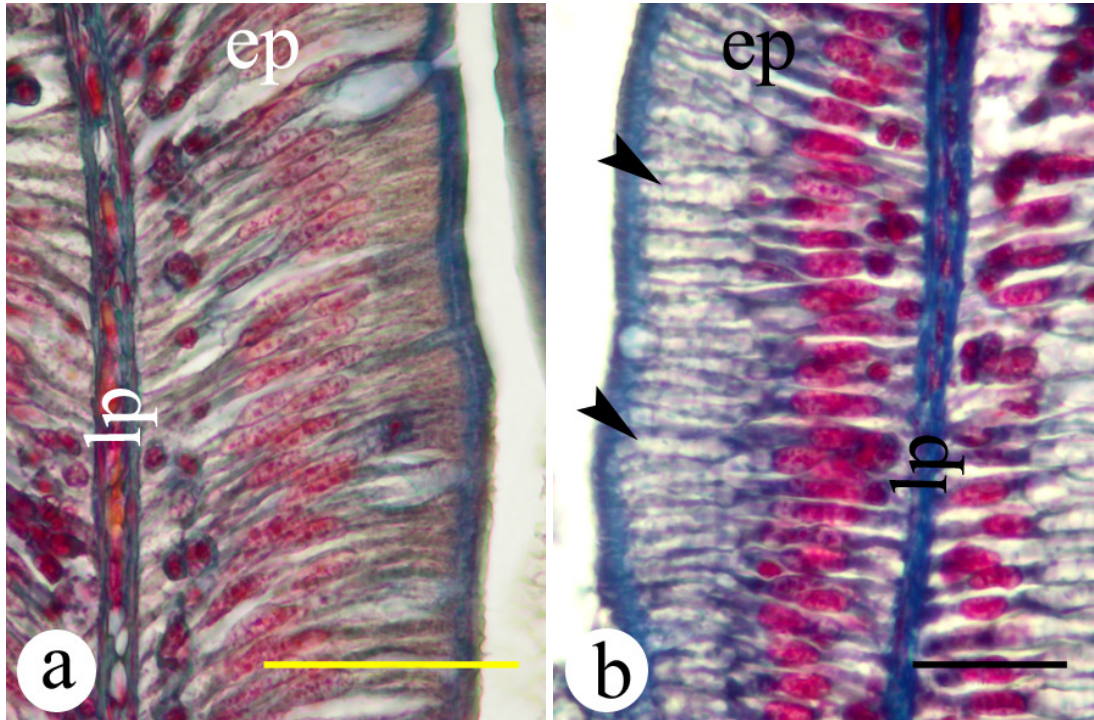


Şekil 4.9. Erişkinlerde arka bağırsak mukozasında dallanan büyük mukozal katlanmalar (oklar). Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 700 µm.

Bağırsak mukozasının, Goblet hücreler içeren tek katlı prizmatik karakterde bir lamina epitelyalis ile örtülü olduğu gözlemlendi (Şekil 4.10). Goblet hücre miktarının, ön bağırsakta, arka bağırsağa oranla daha fazla olduğu belirlendi (Çizelge 4.2). Gelişim ile birlikte her iki bağırsakta Goblet hücrelerin miktarının arttığı tespit edildi (Çizelge 4.2). İncelenen bütün dönemlerde arka bağırsaktaki prizmatik epitel hücrelerinin ön bağırsaktaki epitel hücrelerinden farklı olarak apikal sitoplazmalarında vakuolizasyon (Şekil 4.10b, ok başları) saptandı.

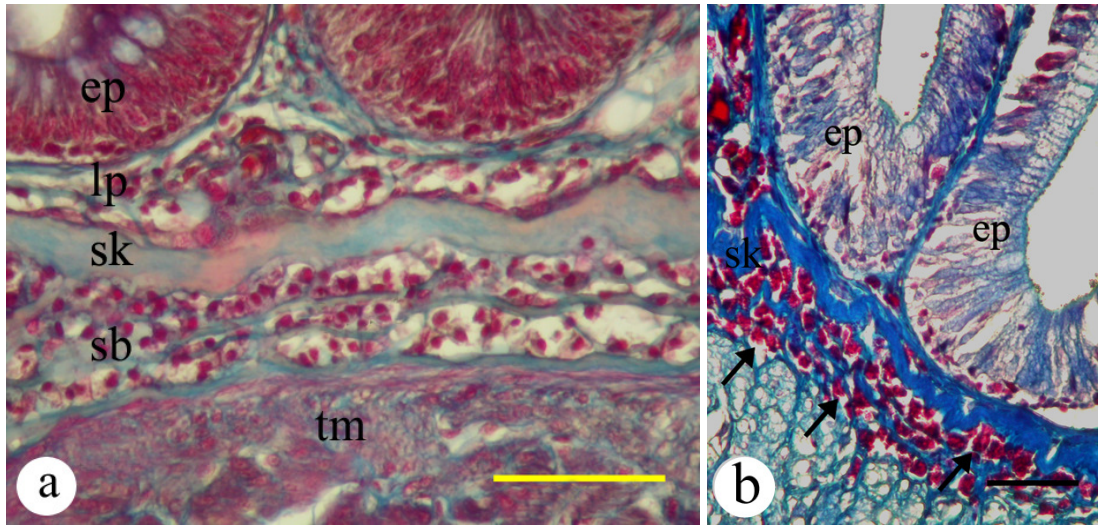
Çizelge 4.2. Farklı gelişim dönemlerinde ön ve arka bağırsaklarda Goblet hücresi sayısı (hücre/mm)

	45.gün	60.gün	75.gün	120.gün	270.gün	Erişkin
Ön bağırsak	33,18±2,71	27,77±3,62	30,69±2,76	34,56±5,29	45,19±6,52	48,29±6,55
Arka bağırsak	16,43±3,33	17,58±3,32	18,00±4,51	21,01±2,56	15,88±3,20	23,25±4,35

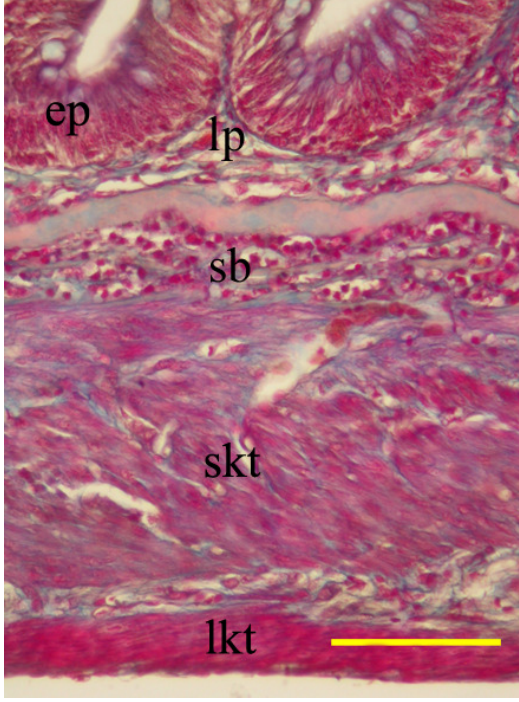


Şekil 4.10. a. Ön bağırsak mukozasında lamina epitelyalis (ep). Lamina propria (lp). Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 50 µm. b. Arka bağırsak mukozasında lamina epitelyalis (ep). Epitel hücrelerinin sitoplazmalarındaki vakuolizasyon (ok başları), lamina propria (lp). Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 30 µm.

Lamina epitelyalisin hemen altında bağırsak mukozası boyunca lamina propria ve submukoza bağ doku tabakalarının uzandığı (Şekil 4.11) gözlemlendi. Her iki bağırsakta da gelişimin hiçbir döneminde belirgin bir lamina muskularise rastlanmadı. Kuluçkadan sonra 120. günden itibaren incelenen bütün dönemlerde bağırsak mukozasının lamina propria ve submukoza katmanları arasında yoğun kollagen ipliklerden oluştuğu belirlenen stratum kompaktumun varlığı tespit edildi. Lamina propria ve submukoza tabakaları içinde yoğun eozinofilik granüler hücrelerin bulunduğu gözlemlendi (Şekil 4.11b). Tunika muskularisin tüm bağırsak mukozası boyunca içte daha kalın sirküler, dışta longitudinal olmak üzere iki düz kas tabakasından meydana geldiği (Şekil 4.12) ve kalın bağırsağa doğru kalınlığının arttığı belirlendi. İnce bir bağ dokusuna sahip olan tunika serozanın bağırsakları en dıştan sardığı belirlendi.



Şekil 4.11. a. Bağırsak mukozasında lamina propria ve submukoza bağ dokusu tabakaları. Lamina epitelyalis (ep), lamina propria (lp), submukoza (sb), stratum kompaktum (sk), tunika muskularis (tm). Masson'un üçlü boyama metodu, Bar 70 μm ; b. Eozinofilik granüler hücreler (oklar). Lamina epitelyalis (ep), stratum kompaktum (sk). Gomori'nin üçlü boyama metodu, Bar 50 μm .



Şekil 4.12. Bağırsak mukozasında tunika muskularis. Sirküler katman (skt), longitudinal katman (lkt), lamina epitelyalis (ep), lamina propria (lp), submukoza (sb). Masson'un üçlü boyama metodu. Bar, 100 µm.

4.2. Histokimyasal Bulgular

Uygulanan histokimyasal boyama yöntemleri, sindirim kanalı mukozasının farklı mukosubstansları içerdiğini ve buna ek olarak farklı bölgelerin histokimyasal olarak farklı özelliklere sahip olduğunu gösterdi.

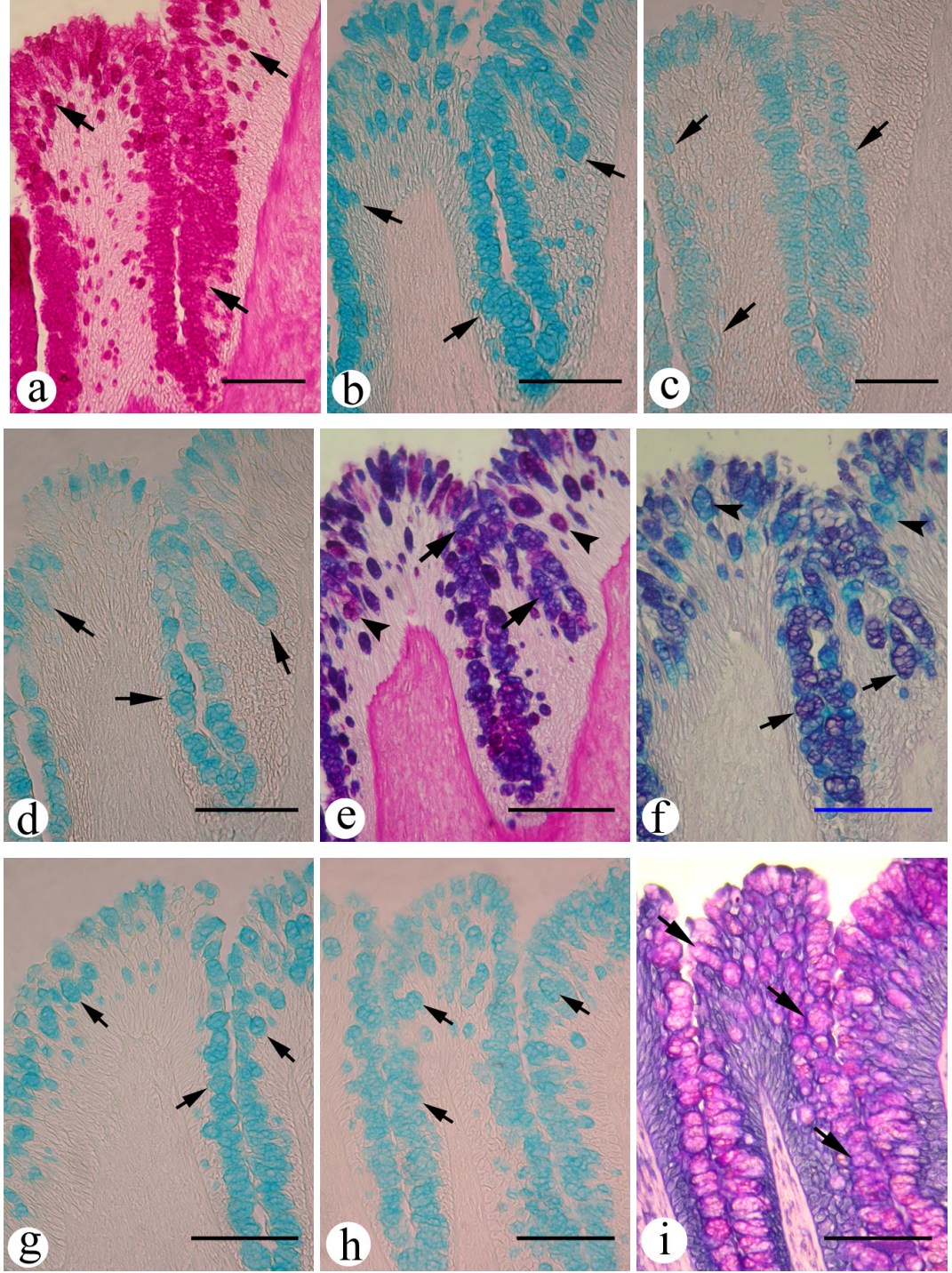
4.2.1. Özofagus Histokimyası

Özofagus kesitlerine uygulanan histokimyasal boyama yöntemleri ile sadece özofagus Goblet hücrelerinin pozitif (+) reaksiyon verdiği gözlemlendi. Özofagus Goblet hücrelerin, uygulanan bütün histokimyasal boyama yöntemleri ile reaksiyon verdikleri saptandı. Goblet hücrelerinin histokimyasal özellikleri ve boyanma şiddetleri Çizelge 4.3'de gösterildi. Goblet hücrelerinin, PAS (Şekil 4.13a) ve AB pH 2,5 (Şekil 4.13b) boyama yöntemleriyle güçlü bir boyanma özelliği gösterdiği belirlendi. Buna karşın pH 1,0 (Şekil 4.13c) ve pH 0,5 (Şekil 4.13d) seviyelerinde uygulanan AB boyama yöntemlerinde Goblet hücrelerin, zayıf boyandığı gözlemlendi.

PAS/AB kombine boyama yöntemi, özofagus Goblet hücrelerinin hem AB hem de PAS ile pozitif (+) reaksiyon vererek PAS/AB (+) boyanma özelliğine sahip olduğunu, ancak çoğu hücrede AB boyanmanın PAS boyanmaya oranla daha baskın olduğunu gösterdi (Şekil 4.13e). AF/AB kombine boyama yönteminde ise Goblet hücrelerinin çoğunun AB (+) olarak boyandığı, az sayıdaki hücrenin ise AF (+) boyanma özelliği gösterdiği tespit edildi (Şekil 4.13f). Metilasyon (Met)/AB (Şekil 4.13g) ve Met/Saponifikasyon/AB (Met/KOH/AB) (Şekil 4.13h) kombine boyama yöntemlerinin ardından Goblet hücrelerinin, güçlü AB (+) reaksiyon verdikleri gözlemlendi. Toluidine blue (TB) ile Goblet hücrelerinin, metakromatik olarak işaretlendiği tespit edildi (Şekil 4.13i).

4.2.2. Mide Histokimyası

Mide mukozasında uygulanan bazı histokimyasal boyama yöntemleri ile mukozayı astarlayan lamina epitelyalisin ve midenin fundus bölgesindeki tubuler mide bezlerinin boyandığı tespit edildi. Midenin farklı bölgelerini örten lamina epitelyalisin, histokimyasal boyama yöntemleri ile verdikleri boyanma reaksiyonları arasında herhangi bir farklılığın olmadığı gözlemlendi. Lamina epitelyalisin ve mide bezlerinin histokimyasal boyama yöntemleri ile gösterdikleri boyanma özelliği ve boyanma şiddetleri Çizelge 4.3'de gösterildi. PAS (Şekil 4.14a) ile lamina epitelyalisin, güçlü bir boyanma özelliği gösterdiği belirlendi. Farklı pH düzeylerinde uygulanan AB boyama yöntemlerinde ise lamina epitelyalisin, pH 2,5'da güçlü pozitif (+) reaksiyon verdiği (Şekil 4.14b), buna karşın pH 1,0 (Şekil 4.14c) ve pH 0,5 (Şekil 4.14d) seviyelerinde zayıf olarak boyandığı saptandı. Lamina epitelyalisin, uygulanan PAS/AB kombine boyama yönteminde hem PAS hem de AB ile [PAS/AB (+)] boyandığı gözlemlendi (Şekil 4.14e). AF/AB kombine boyama yöntemiyle lamina epitelyalisin sadece AB (+) reaksiyon verdiği belirlendi (Şekil 4.14f). Met/AB (Şekil 4.14g) ve Met/KOH/AB (Şekil 4.14h) kombine boyama yöntemlerinin ardından lamina epitelyalisin, orta şiddette AB (+) reaksiyon verdiği gözlemlendi. TB boyama yöntemi ile ise lamina epitelyalisin, metakromatik olarak boyandığı gözlemlendi (Şekil 4.14i).



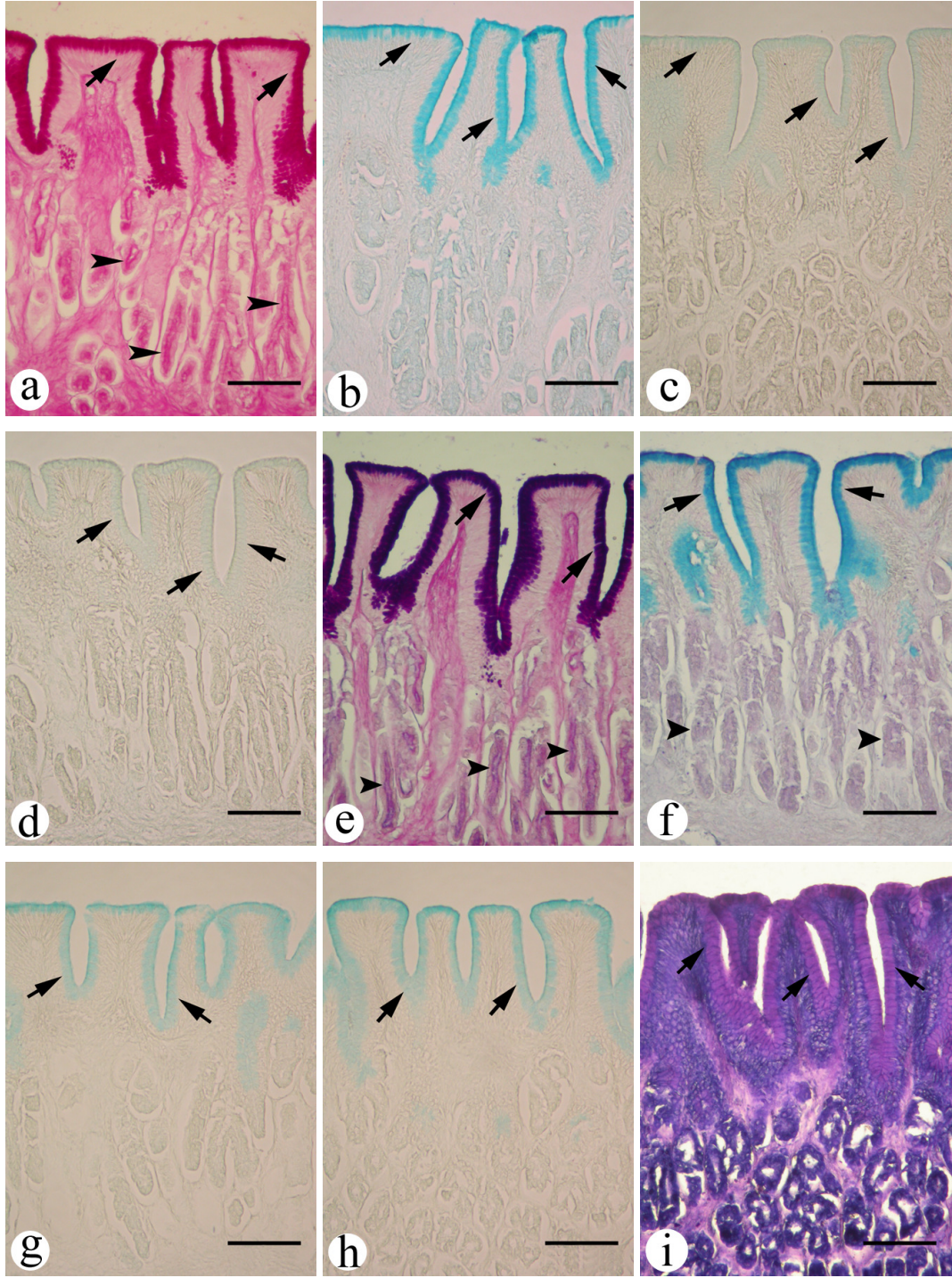
Şekil 4.13. Erişkin *O. mykiss*'in özofagus mukozasında farklı histokimyasal boyama yöntemleri ile reaksiyon veren Goblet hücreleri (oklar). a) PAS, b) AB pH 2.5, c) AB pH 1.0, d) AB pH 0.5, e) PAS/AB, f) AF/AB, g) Met/AB, h) Met/KOH/AB, i) TB boyama yöntemleri. Bar 100 µm.

Midenin fundus bölgesindeki yerleşim gösteren mide bezlerinin apikal yüzeyinin, uygulanan PAS boyama yöntemi ile güçlü pozitif (Şekil 4.14a, ok başları), PAS/AB

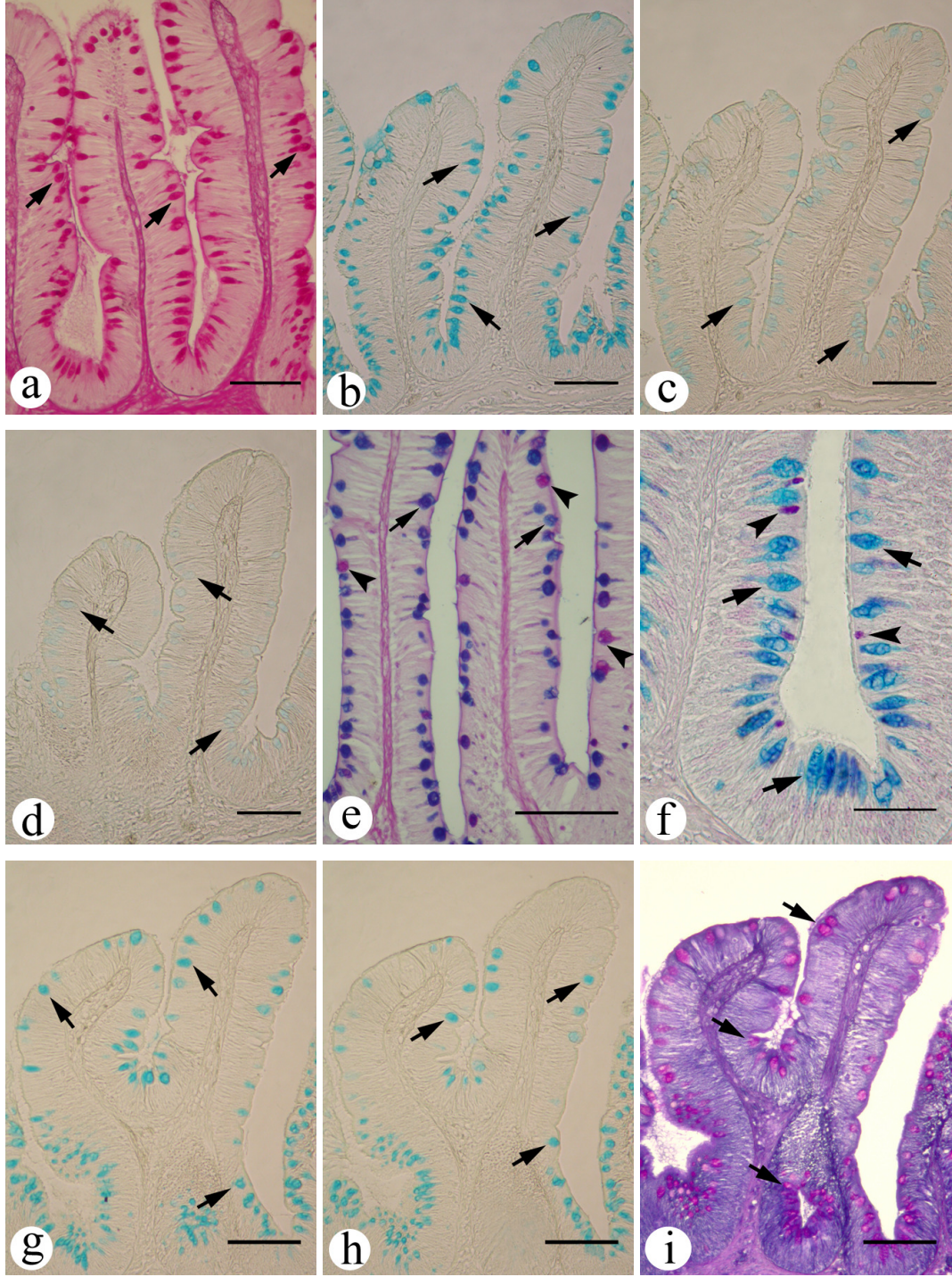
kombine yöntemiyle ise PAS/AB (+) olarak boyandığı belirlendi (Şekil 4.14e, okbaşları). AF/AB kombine boyama yönteminde ise mide epitel hücrelerinin AF (+) olarak boyandığı gözlemlendi (Şekil 4.14f, ok başları). Mide bezlerinin uygulanan diğer histokimyasal boyama yöntemleriyle reaksiyon vermediği tespit edildi.

4.2.3. Bağırsak histokimyası

Bağırsak doku kesitleri üzerine histokimyasal boyama yöntemleri uygulandığında Goblet hücrelerinin ve bağırsak glikokaliksinin histokimyasal boyama yöntemleri ile pozitif reaksiyon verdiği belirlendi. Ön ve arka bağırsak mukozasının, histokimyasal boyama yöntemleri ile verdikleri reaksiyonlar arasında farklılığın olmadığı tespit edildi. Bağırsak Goblet hücrelerinin ve glikokaliksin histokimyasal boyamalar ile boyanma özellikleri ve boyanma şiddetleri Çizelge 4.3’de gösterildi. Bağırsak Goblet hücrelerinin, uygulanan PAS (Şekil 4.15a) ve AB pH 2,5 (Şekil 4.15b) boyama yöntemleriyle güçlü pozitif (+) reaksiyon verdikleri gözlemlendi. Goblet hücrelerinin, uygulanan AB pH 1,0 (Şekil 4.15c) ve AB pH 0,5 (Şekil 4.15d) boyama yöntemleriyle ise zayıf bir boyanma reaksiyonu verdiği tespit edildi. PAS/AB kombine boyama yönteminde Goblet hücrelerinin PAS/AB (+) boyanma karakteri göstermesine karşın bazı Goblet hücrelerinde PAS boyanmanın, diğer bazı Goblet hücrelerinde ise AB boyanmanın daha baskın olduğu gözlemlendi (Şekil 4.15e). AF/AB kombine boyama yönteminin ardından ise az sayıdaki Goblet hücrenin AF (+) boyandığı, buna karşın çoğu Goblet hücrelerinin AB (+) boyanma özelliği gösterdiği tespit edildi (Şekil 4.15f). Met/AB (Şekil 4.15g) ve Met/KOH/AB (Şekil 4.15h) boyama yöntemleriyle bağırsak Goblet hücrelerinin, güçlü AB (+) reaksiyon verdiği belirlendi. TB boyama yöntemi ile Goblet hücrelerinin, metakromasi gösterdiği saptandı (Şekil 4.15i).



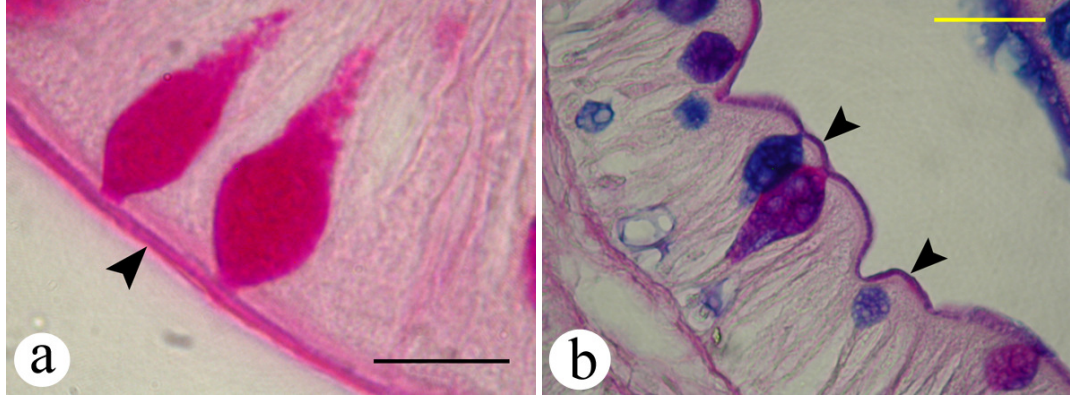
Şekil 4.14. Erişkin *O. mykiss*'in fundus mukozasına uygulanan farklı histokimyasal boyama yöntemleri ile reaksiyon veren epitel hücreleri (oklar) ve mide bezleri (ok başları). a) PAS, b) AB pH 2.5, c) AB pH 1.0, d) AB pH 0.5, e) PAS/AB, f) AF/AB, g) Met/AB, h) Met/KOH/AB, i) TB boyama yöntemleri. Bar 100 µm.



Şekil 4.15. Erişkin *O. mykiss*'in bağırsak mukozasına uygulanan farklı histokimyasal boyama yöntemleri ile reaksiyon veren Goblet hücreleri (oklar). a) PAS, b) AB pH 2.5, c) AB pH 1.0, d) AB pH 0.5, e) PAS/AB, f) AF/AB, g) Met/AB, h) Met/KOH/AB, i) TB boyama yöntemleri. Bar, a, b, c, d, e, g, h, i) 100 µm; f) 50 µm.

Bağırsak glikokaliksinin, uygulanan PAS boyama yöntemiyle güçlü pozitif (+) boyanma reaksiyonu verdiği (Şekil 4.16a), PAS/AB kombine boyama yönteminde

ise PAS/AB (+) boyanma karakterine sahip olduğu tespit edildi (Şekil 4.16b). Uygulanan diğer histokimyasal boyama yöntemleriyle glikokalikte reaksiyona rastlanmadı.



Şekil 4.16. Erişkin *O. mykiss*'in bağırsak mukozasında glikokaliks (ok başları) a. PAS reaksiyonu. Bar 15 µm; b. PAS/AB boyama yöntemi. Bar 30 µm.

Çizelge 4.3. Gökkuşáğı alabalıklarının sindirim kanalı mukozasında histokimyasal boyama yöntemleri ile reaksiyon veren bölgeler ve uygulanan boyama yöntemleri ile boyanma şiddetleri

Bölgeler Boyama metodları	Özofagus Goblet hücreleri	Mide epiteli	Mide bezleri	Bağırsak Goblet hücreleri	Glikokaliks
PAS	++++	++++	++	++++	++++
AB pH 2,5	++++	++++	-	++++	-
AB pH 1,0	++	±	-	+	-
AB pH 0,5	++	±	-	+	-
PAS/AB	++++ (*)	++++ (PAS/AB)	+++ (PAS/AB)	++++ (**)	++++ (PAS)
AF/AB	++++ (***)	++++ (AB)	(+++) AF	++++ (****)	-
Met/AB	+++	++	-	+++	-
Met/KOH/AB	+++	++	-	+++	-
TB	metakromazi	metakromazi	-	metakromazi	metakromazi

Boyama şiddeti: (-), reaksiyon vermedi; (±), çok zayıf; (+), zayıf; (++) , orta; (+++) , güçlü; (++++), çok güçlü.

(*) Özofagus Goblet hücrelerin tamamının, PAS/AB (+) karakter göstermesine karşın, çoğu Goblet hücrelerinde AB boyamanın baskın olduğu, az sayıdaki Goblet hücrelerinde ise PAS boyamanın daha baskın olduğu gözlemlendi.

(**) Bağırsak Goblet hücrelerin tamamının, PAS/AB (+) karakter göstermesine karşın, çoğu Goblet hücrelerinde AB boyamanın baskın olduğu, az sayıdaki Goblet hücrelerinde ise PAS boyamanın daha baskın olduğu gözlemlendi.

(***) Özofagus epitelinde Goblet hücrelerin çoğunun AB (+) olduğu, az sayıdaki Goblet hücrelerinin ise AF (+) karakter gösterdiği gözlemlendi.

(****) Bağırsak Goblet hücrelerinin çoğunun AB (+) olduğu, çok az sayıdaki Goblet hücrelerinin ise AF (+) karaktere sahip olduğu gözlemlendi.

4.3. İmmunohistokimyasal Bulgular

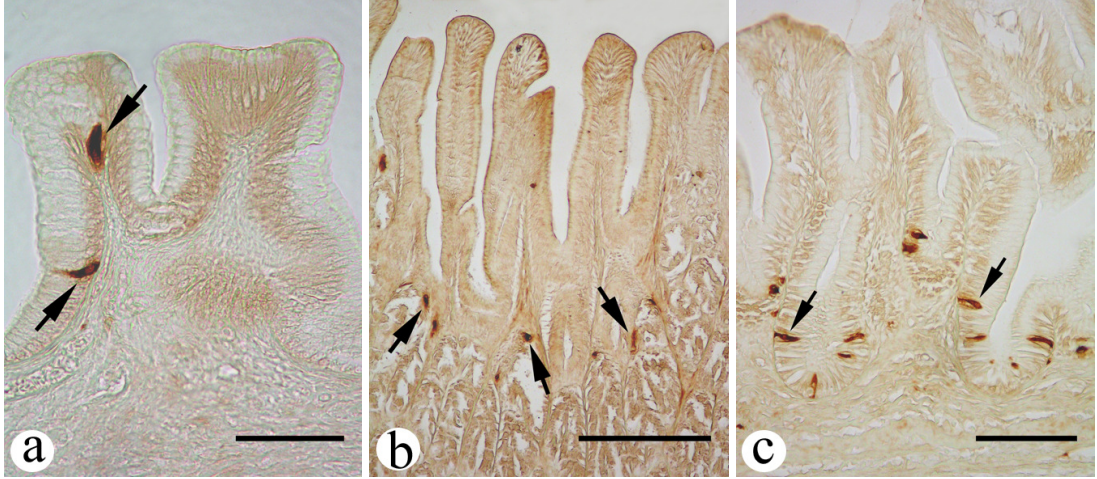
Sindirim kanalı doku kesitleri üzerine serotonin, gastrin, CCK, somatostatin ve glukagon antikorları kullanılarak uygulanan immunohistokimyasal boyama yöntemi, immunreaktif (IR) hücrelerin sindirim kanalı epitelinde, lamina propria ve submukoza bağ doku tabakalarında ya da tunika muskularisde kas demetlerinin arasında dağılıma sahip olduklarını gösterdi. IR hücrelerin, sindirim kanalı mukozasındaki yerleşimleri ve bölgesel yoğunlukları Çizelge 4.4’de gösterildi.

Çizelge 4.4. Gökkuşuğu alabalıklarında sindirim kanalının farklı bölgelerinde IR hücrelerin göreceli yoğunlukları

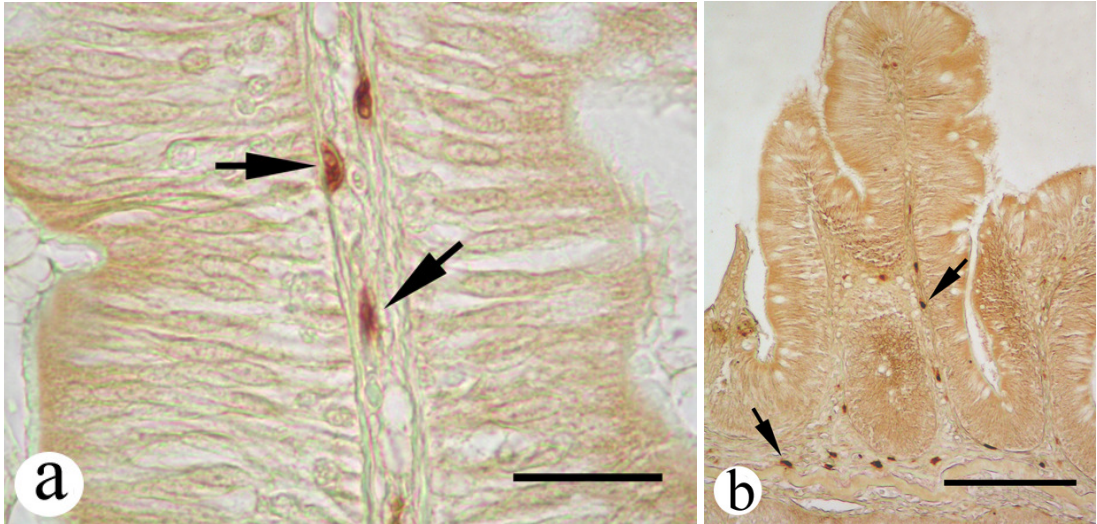
	Özofagus		Mide						Bağırsaklar			
Endokrin hücreler			Kardiya		Fundus		Pilorus		Ön Bağırsak		Arka Bağırsak	
	EP	BD	EP	BD	EP	BD	EP	BD	EP	BD	EP	BD
Serotonin	-	-	+	-	++	-	+++	-	-	+++	-	++
Glukagon	-	-	-	-	-	-	-	-	++	-	+	-
Gastrin	-	++	-	++	-	++	-	++	-	+++	-	+
CCK	-	++	-	++	-	++	-	++	-	+++	-	+
Somatostatin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Göreceli yoğunluk: (-), hücre tespit edilemedi; (+), seyrek; (++) , yoğun; (+++), çok yoğun. Lamina epitelyalis, (EP); Bağ doku, (BD).

Serotonin IR hücrelerin, sadece mide ve bağırsak mukozasında yerleşim gösterdiği belirlendi (Şekil 4.17). Lamina epitelyalisde yerleşim gösterdikleri belirlenen serotonin IR hücrelerin, kardiyadan pilorusa doğru yoğunluklarının arttığı tespit edildi. Midedeki mukozal katlanmalarının genellikle alt yarısında lokalize oldukları tespit edilen serotonin IR hücrelerin çoğunun, bir apikal sitoplazma uzantısı ile midenin lümenine kadar uzandığı gözlemlendi. Bununla birlikte bağırsaklarda lamina propria ve submukoza tabakaları içinde dağılım gösteren bazı hücrelerin de serotonin immunreaktivitesi gösterdiği belirlendi (Şekil 4.18a). Bu IR hücrelerin, bağırsaklarda mukozal katlanmaların içine uzanan bağ doku içinde de yerleşim gösterdikleri (Şekil 4.18b) ve yoğunluklarının, ön bağırsaktan arka bağırsağa doğru azaldığı tespit edildi (Bkz. Çizelge 4.4)



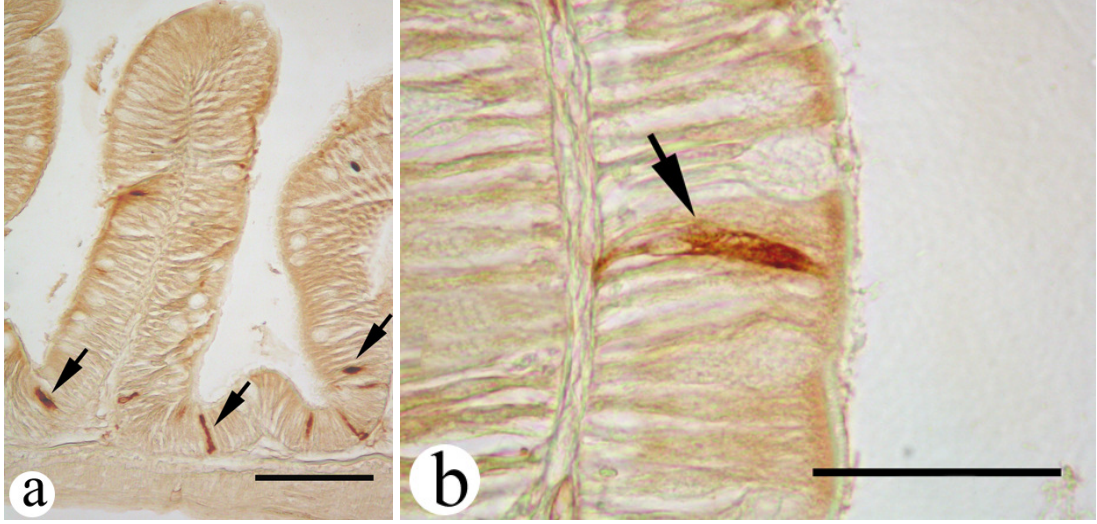
Şekil 4.17. Erişkin *O. mykiss*'in kardiya (a), fundus (b) ve pilorus (c) mukozasında yerleşim gösteren serotonin IR hücreler (oklar). PAP metodu, Bar a) 70 μ m, b) 200 μ m, c) 100 μ m.



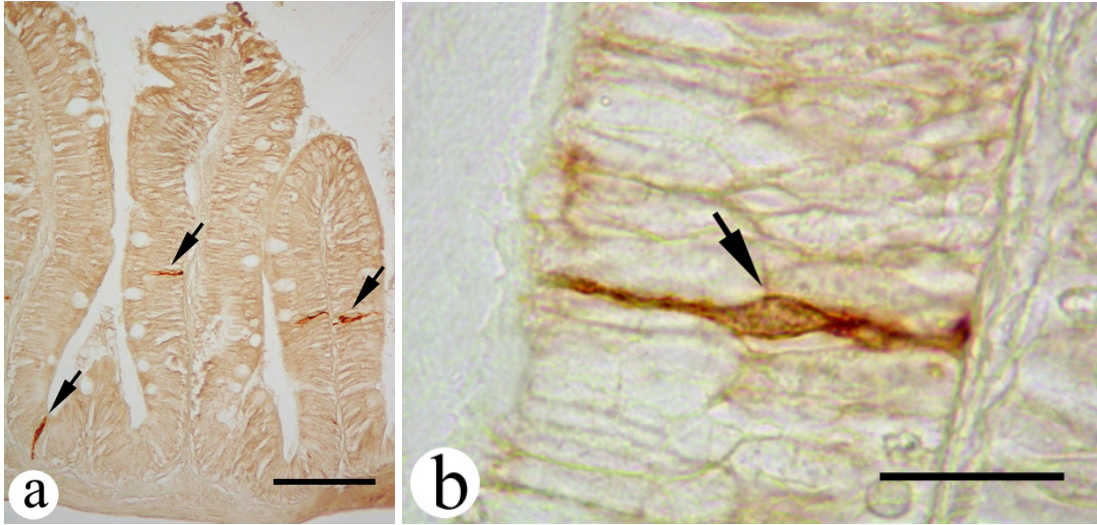
Şekil 4.18. Erişkin *O. mykiss*'in ön bağırsak mukozasında lamina propria ve submukoza tabakaları içerisinde dağılım gösteren serotonin IR hücreler (oklar). PAP metodu, Bar a) 30 μ m, b) 150 μ m.

Glukagon IR hücrelerin, sindirim kanalının sadece ön bağırsak (Şekil 4.19a) ve arka bağırsak (Şekil 4.20a) mukozasında yerleşim gösterdikleri tespit edildi. Lamina epitelyalide belirlenen glukagon IR hücrelerin, bağırsak mukozal katlanmalarının genellikle alt yarısında lokalize oldukları belirlendi. Bağırsakların lümenine kadar uzanan bir apikal sitoplazmik uzantıya sahip oldukları gözlenen glukagon IR

hücrelerin (Şekil 4.19b; Şekil 4.20b), arka bağırsaklara oranla ön bağırsaklarda daha yoğun olduğu gözlemlendi.



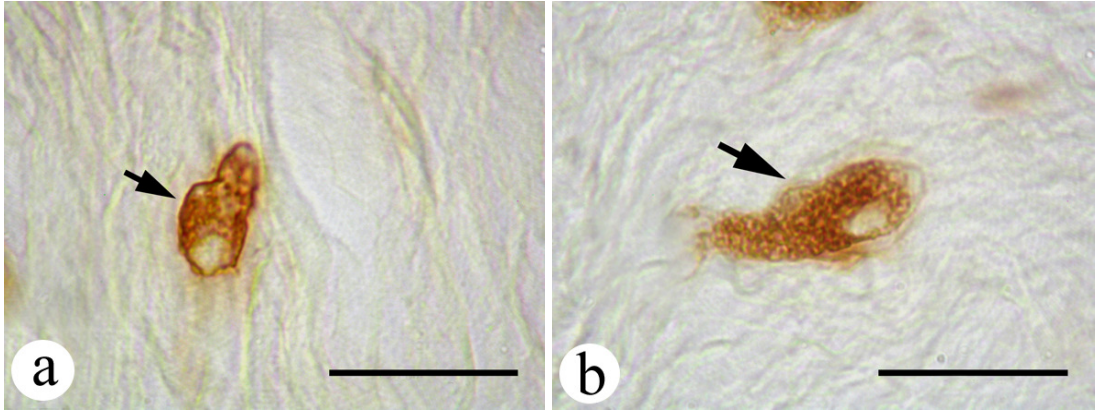
Şekil 4.19. Erişkin *O. mykiss*'in ön bağırsak lamina epitelyalisinde yerleşim gösteren glukagon IR hücreler (oklar). PAP metodu, Bar a) 100 µm, b) 50µm.



Şekil 4.20. Erişkin *O. mykiss*'in arka bağırsak mukozasında yerleşim gösteren glukagon IR hücreler (oklar). PAP metodu, Bar a) 100 µm, b) 15 µm.

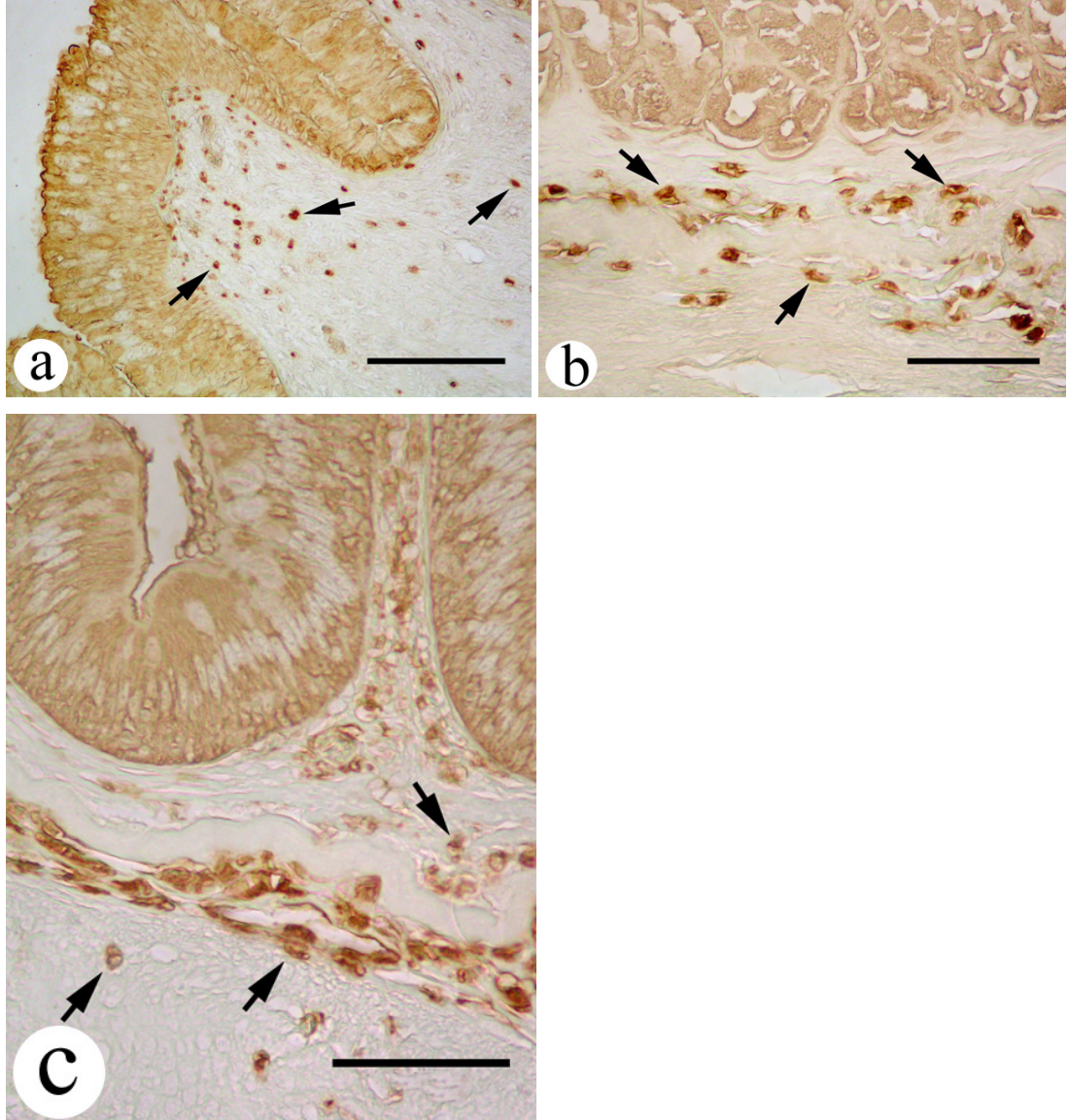
Sindirim kanalı mukozası boyunca sindirim kanalı epitel hücreleri arasında gastrin veya CCK immunreaktivitesi gösteren hücrelere rastlanmadı. Ancak sindirim kanalı boyunca lamina propria ve submukoza tabakaları içinde ve tunika muskularisdeki kas demetlerinin arasında dağılım gösteren bazı hücrelerin, hem gastrin hem de CCK

antiserumları ile reaksiyon verdikleri gözlemlendi. Bu IR hücrelerin, oval ya da yuvarlak şekilli oldukları ve sitoplazmalarının granüllerle dolu olduğu tespit edildi (Şekil 4.21a, b). Özofagus (Şekil 4.22a; Şekil 4.23a) ve mide (Şekil 4.22b; Şekil 4.23b) mukozasında bu IR hücrelerin, mukozal katlanmaların içersinde yoğun biçimde lokalize oldukları tespit edildi. Buna ek olarak bu hücrelerin bağırsak mukozasında stratum kompaktuma yakın lokalize oldukları gözlemlendi (Şekil 4.22c; Şekil 4.23c).

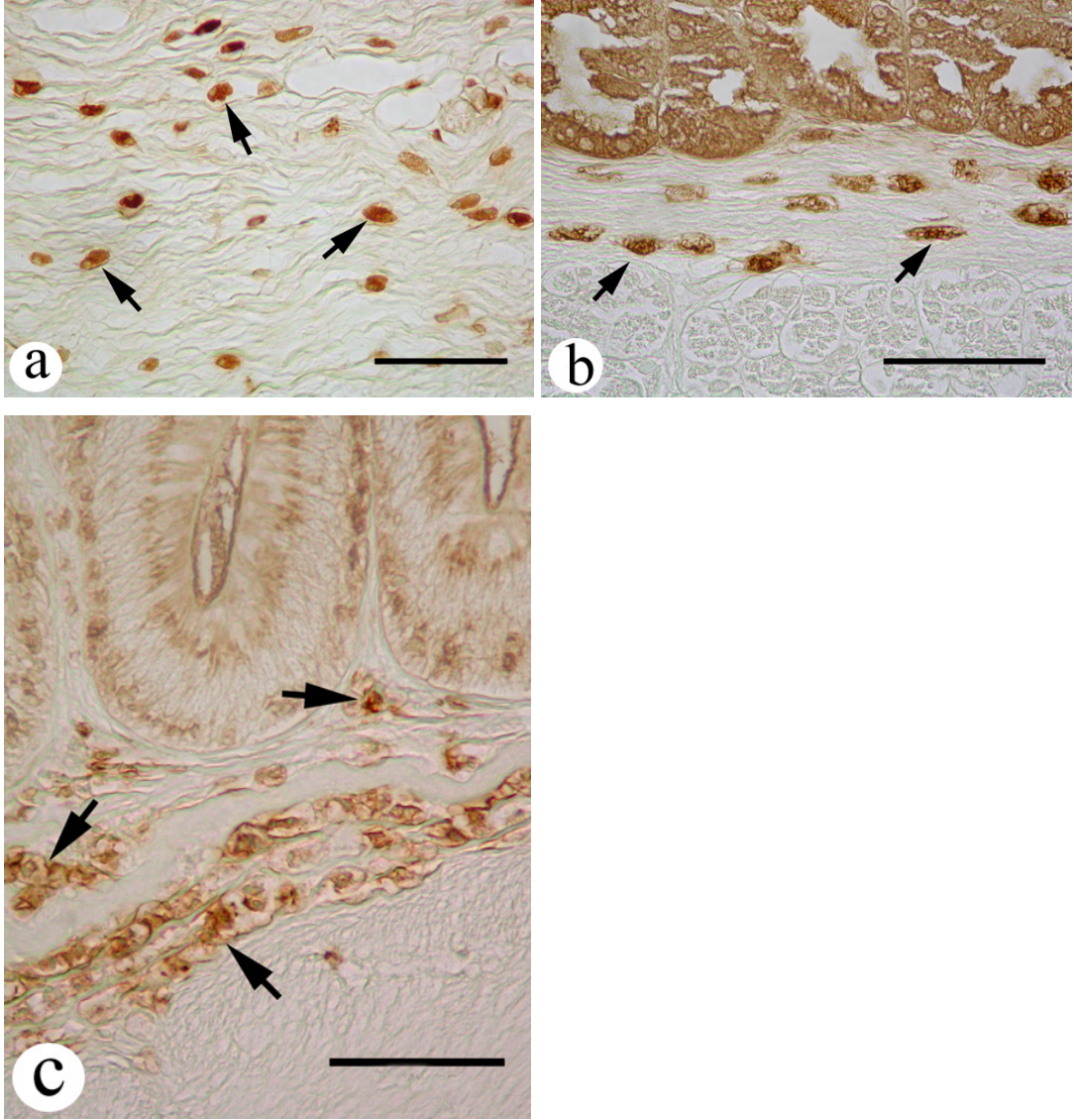


Şekil 4.21. Özofagus mukozasında lamina propria ve submukoza tabakaları içerisinde dağılım gösteren gastrin (a) ve CCK (b) IR hücreler (oklar). PAP metodu, Bar 20 μ m.

Somatostatin IR hücreler ise sindirim kanalı mukozasının hiçbir bölgesinde tespit edilemedi.



Şekil 4.22. Erişkin *O. mykiss*'in özofagus (a), mide (b) ve ön bağırsak (c) mukozasında lamina propria ve submukoza tabakaları içerisinde dağılım gösteren gastrin IR hücreler (oklar). PAP metodu, Bar a) 150 µm, b) 70 µm, c) 70 µm.



Şekil 4.23. Erişkin *O. mykiss*'in özofagus (a), mide (b) ve ön bağırsak (c) mukozasında lamina propria ve submukoza tabakaları içerisinde dağılım gösteren CCK IR hücreler (oklar). PAP metodu. Bar a, b, c) 70 μ m.

5. TARTIŞMA ve SONUÇ

5.1. Histoloji

Bu çalışmada kullanılan histolojik yöntemler, kuluçkadan sonra 45. günden erişkin döneme gelinceye kadar geçen süre boyunca gökkuşağı alabalıklarında sindirim kanalı mukozasının histolojik gelişimini ortaya koymuştur. Elde edilen bulgular, genç dönemlere ait balıkların sindirim kanalının, histolojik olarak erişkinlerin sindirim kanalına büyük ölçüde benzediğini göstermiştir. Bununla birlikte gelişim ile birlikte sindirim kanalı mukozasında bazı histolojik farklılıkların meydana geldiği de tespit edilmiştir.

Kuluçkadan hemen sonra balıklarda sindirim kanalının, besin kesesinin dorsalinde uzanan, yalancı çok katlı kübik-prizmatik epitel ile örtülü, histolojik ve bölgesel olarak farklılaşmamış düz bir tüp şeklinde olduğu ve gelişim ile birlikte anterior ve posterior yönde genişleyerek ağız ve anüs açıklıklarını meydana getirdiği ifade edilmiştir (Boulhic ve Gabaudan, 1992; Elbal vd., 2004). Ağız ve anüs açıklıklarının oluşması ve böylece balık larvalarının kısmi olarak dışarıdan beslenmeye başlamalarıyla birlikte sindirim kanalının hızla farklılaşarak bukkafaringeal boşluk, özofagus ve bağırsak olmak üzere histolojik olarak üç farklı bölgeye farklılaştığı (Boulhic ve Gabaudan, 1992; Bisbal ve Bengtson, 1995; Elbal vd., 2004, Sanchez-Amaya vd., 2007) ve bu dönemden itibaren balıklarda sindirim kanalının, tunika mukoza, tunika muskularis ve tunika seroza katmanlarından meydana geldiği bildirilmiştir (Ribeiro vd., 1999; Micale vd., 2006; Persaud vd., 2006; Sanchez-Amaya vd., 2007). Diğer taraftan sindirim kanalının, *Silurus glanis* larvaları üzerine yapılan bir çalışmada (Kozaric vd., 2008) kuluçkadan sonra 19. güne kadar ve *Solea solea* larvaları üzerine yapılan diğer bir çalışmada (Veggetti vd., 1999) kuluçkadan sonra 75. güne kadar tamamen olgunlaşarak erişkin balıkların sindirim kanalına benzediği ileri sürülmüştür. Ancak kuluçkadan sonra 45. günden erişkin döneme kadar gökkuşağı alabalıklarında sindirim kanalının histolojisinin incelendiği bu çalışmada, araştırmacıların bulgularının (Veggetti vd., 1999; Kozaric vd., 2008) tersine

sindirim kanalının, erişkin döneme kadar histolojik olarak farklılaşmaya ve gelişmeye devam ettiği tespit edildi.

5.1.1. Özofagus histolojisi

Özofagusun, kuluçkadan hemen sonra bukkafaringeal boşluk ile bağırsak arasında uzanan kısa, gelişmemiş bir kanal şeklinde olduğu ve mukozasının, yalancı çok katlı kübik-prizmatik epitel ile örtülü olduğu tespit edilmiş, ancak gelişim ile birlikte özofagus mukozasını örten yalancı çok katlı kübik-prizmatik epitelin, çok katlı yassı epitele farklılaştığı bildirilmiştir (Gordon ve Hecht, 2002; Sanchez-Amaya vd., 2007). Buna ek olarak *Paralichthys californicus* üzerine yapılan çalışmada özofagus mukozasında Goblet hücrelerinin ilk kez kuluçkadan sonra 7. günde şekillenmeye başladığı ve kuluçkadan sonra 21. günde ise özofagus duvarının, tunika mukoza, tek katlı kalın sirküler kas tabakasından oluşan tunika muskularis ve ince bir tunika seroza olmak üzere üç tabakadan meydana geldiği bildirilmiştir (Gisbert vd., 2004). Bu çalışmada da gökkuşağı alabalıklarının kuluçkadan sonra 45. günde özofagus mukozasının tunika mukoza, tunika muskularis ve tunika serozadan meydana geldiği tespit edildi.

Erişkin balıklar üzerinde yapılan çalışmalarda ise özofagus mukozasının farklı boyutlarda mukozal katlanmalar yaptığı (Morrison ve Wright, 1999; Abdulhadi, 2005; Chatchavalvanich vd., 2006) ve mukozal katlanmaların boyutunun, balığın beslenme davranışına bağlı olarak değiştiği bildirilmiştir (Gentile vd., 1993). Gentile vd. (1993), herbivor, omnivor ve karnivor beslenen üç farklı balık türü üzerine yaptıkları çalışmada omnivor beslenme davranışı gösteren *Liza aurata*'nın özofagus mukozasındaki mukozal katlanmaların, herbivor beslenen *Boops salpa*'dakilere göre daha kalın olduğunu, en kalın mukozal katlanmaların ise karnivor *Gaidropsarus mediterraneus*'ın özofagus mukozasında bulunduğunu bildirmişlerdir. Bu çalışmada da karnivor beslenen gökkuşağı alabalıklarında özofagus mukozasının kalın mukozal katlanmalar yaptığı gözlemlendi. Buna ek olarak çoğu farklı erişkin balık türünde (Morrison ve Wright, 1999; Park ve Kim, 2001; Pedini vd., 2001; Chatchavalvanich vd., 2006) özofagus mukozasının, Goblet hücrelerinden zengin, çok katlı yassı epitel

ile örtülü tek bir bölgeden meydana geldiğinin tespit edilmesine karşın, *Anguilla anguilla* ve *Engraulis anchoita* gibi balık türleri üzerine yapılan çalışmalarda özofagus mukozasının çok katlı yassı epitel ile örtülü bir kranial bölge ve tek katlı prizmatik epitel ile örtülü bir kaudal bölge olmak üzere iki bölgeden oluştuğu ileri sürülmüştür (Clarke ve Witcomb, 1980; Diaz vd., 2003). Diğer taraftan özofagus mukozasında Goblet hücrelerin yerleşiminin, balığın beslenme alışkanlığına bağlı olarak değiştiği ileri sürülmüştür (Gentile vd., 1993). Gentile vd. (1993), herbivor balıklarda Goblet hücrelerinin genellikle mukozal katlanmaların bazalinde veya lateralinde yerleşim gösterdiğini, karnivor türlerde ise epitelinin yüzeyine yakın bulunduklarını bildirmişlerdir. Bu çalışmada elde edilen bulgular, Gentile vd. (1993)'nin bulgularını desteklemiş ve karnivor beslenen gökkuşağı alabalıklarında Goblet hücrelerinin, özofagus epitelinin yüzeyine yakın yerleşime sahip olduğunu göstermiştir.

Özofagus epitelinin hemen altında lamina propria ve submukoza tabakalarından oluşan kalın bir bağ doku katmanının uzandığı çoğu erişkin balık türü üzerine yapılan çalışmada gözlemlendiği gibi (Domeneghini vd., 2002; Diaz vd, 2003; Chatchavalvanich vd., 2006), bu çalışmada da gözlenmiştir. Diaz vd. (2003; 2006), *Engraulis anchoita* ve *Odontesthes bonariensis*'in özofagus mukozasında lamina propria ile submukoza bağ doku tabakaları arasında yoğun kollagen ipliklerden oluşan stratum kompaktum bulunduğunu ileri sürmüştür. Ancak bu çalışmada Diaz vd. (2003; 2006)'nin bulgularından farklı olarak, gökkuşağı alabalıklarının özofagus mukozasında gelişimin hiçbir döneminde stratum kompaktum tabakasına rastlanmadı. Bununla birlikte çeşitli balıkların özofagusta lamina propria ve submukoza tabakaları içinde yoğun eosinofilik granüler hücrelerin bulunduğu bildirilmektedir (Rocha ve Chiarini-Garcia, 2007). Benzer olarak eosinofilik granüler hücrelerin varlığı gökkuşağı alabalıklarının özofagus mukozasında da tespit edildi. Bu hücrelere ayrıca tunika muskularisdeki kas demetlerinin arasında da rastlandı. Eosinofilik granüler hücreler, sindirim kanalına ek olarak balıkların diğer bazı organlarının bağdokusu içersinde de dağılım göstermektedir ve bu hücrelerin, memelilerdeki mast hücrelerinin homoloğu olduğu düşünülmektedir (Powell vd., 1993; Reite, 1996; Reite ve Evensen, 2006). Press ve Evensen (1999) ise eozinofilik

granüler hücrelerin balıkların sindirim kanalı duvarında stratum granulazum tabakasını meydana getirdiğini ifade etmişlerdir.

Balıkların özofagus mukozasında lamina propria ve submukozadan oluşan bağ doku katmanının altında çizgili kas hücrelerinden oluşan tunika muskularisin bulunduğu ifade edilmiş, ancak tunika muskularisi şekillendiren kas tabakalarının sayısı ile ilgili olarak farklı balık türlerinde farklı bulgular elde edilmiştir. *Oreochromis niloticus*, *L. taeniofasciatus* ve *O. bonariensis*'in özofagus mukozası üzerine yapılan çalışmalarda (Morrison ve Wright (1999), Albrecht vd., (2001) ve Diaz vd. (2006) tunika muskularisin içte kalın, sirküler ve dışta ince, longitudinal olmak üzere iki kas tabakalarından meydana geldiği bildirilirken, *Himantura signifer* (Chatchavalvanich vd., 2006) ve bu çalışmada gökkuşığı alabalıklarının özofagus mukozasında tunika muskularisin sirküler kalın bir kas tabakasından meydana gelen tek bir katman oluşturduğu gözlenmiştir. Bu durum tunika muskularisin farklı balık türlerinde farklı yapılanma gösterdiğine işaret etmektedir.

Bazı balık türlerinin [*Pseudorasbora parva* (Kiyohara vd., 1980); *Chelon labrosus* (Díaz-Regueira vd., 2005); *Himantura signifer* (Chatchavalvanich vd., 2006)] özofagus mukozası üzerine uygulanan histolojik çalışmalarda, özofagus epitelinde yoğun tat tomurcuklarının bulunduğu gözlenmiş ve bu balık türlerinde özofagusun, uygun besinlerin seçilmesinde ve sindirim kanalına alınmasında görev aldığı ileri sürülmüştür (Ezeasor, 1982). Buna karşın *Solea senegalensis* (Arellano vd., 2001a), *Engraulis anchoita* (Diaz vd., 2003), Tilapiine balığında (Gargiulo vd., 1996) olduğu gibi gökkuşığı alabalıklarında da özofagus epitelinde tat tomurcuklarına rastlanmadı. Tat tomurcuklarının, balıklarda tat hissini algılayan primer organlar olduğu düşünülecek olursa (Hara, 1994; Kasumyan, 1997; Linser vd., 1998; Hansen vd., 2002), bu çalışmadan elde edilen bulgularla, gökkuşığı alabalıklarında özofagusun besin maddelerinin tatlarının algılanmasında ve uygun besin maddelerinin sindirim kanalına alınmasında görev almadığı söylenebilir. Balıkların özofagus mukozasında tat tomurcuklarının varlığı, balıkların ilgi duydukları besin maddelerinin özellikleri arasındaki farklılıktan kaynaklanıyor olabilir. Gentile vd. (1993), farklı beslenme alışkanlıklarına sahip üç farklı balık türü üzerine yaptığı çalışmada bu görüşü

destekleyen bulgular elde etmişlerdir. Araştırmacılar (Gentile vd., 1993), karnivor beslenen *Gaidropsarus mediterraneus*'un özofagus epitelindeki tat tomurcuğu miktarının, omnivor beslenen *Liza aurata*'dakine göre daha fazla olduğu tespit etmiş, herbivor *Boops salpa*'nın özofagusunda ise tat tomurcuklarının bulunmadığını bildirmişlerdir.

5.1.2. Mide histolojisi

Balıklarda midenin, sindirim kanalının kuluçka sonrası gelişimi süresince farklılaşan son organ olduğu araştırmacılar (Infante ve Cahu, 2001; Gisbert vd., 2004; Mai vd., 2005) tarafından tespit edilmiştir. Primordial midenin, özofagusun posterior bölgesinde oluşmaya başladığı, pilorik sfinkterin şekillenmesi ile birlikte bağırsaklardan ayrıldığı ve gelişim ile birlikte kese benzeri bir şekil kazanarak bölgesel olarak farklılaştığı bildirilmiştir (Pena vd., 2003; Abol-Munafi vd. 2006). Mide bezlerinin ise midenin bölgesel olarak farklılaşmasıyla birlikte submukozal asiner hücre grupları olarak oluşmaya başladığı ileri sürülmüştür (Bagloli vd., 1997). Micale vd. (2006), 41 günlük *Pagellus erythrinus*'da mide duvarının, tunika mukoza, tunika muskularis ve tunika seroza katmanlarından oluştuğunu tespit etmişlerdir. Benzer bulgular bu çalışmada 45 günlük balıklarının mide mukozasında da tespit edildi.

Erişkin balık üzerine yapılan çalışmalarda midenin bölgeleriyle ilgili olarak, farklı araştırmacılar farklı görüşler ileri sürmüştür. Bazı araştırmacılar (Al-Hussaini ve Kholi, 1953; Murray vd., 1994), midenin sekil bölge-pilorik bölge veya kardiya-pilorus olmak üzere iki bölgeden oluştuğunu ileri sürerken, diğer bazı araştırmacılar (Caceci vd. 1997; Çınar vd., 1997; Albrecht vd., 2001; Arellano vd., 2001b; Suiçmez ve Ulus 2005) midenin kardiya, fundus ve pilorus olmak üzere üç bölgeden meydana geldiğini ifade etmişlerdir. Bu çalışmadan elde edilen histolojik bulgular ise Caceci vd. (1997), Albrecht vd. (2001), Arellano vd. (2001a) ve Suiçmez ve Ulus (2005)'in bulgularını destekler nitelikte ve midenin üç farklı bölgeden meydana geldiğini ortaya koydu. Farklı balık türlerinde midenin farklı bölgelerden oluşması, balıkların beslenme alışkanlıklarındaki farklılıklardan kaynaklanmaktadır. Ringo vd. (2003)

yaptıkları çalışmada farklı beslenme davranışlarının, balığın sindirim kanalı anatomisi üzerinde etkilerinin olduğunu ortaya koymuşlardır.

Erişkin balıklarda mide mukozasının, mukozal katlanmalar yaptığı ve Goblet hücre içermeyen tek katlı prizmatik epitel ile örtülü olduğu tespit edilmiştir (Diaz vd., 2003). Benzer bulgular, bu çalışmada da elde edildi. Bununla birlikte Suiçmez ve Ulus (2005)'un, *Orthrias angorae steindachner* midesi üzerine yaptıkları bir çalışmada mide mukozanın kardiyada düzensiz mukozal katlanmalar oluşturduğu, fundus ve pilorusda ise düzenli mukozal katlanmalar yaptığını ileri sürmesine karşın, sunulan çalışmada, *Orthrias angorae steindachner*'den elde edilen bulguların tersine, bütün mide boyunca mukozanın düzenli mukozal katlanmalar yaptığı gözlemlendi.

Mide epitelinin hemen altında lamina propria ve submukoza bağ doku tabakalarının uzandığı bildirilmiştir (Pardini vd., 2001). Bu çalışmada da benzer sonuçlar elde edildi. Diğer taraftan bazı balık türlerinin mide mukozasında lamina propria ve submukoza bağ dokusu tabakasının arasında yoğun kollagen ipliklerden oluşan bir stratum kompaktumun bulunduğu tespit edilmiştir (Diaz vd., 2003; Bosi vd., 2004; Rodriguez vd., 2005; Chatchavalvanich vd., 2006). Benzer bulgu bu çalışmada da tespit edildi. Bu çalışma aynı zamanda gökkuşağı alabalıklarında stratum kompaktumun, sindirim kanalının kuluçka sonrası gelişimi sırasında kuluçkadan sonra 75.-120. günler arasında şekillenmeye başladığını gösterdi. Diğer taraftan *Anarhichas lupus* (Hellberg ve Bjerkas, 2000) ve *Dentex dentex*'in (Carrasson vd. 2006) mide mukozası üzerine yapılan çalışmalarda lamina propria ve submukoza bağ doku tabakaları içerisinde yoğun eozinofilik granüler hücrelerin yerleşim gösterdikleri belirlenmiştir. Benzer sonuçlar, bu çalışmada da elde edilmiştir. Buna ek olarak Rocha ve Chiarini-Garcia (2007), mide mukozasında dağılım gösteren eozinofilik granüler hücrelerin, farklı balık türlerinde farklı yerleşimler gösterdiğini ileri sürmüştür. Araştırmacı (Rocha ve Chiarini-Garcia, 2007), *Hoplias malabaricus*'da eozinofilik granüler hücrelerin, mide bezlerinin bazalinde ve tunika muskularisdeki kas demetlerine yakın yerleşim gösterdiğini; *Hoplias lacerdae*'de ise midenin lamina propria ve submukoza bağ doku katmanları içinde uniform olarak dağılıma sahip olduklarını ifade etmişlerdir.

Mide mukozasında lamina propria ve submukoza bağ doku tabakaları içersinde yerleşim gösteren mide bezlerinin lokalizasyonları hakkında ise farklı balık türlerinde farklı bulgular elde edilmiştir. Arellano vd., (2001b), *Solea senegalensis* üzerine yaptığı çalışmada mide bezlerinin, midenin sadece fundus ve pilorus bölgelerinde yoğun olarak bulunduğunu, kardiyada ise mide bezlerinin bulunmadığını ileri sürmüşler, buna karşın *Cynoscion guatucupa*'da (Diaz vd., 2008b) mide bezlerinin, kardiya ve fundus bölgelerinde bulunduğu, pilorusda ise bulunmadığı bildirilmiştir. Bu çalışma ise mide bezlerinin, sadece midenin fundus bölgesinde yerleşim gösterdiğini, kardiya ve pilorus bölgelerinde ise mide bezlerinin bulunmadığını gösterdi. Farklı balık türleri üzerine yapılan çalışmalardan elde edilen sonuçlar, mide bezlerinin balık türlerinde midenin farklı bölgelerinde yerleşim gösterdiğine işaret etmektedir. Üç farklı balık türünün sindirim kanalı histolojisi üzerine yapılan bir çalışmada bu görüşü destekleyen bulgular elde edilmiştir. Murray vd. (1994), *Pleuronectes ferrugines* ve *P. americanus*'da mide bezlerinin, midenin sadece kardiya bölgesinde bulunduğunu, *Hippoglossus hippoglossus*'da ise mide bezlerinin bütün mide mukozası boyunca dağılım gösterdiğini bildirmişlerdir.

Mide bezlerinin histolojik yapısını belirlemeye yönelik çalışmalarda, mide bezlerinin tek tip hücreden meydana geldiği bildirilmiştir (Ostos-Garrido vd., 1993; Hellberg ve Bjerkas, 2000). Bu çalışmada da benzer bulgu elde edildi. Ancak *Solea senegalensis* ve *Dentex dentex* üzerine yapılan ultrayapısal çalışmalarda mide bezlerinin iki farklı hücreden meydana geldiği ileri sürülmüştür (Arellano vd., 2001b; Carrasson vd., 2006). Arellano vd. (2001b), mide bezlerinin mitokondrilerce zengin açık renkli hücreler ile az sayıda mitokondri içeren fakat gelişmiş bir tubulo-vesiküler sisteme sahip olan koyu hücrelerden meydana geldiğini bildirmişlerdir. Carrasson vd. (2006) ise mide bezlerinin iki farklı hücreden meydana geldiğini ve bu hücrelerden birinin çok iyi gelişmiş intrasitoplazmik membran sistemine sahipken, diğerinin çok iyi gelişmiş bir supranuklear tubulovesiküler sisteme sahip olduğunu bildirmişlerdir.

Mide mukozasında lamina propria ve submukoza tabakalarından oluşan bağ doku tabakasının hemen altında bulunan tunika muskularisin, balıklarda içte kalın sirküler ve dışta ince longitudinal olmak üzere iki katlı düz kas tabakasından meydana geldiği

çeşitli balık türlerinde yapılan çalışmalarda ve bu çalışmada tespit edilmiştir (Grau vd., 1992; Morrison ve Wright, 1999; Rodriguez vd., 2005).

5.1.3 Bağırsak Histolojisi

Bağırsakların kuluçkadan hemen sonra besin kesesinin üzerinde düz bir tüp şeklinde uzandığı ve bağırsak mukozasının, tek katlı kübik-prizmatik epitel ile örtülü olduğu, gelişim ile birlikte bağırsak mukozasının mukozal katlanmalar yapmaya başladığı ve mukozayı örten tek katlı kübik-prizmatik epitelin Goblet hücrelerince zengin tek katlı prizmatik epitele dönüştüğü bildirilmiştir (Hamlin vd., 2000; Gisbert vd., 2004; Sysa vd., 2006). Bağırsak mukozasında ilk mukozal katlanmaların, *Paralabrax maculatofasciatus* (Pena vd., 2003) ve *Oxyeleotris marmoratus*'da (Abol-Munafi vd., 2006) kuluçkadan sonra 2. günde; *Amphiprion percula* (Gordon ve Hecht, 2002) ve *Pargus auriga*'da (Sanchez-Amaya vd., 2007) kuluçkadan sonra 3. günde; *Acipenser baeri*'de (Gisbert vd., 1999) kuluçkadan sonra 4. günde; *Silurus glanis*'de (Kozaric vd., 2008) kuluçkadan sonra 5. günde ve *Paralichthys californicus*'da (Gisbert vd., 2004) kuluçkadan sonra 11. günde şekillenmeye başladığı tespit edilmiştir. Bununla birlikte kuluçkadan sonra 48 günlük *Pagellus erythrinus* ve kuluçkadan sonra 42 günlük *Paralichthys californicus*'un bağırsak mukozası üzerine yapılan çalışmalarda ön bağırsakdaki mukozal katlanmaların, arka bağırsakdakilere oranla daha uzun olduğunun bildirilmiştir (Micale vd., 2006; Gisbert vd., 2004). Bu çalışmada ise araştırmacıların (Micale vd., 2006; Gisbert vd., 2004) bulgularının tersine kuluçkadan sonra 45 günlük gökkuşığı alabalıkların arka bağırsaklarındaki mukozal katlanmaların, ön bağırsaklardakilere oranla daha uzun olduğu gözlemlendi. Diğer taraftan çoğu ontogenik çalışmada balıklarda sindirim kanalının histolojik gelişimi, kuluçkadan itibaren kuluçkadan sonra 2.-3. aya kadar izlenmiş ve bu çalışmalarda bağırsaklardaki mukozal katlanmaların yüksekliğinin gelişimle birlikte arttığı bildirilmiştir (Pena vd., 2003; Mai vd., 2005; Sysa vd., 2006). Bu çalışmada da bağırsaklardaki mukozal katlanmaların yüksekliğinin, erişkin döneme kadar artmaya devam ettiği gözlemlendi.

Balık larvalarının dışarıdan beslenmeye geçmeleri ile birlikte, arka bağırsak mukozasını örten epitel hücrelerinin sitoplazmalarında vakuolizasyonların oluşmaya başladığı pek çok araştırmacı tarafından bildirilmiştir (Gisbert vd., 1999, *Acipenser baeri*; Gondon ve Hecht, 2002, *Amphiprion percula*; Gisbert vd., 2004, *Paralichthys californicus*; Sanchez-Amaya vd., 2007, *Pagrus auriga*). Boulhic ve Gabaudan (1992, *Solea solea*), arka bağırsaktaki epitel hücrelerinin sitoplazmalarında şekillenen bu vakuolizasyonların, bağırsakların emilim aktivitelerinden kaynaklandığını bildirmişlerdir. Bu çalışmada da kuluçkadan sonra 45. günde arka bağırsaktaki epitel hücrelerinin sitoplazmalarında vakuolizasyon bulunduğu belirlendi. Bu bulgu, 45 günlük gökkuşağı alabalığı larvalarının bağırsaklarında etkin bir emilim faaliyetinin gerçekleştiğine işaret etmektedir.

Bağırsak mukozasında Goblet hücrelerinin ilk olarak şekillenmeye başladıkları zamanlarla ilgili olarak balık türlerinde farklı bulgular elde edilmiştir. *Acipenser baeri*'nin (Gisbert vd., 1999) bağırsak mukozası üzerine yapılan çalışmada bağırsak mukozasında Goblet hücrelerin, ilk olarak kuluçkadan sonra 3.-4. günlerde gözlenmeye başladığı tespit edilirken, *Silurus glanis*'de (Kozaric vd., 2008) kuluçkadan sonra 5. günde, *Paralichthys californicus*'da (Gisbert vd., 2004) kuluçkadan sonra 13. günde, *Dicentrarchus labrax*'da ise (Garcia Hernandez vd., 2001) kuluçkadan sonra 25. günde gözlenmeye başladığı ifade edilmiştir. Buna ek olarak kuluçkadan sonra 30 günlük *Paralabrax maculatofasciatus* (Pena vd., 2003) ve kuluçkadan sonra 42 günlük *Paralichthys californicus* (Gisbert vd., 2004) larvaları üzerine yapılan çalışmalarda Goblet hücre miktarının, ön bağırsakta arka bağırsağa oranla daha fazla olduğu tespit edilmiştir. Benzer bulgu bu çalışmada da 45 günlük balıkların bağırsak mukozasında kaydedildi. Buna karşın kuluçkadan sonra 21 günlük *Chondrostoma nasus* (Sysa vd., 2006) ve kuluçkadan sonra 19 günlük *Silurus glanis* (Kozaric vd., 2008) üzerine yapılan çalışmalarda Goblet hücre miktarının, arka bağırsaklarda ön bağırsaklara oranla daha yoğun olduğu bildirilmiştir.

Erişkin balıklar üzerine yapılan çalışmalarda bağırsak mukozasının, Goblet hücrelerinden zengin tek katlı prizmatik epitel ile örtülü olduğu bildirilmiştir

(Gargiulo vd., 1998, *Tilapia spp*; Albrecht vd, 2001, *L. friderici* ve *L. taeniofasciatus*; Suiçmez ve Ulus 2005, *Orthrias angorae steindachner*). Benzer bulgu, bu çalışmada da tespit edildi. Ancak bazı erişkin balıklar üzerine yapılan çalışmalarda (Grau vd., 1992; Murray vd., 1996; Pedini vd., 2001) ön bağırsaklarından arka bağırsaklara doğru gidildikçe Goblet hücre miktarının arttığı ve Goblet hücrelerin miktarındaki bu artışın, bağırsak mukozasının korunması ve besin artıklarının kolayca dışarıya atılmasında gerekli olduğu bildirilmesine karşın, bu çalışmada araştırmacıların (Grau vd., 1992; Murray vd., 1996; Pedini vd., 2001) bulgularının tersine, ön bağırsaklarda Goblet hücre miktarının, arka bağırsaklara oranla daha fazla olduğu gözlemlendi.

Bağırsak epitelinin hemen altında lamina propria ve submukoza bağ doku tabakalarının uzandığı, bu çalışmada olduğu gibi diğer çalışmalarda da (Williams ve Nickol, 1989; Murray vd., 1996; Arellano vd., 2001b; Domeneghini vd., 2002; Kozaric vd., 2006) tespit edilmiştir. Buna ek olarak bu çalışmada gökkuşağı alabalıklarında lamina propria ve submukoza katmanlarının kan damarlarından zengin, gevşek bağ dokusundan meydana geldiği tespit edildi. Benzer sonuçlar, *P. coelestis* (Hall ve Bellwood, 1995), *Rachycentron canadum* (Romarheim vd., 2008) ve *Misgurnus mizolepis* (Park ve Kim, 2001) gibi balık türlerin üzerine yapılan çalışmalarda da elde edilmiştir. Buna karşın lamina propria ve submukoza katmanlarının, balığın türüne bağlı olarak yapısal farklılıklar gösterdiği ileri sürülmüştür. Murray vd. (1996), yaptığı çalışmada *Pleuronectus americanus* ve *P. ferruginea*'da lamina propria ve submukoza tabakalarının gevşek bir bağ dokudan meydana gelirken, *Hippoglossus hippoglossus*'da sıkı düzensiz bir bağ dokudan oluştuğunu bildirmişlerdir. Diğer taraftan çeşitli balık türlerinde (*Misgurnus mizolepis*, Park ve Kim, 2001; *Salmo salar*, Denstadli vd., 2004) bağırsakların lamina propria ve submukoza tabakaları arasında yoğun kollagen ipliklerin bir araya gelmesi ile oluşan stratum kompaktum katmanı bu çalışmada da gözlemlendi. Ayrıca stratum kompaktumun, bağırsak mukozasında kuluçkadan sonra 75.-120. günler arasında şekillendiği dikkati çekti. Bazı erişkin balıkların bağırsak mukozası üzerine yapılan çalışmalarda [*P. coelestis* (Hall ve Bellwood, 1995), *Oncorhynchus mykiss* (Powell vd., 1993) ve *Esox lucius* (Reite 1996); *Trichogaster leeri* (Leknes, 2007)]

lamina propria ve submukoza tabakaları içersinde bağ doku elemanlarına ek olarak yoğun eosinofilik granüler hücrelerin bulunduğu da ifade edilmiştir. Buna ek olarak Reite (1996), eosinofilik granüler hücrelerin, bağırsakların sirküler ve longitudinal kas demetlerinin arasında da yerleşim gösterdiğini bildirmiştir. Bu çalışmada da lamina propria ve submukoza bağ doku tabakaları ile tunika muskularin kas demetleri arasında yerleşim gösteren eosinofilik granüler hücrelere rastlandı.

Bağırsaklarda tunika muskularisin, içte sirküler ve dışta longitudinal olmak üzere iki düz kas tabakasından meydana geldiği pek çok erişkin balık türünde tespit edilmiştir (Hall ve Bellwood, 1995, *P. coelestis*; Murray vd., 1996; Albrecht vd., 2001; Rodriguez vd., 2005). Benzer bulgular bu tez çalışmasında gökkuşağı alabalıklarında da kaydedildi.

5.2. Histokimya

Bu çalışmada uygulanan histokimyasal boyama yöntemleri, kuluçkadan sonra 45. günden erişkin döneme gelinceye kadar geçen süre boyunca sindirim kanalı mukozasındaki histokimyasal değişimleri ortaya koymuştur. Elde edilen bulgular, genç dönemlere ait balıkların sindirim kanalının histokimyasal özellikler bakımından erişkinlerin sindirim kanalına benzediğini göstermiştir.

Balıklarda sindirim kanalının, kuluçkadan hemen sonra histolojik olarak farklılaşmamış, iki ucu kapalı düz bir tüp şeklinde olduğu, gelişim ile birlikte yapısal ve fonksiyonel olarak farklılaşarak kanal boyunca çeşitli mukosubstanslar salgılamaya başladığı bildirilmiştir (Boulhic ve Gabaudan, 1992; Veggetti vd. 1999; Elbal vd., 2004; Ostaszewska, 2005).

5.2.1. Özofagus histokimyası

Histolojik çalışmalar, özofagus mukozasında Goblet hücrelerinin ağız ve anüsün açılması ve balığın kısmi olarak dışardan beslenmeye geçmesi ile birlikte şekillenmeye başladığını göstermiş (Boulhic ve Gabaudan, 1992; Ribeiro vd., 1999)

ve *Acipenser baeri* (Gisbert vd., 1999) ve *Pagellus erythrinus*'nin (Micale vd., 2006) özofagus mukozasında ilk şekillenen Goblet hücrelerinin, mukosubstans içermediğini gelişim ile birlikte fonksiyonel hale gelerek çeşitli mukosubstanslar sentezlemeye başladıklarını ortaya koymuştur. Garcia Hernandez vd. (2001) de *Dicentrarchus labrax* üzerinde yaptıkları çalışmada araştırmacıların (Gisbert vd. 1999; Micale vd. 2006) bu görüşünü destekleyen bulgular elde etmişlerdir. Çalışmalarında (Garcia Hernandez vd., 2001), özofagus epitelinin bazalinde şekillenen ilk Goblet hücrelerinin salgı granülleri içermediğini, epitelinin yüzeyine doğru göç ettikçe Goblet hücrelerinin olgunlaştıklarını ve sitoplazmalarında salgı granüllerinin oluşmaya başladığını, olgunlaşmış Goblet hücrelerinin ise sitoplazmalarında farklı özellikte mukosubstans içeren çok sayıda salgı granülünün bulunduğunu tespit etmişlerdir. Özofagus mukozasında şekillenen ilk fonksiyonel Goblet hücrelerin, sadece nötral mukosubstans içerdikleri, gelişim ile birlikte asidik, sülfatlı asidik ve karboksilatlı asidik mukosubstanslar da içermeye başladıkları ifade edilmiştir (Gisbert vd., 1999). Buna karşın Elbal vd. (2004), *Sparus aurata*'ın özofagus mukozasındaki ilk fonksiyonel Goblet hücrelerin sadece asidik mukosubstans içerdikleri, gelişim ile birlikte nötral mukosubstans da içerdiklerini tespit etmişlerdir. Çeşitli juvenil balık türlerinin [*Umbrina cirrosa* (kuluçkadan sonra 44. günlük) (Parillo vd., 2004), *Paralichthys californicus* (kuluçkadan sonra 42 günlük) (Gisbert vd., 2004), *Melanogrammus aeglefinus* (kuluçkadan sonra 63 günlük) (Hamlin vd., 2000), *Sparus aurata*'nın (kuluçkadan sonra 69 günlük) (Elbal vd., 2004)] özofagus mukozası üzerine yapılan çalışmalarda ise Goblet hücrelerinin, yoğun nötral ve asidik mukosubstansa ek olarak az yoğun sülfatlı asidik, güçlü sülfatlı asidik ve karboksilatlı asidik mukosubstans içerdikleri tespit edilmiştir. Benzer bulgular bu çalışmada kuluçkadan sonra 45 günlük balıkların özofagus mukozasında da gözlemlendi. Diğer taraftan kuluçkadan sonra 44 günlük *Umbrina cirrosa*'nın özofagus mukozasına nötral ve asidik mukosubstansların dağılımını belirlemek için PAS/AB boyama yöntemi uygulandığında özofagus Goblet hücrelerinin, hem AB hem de PAS ile pozitif [PAS/AB (+)] reaksiyon verdiği tespit edilmiş, ancak Goblet hücrelerinde AB boyamanın PAS boyamaya oranla daha baskın olduğu gözlenmiştir (Parillo vd., 2004). Bu çalışmada da Parillo vd. (2004)'nin bulgularına benzer olarak Goblet hücrelerinin, PAS/AB (+) reaksiyon verdiğinin belirlenmesine karşın, bazı Goblet

hücrelerinde AB (+), bazılarında ise PAS (+) mukosubstansın daha baskın olduğu gözlemlendi.

Erişkin balıkların özofagus mukozasındaki (Pedini vd., 2001, *Umbrina cirrosa*; Chatchavalvanich vd., 2006, *Himantura signifer*; Diaz vd., 2006, *Odontesthes bonariensis*; Diaz vd., 2008a, *Micropogonias furnieri*) Goblet hücrelerinin, yoğun nötral, asidik ve az yoğun sülfatlı asidik, güçlü sülfatlı asidik ve karboksilatlı asidik mukosubstans içerdiği tespit edilmiştir. Benzer bulgular, bu çalışmada erişkin gökkuşağı alabalıklarında da gözlemlendi. Çeşitli erişkin balık türleri [*Himantura signifer* (Chatchavalvanich vd., 2006); *Cynoscion guatucupa* (Diaz vd., 2008b); *Umbrina cirrosa* (Pedini vd., 2001)] üzerine yapılan çalışmalarda özofagus Goblet hücrelerinin, PAS/AB (+) olarak boyandığı tespit edilmiştir. Buna ek olarak Pedini vd. (2001), özofagus Goblet hücrelerinin PAS/AB (+) boyanma özelliği göstermelerine karşın, bu hücrelerin çoğunda AB (+) mukosubstansın, az sayıdaki diğer bazı Goblet hücrelerinde ise PAS (+) mukosubstansın daha baskın olduğunu ileri sürmüşlerdir. Bu çalışmada da araştırmacıların (Pedini vd., 2001; Chatchavalvanich vd., 2006; Diaz vd., 2008b) bulgularıyla uyumlu bulgular elde edildi ve Goblet hücrelerin bazılarında AB boyanmanın, diğer bazılarında ise PAS boyanmanın daha baskın olduğu gözlemlendi. Spicer ve Schulte (1992), kombine histokimyasal boyama yöntemleri ile farklı boyanma özellikleri gösteren Goblet hücrelerinin, farklı tiplerde hücreler olmadığını, bu durumun farklı olgunluk aşamalarındaki Goblet hücrelerinin histokimyasal karakterinden kaynaklandığını ifade etmişlerdir.

5.2.2. Mide histokimyası

Balıklarda midenin, sindirim kanalının kuluçka sonrası gelişimi sırasında şekillenen son organ olduğu bildirilmektedir (Gisbert vd., 2004; Infante ve Cahu, 2001; Pena vd., 2003). Larval *Pleuronectes ferruginea* (Baglole vd. 1997) ve *Dicentrarchus labrax*'da (Garcia Hernandez vd. 2001) gelişmekte olan mide mukozası üzerine yapılan çalışmalarda mukozayı örten kübik-prizmatik epitel hücrelerinin, sadece nötral mukosubstans içerdiği bildirilmiştir. Juvenil *Sander luciperca* (kuluçkadan

sonra 20-30 günlük) (Ostaszewska, 2005) ve *Sparus aurata*'da (kuluçkadan sonra 60-69 günlük) (Elbal vd., 2004) da mide epitel hücrelerinin, sadece nötral mukosubstans içerdiklerinin bildirilmesine karşın, *Umbrina carrosa* (kuluçkadan sonra 44 günlük) (Parillo vd., 2004), *Dicentrarchus labrax* (kuluçkadan sonra 55 günlük) (Garcia Hernandez vd., 2001) ve bu çalışmada gökkuşağı alabalıklarının (kuluçkadan sonra 45 günlük) midesinde epitel hücrelerinin, hem nötral hem de asidik mukosubstans içerdikleri gözlenmiştir. Bu çalışmada ayrıca 45 günlük gökkuşağı alabalıklarında mide epitel hücrelerinin, az yoğun karboksilatlı ve sülfatlı asidik mukosubstans içerdiği de gösterildi. PAS/AB kombine boyama yöntemiyle mide epitel hücrelerinin, kuluçkadan sonra 44 günlük *Umbrina cirrosa*'da hem AB hem de PAS ile boyanarak PAS/AB (+) boyanma özelliği gösterdiği tespit edilmiştir (Parillo vd. 2004). Benzer bulgu bu çalışmada da kaydedildi.

Diaz vd. (2008a), erişkin *Micropogonias furnieri*'nin mide mukozası üzerine yaptıkları çalışmada mide epitelinin, midenin farklı bölgelerinde farklı histokimyasal boyanma özelliği gösterdiğini ileri sürmesine karşın, çoğu balık türünde (Pedini vd., 2001, *Umbrina cirrosa*; Domeneghini vd., 2005, *Anguilla anguilla*; Carrasson vd., 2006, *Dentex dentex*; Diaz vd., 2008b, *Cynoscion guatucupa*) ve bu çalışmada bütün mide epitelinin benzer histokimyasal boyanma özelliği gösterdiği tespit edilmiştir. Erişkin *Sparus aurata* (Domeneghini vd., 1998), *Esox lucius* (Petrinec vd., 2005) ve *Tilapia spp* (Scocco vd., 1996) gibi balık türlerinde mide epitel hücrelerinin, yoğun nötral ve asidik mukosubstans bulundurduğu tespit edilmiştir. Benzer bulguların bu çalışmada da elde edilmesine karşın, *Cynoscion guatucupa*'da mide epitelinin asidik mukosubstanslar içermediği (Diaz vd., 2008b), *Engraulis anchoita*'da ise az yoğun asidik mukosubstans (Diaz vd., 2003) içerdiği ileri sürülmüştür. Diğer taraftan mide mukozasındaki asidik mukosubstansın karakterini belirlemeye yönelik çalışmalarda *Umbrina cirrosa*'da (Pedini vd., 2001) mide epitel hücrelerinin, az yoğun sülfatlı asidik mukosubstans içerdiği, güçlü sülfatlı mukosubstans ise içermediği ifade edilmiştir. Buna karşın bu çalışmada, gökkuşağı alabalıklarında mide epitel hücrelerinin az yoğun sülfatlı asidik ve güçlü sülfatlı asidik mukosubstans içerdiği gözlemlendi. Nötral ve asidik mukosubstansın birlikte lokalizasyonunun belirlenmesi için PAS/AB boyama yöntemi uygulandığında *Tilapia spp* (Scocco vd., 1996) ve

Cynoscion guatucupa'da (Diaz vd., 2008b) mide epitel hücrelerinin PAS/AB (+) boyanma özelliği gösterdiği, *Anguilla anguilla* (Domeneghini vd., 2005) ve *Umbrina cirrosa*'da (Pedini vd., 2001) ise mide epitel hücrelerinin, PAS/AB (+) boyanma özelliği göstermelerine karşın PAS boyamanın daha baskın olduğu ifade edilmiştir. Ancak bu çalışmadan elde edilen bulgular Scocco vd. (1996) ve Diaz vd. (2008b)'nin bulgularını desteklemiş ve mide epitel hücrelerinin, PAS/AB (+) karaktere sahip olduğunu ve hücrelerde nötral mukosubstanslar ile asidik mukosubstansların eşit yoğunlukta olduğunu ortaya koymuştur.

Mide şekillendikten sonra mide mukozasında oluşmaya başlayan mide bezlerinin, histokimyasal özellikleriyle ilgili olarak farklı balık türlerinden farklı bulgular elde edilmiştir. Mide bezlerinin, kuluçkadan sonra 46 günlük *Pleuronectes ferruginea*'da mukosubstans içermediğinin bildirilmesine karşın (Bagloli vd., 1997), kuluçkadan sonra 30 günlük *Acipenser baeri*'de nötral mukosubstans içerdiği bildirilmiştir (Gisbert vd., 1999). Sanchez-Amaya vd. (2007) ise kuluçkadan sonra 30 günlük *Pargus auriga*'da mide bezlerinin nötral mukosubstansa ek olarak, asidik ve karboksilatlı asidik mukosubstans da içerdiğini ileri sürmüşlerdir. Bu çalışmada da Gisbert vd. (1999)'nin bulgularıyla uyumlu olarak kuluçkadan sonra 45 günlük balıklarda mide bezlerinin sadece nötral mukosubstans içerdiği gözlemlendi.

Erişkin balıklar üzerine uygulanan çalışmalarda da mide bezlerinin, histokimyasal boyamalar ile farklı reaksiyonlar verdiği gözlenmiştir. Mide bezlerinin, erişkin *Umbrina cirrosa*'da (Pedini vd., 2001) az yoğun nötral ve asidik mukosubstans içerdiğinin bildirilmesine karşın, *Engraulis anchoita* (Diaz vd., 2003) ve *Micropogonias furnieri*'de (Diaz vd., 2008a) sadece yoğun nötral mukosubstans içeriği bildirilmiştir. Diğer taraftan Petrinc vd. (2005), *Esox lucius* ve *Silurus glanis*'in mide mukozası üzerine yaptığı çalışmada mide bezlerinin, uygulanan hiçbir histokimyasal boyama ile reaksiyon vermediği ileri sürülmüştür. Bu çalışmada ise Diaz vd. (2003, 2008a)'nin *Engraulis anchoita* ve *Micropogonias furnieri*'dan elde ettikleri bulgularıyla uyumlu olarak mide bez epitel hücrelerinin sadece yoğun nötral mukosubstans içerdiği tespit edildi. Mide bezleri üzerine PAS/AB kombine boyama yöntemi uygulandığında *Engraulis anchoita* (Diaz vd., 2003) ve *Cynoscion*

guatucupa'da (Diaz vd., 2008b) bez epitel hücrelerinin, PAS/AB (+) boyanma özelliği gösterdiği bildirilmiştir. Benzer sonuçlar sunulan çalışmada da elde edildi.

5.2.3. Bağırsak histokimyası

Gerek larval gerekse erişkin balıkların bağırsak mukozası üzerine histokimyasal çalışmalarda histokimyasal boyama yöntemleri ile sadece bağırsak glikokaliksi ve Goblet hücrelerinin reaksiyon verdiği tespit edilmiştir. Juvenil balık türlerinde (*Solea senegalensis*, *Sparus aurata* ve *Pagrus auriga*) (Ribeiro vd., 1999; Elbal vd., 2004; Sanchez-Amaya vd., 2007), glikokaliksin sadece nötral mukosubstans içerdiği bildirilmiştir. Benzer bulguların bu çalışmada 45 günlük balıklarda da tespit edilmesine karşın, Ostaszewska (2005), juvenil *Sander lucioperca*'da glikokaliksin nötral mukosubstansa ek olarak asidik mukosubstans da içerdiğini ileri sürmüştür. Bununla birlikte juvenil *Pleuronectes ferruginea*'nın bağırsak mukozasında glikokaliksin PAS/AB (+) boyanma karakteri gösterdiği tespit edilmiştir (Baglolle vd., 1997). Benzer bulgu, bu çalışmada da elde edildi.

Çeşitli erişkin balık türleri [*Tilapia spp (nilotica x mossambica x zillii)*, *Himantura signifer* (Scocco vd., 1997; Chatchavalvanich vd., 2006)] üzerine yapılan çalışmalarda ise glikokaliksin yoğun nötral ve asidik mukosubstans içerdiği bildirilmiştir. Buna karşın *Umbrina cirrosa*'da (Pardini vd., 2001) ve bu çalışmada gökkuşağı alabalıklarında glikokaliksin sadece yoğun nötral mukosubstans içerdiği tespit edilmiştir. Bununla birlikte glikokaliksin, *Umbrina cirrosa*'da (Pardini vd., 2001) sadece PAS (+), *Tilapia spp (nilotica x mossambica x zillii)*'de (Scocco vd., 1997) ise PAS/AB (+) boyanma karakteri gösterdiği tespit edilmiştir. Bu çalışmada da Scocco vd. (1997)'nin bulgularıyla uyumlu olarak glikokaliksin PAS/AB (+) boyanma karakterine sahip olduğu görüldü.

Kuluçkadan hemen sonra bağırsak mukozasında şekillenmeye başlayan Goblet hücreleri ile ilgili olarak *Solea solea*'da ilk fonksiyonel Goblet hücrelerinin, sadece asidik mukosubstans içerdikleri, gelişimle birlikte nötral mukosubstans da sentezlemeye başladıkları bildirilmiştir (Veggetti vd., 1999). Buna karşın Ribeiro vd.

(1999), *Solea senegalensis*'in bağırsak mukozasında ilk şekillenen Goblet hücrelerinin, sadece nötral mukosubstans içerdiklerini, gelişim ile birlikte asidik mukosubstans sentezlenmeye başladıklarını tespit etmişlerdir. Juvenil balıklar üzerinde yapılan çalışmalarda ise bağırsak Goblet hücrelerinin histokimyasal özellikleri ile ilgili olarak farklı balık türlerinde farklı sonuçlar elde edilmiştir. *Pleuronectes ferruginea* (kuluçkadan sonra 46 günlük), *Sander lucioperca* (kuluçkadan sonra 20-30 günlük) ve *Chondrostoma nasus*'da (kuluçkadan sonra 21 günlük) bağırsak Goblet hücrelerinin, sadece asidik mukosubstans içerdikleri bildirilirken (Bagloli vd., 1997; Ostaszewska, 2005; Sysa vd., 2006), kuluçkadan sonra 55 günlük *Dicentrarchus labrax*'da sadece nötral mukosubstans içerdikleri (Garcia Hernandez vd., 2001) tespit edilmiştir. *Paralichthys californicus* (kuluçkadan sonra 42 günlük) (Gisbert vd., 2004), *Melanogrammus aeglefinus* (kuluçkadan sonra 47 günlük) (Hamlin vd., 2000), *Sparus aurata* (kuluçkadan sonra 69 günlük) (Elbal vd., 2004) ve bu çalışmada bağırsak Goblet hücrelerinin yoğun nötral ve asidik mukosubstansa ek olarak az yoğun sülfatlı asidik, güçlü sülfatlı asidik ve karboksilatlı asidik mukosubstans içerdikleri de tespit edildi. Kuluçkadan sonra 30 günlük *Acipenser baeri*'de bağırsak Goblet hücrelerinin çoğunun PAS/AB (+) boyandığı, az sayıdaki Goblet hücrelerinin ise ya sadece PAS (+) ya da sadece AB (+) boyandığı ileri sürülmüştür (Gisbert vd., 1999). Bu çalışmada ise bağırsak Goblet hücrelerinin, PAS/AB (+) boyanma özelliği gösterdiği ancak bazı hücrelerde PAS boyanmanın, diğer bazı hücrelerde ise AB boyanmanın daha baskın olduğu tespit edildi. Bağırsak Goblet hücrelerinin, kombine boyama yöntemleriyle farklı boyanma özellikleri göstermelerindeki bu durumun, Goblet hücrelerin sitoplazmaları içinde bulunan farklı biyosentez aşamalarındaki mukosubstanslardan kaynaklandığı ileri sürülmüştür (Elbal ve Agulleiro, 1986; Harrison vd., 1987). Els ve Hennerberg (1990), yaptıkları çalışmada Elbal ve Agulleiro (1986) ve Harrison vd. (1987)'nin bu görüşünü destekleyecek bulgular elde etmişlerdir. Araştırmacılar (Els ve Hennerberg, 1990), hücrelerde mukosubstans biyosentezinin, protein makromolekülünün glikolizasyonu ve şekerin modifikasyonu olmak üzere iki farklı aşamadan meydana geldiğini bildirmişler ve buna bağlı olarak da mukosubstans biyosentezinin başlangıcında Goblet hücrelerinin, sadece protein makromolekülü içerdiklerinden dolayı histokimyasal boyamalar ile reaksiyon vermediklerini, protein

makromolekölünün glikolizasyona uğraması ile birlikte Goblet hücrelerinin PAS (+) boyanma özelliği kazandıklarını ve şeker molekülünün sülfatlı veya karboksilatlı gruplarla modifikasyona uğraması ile birlikte Goblet hücrelerinin AB ile de pozitif (+) reaksiyon verebileceğini ifade etmişlerdir.

Tilapia spp (Scocco vd., 1997), *Esox lucius*, *Silurus glanis* (Petrinec vd. 2005), *Himantura signifer* (Chatchavalvanich vd., 2006) ve *Umbrina cirrosa* (Pedini vd., 2001) gibi erişkin balık türlerinde uygulanan histokimyasal çalışmalarda ise bağırsak Goblet hücrelerinin, yoğun nötral, asidik, sülfatlı asidik ve karboksilatlı asidik mukosubstans içerdiği tespit edilmiştir. Benzer bulgular, bu çalışmada da kaydedildi. Bununla birlikte PAS/AB boyama yöntemi uygulandığında *Arrhamphus sclerolepis krefftii*'de Goblet hücrelerinin ya sadece AB (+) ya da sadece PAS (+) boyandığının bildirilmesine karşın (Tibbetts, 1997), *L. friderici*, *L. taeniofasciatus* (Albrecht vd., 2001) ve *Anguilla anguilla*'da (Domeneghini vd., 2005) çoğu Goblet hücrelerinin PAS/AB (+) boyandığı, az sayıdaki Goblet hücrelerinin ise ya sadece AB (+) ya da sadece PAS (+) boyandığı tespit edilmiştir. Çoğu erişkin balık türlerinde de (Scocco vd., 1997; Pedini vd., 2001; Chatchavalvanich vd., 2006) bütün bağırsak Goblet hücrelerinin sadece PAS/AB (+) boyanma karakteri gösterdiği belirlenmiştir. Araştırmacıların (Scocco vd., 1997; Pedini vd., 2001; Chatchavalvanich vd., 2006) bulgularıyla uyumlu bulgular bu çalışmada da elde edildi, ancak bazı Goblet hücrelerinde AB, bazılarında ise PAS boyanmanın daha baskın olduğu gözlemlendi.

5.3. İmmunohistokimya

Bu çalışmada, farklı gelişim dönemlerindeki gökkuşağı alabalıklarının sindirim kanalı mukozasında gastrin, kolesistokinin, serotonin, somatostatin ve glukagon içeren endokrin hücrelerin, bölgesel dağılımları, göreceli yoğunlukları ve gelişimsel farklılıkları tespit edildi. Endokrin hücrelerin, sindirim kanalının farklı bölgelerinde, farklı yoğunluklarda lokalize oldukları gözlemlendi. Buna ek olarak, genç dönemlerdeki balıkların sindirim kanalındaki endokrin hücrelerin dağılım ve yoğunluklarının, erişkinlerdekine benzer olduğu belirlendi.

Balıkların sindirim kanalı mukozası üzerine endokrin hücrelerin yerleşimlerini ve yoğunluklarının belirlenmesine yönelik immunohistokimyasal (Barrenechea vd. 1994; Domeneghini vd., 1999; Youson vd., 2001), immunofluoresans (Gomez-Visus vd., 1998; Bosi vd., 2004) ve elektron mikroskopik (Coetzee vd., 1991; Hernandez vd., 1994; Kiliaan vd., 1997) çalışmalar gerçekleştirilmiştir. Bu çalışmalarda, balıkların sindirim kanalı mukozasında çeşitli endokrin hücrelerin varlığı belirlenmiştir. Endokrin hücrelerin bazılarının bir apikal sitoplazmik uzantı ile sindirim kanalının lumenine kadar uzandığı görülmüş (Pan vd., 2000, Bosi vd., 2004) ve bu tip endokrin hücreler, açık tip (open-type) hücre olarak isimlendirilmiştir. Diğer bazı endokrin hücreler ise sindirim kanalı epitelinin bazalinde yerleştikleri ve organın lumenine kadar uzanan bir apikal sitoplazma uzantısına sahip olmadıkları için kapalı tip (closed-type) hücreler olarak adlandırılmışlardır. Bu çalışmada, gökkuşağı alabalığının sindirim kanalı mukozasında endokrin hücrelerin çoğunun açık tip hücrelerin morfolojik özelliklerine sahip olduğu belirlendi, ancak az sayıdaki endokrin hücrenin ise sindirim kanalı lumenine ulaşamayarak kapalı tip hücre şekline sahip olduğu görüldü. Ancak sunulan çalışmada belirlenen endokrin hücrelerin kapalı ya da açık tip morfolojiye sahip olmalarının, kesitin açısından kaynaklanıyor olabileceği fikri de oluştu. Barrenechea vd. (1994) ve Yui vd. (1990)'nin çalışmalarında da bu görüşü destekleyen bulgular elde edilmiş; Barrenechea vd. (1994), *O. mykiss*'in sindirim kanalı mukozasında tespit ettiği toplam 8 farklı endokrin hücrenin ve Yui vd. (1990), *Chimaera monstrosa*'nın sindirim kanalı mukozasında tespit ettiği toplam 7 farklı endokrin hücrenin tamamının açık tip hücre şekline sahip olduğu ileri sürülmüştür.

5.3.1. Serotonin IR hücreler

Serotonin IR hücrelerin, balıkların sindirim kanalı mukozasında ilk şekillendiği dönemi belirlemek için yapılan bir çalışmada (Reinecke vd. 1997), *Scophthalmus maximus* mide mukozasında bu hücrelerin ilk defa kuluçkadan sonra 10. günde tespit edildiği bildirilmiştir. Garcia Hernandez vd. (1994) ise *Dicentrarchus labrax*'da yaptıkları çalışmada serotonin IR hücreleri ilk kez kuluçkadan sonra 5. günde henüz farklılaşmamış sindirim kanalının posterior bölgesinin epitelinde kuluçkadan sonra

40.-46. günler arasında mide mukozasında ve kuluçkadan sonra 55.-60. günler arasında mide bezlerinde tespit etmişlerdir. Bu çalışmada da kuluçkadan sonra 45. günde serotonin IR hücrelerin gökkuşağı alabalıklarının mide epitelinde yerleşim gösterdiği belirlendi. Fakat Garcia Hernandez vd. (1994)'nin bulgularının tersine, bu çalışmada gelişimin hiçbir döneminde mide bezlerinde yerleşim gösteren serotonin IR hücrelere rastlanmadı.

Erişkin *Coreoperca herzi*'de serotonin IR hücrelerin, mide epiteli ve mide bezleri ile ön ve arka bağırsak epitelinde dağılım gösterdiği bildirilmiştir (Lee vd., 2004). Buna karşın erişkin *O. mykiss* (Barrenechea vd., 1994) ve *Oreochromis niloticus*'un (Tarakçı vd., 2005) sindirim kanalı üzerine yapılan çalışmalarda serotonin IR hücrelerin, sadece mide mukozasında yerleşim gösterdiği tespit edilmiştir. Barrenechea vd. (1994) ve Tarakçı vd. (2005)'nin bulgularına benzer bulgular bu çalışmada da elde edildi. Diğer taraftan Çınar vd. (2001), *Stizostedion lucioperca*'da serotonin IR hücrelerin miktarının, midenin kardiya bölgesine oranla, fundus ve pilorus bölgelerinde daha fazla olduğunu bildirmişlerdir. Bu çalışma, Çınar vd. (2001)'nin serotonin IR hücrelerin yoğunluklarıyla ilgili bu bulgularını doğrulamış, ancak serotonin IR hücrelerin en yoğun olarak midenin pilorus bölgesinde bulunduğunu göstermiştir.

Buna ek olarak serotonin immunreaktivitesinin, bazı larval ve erişkin balık türlerinin (Yui vd., 1990; Reinecke vd., 1997; Pan vd. 2000) sindirim kanalı mukozasında lamina propria ve submukoza bağ doku katmanlarında ve tunika muskularisin kas demetleri arasında uzanan gastro-enterik sinir tellerinde de geniş bir dağılım gösterdiği tespit edilmiştir. Buna karşın bu çalışmada gelişimin hiçbir döneminde sindirim kanalı mukozasında serotonin immunreaktivitesi gösteren sinir tellerine rastlanmadı. Ancak bağırsaklarda lamina propria ve submukoza katmanları içerisinde yerleşim gösteren bazı hücrelerin serotonin immunreaktivitesi gösterdiği gözlemlendi.

5.3.2. Glukagon IR hücreler

Glukagon IR hücrelerin *Scophthalmus maximus*'un sindirim kanalı mukozasında ilk kez kuluçkadan sonra 5. günde gözlendiği bildirilmiştir (Reinecke vd., 1997). *Dicentrarchus labrax*'ın sindirim kanalı üzerine yapılan başka bir çalışmada ise glukagon IR hücrelerin, ilk kez kuluçkadan sonra 25.-46. günler arasında bağırsak mukozasında gözlenmeye başladığı bildirilmiş, kuluçkadan sonra 40.-46. günler arasında mide epitelinde ve kuluçkadan sonra 55.-60. günler arasında da mide bezlerinde bu IR hücrelerin ilk kez gözlenmeye başladığı ifade edilmiştir (Garcia Hernandez vd., 1994). Bu çalışmada Garcia Hernandez vd. (1994) ile uyumlu olarak kuluçkadan sonra 45. günde bağırsak epitelinde glukagon IR hücreler tespit edildi. Ancak glukagon IR hücrelere, gelişimin hiçbir döneminde mide epitelinde ya da mide bezlerinde rastlanmadı.

Erişkin balık türleri üzerinde yapılan çoğu çalışmada da glukagon IR hücrelerin, balıkların sadece bağırsak mukozasında yerleşim gösterdiği tespit edilmiştir. Tarakçı ve Köprücü (2002) ve Lee vd. (2004), *O. mykiss* ve *Coreoperca herzi*'nin sindirim kanalı mukozası üzerine yaptıkları çalışmada glukagon IR hücrelerin, sadece ön bağırsak epitelinde dağılım gösterdiğini ileri sürmüşlerdir. Buna karşın, *Oreochromis niloticus* (Tarakçı vd., 2005), *Salmo trutta*'nın (Bosi vd., 2004) sindirim kanalı üzerine uygulanan çalışmalarda ve gökkuşağı alabalıkları üzerine uygulanan bu çalışmada glukagon IR hücrelerin, hem ön bağırsaklarda hem de arka bağırsaklarda yerleşim gösterdiği tespit edildi. Bununla birlikte Bosi vd. (2004), *Salmo trutta*'nın sindirim kanalında glukagon IR hücrelerin miktarının ön bağırsaklardan arka bağırsaklara doğru azaldığını bildirmiş, aynı zamanda bu hücrelerin bağırsaklarda mukozal katlanmaların üst yarısında lokalize olduklarını ifade etmişlerdir. Bu çalışmada da Bosi vd. (2004)'nin bulgularıyla uyumlu olarak glukagon IR hücrelerin, ön bağırsaklarda arka bağırsaklara oranla daha yoğun olduğu gözlendi. Bununla birlikte glukagon IR hücrelerin daha çok bağırsaklarda mukozal katlanmaların alt yarısında lokalize olduğu dikkati çekti.

Glukagon IR hücrelerin, çeşitli balıkların mide mukozasında lokalize olduklarına dair bulgular da bulunmaktadır. Elbal vd (1988), *Mugil saliens*'in ve Gomez-Visus vd. (1998), *Dicentrarchus labrax*'ın mide epitelinde glukagon IR hücrelerin varlığını tespit etmiş, buna ek olarak bu IR hücrelerin midede mukozal katlanmalarının alt yarısında ve mide bezlerinde lokalize olduklarını bildirmişlerdir. Ancak bu çalışmada glukagon IR hücrelerin, mide epitelinde yerleşim gösterdiğine dair bulgu elde edilemedi. Benzer bulgular aynı zamanda *Carassius auratus* (Pederzoli vd., 1996), *Protopterus annectens* (Tagliaferro vd., 1996) ve *Lepisosteus osseus*'ın (Groff ve Youson, 1997) sindirim kanalı üzerine uygulanan çalışmalarda da elde edilmiştir.

5.3.3. Gastrin ve CCK IR hücreler

Gastrin ve CCK IR hücrelerin, balıkların sindirim kanalındaki gelişimleriyle ilgili olarak farklı balık türlerinde farklı bulgular elde edilmiştir. *Dicentrarchus labrax*'ın sindirim kanalı üzerine yapılan çalışmada hem gastrin hem de CCK IR hücrelerin, ilk kez kuluçkadan sonra 9.-15. günlerde bağırsak epitelinde gözlemlendiği bildirilmiş (Garcia Hernandez vd., 1994), buna karşın *Scophthalmus maximus* üzerine yapılan diğer bir çalışmada ise gastrin/CCK IR hücrelerin ilk kez kuluçkadan sonra 11. günde hem mide hem de bağırsak epitelinde tespit edildiği ifade edilmiştir (Reinecke vd., 1997). Bununla birlikte Kamisaka vd. (2003), kuluçkadan çıkıştan hemen sonra *Plecoglossus altivelis*'in orta bağırsak epitelinde CCK IR hücreleri tespit ettiklerini bildirmişlerdir. Kamisaka vd. (2001), *Hippoglossus hippoglossus* sindirim kanalı üzerine yaptıkları çalışmada ise CCK IR hücreleri ilk kez kuluçkadan sonra 45. günde tespit ettiklerini bildirmişler, kuluçkadan sonra 52.-66. günlerde ise bu IR hücrelerin miktarında bir artışın meydana geldiğini ifade etmişlerdir. Sunulan çalışmada gelişimin hiçbir döneminde balıkların sindirim kanalı epitelinde gastrin veya CCK immunreaktivitesi gösteren hücelere rastlanmadı. Ancak sindirim kanalı bağ dokusu içersinde yerleşim gösteren bazı hücrelerin, gastrin ve CCK immunreaktivitesi gösterdikleri belirlendi.

Erişkin balıkların sindirim kanalı üzerine yapılan pek çok çalışmada ise gastrin ve CCK IR hücrelerin, balıkların mide ve bağırsak mukozasında yerleşim gösterdiği

ifade edilmiştir. Çınar vd. (2001), *Stizostedion lucioperca*'da gastrin IR hücreleri mide ve ön bağırsak epiteli ile mide bezlerinde, CCK IR hücreleri fundus, pilorus ve ön bağırsak epiteli ile fundus ve pilorus bezlerinde tespit ettiklerini bildirmişlerdir. *O. mykiss*'in sindirim kanalı mukozası üzerine yapılan çalışmalarda ise gastrin IR hücrelerin sadece midenin pilorus epitelinde yerleşim gösterdiği tespit edilmiştir (Barrenechea vd., 1994; Tarakçı ve Köprücü, 2002). Diğer taraftan gastrin ve CCK hormonlarının, aynı düzenleyici peptid ailesinin üyeleri olduğu ve bununla birlikte bu iki hormonun benzer C-terminal tetrapeptid dizilimine (Trp-Met-Asp-Phe-NH₂) sahip olmalarından dolayı, immunohistokimyasal çalışmalarda aynı endokrin hücrenin hem gastrin hem de CCK immunreaktivitesi gösterdiği ifade edilmiştir (Himick ve Peter, 1994). Gastrin ve CCK immunreaktivitesinin, balıkların sindirim kanalı mukozasında aynı endokrin hücre içersinde bulunduğu dair bulgular *Gadus morhua*, *O. mykiss* ve *Scophthalmus maximus*'un sindirim kanalı üzerinde yapılan çalışmalarda tespit edilmiştir (Jönsson vd, 1987; Barrenechea vd., 1994; Reinecke vd., 1997). Ancak araştırmacıların (Jönsson vd, 1987; Barrenechea vd., 1994; Reinecke vd., 1997; Çınar vd., 2001; Tarakçı ve Köprücü, 2002) çeşitli balıklardan elde ettikleri bulgularının tersine, bu çalışmada erişkin balıkların bütün sindirim kanalı epiteli boyunca gastrin yada CCK immunreaktivitesi gösteren hücrelere rastlanmamıştır. Benzer olarak Tarakçı vd. (2005) de *Oreochromis niloticus*'un sindirim kanalı mukozasında gastrin/CCK IR hücrelerin bulunmadığını bildirmişlerdir. Ancak bu çalışmada, erişkin gökkuşağı alabalıklarının sindirim kanalı mukozasında lamina propria ve submukoza katmanları ile tunika muskularisdeki kas demetlerinin arasında yerleşim gösteren bazı hücrelerin, gastrin ve CCK antiserumları ile immunreaksiyon verdiği belirlenmiştir.

Diğer taraftan gastrin ve CCK immunreaktivitesinin çeşitli balık türlerinde sindirim kanalının gastro-enterik sinir tellerinde (Yui vd., 1990, *Chimaera monstrosa*; Himick ve Peter, 1994, *Carassius auratus*) ve beyinde (Himick ve Peter, 1994, *Carassius auratus*) de lokalize oldukları tespit edilmiştir. Bu çalışmada sindirim kanalı mukozasında gastrin yada CCK immunreaktivitesi gösteren gastro-enterik sinir tellerine rastlanmadı.

5.3.4. Somatostatin IR hücreler

Bu çalışmada gelişimin hiçbir döneminde sindirim kanalının çalışılan bölgelerinin mukozasında somatostatin IR hücrelere rastlanmazken, *Dicentrarchus labrax*'ın sindirim kanalı mide epitelinde somatostatin IR hücrelerin ilk kez kuluçkadan sonra 40.-46. günler arasında (Garcia Hernandez vd., 1994) ve *Scophthalmus maximus*'un mide ve bağırsak epitelinde kuluçkadan sonra 8. günde gözleendiği (Reinecke vd., 1997) bildirilmiştir.

Erişkin balıklar üzerine yapılan bazı çalışmalar, somatostatin IR hücrelerin balıkların sindirim kanalı mukozasında en geniş dağılım gösteren endokrin hücre olduğunu göstermiştir. Domeneghini vd. (2000), *Anguilla anguilla*'nın sindirim kanalı mukozasında somatostatin IR hücrelerin, arka bağırsaklar hariç bütün sindirim kanalı mukozası boyunca gözleendiğini bildirirlerken, Tagliafierro vd. (1996), *Protopterus annectens*'de somatostatin-IR hücrelerin bütün sindirim kanalı mukozası boyunca dağılım gösterdiğini ileri sürmüştür. Diğer taraftan bazı balık türlerinde ise somatostatin IR hücrelerin, sindirim kanalının farklı bölgelerinde lokalize olduğu ifade edilmiştir. Elbal vd. (1988; 1991), *Mugil saliens* ve *Sparus aurata*'nın sindirim kanalında somatostatin IR hücrelerin, sadece mide mukozasında lokalize olduğunu bildirmişlerdir. Bu çalışmada ise erişkin gökkuşığı alabalıklarının sindirim kanalı mukozasında somatostatin IR hücrelere rastlanmadı. Benzer olarak Pan ve Fang (1993), *Ctenopharyngodon idellus*'un sindirim kanalı üzerine yaptığı çalışmada da somatostatin IR hücrelerin bulunmadığını ileri sürmüşlerdir. Bununla birlikte somatostatin IR hücrelerin varlığı ile ilgili olarak aynı balık türü üzerinde yapılan çalışmalarda çelişkili bulgular tespit edilmiştir. Rombout vd. (1986), *Barbus conchoni*'da somatostatin IR hücrelerin sindirim kanalı mukozasında yerleşim gösterdiğini bildirmelerine karşın, Abad vd. (1987) aynı balık türünün sindirim kanalı mukozasında somatostatin IR hücrelerin bulunmadığını bildirmişlerdir. Benzer çelişki bu çalışmada materyal olarak kullanılan gökkuşığı alabalıklarında da gözlenmektedir. Beorlegui vd. (1992a) ve Barrenechea vd. (1994), somatostatin-IR hücrelerin gökkuşığı alabalıklarının bütün sindirim kanalı mukozası boyunca dağılım gösterdiğini bildirmesine karşın, bu çalışmada somatostatin IR hücrelere

gökkuşağı alabalıklarının sindirim kanalı mukozasında rastlandı. Endokrin hücrelerinin dağılımındaki bu farklılıklar, balıkların bulunduğu farklı çevre koşullarından kaynaklanabileceği gibi, çalışmada kullanılan antiserumun kaynağından ve duyarlılığından da kaynaklanıyor olabilir. Gomez-Visus vd. (1998)'nin *Dicentrarchus labrax*'ın sindirim kanalında elde ettiği bulgular bu görüşü desteklemiştir. Araştırmacılar (Gomez-Visus vd., 1998), insan/inek ve domuzdan elde edilen anti-glukagon serumlarını *Dicentrarchus labrax*'ın mide mukozası üzerine uyguladığında her iki antiserumla da glukagon IR hücrelerin işaretlendiğini bildirmiş, fakat anti-human/bovine glukagon antiserumu ile reaksiyon veren endokrin hücre sayısının, anti-porcine glukagon antiserumu ile reaksiyon verenden daha fazla olduğunu gözlemlemiştir. Bu sonuçlar, antiserumların kaynağının ve duyarlılığının endokrin hücrelerin sayısını etkilediğini açık bir şekilde göstermektedir.

Sonuç olarak, farklı gelişim dönemlerindeki gökkuşağı alabalıklarının sindirim kanalı mukozası üzerine uygulanan farklı işaretleme yöntemleri, kuluçkadan sonra 45 günlük bir balığa ait sindirim kanalının erişkinlerin sindirim kanalına histolojik, histokimyasal ve immunohistokimyasal olarak benzediğini göstermiştir. Sindirim kanalı mukozasını örten mukosubstansın, besin maddelerinin sindiriminde ve emiliminde görev aldığı ve endokrin hücrelerin sindirim kanalı faaliyetlerini düzenlediği göz önüne alınacak olursa bu durum, gökkuşağı alabalıklarının kuluçkadan sonra 45. günden itibaren, erişkinlere benzer bir sindirim kanalı aktivitesine sahip olduğunu göstermektedir. Buna ek olarak gökkuşağı alabalıklarında sindirim kanalının histolojik, histokimyasal ve immunohistokimyasal olarak diğer balık türlerine büyük ölçüde benzediği gözlenmiştir. Ancak farklı balık türleri arasında gözlenen bazı histolojik, histokimyasal veya immunohistokimyasal farklılıkların, balıkların beslenme alışkanlığından veya yaşadıkları farklı çevre koşullarından kaynaklanıyor olması muhtemeldir. Diğer taraftan endokrin hücrelerin herbirinin sindirim kanalının sadece belirli bölgelerinde yerleşim göstermeleri, bu hücrelerin sindirim kanalının farklı bölgelerinde görev aldıklarına işaret etmektedir.

6. KAYNAKLAR

- Abad, M. E., Binkhorst, F.M., Elbal, M.T., Rombout, J.H., 1987. A Comparative Immunocytochemical Study of The Gastro-Enteropancreatic (GEP) Endocrine System in a Stomachless and a Stomach Containing Teleost. *General and Comparative Endocrinology*, 66, 123-136.
- Abdulhadi, H.A.A., 2005. Some Comparative Histological Studies on Alimentary Tract of Tilapia Fish (*TilapiaSpilurus*) and Sea Bream (*Mylio cuvieri*). *Egyptian Journal of Aquatic Research*, 31, 387-397.
- Abol-Munafi, A.B., Liem, P.T., Van, M.V., Ambak, M.A., Effendy, A.W.M., Awang Soh, M., 2006. Histological Ontogeny of The Digestive System of Marble Goby (*Oxyeleotris marmoratus*) Larvae. *Journal of Sustainability Science and Management*, 1 (2), 79-86.
- Al-Hussaini, A. H., Kholy, A.A., 1953. On The Functional Morphology of The Alimentary Tract of Some Omnivorous Fish. *Proceedings of the Egyptian Academy of Sciences*, 4, 17–39.
- Albalat, A., Gutiérrez, J., Navarro, I., 2005a. Regulation of Lipolysis in Isolated Adipocytes of Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*): The Role of Insulin and Glucagon. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 142 (3), 347-354.
- Albalat, A., Gómez-Requeni, P., Rojas, P., Médale, F., Kaushik, S., Vianen, G. J., Van den Thillart, G., Gutiérrez, J., Pérez-Sánchez, J., Navarro, I., 2005b. Nutritional and Hormonal Control of Lipolysis in Isolated Gilthead Seabream (*Sparus aurata*) Adipocytes. *American Journal of Physiology - Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 289, R259-R265.

- Albrecht, M.P., Ferreira, M.F.N., Caramaschi, E. P., 2001. Anatomical Features and Histology of The Digestive Tract of Two Related Neotropical Omnivorous Fishes (Characiformes; Anostomidae). *Journal of Fish Biology*, 58, 419–430.
- Alpbaz, A.G., 2001. Deniz Balıkları Yetiştiriciliği. Ege Üniversitesi Basımevi, 335s. Bornova, İzmir.
- Alvarez, J.S., Hernández-Llamas, A., Galindo, J., Fraga, I., García, T., Villarreal, H., 2007. Substitution of Fishmeal with Soybean Meal in Practical Diets For Juvenile White Shrimp *Litopenaeus schmitti* (Pérez-Farfante & Kensley 1997). *Aquaculture Research*, 38 (7), 689-695.
- Anderson, T.A., 1986. Histological and Cytological Structure of The Gastrointestinal Tract of The Luderick, *Girella tricuspidata* (Pisces, Kyphosidae), in Relation to Diet. *Journal of Morphology*, 190 (1), 109 - 119
- Andrew, A., 1982. The APUD Concept: Where Has It Led Us? *Brit. Med. Bull.* 38, 221-225.
- Anonim, 2007. Su Ürünleri Üretim, Fiyat Ve Üretim Değerleri İstatistikleri. T.C. Tarım ve Köyişleri Bakanlığı, Tarımsal Üretim ve Geliştirme Genel Müdürlüğü, Yayın No: 7, 129s, Lodumlu, Ankara.
- Aral, O., Agragaç, C., Yigit, M., 1999. Gökkuşığı Alabalıklarının (*Oncorhynchus mykiss* W. 1792) Beslenmesinde Midye Eti Kullanımına İlişkin Bir Araştırma. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences* 23, 23-27.
- Arellano, J. M., Dinis, T., Sarasquete, C., 1999. Histomorphological Characteristics of The Intestine of The Senegal Sole, *Solea senegalensis*. *European Journal of Histochemistry*, 43, 121-133.

- Arellano, J.M., Storch, V., Sarasquete, C., 2001a. A Histological and Histochemical Study of The Oesophagus and Oesogaster of The Senegal Sole, *Solea Senegalensis*. European Journal of Histochemistry, 45, 279-94.
- Arellano, J.M., Storch, V., Sarasquete, C., 2001b. Histological and Histochemical Observations in The Stomach of The Senegal Sole, *Solea senegalensis*. Histology and Histopathology, 16, 511–521.
- Arellano, J.M., Storch, V., Sarasquete, C., 2004. Ultrastructure and Histochemical Study on Gills and Skin of The Senegal Sole, *Solea senegalensis*. Journal of Applied Ichthyology, 20, 452–460.
- Atay, D., 1995. Balık Üretim Tesisleri ve Planlaması. A.Ü.Ziraat Fakültesi. Yayın No: 1415, 247s. Ankara.
- Avşar, D., 2005. Balıkçılık Biyolojisi ve Popülasyon Dinamiği. Nobel yayınevi. 332s. Adana.
- Baeverfjord, G., Krogdahl, A., 1996. Development and Regression of Soybean Meal Induced Enteritis in Atlantic Salmon, *Salmo salar* L., Distal Intestine: A Comparison with The Intestines of Fasted Fish. Journal of Fish Diseases, 19 (5), 375-387.
- Baglole, C. J., Murray, H. M., Goff, G. P., Wright, G. M., 1997. Ontogeny of The Digestive Tract During Larval Development of Yellowtail Flounder: A Light Microscopic and Mucous Histochemical Study. Journal of Fish Biology, 51, 120–134.
- Bakke-McKellep, A.M., 1999. Intestinal Nutrient Absorption in Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) and Pathophysiological Response of The Intestinal Mucosa to Dietary Soybean Meal. Norwegian School of Veterinary Science, Doktora tezi, Oslo, Norway.

- Bakke-McKellep, A.M., Press, C.McL., Baeverfjord, G., Krogdahl, A., Landsverk, T., 2000. Changes in Immune and Enzyme Histochemical Phenotypes of Cells in The Intestinal Mucosa of Atlantic Salmon, *Salmo salar* L., with Soybean Meal Induced Enteritis. *Journal of Fish Disease*, 23, 115-127.
- Bansil, R., Turner, B.S., 2006. Mucin Structure, Aggregation, Physiological Functions and Biomedical Applications. *Current Opinion in Colloid & Interface Science*, 11 (2-3), 164-170.
- Barnabe, G., 1994. *Aquaculture Biology and Ecology Of Cultured Species*. Ellis horwood limited, 403s. London.
- Barnett, P., 2003. Somatostatin and Somatostatin Receptor Physiology. *Endocrine*, 20 (3), 255-264.
- Barrenechea, M.A., López, J., Martínez, A., 1994. Regulatory Peptides in Gastric Endocrine Cells of The Rainbow Trout *Oncorhynchus mykiss*: General Distribution and Colocalizations. *Tissue Cell*, 26, 309–321.
- Becerra, M., Manso, M.J., Rodríguez-Moldes, I., Anadón, R., 1995. Ontogeny of Somatostatin-Immunoreactive Systems in The Brain of The Brown Trout (Teleostei). *Anatomy and Embryology*, 191 (2), 119-137.
- Beorlegui, C., Martinez, A., Sesma, P., 1992a. Endocrine Cells and Nerves in The Pyloric Ceca and The Intestine of *Oncorhynchus mykiss* (Teleostei): An Immunocytochemical Study. *General and Comparative Endocrinology*, 86, 483-495.
- Beorlegui, C., Martínez, A., Sesma, P., 1992b. Some Peptide-Like Colocalizations in Endocrine Cells of The Pyloric Caeca and The Intestine of *Oncorhynchus mykiss* (Teleostei). *Cell and Tissue Research*, 269 (2), 353-357.

- Bilgüven, M., 2002. Yemler Bilgisi, Yem Teknolojisi Ve Balık Besleme. Akademisyen Yayınevi, no: 1. 446s. Mersin.
- Bisbal, G.A., Bengtson, D.A., 1995. Development of The Digestive Tract In Larval Summer Flounder. *Journal of Fish Biology*, 47 (2), 277-291.
- Bosi, G., Di Giancamillo, A., Arrighi, S., Domeneghini, C., 2004. An Immunohistochemical Study on The Neuroendocrine System In The Alimentary Canal of The Brown Trout, *Salmo trutta*, L., 1758. *General and Comparative Endocrinology*, 138 (2), 166-81.
- Boulhic, M., J. Gabaudan, 1992: Histological Study of The Organogenesis of The Digestive System and Swim Bladder Of The Docer Sole, *Solea solea* (Linneaus 1758). *Aquaculture*, 102, 373–396.
- Broglio, F., Gottero, C., Benso, A., Prodam, F., Volante, M., Destefanis, S., Guana, C., Muccioli, G., Papotti, M., van de Lely, A.J., Ghigo, E., 2003. Ghrelin and The Endocrine Pancreas. *Endocrine*, 22, 19–24.
- Brooks, S.A., Dwek, M.V., Schumacher, U., 2002. Functional and Molecular Glycobiology. BIOS Scientific Publishers Ltd. 256s. Oxford, UK.
- Bucke, D., 1971. The Anatomy and Histology of The Alimentary Tract of The Carnivorous Fish, The Pike, *Esox lucius* L. *Journal of Fish Biology*, 30, 421-431.
- Bureau, D.P., Harris, A.M., Cho, C.Y., 1999. Apparent Digestibility of Rendered Animal Protein Ingredients for Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 180, 345–358.

- Bureau, D.P., Harris, A.M., Cho, C.Y., 2000. Feather Meals and Bone Meals From Different Origins as Protein Sources in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 181, 281-291.
- Caballero, M.J., Izquierdo, M.S., Kjørsvik, E., Montero, D., Socorro, J., Fernández, A.J., Rosenlund, G., 2003. Morphological Aspects of Intestinal Cells From Gilthead Seabream (*Sparus aurata*) Fed Diets Containing Different Lipid Sources. *Aquaculture*, 225, 325–340.
- Caceci, T., El-Haback, H.A., Smith, S.A., Smith, B.J., 1997. The Stomach of *Oreochromis niloticus* Has Three Regions. *Journal of Fish Biology*, 50 (5), 939-952.
- Carlstedt, I., Sheehan, J.K., 1984. Macromolecular Properties and Polymeric Structure of Mucus Glycoproteins. *Ciba Found Symp.*, 109, 157-72.
- Carrasson, M., Grau, A., Dopazo, L.R., Crespo, S., 2006. A Histological, Histochemical and Ultrastructural Study of The Digestive Tract of *Dentex dentex* (Pisces, Sparidae). *Histology and Histopathology*, 21 (4-6), 579-593.
- Carson, F.L., 1997. Histotechnology, A self-instructional text. American Society for Clinical Pathology Press. 304s. Hong Kong.
- Chakrabarti, I., Gani, M.A., Chaki, K.K., Sur, R., Misra, K.K., 1995. Digestive Enzymes In 11 Freshwater Teleost Fish Species in Relation to Food Habits and Niche Segregation. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 112A, 167–177.
- Chatchavalvanich, K., Marcos, R., Poonpirom, J., Thongpan, A., Rocha, E., 2006. Histology of The Digestive Tract of The Freshwater Stingray *Himantura signifer* Compagno and Roberts, 1982 (Elasmobranchii, Dasyatidae). *Anatomy and Embryology*, 211 (5), 507-518.

- Chaudhri, O.B., Salem, V., Murphy, K.G., Bloom, S.R., 2008. Gastrointestinal Satiety Signals. *Annual Review of Physiology*, 70, 239-255.
- Clarke, A.J., Witcomb, D.M., 1980. A Study of The Histology and Morphology of The Digestive Tract of The Common Eel (*Anguilla anguilla*). *Journal of Fish Biology*, 16, 159–170.
- Coetzee, H.L., Nel, M.M., Swanepoel, J.H., Vanaswegen, G., 1991. Light, Electron Microscopic and Immunocytochemical Investigation of The Stomach Wall of The Tigerfish *Hydrocynus forskahlii*. *Journal of Morphology*, 208 (3), 311-321.
- Corfield, A. P., Myerscough, N., Longman, R., Sylvester, P., Arul, S., Pignatelli, M., 2000. Mucins and Mucosal Protection in The Gastrointestinal Tract: New Prospects for Mucins in The Pathology of Gastrointestinal Disease. *Gut*, 47, 589-594.
- Crawley, J. N., Corwin, R. L., 1994. Biological Actions of Cholecystokinin. *Peptides*, 15 (4), 731-755.
- Çınar, K., Diler, A., Boyacı, Ö., Bilgin, F., 1997. Histological Structure and Histochemical Characteristics of the Stomach of the *Salmo trutta macrostigma* and *Oncorhynchus mykiss*. *Turkish journal of Zoology*, 21, 503-508.
- Çınar, K., Diler, A., Bilgin, F., 2001. Sudak Balığı (*Stizostedion lucioperca* L., 1758) Gastrointestinal Kanalı Mukozasındaki Bazı Peptitlerin İmmunohistokimyasal Lokalizasyonu. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Science*, 25, 369-375.

- Çınar, K., Aksoy, A., Emre, Y., Aştı, R.N., 2008. The Histology and Histochemical Aspects of Gills of The Flower Fish, *Pseudophoxinus antalyae*. Veterinary Research Communication, 33 (5), 453-460.
- Dawes, B., 1929. The Histology of The Alimentary Tract of The Plaice (*Pleuronectes platessa*). The Quarterly Journal Of Microscopical Science, 73, 243-274.
- De Almeida, L.C., Lundstedt, L.M., Moraes, G., 2006. Digestive Enzyme Responses of Tambaqui (*Colossoma macropomum*) Fed on Different Levels of Protein and Lipid. Aquaculture Nutrition 2006 12; 443–450.
- De Silva, S.S., Anderson, T.A., 1998. Fish Nutrition in Aquaculture. Springer Chapman and Hall Aquaculture series I. 319s. London, Gloskow, New York, Tokyo, Melbourne, Madras, Weinheim.
- del Sol Novoa, M., Capilla, E., Rojas, P., Baró, J., Gutiérrez, J., Navarro, I., 2004. Glucagon and Insulin Response to Dietary Carbohydrate in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*). General and Comparative Endocrinology, 139 (1), 48-54.
- Demir, O., 2008. Türkiye Su Ürünleri Yetiştiriciliği ve Yem Sektörüne Genel Bakış. Journal of Fisheries Sciences.com, 2 (5), 704-710.
- Demirsoy, A., 1998. Yaşamın Temel Kuralları. Omurgalılar / Anamniyot. Meteksan A.Ş. Baskı Merkezi. Cilt III- Kısım-I.. Maltepe, Ankara.
- Denstadli, V., Vegusdal, A., Krogdahl, A., Bakke-McKellep, A.M., Berge, G.M., Holm, H., Hillestad, M., Ruyter, B., 2004. Lipid Absorption in Different Segments of The Gastrointestinal Tract of Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.). Aquaculture, 240 (1-4), 385-398.

- Desantis, S., Cirillo, F., Deflorio, M., Megalofonou, P., Palazón, J.L., Sarasquete, C., De Metrio, G., 2007. Histochemical Study of Glycoconjugates in The Toadfish *Halobatrachus didactylus* Oesophagus Epithelium. *Histology and Histopathology*, 22 (1), 23-35.
- Diaz, A.O., García, A.M., Devincenti, C.V., Goldemberg, A.L., 2003. Morphological and Histochemical Characterization of the Mucosa of the Digestive Tract in *Engraulis anchoita* (Hubbs and Marini, 1935). *Anatomia Histologia Embryologia*, 32, 341–346.
- Diaz, A.O., Garcia, A.M., Devincenti, C.V., Goldenberg, A.L., 2005. Ultrastructure and Histochemical Study of Glycoconjugates in The Gills of The White Croker (*Micropogonias furnieri*). *Anatomia Histologia Embryologia*, 34, 117–122.
- Diaz, A.O., Escalante, E.P., García, A.M., Goldemberg, A.L., 2006. Histology And Histochemistry of The Buccopharyngeal Cavity and Oesophagus of Silverside *Odontesthes bonariensis* (Cuvier and Valenciennes). *Anatomia Histologia Embryologia*, 35, 42-46.
- Diaz, A. O., García, A.M., Figueroa, D.E., Goldemberg, A.L., 2008a. The Mucosa of the Digestive Tract in *Micropogonias furnieri*: A Light and Electron Microscope Approach. *Anatomia Histologia Embryologia*, 37, 251–256.
- Diaz, A.O., García, A.M., Goldemberg, A.L., 2008b. Glycoconjugates in The Mucosa of The Digestive Tract of *Cynoscion guatucupa*: A histochemical study. *Acta Histochemica*, 110 (1), 76-85.
- Diaz-Regueira, S.M., Lamas, I., Anadón, R., 2005. Calretinin Immunoreactivity in Taste Buds and Afferent Fibers of The Grey Mullet *Chelon labrosus*. *Brain Research*, 1031 (2), 297-301.

- Domeneghini, C., Ponnelli Straini, R., Veggetti, A., 1998. Gut Glycoconjugates in *Sparus Aurata* L. (Pisces, Teleostei). A Comparative Histochemical Study in Larval and Adult Ages. *Histology and Histopathology*, 13 (2), 359-72.
- Domeneghini, C., Arrighi, S., Radaelli, G., Bosi, G., Berardinelli, P., Vaini, F., Mascarello, F., 1999. A Morphological and Histochemical Analysis of The Neuroendocrine System of The Gut in *Acipenser transmontanus*. *Journal of Applied Ichthyology*, 15, 81–86.
- Domeneghini, C., G. Radaelli, S. Arrighi, F. Mascarello, Veggetti, A., 2000. Neurotransmitters and Putative Neuromodulators in The Gut Of *Anguilla anguilla* (L.). Localizations in The Enteric Nervous and Endocrine Systems. *European Journal of Histochemistry*, 44, 295-306.
- Domeneghini, C., Radaelli, G., Bosi, G., Arrighi, S., Di Giancamillo, A., Pazzaglia, M., Mascarello, F., 2002. Morphological and Histochemical Differences in The Structure of The Alimentary Canal in Feeding and Runt (Feed Deprived) White Sturgeons (*Acipenser transmontanus*). *Journal of Applied Ichthyology*, 18 (4-6), 341-346.
- Domeneghini, C., Arrighi, S., Radaelli, G., Bosi, G., Veggetti, A., 2005. Histochemical Analysis of Glycoconjugate Secretion in The Alimentary Canal of *Anguilla anguilla* L. *Acta Histochemica*, 106 (6), 477-487.
- Eilerston, C.D., Kittilson, J.D., Sheridan, M.A., 1995. Effects of Insulin, Glucagon, and Somatostatin on The Release of Somatostatin-25 and Somatostatin-14 from Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss* Pancreatic Islets in Vitro. *General and Comparative Endocrinology*, 99, 211–230.
- Elbal, M.T., Agulleiro, B., 1986. A Histochemical and Ultrastructural Study of The Gut of *Sparus auratus* (Teleostei). *Journal of Submicroscopic Cytology*, 18 (2), 335-347.

- Elbal, M.T., Lozano, M.T., Agulleiro, B., 1988. The Endocrine Cells in The Gut of *Mugil saliens* Risso, 1810 (Teleostei): An Immunocytochemical and Ultrastructural Study. General and Comparative Endocrinology, 70 (2), 231-246.
- Elbal, M.T., Garcia Ayala A., Agulleiro, B., 1991. Light and Electron Microscopic Immunocytochemical Demonstration of The Coexistence of Somatostatin 14- and Somatostatin 25-like Peptides in Endocrine Cells of The Stomach of *Sparus aurata* (teleost). General and Comparative Endocrinology, 84 (1), 36-43.
- Elbal, M.T., García-Hernández, M.P., Lozano, M.T., Agulleiro, B., 2004. Development of The Digestive Tract of Gilthead Sea Bream (*Sparus aurata* L.). Light and Electron Microscopic Studies. Aquaculture, 234, 215–238.
- Els, J. W., Hennerberg, R., 1990. Histological Features and Histochemistry of The Mucous Gland in Ventral Skin of The Frog (*Rana fruscigula*). Histology and Histopathology, 5, 345–348.
- Ekingen, G., 2001. Balık Anatomisi. Mersin Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları, No: 1, 254s. Mersin.
- Emre, Y., Kürüm, V., 2007. Havuz ve Kafeslerde Alabalık Yetiştiriciliği. 2.Baskı. Posta Basımevi, 272s. İstanbul.
- Ezeasor, D.N, 1982. Distribution and Ultrastructure of Taste Buds in The Oropharyngeal Cavity of The Rainbow Trout, *Salmo gairdneri* Richardson. Journal of Fish Biology, 20 (1), 53-68.
- Fange, R., Grove, D. J., 1979. Digestion. In: Fish Physiology. (Hoar, W. S., Randall, D. J. and Donaldson, E. M., -eds) Academic Press, pp. 161–260, New York.

- Farhangi, M., Carter, C.G., 2001. Growth, Physiological and Immunological Responses of Rainbow Trout (*Oncorhynchus Mykiss*) to Different Dietary Inclusion Levels of Dehulled Lupin (*Lupinus angustifolius*). Aquaculture Research, 32, 329-340.
- Fontagne, S., Geurden, I., Escaffre, A-M., Bergot, P. 1998. Histological Changes Induced By Dietary Phospholipids in Intestine and Liver of Common Carp (*Cyprinus carpio* L.) Larvae. Aquaculture, 161 (1-4), 213-223.
- Garcia Hernandez, M.P., Lozano, M.T., Agulleiro, B., 1994. Ontogeny of Some Endocrine Cells of The Digestive Tract of Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*): An Immunocytochemical Study. Cell and Tissue Research, 277 (2), 373-383.
- Garcia Hernandez, M.P., Lozano, M.T., Elbal, M.T., Agulleiro, B., 2001. Development of The Digestive Tract of Sea Bass (*Dicentrarchus labrax* L). Light and Electron Microscopic Studies. Anatomy and Embryology, 204 (1), 39-57.
- Gargiulo, A.M., Dall'Aglio, C., Tsoku, Z., Ceccarelli, P., Pedini, V., 1996. Morphology and Histology of The Oesophagus in A Warmwater Tilapiine Fish (Teleostei). Journal of Applied Ichthyology, 12 (2), 121-124.
- Gargiulo, A.M, Ceccarelli, P., Dall'Aglio, C., Pedini, V., 1998. Histology and Ultrastructure of the Gut of the Tilapia (*Tilapia spp.*), a Hybrid Teleost. Anatomia Histologia Embryologia, 27 (2), 89-94.
- Geldiay, R., Balık, S., 1999. Türkiye Tatlı Su Balıkları. III. Baskı. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları, No: 46. 532s. Bornova, İzmir.

- Gentile, R., Abbate, F., di Suma, A., Germanà, G.P., Vita, G., Germanà, G., Passantino, G.F., 1993. Comparative Anatomo-Microscopic Observations on The Esophagus of Teleosts with Different Feeding Habits. *Bollettino-Società Italiana Biologia Sperimentale*, 69 (3), 137-44.
- Gerking, S.D., 1994. *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press, 416s. San Diego, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo, Totonto.
- Gevers, W., 1987. Mucus and Mucins. *South African Medical Journal*, 72, 39-42.
- Gisbert, E., Sarasquete, M.C., Williot, P., Castello-Orvay, F., 1999. Histochemistry of The Development of The Digestive System of Siberian Sturgeon During Early Ontogeny. *Journal of Fish Biology*, 55, 596–616.
- Gisbert, E., Piedrahita, R. H., Conklin, D.E., 2004. Ontogenic Development of The Digestive System in California Halibut (*Paralichthys californicus*) with Notes On Feeding Practices. *Aquaculture*, 232, 455-470.
- Glencross, B.D., Boujard, T., Kaushik, S.J., 2003a. Influence of Oligosaccharides on The Digestibility of Lupin Meals When Fed to Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*, 219 (1-4), 703-713.
- Glencross B.D., Curnow , J., Hawkins, W., Kissil, G.W.M., Peterson, D., 2003b. Evaluation of The Feed Value of A Transgenic Strain of The Narrow-Leaf Lupin (*Lupinus angustifolius*) in The Diet of The Marine Fish, *Pagrus auratus*. *Aquaculture Nutrition*, 9, 197-206.
- Glencross, B.D., Hawkins, W.E., Curnow, J.G., 2003c. Evaluation of Canola Oils as Alternative Lipid Resources In Diets for Juvenile Red Seabream, *Pagrus auratus*. *Aquaculture Nutrition*, 9, 305-315.

- Goddard, S., 1996. Feed Management in Intensive Aquaculture. Chapman and Hall publishing. 194s. New York, Albany, Boon, Boston, Madrid, Melbourne, Singapore, Tokyo, Toronto, Washington.
- Gomez-Visus, I., García-Hernández, M.P., Lozano, M.T., Agulleiro, B., 1998. Glucagon- and NPY-Related Peptide-Immunoreactive Cells in the Gut of Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*L.): A Light and Electron Microscopic Study. General and Comparative Endocrinology, 112 (1), 26-37.
- Gordon, A.K., Hecht, T., 2002. Histological Studies on The Development of The Digestive System of The Clownfish *Amphiprion percula* and The Time of Weaning. Journal of Applied Ichthyology, 18, 113–117.
- Grau, A., Crespo, S., Sarasquete, M.C., Gonzalez De Canales, M.L., 1992. The Digestive Tract of The Amberjack *Seriola dumerili*, Risso: A Light and Scanning Electron Microscope Study. Journal of Fish Biology, 41, 287–303.
- Groff, K., Youson, J.H., 1997. An Immunohistochemical Study of The Endocrine Cells within The Pancreas, Intestine, and Stomach of The Gar (*Lepisosteus osseus* L.). General and Comparative Endocrinology, 106, 1-16.
- Gum, J.R. Jr., 1992. Mucin Genes and The Proteins They Encode: Structure, Diversity, and Regulation. American Journal of Respiratory-Cell and Molecular Biology, 7, 557-564.
- Guillaume, J., Kaushik, S., Bergot, P., Metailler, R., 2001. Nutrition and Feeding of Fish and Crustaceans. Praxis publishing. 408s. Chichester, UK.
- Güllü, K., Güzel, Ş., 2003. İnci Kefali (*Chalcalburnus tarichi*) Silajının Pelet Yem Yapımında Kullanımı Üzerine Bir Araştırma. Ekoloji Çevre dergisi. 12, 19-23.

- Güner, Y., Özden, O., 1996. İç Su Balıklarında Yetiştiricilik Esasları. Veteriner Kontrol ve Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü Dergisi, 20 (34), 9-13.
- Hall, K.C., Bellwood, D.R., 1995. Histological Effects of Cyanide, Stress And Starvation on The Intestinal Mucosa of *Pomacentrus coelestis*, A Marine Aquarium Fish Species. Journal of Fish Biology, 47 (3), 438-454.
- Hakim, Y, Uni, Z., Hulata, G., Harpaz, S., 2006. Relationship Between Intestinal Brush Border Enzymatic Activity and Growth Rate in Tilapias Fed Diets Containing 30% or 48% Protein. Aquaculture, 257 (1-4), 420-428.
- Hamlin, H.J., Hunt Von Herbing, I., Kling, L.J., 2000. Histological and Morphological Evaluations of The Digestive Tract and Associated Organs of Haddock Throughout Post-Hatching Ontogeny. Journal of Fish Biology, 57 (3), 716-732.
- Hang, H.C., Bertozzi, C.R., 2005. The Chemistry and Biology of Mucin-Type O-linked Glycosylation. Bioorganic and Medical Chemistry 13, 5021–5034.
- Hansen, A., Reutter, K., Zeiske, E., 2002. Taste Bud Development in The Zebrafish, *Danio rerio*. Developmental Dynamics, 223 (4), 483-496.
- Hara, T.J., 1994. Olfaction and Gustation in Fish: An Overview. Acta Physiologica Scandinavica, 152 (2), 207-217.
- Hardy, R.W., Tacon, A.G.J., 2002. Fish Meal: Historical Uses, Production Trends and Future Outlook For Supplies. In: Responsible Marine Aquaculture. (Stickney, R.R. and MacVey, J.P., -eds) CABI Publishing, 311-325s, New York.

- Harrison, J. D., Auger, D. W., Paterson, K. L., Rowley, P. S. A., 1987. Mucin Histochemistry of Submandibular and Paratiroid Salivary Glands of Man: Light And Electron Microscopy. *Histochemical journal*, 19, 555-564.
- Hellberg, H., Bjerkas, I., 2000. The Anatomy of The Oesophagus, Stomach and Intestine in Common Wolffish (*Anarchichas lupus* L.): A Basis for Diagnostic Work and Research. *Acta Veterinaria Scandinavica*, 41, 283-297.
- Hernandez, M.P.G., Lozano, M.T., Agulleiro, B., 1994. Ontogeny of The Endocrine Cells of The Intestine and Rectum of Sea Bass (*Dicentrarchus labrax* L.) -An Ultrastructural Study. *Anatomy and Embryology*, 190 (6), 529-539.
- Higgs, D.A., Dosanjh, B.S., Prendergast, A.F., Beames, R.M., Hardy, R.W., Riley, W., Deacon, G., 1995. Use of Rapeseed/Canola Protein Products in Finfish Diets. In: *Nutrition and Utilization Technology in Aquaculture*. (Lim, C.E. and Sessa, D.J., -eds). AOCS Press, 130-156s, Champaign, IL, USA.
- Himick, B.A., Peter, R.E., 1994. CCK/Gastrin-like Immunoreactivity in Brain and Gut, and CCK Suppression of Feeding in Goldfish. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 267, R841-R851.
- Holst, J. J., Orskov, C., 1994. Glucagon and other proglucagon-derived peptides In: *Gut Peptides* (Walsh, J. H. and Dockray, G. S., -eds) Raven Press, 765-784s, New York.
- Hoşsu, B., Korkut, A.Y., Fırat, A., 2003. Balık Besleme ve Yem Teknolojisi I (Balık Besleme Fizyolojisi ve Biyokimyası). Ege Üniversitesi Basımevi, 276s. Bornova, İzmir.

- Infante, J. L. Z., Cahu, C. L., 2001. Ontogeny of The Gastrointestinal Tract of Marine Fish Larvae. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C*, 130, 477-487.
- Jeffery, P.K., Li, D., 1997. Airway Mucosa: Secretory Cells, Mucus and Mucin Genes. *European Respiratory Society*, 10, 1655-1662.
- Jeong, G.-N., Jo, G.-J., Lee, E.-H., Jo, U.-B., 2005. Histochemical Study of The Intestinal Mucosubstances in *Sebastes schlegeli*, *Halichoeres poecilopterus*, *Bryzoichthys lysimus* and *Takifugu pardalis*. *Korean Society of Life Science*, 15 (5), 707-714.
- Jönsson, A. C., Holmgren, S., Holstein, B., 1987. Gastrin/CCK-like Immunoreactivity in Endocrine Cells and Nerves in The Gastrointestinal Tract of The Cod, *Gadus Morhua* and The Effect of Peptides of The Gastrin/CCK Family on Cod Gastrointestinal Smooth Muscle. *General and Comparative Endocrinology*, 66, 190-202.
- Kamisaka, Y., Totland, G.K., Tagawa, M., Kurokawa, T., Suzuki, T., Tanaka, M., Rønnestad, I., 2001. Ontogeny of Cholecystokinin-Immunoreactive Cells in the Digestive Tract of Atlantic Halibut, *Hippoglossus hippoglossus*, Larvae. *General and Comparative Endocrinology*, 123 (1), 31-37.
- Kamisaka, Y., Fujii, Y., Yamamoto, S., Kurokawa, T., Rønnestad, I., Totland, G.K., Tagawa, M., Tanaka, M., 2003. Distribution of Cholecystokinin-Immunoreactive Cells in The Digestive Tract of The Larval Teleost, Ayu, *Plecoglossus altivelis*. *General and Comparative Endocrinology*, 134 (2), 116-121.
- Kasumyan, A.O., 1997. Taste Reception and Feeding Behavior in Fish. *Voprosy Ikhtiologii*, 37, 78.

- Kay, I., 1998. Introduction to Animal Physiology. BIOS Scientific Publishers Ltd. 223s. Oxford, UK.
- Kilarski, W., Bigaj, J., 1971. The fine structure of striated muscle fibres of tunica muscularis of the intestine in some teleosts. Cell and Tissue Research, 113 (4), 472-489.
- Kiliaan, A.J., Scholten, G., Groot, J.A., 1997. Exocytotic Release of Vasoactive Intestinal Polypeptide and Serotonin from Mucosal Nerve Fibres and Endocrine Cells of The Intestine of The Goldfish (*Carassius auratus*) and The Tilapia (*Oreochromis mossambicus*): An Ultrastructural Study. The Histochemical Journal, 29 (1), 45-51.
- Kiyohara, S., Yamashita, S., Kitoh, J., 1980. Distribution of Taste Buds on The Lips and Inside The Mouth in The Minnow, *Pseudorasbora parva*. Physiology & Behavior, 24 (6), 1143-1147.
- Kolkovski, S., 2001. Digestive Enzymes in Fish Larvae and Juveniles-implications and Applications to Formulated Diets. Aquaculture, 200, 181–200.
- Konturek, S.J., Zabielski, R., Konturek, J.W., Czarnecki, J., 2003. Neuroendocrinology of The Pancreas; Role of Brain-Gut Axis in Pancreatic Secretion. The European Journal of Pharmacology, 481, 1–14.
- Korkut, A.Y., Hoşsu, B., Kop, A.F., 2004. Balık Besleme ve Yem Teknolojisi II. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi yayınları, No: 54. 320s. Bornova, İzmir.
- Korkut, A.Y., Kop, A., Demir, P., 2007. Balık Yemlerinde Kullanılan Balık Yağı ve Özellikleri. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Dergisi, 24 (1-2), 195–199.

- Kozaric, Z., Kuzir, S., Petrinec, Z., Gjursevic, E., Opacak, A., 2006. Histochemical Distribution of Digestive Enzymes in Intestine of Goldline, *Sarpa salpa* L. 1758. Journal of Applied Ichthyology, 22, 43–48.
- Kozaric, Z., Kužir, S., Petrinec, Z., Gjurgević, E., Božić, M., 2008. The Development of the Digestive Tract in Larval European Catfish (*Silurus glanis* L.). Anatomia Histologia Embryologia, 37 (2), 141-146.
- Krogdahl, A., Bakke-McKellep, A.M., Baeverfjord, G., 2003. Effects of Graded Levels of Standard Soybean Meal on Intestinal Structure, Mucosal Enzyme Activities and Pancreatic Response in Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.). Aquaculture Nutrition, 9, 361–371.
- Ku, S.K., Lee, J.H., Lee, H.S., 2004. Immunohistochemical Study on The Endocrine Cells in Gut of The Stomachless Teleost, *Zacco platypus* (Cyprinidae). Anatomia Histologia Embryologia, 33, 212-219.
- Kuru, M., 1999. Omurgalı Hayvanlar. 5. baskı. Palme yayıncılık. 841s. Ankara.
- Langeland, J.A., Kimmel, C.B., 1997. Fishes. In: Embryology Constructing the organism (Gilbert, S.F. and Raunio, A.M., -eds) Sinauer Associates Inc Publishers, 383-407s, Sunderland, M.A., USA.
- Lee, J.H., Ku, S.K., Park, K.D., Lee, H.S., 2004. Immunohistochemical Study of The Gastrointestinal Endocrine Cells in The Korean Aucha Perch. Journal of Fish Biology, 65 (1), 170-181.
- Leknes, I.L., 2007. Eosinophilic Granule Cells and Endocytic Cells in Intestinal Wall of Pearl Gouramy (Anabantidae: Teleostei). Fish & Shellfish Immunology, 23 (4), 897-900.

- Lev, R., Spicer, S.S., 1964. Specific Staining of Sulphate Groups with Alcian Blue at Low pH. *Journal of Histochemistry and Cytochemistry*, 12, 309–309.
- Liddle, R. A., 1997. Cholecystokinin Cells. *Annual Review of Physiology*, 59, 221-242.
- Linser, P. J., Carr, W. E. S., Cate, H. S., Derby, C. D., Netherton, J.C., 1998. Functional Significance of the Co-Localization of Taste Buds and Teeth in the Pharyngeal Jaws of the Largemouth Bass, *Micropterus salmoides*. *The Biological Bulletin*, 195 (3), 273-281.
- Lis, H., Sharon, N., 1993. Protein Glycosylation, Structural and Functional Aspects. *European Journal of Biochemistry*, 218 (1), 1-27.
- Lison, L., 1953. *Histochimie Et Cytochimie Animales. Principes et methodes*. Gauthier-Villars, 108s. Paris.
- Loretz, C.A., 1995. Electrophysiology of Ion Transport in Teleost Intestinal Cells. In: *Cellular and Molecular Approaches to Fish Ionic Regulation*. (Wood, C.H. and Shuttleworth, T.J., -eds) Academic Press, 25–56ss, London, UK.
- Lovell, T., 1998. *Nutrition And Feeding of Fish*. Springer. 267s.
- Luna, L.G., 1997. Masson trichrome stain. In: *Histotechnology, A Self Instructional Text* (Carson, F.L., -ed) American Society for Clinical Pathology Press, 134s, Chicago.
- Mai, K., Yu, H., Ma, H., Duan, Q., Gisbert, E., Zambonino Infante, J.L., Cahu, C.L., 2005. A Histological Study on The Development of The Digestive System of *Pseudosciana Crocea* Larvae and Juveniles. *Journal of Fish Biology*, 61, 1094-1106.

- Martin, T.J., Blaber, S.J.M., 1984. Morphology and Histology of The Alimentary Tracts of Ambassidae (Cuvier) (Teleostei) in Relation to Feeding. *Journal of Morphology*, 182, 295-305.
- McLarney, W. 1998. *Freshwater Aquaculture*. Hartley & Marks Publishers. 583s. West Broadway, Vancouver, BC, USA.
- McManus J.F.A., 1948. Histological and Histochemical Uses of Periodic Acid. *Stain Technology*, 23, 99–108.
- Micale, V., Garaffo, M., Genovese, L., Spedicato, M.T., Muglia, U., 2006. The Ontogeny of The Alimentary Tract during Larval Development in Common Pandora *Pagellus erythrinus* L. *Aquaculture*, 251 (2-4), 354-365.
- Montuenga, L.M., Guembe, L., Burrell, M.A., Bodegas, M.E., Calvo, A., Sola, J.J., Sesma, P., Villaro, A.C., 2003. The Diffuse Endocrine System: from Embryogenesis to Carcinogenesis. *Progress in Histochemistry and Cytochemistry*, 38 (2), 153-272.
- Morrison, C. M., Wright, J. R., 1999. A Study of The Histology of The Digestive Tract of The Nile Tilapia. *Journal of Fish Biology*, 54, 597–606.
- Mowry, R.W., 1956. Alcian Blue Techniques for The Histochemical Study of Acidic Carbohydrates. *Journal of Histochemistry and Cytochemistry*, 4, 407–408.
- Murray, H. M., Wright, G. M., Goff, G. P., 1994. A Comparative Histological and Histochemical Study of The Stomach from Three Species of Pleuronectid, The Atlantic Halibut, *Hippoglossus Hippoglossus*, The Yellowtail Flounder, *Pleuronectes Ferruginea*, and The Winter Flounder, *Pleuronectes americanus*. *Canadian Journal of Zoology*, 72, 1199–1210.

- Murray, H. M., Wright, G. M., Goff, G. P., 1996. A Comparative Histological and Histochemical Study of The Post-Gastric Alimentary Canal from Three Species of Pleuronectid, The Atlantic Halibut, The Yellowtail Flounder And The Winter Flounder. *Journal of Fish Biology*, 48, 187-206.
- Nelson, L.E., Sheridan, M.A., 2006. Gastroenteropancreatic Hormones and Metabolism in Fish. *General and Comparative Endocrinology*, 148 (2), 116-124.
- Nengas, I., Alexis, M.N., Davies, S.J., 1999. High Inclusion Levels of Poultry Meals and Related Byproducts in Diets for Gilthead Seabream *Sparus aurata* L. *Aquaculture*, 179, 13–23.
- Ng, A.N.Y., de Jong-Curtain, T.A., Mawdsley, D.J., White, S.J., Shin, J., Appel, B., Dong, P.D.S., Stainier, D.Y.R., Heath, J.K., 2005. Formation of The Digestive System in Zebrafish: III. Intestinal Epithelium Morphogenesis. *Developmental Biology*, 286 (1), 114-135.
- Nieuw Amerongen, A.V., Bolscher, J.G., Bloemena, E., Veerman, E.C., 1998. Sulfomucins in The Human Body. *The Journal of Biological Chemistry*, 379, 1-18.
- Olias, G., Viollet, C., Kusserow, H., Epelbaum, J., Meyerhof, W., 2004. Regulation and Function of Somatostatin Receptors. *Journal of Neurochemistry*, 89 (5), 1057-1091.
- Olsen, R.E., Ringo, E., 1997. Lipid Digestibility in Fish: A Review. *Recent Research Developments in Lipids*, 1, 199–265.
- Olsson, C., Aldman, G., Larsson, A., Holmgren, S., 1999. Cholecystokinin Affects Gastric Emptying and Stomach Motility in The Rainbow Trout *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Experimental Biology*, 202, 161–170.

- Olsson, C., Holmgren, S., 2001. The Control of Gut Motility. Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology, 128 (3), 479-501.
- Ortiz-Delgado, J.B., Darias, M.J., Cañavate, J.P., Yúfera¹, M., Sarasquete, C., 2003. Organogenesis of The Digestive Tract in The White Seabream, *Diplodus Sargus*. Histological and Histochemical Approaches. Histology and Histopathology, 18, 1155-1168.
- Osman, A. H. K., Caceci, T., 1991. Histology of The Stomach of *Tilapia nilotica* Linnaeus, 1758 from The River Nile. Journal of Fish Biology, 38, 211-223.
- Ostaszewska, T., 2005. Developmental Changes of Digestive System Structures in Pike-Perch (*Sander lucioperca* L.). Electronic Journal of Ichthyology, 2, 65-78.
- Ostaszewska, T., Dabrowski, K., Palacios, M.E., Olejniczak, M., Wieczorek, M., 2005. Growth and Morphological Changes in The Digestive Tract of Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Pacu (*Piaractus Mesopotamicus*) Due to Casein Replacement with Soybean Proteins. Aquaculture, 245 (1-4), 273-286.
- Ostos Garrido, M. V., Nunez, M. I., Abaurrea Equisoain, M. A., 1993. Histological, Histochemical and Ultrastructural Analysis of The Gastric Mucosa in *Oncorhynchus mykiss*. Aquaculture, 115, 121-132.
- Pan, Q.S., Fang, Z.P., 1993. An Immunocytochemical Study of Endocrine Cells in The Gut of A Stomachless Teleost Fish, Grass Carp, Cyprinidae. Cell Transplant, 2, 419-427.

- Pan, Q.S., Fang, Z.P., Huang, F.J., 2000. Identification, Localization and Morphology of APUD Cells in Gastroenteropancreatic System of Stomach-Containing Teleosts. *World Journal of Gastroenterology*, 6 (6), 842-847.
- Parillo, F., Gargiulo, A.M., Fagioli, O., 2004. Complex Carbohydrates Occurring in the Digestive Apparatus of *Umbrina Cirrosa* (L.) Fry. *Veterinary Research Communications*, 28 (4), 267-278.
- Park, J. Y., Kim, I. S., 2001. Histology and Mucin Histochemistry of The Gastrointestinal Tract of Mud Loach, in Relation to Respiration. *Journal of Fish Biology* 58, 861–872.
- Patel Y. C., 1999. Somatostatin and Its Receptor Family. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 20 (3), 157-198.
- Pearse, A. G. E., Polak, J.M., 1971. Neural Crest Origin of The Endocrine Polypeptide (APUD) Cells of The Gastrointestinal Tract and Pancreas. *Gut*, 12, 783-788.
- Pederzoli, A., Trevisan, P., Bolognani Fantin, A. M., 1996. Immunocytochemical Study of Endocrine Cells in The Gut of Goldfish *Carassius carassius* (L.) var auratus Submitted to Experimental Lead Intoxication. *European Journal of Histochemistry*, 40, 305-314.
- Pedini, V., Scocco, P., Radaelli, G., Fagioli, O., Ceccarelli, P., 2001. Carbohydrate Histochemistry of The Alimentary Canal of The Shi Drum, *Umbrina cirrosa* L. *Anatomia Histologia Embriologia*, 30, 345–349.
- Peña, R., Dumas, S., Villalejo-Fuerte, M., Ortíz-Galindo, J.L., 2003. Ontogenetic Development of The Digestive Tract in Reared Spotted Sand Bass *Paralabrax maculatofasciatus* Larvae. *Aquaculture*, 219 (1-4), 633-644.

- Persaud, D.I., Ramnarine, I.W., Agard, J.B.R., 2006. Ontogeny of The Alimentary Canal and Respiratory Physiology of Larval *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828): An Intestinal Air-Breathing Teleost. *Environmental Biology of Fish*, 76, 37-45.
- Petrinec, Z., Nejedli, S., Kužir, S., Opačak, A., 2005. Mucosubstances of The Digestive Tract Mucosa in Northern Pike (*Esox lucius* L.) and European Catfish (*Silurus glanis* L.). *Veterinarski Arhiv*, 75 (4), 317-327.
- Petterson, D.S., 2000. The Use of Lupins in Feeding Systems. *Asian-Australian Journal of Animal Sciences*, 13, 861-882.
- Peyon, P., Lin, X.W., Himick, B.A., Peter, R.E., 1998. Molecular Cloning and Expression of CDNA Encoding Brain Preprocholecystinin in Goldfish. *Peptides*, 19, 199–210.
- Plisetskaya, E.M., 1995. Peptides of Insulin and Glucagon Superfamilies in Fish. *Netherlands Journal of Zoology*. 45, 181–188.
- Powell, M.D., Briand, H.A., Wright, G.M., Burka, J.F., 1993. Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) Intestinal Eosinophilic Granule Cell (EGC) Response to *Aeromonas salmonicida* and *Vibrio anguillarum* Extracellular Products. *Fish & Shellfish Immunology*, 3, (4), 279-289.
- Press, C.M.L., Evensen, O., 1999. The Morphology of The Immune System in Teleost Fishes. *Fish & Shellfish Immunology*, 9 (4), 309-318.
- Radaelli, G., Domeneghini, C., Arrighi, S., Francolini, M., Mascarello, F., 2000. Ultrastructural Features of The Gut in The White Sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *Histology and Histopathology*, 15, 429–439.

- Rawdon, B.B., Andrew, A., 1999. Gut Endocrine Cells in Birds: An Overview, With Particular Reference to The Chemistry of Gut Peptides and The Distribution, Ontogeny, Embryonic Origin and Differentiation of The Endocrine Cells. *Progress in Histochemistry and Cytochemistry*, 34 (1), 3-82.
- Refstie, S., Glencross, B., Landsverk, T., Sørensen, M., Lilleeng, E., Hawkins, W., Krogdahl, A., 2006. Digestive Function and Intestinal Integrity in Atlantic Salmon (*Salmo salar*) Fed Kernel Meals and Protein Concentrates Made from Yellow or Narrow-Leafed Lupins. *Aquaculture*, 261, 1382–1395.
- Reinecke, M., Müller, C., Segner, H., 1997. An Immunohistochemical Analysis of The Ontogeny, Distribution and Coexistence of 12 Regulatory Peptides and Serotonin in Endocrine Cells and Nerve Fibers of The Digestive Tract of The Turbot, *Scophthalmus maximus* (Teleostei). *Anatomy and Embryology* 195, 87-102.
- Reite, O.B., 1996. The Mast Cell Nature of Granule Cells in The Digestive Tract of The Pike, *Esox lucius*: Similarity to Mammalian Mucosal Mast Cells and Globule Leucocytes. *Fish & Shellfish Immunology*, 6, 363-369.
- Reite, O.B., Evensen, O., 2006. Inflammatory Cells of Teleostean Fish: A Review Focusing on Mast Cells/Eosinophilic Granule Cells and Rodlet Cells. *Fish Shellfish Immunol*, 20, 192-208.
- Ribeiro, L., Sarasquete, C., Dinis, M.T., 1999. Histological and Histochemical Development of The Digestive System of *Solea senegalensis* (Kaup, 1858) Larvae. *Aquaculture*, 171, 293-308.
- Ringo, E., Olsen, R.E., Mayhew, T. M., Myklebust, R., 2003. Electron Microscopy of The Intestinal Microflora of Fish. *Aquaculture*, 227, 395-415.

- Rocha, J.S., Chiarini-Garcia, H., 2007. Mast Cell Heterogeneity Between Two Different Species of *Hoplias* Sp. (Characiformes: Erythrinidae): Response to Fixatives, Anatomical Distribution, Histochemical Contents and Ultrastructural Features. *Fish & Shellfish Immunology*, 22 (3), 218-229.
- Rodríguez, A., Gisbert, E., Rodríguez, G., Castelló-Orvay, F., 2005. Histopathological Observations in European Glass Eels (*Anguilla anguilla*) Reared Under Different Diets and Salinities. *Aquaculture*, 244 (1-4), 203-214.
- Romarheim, O.H., Zhang, C., Penn, M., Liu, Y.-J., Tian, L.-X., Skrede, A., Krogdahl, A., Storebakken, T., 2008. Growth and Intestinal Morphology in Cobia (*Rachycentron canadum*) Fed Extruded Diets With Two Types of Soybean Meal Partly Replacing Fish Meal. *Aquaculture Nutrition*, 14 (2), 174-180.
- Rombout, J. H. W. M., Reinecke, M., 1984. Immunohistochemical Localization of (Neuro)Peptide Hormones in Endocrine Cells and Nerves Of The Gut of A Stomachless Teleost Fish, *Barbus conchoni* (Cyprinidae). *Cell and Tissue Research*, 237, 57-65.
- Rombout, J.H., Van der Grinten, C.P., Binkhorst, F.M., Taverne-Thiele, J.J., Schooneveld, H., 1986. Immunocytochemical Identification and Localization of Peptide Hormones in The Gastroentero-Pancreatic (GEP) Endocrine System of The Mouse and A Stomachless Fish, *Barbus conchoni*. *Histochemistry*, 84, 471– 483.
- Rønnestad, I., 2002. Control and efficiency of digestive function of marine fish larvae. In: *Avances en Nutrición Acuicola VI. Memorias del VI Simposium Internacional de Nutrición Acuicola* (Cruz-Suárez, L. E., Ricque-Marie, D., Tapia-Salazar, M., Gaxiola-Cortés, M. G., Simoes, N., -eds.). Cancún, Quintana Roo, México.

- Rønnestad, I., Kamisaka, Y., Conceição, L.E.C., Morais, S., Tonheim, S.K., 2007. Digestive Physiology of Marine Fish Larvae: Hormonal Control and Processing Capacity for Proteins, Peptides and Amino Acids. *Aquaculture*, 268 (1-4), 82-97.
- Rose, M.C., 1992. Mucins: Structure, Function and Role in Pulmonary Disease. *American Journal of Physiology- Lung Cell Molecular Physiology*, 263, L413-L429.
- Rose, M.C., Voynow, J.A., 2006. Respiratory Tract Mucin Genes and Mucin Glycoproteins in Health and Disease. *Physiological Reviews*, 86, 245-278.
- Rothman, J.E., Orci, L., 1992. Molecular Dissection of The Secretory Pathway. *Nature*, 355, 409-415.
- Ruddell, R.G., Mann, D.A., Ramm, G.A., 2008. The Function of Serotonin within The Liver. *Journal of Hepatology*, 48 (4), 666-675.
- Sabaut, J.J., 2007. Feeding Farmed Fish. [http:// www.feap. info/production/ feeds/sabatcipaen.asp](http://www.feap.info/production/feeds/sabatcipaen.asp). Erişim tarihi: 13/3/2007.
- Sanchez-Amaya, M.I., Ortiz-Delgado, J.B., García-López, Á., Cárdenas, S., Sarasquete, C., 2007. Larval Ontogeny of Red Banded Seabream *Pagrus auriga* Valenciennes, 1843 with Special Reference to The Digestive System. A Histological and Histochemical Approach. *Aquaculture*, 263, 259–279.
- Sancho, E., Batlle, E., Clevers, H., 2003. Live and Let Die in The Intestinal Epithelium. *Current Opinion in Cell Biology*, 15, 1–8.

- Sanden, M., Berntssen, M H G, Krogdahl, A., Hemre, G-I, Bakke-McKellep, A-M, 2005. An Examination of The Intestinal Tract of Atlantic Salmon, *Salmo salar* L., Parr Fed Different Varieties of Soy and Maize. *Journal of Fish Diseases*, 28, 317–330.
- Santamaria, C. A., Marín de Mateo, M., Traveset, R., Sala, R., Grau, A., Pastor, E., Sarasquete, C., Crespo, S., 2004. Larval Organogenesis in Common Dentex *Dentex Dentex* L. (Sparidae): Histological and Histochemical Aspects. *Aquaculture*, 237 (1-4), 207-228.
- Sarasquete, C., Gisbert, E., Ribeiro, L., Vieira, L., Dinis, M.T., 2001. Glyconjugates in Epidermal, Branchial and Digestive Mucous Cells and Gastric Glands of Gilthead Sea Bream, *Sparus aurata*, Senegal Sole, *Solea senegalensis* and Siberian Sturgeon, *Acipenser baeri* Development. *European Journal of Histochemistry*, 45, 267-78.
- Schneeman, B., 2004. Food Factors and Gastrointestinal Function: A Critical Interface. *Biofactors* 21, 85–88.
- Scocco, P., Ceccarelli, P., Menghi, G., 1996. Glycohistochemistry of The Tilapia spp. Stomach. *Journal of Fish Biology*, 49 (4), 584-593.
- Scocco, P., Menghi, G., Ceccarelli, P., 1997. Histochemical Differentiation of Glycoconjugates Occurring in The Tilapine Intestine. *Journal of Fish Biology*, 51 (4), 848-857.
- Scocco, P., Accili, D., Menghi, G., Ceccarelli, P., 1998. Unusual Glycoconjugates in The Oesophagus of A Tilapine Polyhybrid. *Journal of Fish Biology*, 53, 39-48.

- Seregini, E., Botti, C., Massaron, S., Lombardo, C., Capobianco, A., Bogni, A., Bombardieri, E., 1997. Structure, Function and Gene Expression of Epithelial Mucins. *Tumori*, 83, 625-632.
- Sheridan, M. A., 1994. Regulation of Lipid Metabolism in Poikilothermic Vertebrates. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B. Biochemistry & Molecular Biology*. 107 (4), 495-508.
- Sheridan, M.A., Kittilson, J.D., Slagter, B.J., 2000. Structure–Function Relationships of The Signaling System for The Somatostatin Peptide Hormone Family. *American Zoologist*, 40, 269–286.
- Sheridan, M.A., Ehrman, M.M., Melroe, G.T., Kittilson, J.D., 2001. Regulation of somatostatin expression. In: *Endocrinology*. (Goos, H.J.Th, Rastogi, R.K., Vaudry, H. and Pierantoni, R., eds) *Unity and Diversity*, Monduzzi Editore 133–137s, Bologna.
- Sheridan, M.A., Kittilson, J.D., 2004. The Role of Somatostatins in The Regulation of Metabolism in Fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 138 (4), 323-330.
- ShuGen, L., QuanXi, W., ShouKun, W., 2005. Immunohistochemical Localization of Endocrine Cells in The Digestive Tract Of *Pseudosciaena crocea*. *Fujian Journal of Aquacultural sciences*, 20, 238-242.
- Smith, L. S., 1989. Digestive functions in teleost fishes. In: *Fish nutrition*. (Halver, J. E., -ed) Academic Press, 331–421s. San Diego.
- Solcia, E., Rindi, G., Buffa, R., Fiocca, R., Capella, C., 2000. Gastric Endocrine Cells: Types, Function and Growth. *Regulatory Peptides*, 93, 31-35.

- Specian, R.D., Oliver, M.G., 1991. Functional Biology of Intestinal Goblet Cells. American Journal of Physiology, 260, C183-193.
- Spicer, S.S., 1960. A Correlative Study of The Histochemical Properties of Rodent Acid Mucopolysaccharides. Journal of Histochemistry and Cytochemistry, 8, 18–35.
- Spicer, S.S., Lillie, R.D., 1959. Saponification as A Means of Selectively Reversing The Methylation Blockade of Tissue Basophils. Journal of Histochemistry and Cytochemistry, 7, 123–125.
- Spicer, S.S., Meyer, D.B., 1960. Histochemical differentiation of acid mucopolysaccharides by means of combined aldehyde fuchsin-Alcian blue staining. Journal of Clinical Pathology, 33, 453–460.
- Spicer, S.S., Schulte, B.A., 1992. Diversity of Cell Glycoconjugates Shown Histochemically: A Perspective. Journal of Histochemistry and Cytochemistry, 40, 1-38.
- Stepherd, J., Bromage, N., 2001. Intensive Fish Farming. Wiley-Blackwell Science. 416s. UK.
- Sternberger, L.A. 1986. Immunocytochemistry. 3rd edition. John Wiley and Sons, 540s, New York.
- Stevens, C.E., 1988. Comparative Physiology of The Vertebrate Digestive System. Cambridge University Press, 300s. Cambridge.
- Suiçmez, M., Ulus, E., 2005. A Study of the Anatomy, Histology and Ultrastructure of the Digestive Tract of *Orthrias angorae* Steindachner, 1897. Folia biologica (Kraków), 53 (1-2), 95-100.

- Sundin, L., Davison, W., Forster, M., Axelsson, M., 1998. A Role of 5-HT₂ Receptors in The Gill Vasculature of The Antarctic Fish *Pagothenia borchgrevinki*. Journal of Experimental Biology, 201 (14), 2129-2138.
- Suprasert, A., Fujioka, T., Yamada, K., 1987. The Histochemistry Of Glycoconjugates in The Colonic Epithelium of The Chicken. Histochemistry 86, 491-497.
- Sysa, P., Ostaszewska, T., Olejniczak, M., 2006. Development of Digestive System and Swim Bladder of Larval Nase (*Chondrostoma nasus* L.). Aquaculture Nutrition, 12 (5), 331-339.
- Tagliafierro, G., Carlini, M., Faraldi, G., Morescalchi, A.M., Putti, R., Della Rossa, A., Fasulo, S., Mauceri, A., 1996: Immunocytochemical Detection of Islet Hormones in The Digestive System of *Protopterus annectens*. General and Comparative Endocrinology, 102, 288-298.
- Taletar, H., Şimşek, H., 1993. Gastroenteroloji. Hacettepe Üniversitesi Tıp Fakültesi İç Hastalıklar A.B.D. Gastroenteroloji Ünitesi, Hekimler Yayın Birliği, 551s. Ankara.
- Tarakçı, B.G., Köprücü, S.Ş., 2002. Regulatory Peptides in Gastroenteropancreatic Endocrine Cells of the Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792). Ege Üniversitesi Su Ürünleri Dergisi, 19 (1-2), 157-162.
- Tarakçı, B.G., Köprücü, S.Ş., Köprücü, K., 2005. Immunohistochemical Identification of Peptide Hormones in the Endocrine Cells of the Gastrointestinal Tract of the *Oreochromis niloticus*. Turkish Journal of Veterinary and Animal Science, 29, 207-210.
- Tekelioğlu, N., 2000. İç Su Balıkları Yetiştiriciliği (Soğuk ve Sıcak iklim balıkları). Çukurova Üniversitesi Ziraat Fakültesi Ofset Atölyesi. 367s. Adana.

- Thornton, D.J., Sheehan, J.K., 2004. From Mucins to Mucus: toward A More Coherent Understanding of This Essential Barrier. Proceedings of the American Thoracic Society, 1 (1), 54-61.
- Tibbetts, I.R., 1997. The Distribution and Function of Mucous Cells and Their Secretions in The Alimentary Tract of *Arrhamphus sclerolepis krefftii*. Journal Of Fish Biology, 50, 809-820.
- Timur, G., 2008. Balık Anatomisi. Nobel yayınevi. 184 s. Ankara.
- Türker, A., Büyükhatoğlu, Ş., 2006. Gökkuşığı Alabalıklarının Yemlenmesinde Alabalık ve Palamut İç Organları veya Hamsi Kullanılmasının Performans ve Yem Maliyeti Üzerine Etkisi. Ondokuz Mayıs Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi Dergisi, 21 (2): 167-172.
- van den Ingh, T.S.G.A.M., Krogh, A., Olli, J., Hendriks, H.G.C.J.M., Koninkx, J.G.J.F., 1991. Effects Of Soybean-Containing Diets on The Proximal And Distal Intestine in Atlantic Salmon (*Salmo salar*): A Morphological Study. Aquaculture, 94 (4), 297-305.
- Veggetti, A., Rowleson, A., Radaelli, G., Arrighi, S., Domeneghini, C., 1999. Post-Hatching Development of The Gut and Lateral Muscle in The Sole. Journal of Fish Biology, 55 (Suppl. A), 44–65.
- Vigliano, F.A., Aleman, N., Quiroga, M.I., Nieto, J.M., 2006. Ultrastructural Characterization of Gills in The Juveniles of The Argentinian Silverside, *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes, 1835) (Teleostei: Atheriniformes). Anatomia Histologia Embryologia, 35, 76–83.

- Visus, I. G., Abad, M. E., García Hernández, M. P., Agulleiro, B. 1996. Occurrence of Somatostatin and Insulin Immunoreactivities in The Stomach of Sea Bass (*Dicentrarchus labrax* L.): Light and Electron Microscopic Studies. General and Comparative Endocrinology, 102 (1), 16-27.
- Volkoff, H., Canosa, L.F., Unniappan, S., Cerdá-Reverter, J.M., Bernier, N.J., Kelly, S.P., Peter, R.E., 2005. Neuropeptides and The Control of Food Intake in Fish. General and Comparative Endocrinology, 142 (1-2), 3-19.
- Voynow, J.A., 2002. What Does Mucin Have To Do With Lung Disease? Paediatric Respiratory Reviews, 3 (2), 98-103.
- Warga R.M., Nusslein-Volhard, C., 1999. Origin and Development of The Zebrafish Endoderm. Development, 126, 827–838.
- Warga R.M., Stainier, D.Y., 2002. The Guts of Endoderm Formation. Results and Problems in Cell Differentiation, 40, 28-47.
- Wedemeyer, G.A., 1996. Physiology Of Fish In Intensive Culture Systems. Chapman and Hall publishing. 232s. New York, Albany, Boon, Boston, Madrid, Melbourne, Singapore, Tokyo, Toronto, Washington.
- Wendelaar Bonga, S. E., 1993. Endocrinology. In: The Physiology of Fishes (Evans, D.H., -ed) CRC Press, 496–502s, Baco Raton.
- Williams, J.A., Nickol, B.B., 1989. Histological Structure of The Intestine and Pyloric Caeca of The Green Sunfish, *Lepomis cyanellus* Rafinesque. Journal of Fish Biology, 35, 359-372.
- Woods, S.C., 2004. Gastrointestinal Satiety Signals: I. An Overview of Gastrointestinal Signals That Influence Food Intake. American Journal of Physiology - Gastrointestinal and Liver Physiology, 286, G7–G13.

- Youson, J.H., Al-Mahrouki, A.A., Naumovski, D., Conlon, J.M., 2001. The Endocrine Cells in The Gastroenteropancreatic System of The Bowfin, *Amia calva* L.: An Immunohistochemical, Ultrastructural and Immunocytochemical analysis. *Journal of Morphology*, 250, 208-224.
- Yui, R., Shimada, M., Fujita, T., 1990. Immunohistochemical Studies On Peptide- and Amine-Containing Endocrine Cells and Nerves in The Gut and The Rectal Gland of The Ratfish *Chimaera monstrosa*. *Cell and Tissue Research*, 260 (1), 193-201.
- Zaccone, G., Kapoor, B. G., Fasulo, S., Ainis, L., 2001. Structural, Histochemical and Functional Aspects of The Epidermis of Fishes. *Advances in Marine Biology*, 40, 253-348.
- Zuchelkowski, E. M., Pinkstaff, C. A., Hinton, D. E., 1985. Mucosubstance Histochemistry in Control and Acid-Stressed Epidermis of Brown Bullhead Catfish, *Lctalurus nebulosus* (Lesueur). *Anatomical Record*, 212, 327-335.

ÖZGEÇMİŞ

Adı Soyadı : Abdulkerim AKSOY

Doğum Yeri ve Yılı : Haymana / 1980

Yabancı Dili : İngilizce



Eğitim Durumu

Lise: Haymana Lisesi, 1997

Lisans: Süleyman Demirel Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü, 2002

Yüksek Lisans: Süleyman Demirel Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalı, 2004

Çalıştığı Kurumlar/Yıl:

Akdeniz Su Ürünleri Araştırma Üretim ve Eğitim Enstitüsü Müdürlüğü, Biyolog, 2005-

Uluslararası hakemli dergilerde yayımlanan makaleler:

Çınar, K., Aksoy, A., Emre, Y., Aştı, R.N., 2008. The histology and histochemical aspects of gills of the flower fish, *Pseudophoxinus antalyae*. Vet. Res. Commun., 33 (5), 453-460. DOI 10.1007/s11259-008-9191-2.

Aksoy, A., Çınar, K., 2009. Distribution and ontogeny of gastrin- and serotonin-immunoreactive cells in the proventriculus of developing chick, *Gallus gallus domestica*. J. Vet. Sci, 10 (1), 9-13.

Ulusal hakemli dergilerde yayımlanan makaleler:

Aksoy, A., Çınar, K., 2008. Prenatal ve Postnatal Dönemlerde *Gallus gallus domestica*'nın Glandular Midesinin Histolojik Gelişimi. Süleyman Demirel Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü Dergisi, 12 (2), 102-108.

Aksoy, A., Çınar, K., 2008. Prenatal ve Postnatal Dönemlerde *Gallus gallus domestica*'nın Bezsel Midesinde Mast Hücrelerinin Ontogenisi, Dağılımı ve Histokimyasal Karakterleri. Y.Y.Ü. Veteriner Fakültesi Dergisi, 19 (2), 25-29.