غدهٔ راست‌روده‌ای در ماهیان غضروفی

نظام جلیلیان
دکتری زیست شناسی، دبیر زیست‌شناسی خرمشهر

اشاره
در صفحهٔ ۷۷ کتاب زیست‌شناسی پایهٔ دهم نوشته شده است «همهٔ مهره‌داران کلیه دارند». ماهیان غضروفی (مثل کوسه‌ها و سفره‌ماهی‌ها)، که ساکن آب شور هستند، علاوه بر کلیه‌ها، دارای غدد راست‌روده‌ای هستند که محلول نمک (سدیم کلرید) بسیار غلیظ را به روده ترشح می‌کنند. نوشته‌ای که در پی می‌آید، در واقع بحثی است تکمیلی برای توضیح این سطور کتاب درسی.

کلیدواژه‌ها: الاسموبرانش‌ها، هولوسفالی‌ها، غدهٔ رکتال، غدد ترشح نمک

مقدمه

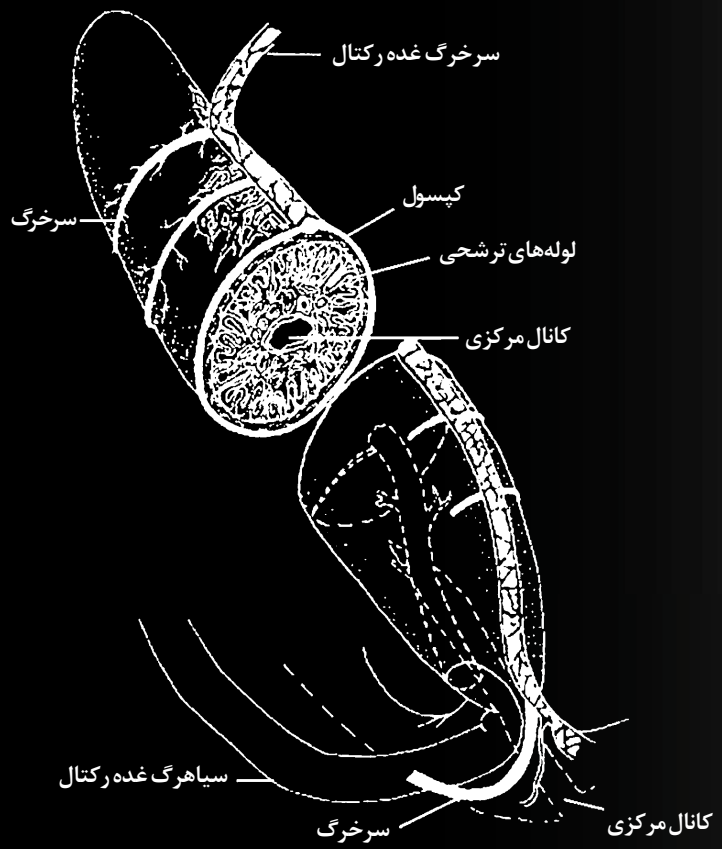
تاکنون نزدیک به هزار گونه ماهی غضروفی[1] شناسایی شده‌اند که تقریباً همهٔ آن‌ها دریازی‌اند و فقط ۲۸ گونه از آن‌ها ساکن آب شیرین‌اند. ماهی‌های غضروفی به دو گروه الاسموبرانش‌ها[2] (شامل کوسه‌ماهی‌ها، اسکیت‌ها[3] و سفره‌ماهی‌ها) و «هولوسفالی»‌ها[4] (شامل «کیمرا»ها[5]) تقسیم می‌شوند.

الاسموبرانش‌های دریازی چون در محیط شور زندگی می‌کنند، خطر خروج آب از بدن را دارند که برای حل این مشکل ترکیباتی همچون اوره و تری‌متیل آمین اکسید[6] را در خون خود نگه می‌دارند؛ بنابراین، فشار اسمزی بدن آن‌ها کمی بالاتر از محیط اطراف می‌شود؛ اما غلظت یون‌های سدیم و کلر پلاسمای آن‌ها به طور معنی‌داری پایین‌تر از محیط اطراف است که به شیب زیاد، برای نفوذ انتشاری این دو یون به درون بدن منجر می‌شود. نقش غدهٔ راست‌روده‌ای[7] در زندگی ماهیان الاسموبرانش، دفع نمک (NaCl) اضافی از درون بدن جانور به محیط اطراف است. با توجه به نقش و اهمیت این غده در تنظیم غلظت نمک خون این جانداران، در ادامه ساختار و نحوه عملکرد غده‌های راست‌روده‌ای را بررسی می‌کنیم.

از نظر ساختاری و شکل ظاهری، غدهٔ راست‌روده‌ای یک لولهٔ انتها بسته و معمولاً استوانه‌ای شکل و شبیه به آپاندیس است

ویژگی ساختاری

از نظر ساختاری و شکل ظاهری، غدهٔ راست‌روده‌ای (رکتال) یک لولهٔ انتها بسته و معمولاً استوانه‌ای شکل و شبیه به آپاندیس است. این غده اندام دفعی کمکی است و دارای تعداد زیادی لولهٔ ترشح‌کنندهٔ نمک است که توسط شبکهٔ مویرگی احاطه شده‌اند. مجرای مرکزی غدهٔ راست‌روده‌ای به راست روده تخلیه می‌شود. خون این غده توسط یک انشعاب سرخرگی از آئورت پشتی تأمین می‌شود. غده‌های راست‌روده‌ای بسته به گونهٔ ماهی الاسموبرانش و پیشینهٔ زندگی آن‌ها از نظر اندازه و شکل تنوع دارند. این غده در الاسموبرانش‌های آب شیرین کوچک‌تر از همتایان دریازی است و در گونه‌های مهاجر طی



شکل ۱. برش عرضی و گردش خون در غدهٔ راست‌روده‌ای

حرکت از آب دریا به آب شیرین کاهش در وزن و طول را نشان می‌دهند. مثلاً، در نوعی کوسه[8] هنگام زندگی در آب شیرین نسبت به زمانی که در آب شور زندگی می‌کند، غدهٔ راست‌روده‌ای آن ۵۰ تا ۷۰ درصد کوچک‌تر است. در برخی الاسموبرانش‌های آب شیرین نیز غدهٔ راست‌روده‌ای کاملاً تحلیل رفته و فقط اثری از آن باقی مانده است.

در برش عرضی غدهٔ راست‌روده‌ای، از سمت بیرون به درون سه ناحیه دیده می‌شود: کپسول، پارانشیم و کانال مرکزی. بخش کپسول شامل یک لایهٔ درونی از ماهیچه صاف و یک لایهٔ بافت پیوندی خارجی با رگ‌های خونی و رشته‌های عصبی است. کانال مرکزی به صورت یک مجرای لوله‌ای در مرکز غده و در امتداد طولی آن قرار دارد. بخش پارانشیم که در فاصلهٔ میان کپسول و کانال مرکزی قرار دارد شامل لوله‌های ترشحی است که از کانال مرکزی انشعاب یافته‌اند. این لوله‌ها موازی با کانال مرکزی‌اند و به طور ملایم از آن فاصله می‌گیرند و هر چه به سمت کپسول پیش می‌روند، دارای شیب تندتری می‌شوند که به نظر می‌رسد عمود بر کپسول واقع شده‌اند. بسیاری از لوله‌های ترشحی وقتی از کانال مرکزی فاصله می‌گیرند به سه تا پنج شاخه منشعب می‌شوند. لوله‌های ترشحی در بخش پارانشیم توسط یک ماتریکس خارج لوله‌ای از جنس بافت پیوندی با رشته‌های عصبی و مویرگ‌ها احاطه شده‌اند. البته، در قسمت مجاور کانال مرکزی، مویرگ‌ها با حفرهٔ سیاهرگی جایگزین شده‌اند و تراکم بافت پیوندی کمتر می‌شود. در این ناحیه، قطر لوله‌های ترشحی نیز بزرگ‌تر است (شکل ۱).

غدهٔ راست‌روده‌ای یک اندام دفعی کمکی و مملو از لوله‌های ترشح‌کنندهٔ نمک است

چگونگی عمل غدهٔ راست‌روده‌ای

همان طور که اشاره شد، غدهٔ راست‌روده‌ای یک اندام دفعی کمکی و مملو از لوله‌های ترشح‌کنندهٔ نمک است. هر لوله از یک لایه و یک نوع سلول پوششی ترشحی تشکیل و توسط شبکهٔ مویرگی احاطه شده است. در این سلول‌های پوششی، میتوکندری‌های فراوان و بزرگی دیده می‌شود و در غشای رأسی آن‌ها، یعنی قسمتی که به سمت مجرا قرار دارد، برجستگی‌هایی شبیه به ریزپرز دیده می‌شود. غشای قاعده‌ای ـ جانبی این سلول‌ها نیز وسیع و دارای تورفتگی‌های فراوانی است.

لوله‌های ترشحی در غدهٔ راست‌روده‌ای، سدیم کلرید را از خون به درون مجرای خود انتقال می‌دهند. یون‌های سدیم و کلر با دو روش متفاوت از عرض دیوارهٔ لوله‌های ترشح‌کننده نمک عبور می‌کنند و وارد مجرای آن می‌شوند (شکل ۲). یون کلر با روش انتقال فعال ثانویه و توسط سلول‌های

لوله‌های ترشحی در غدهٔ راست‌روده‌ای، سدیم کلرید را از خون به درون مجرای خود انتقال می‌دهند

پوششی لوله و با انتقال درون سلولی به درون مجرا منتقل می‌شود؛ اما یون‌های سدیم در جهت شیب الکتروشیمیایی از حد فاصل بین سلول‌های پوششی (انتقال بین سلولی[11]) از خون به درون مجرا حرکت می‌کنند. غلظت سدیم کلرید در مایع درون مجرا خیلی بیشتر از پلاسماست؛ اما فشار اسمزی آن مشابه پلاسماست؛ زیرا اوره در خون باقی می‌ماند و توسط لوله‌های ترشحی دفع نمی‌شود.

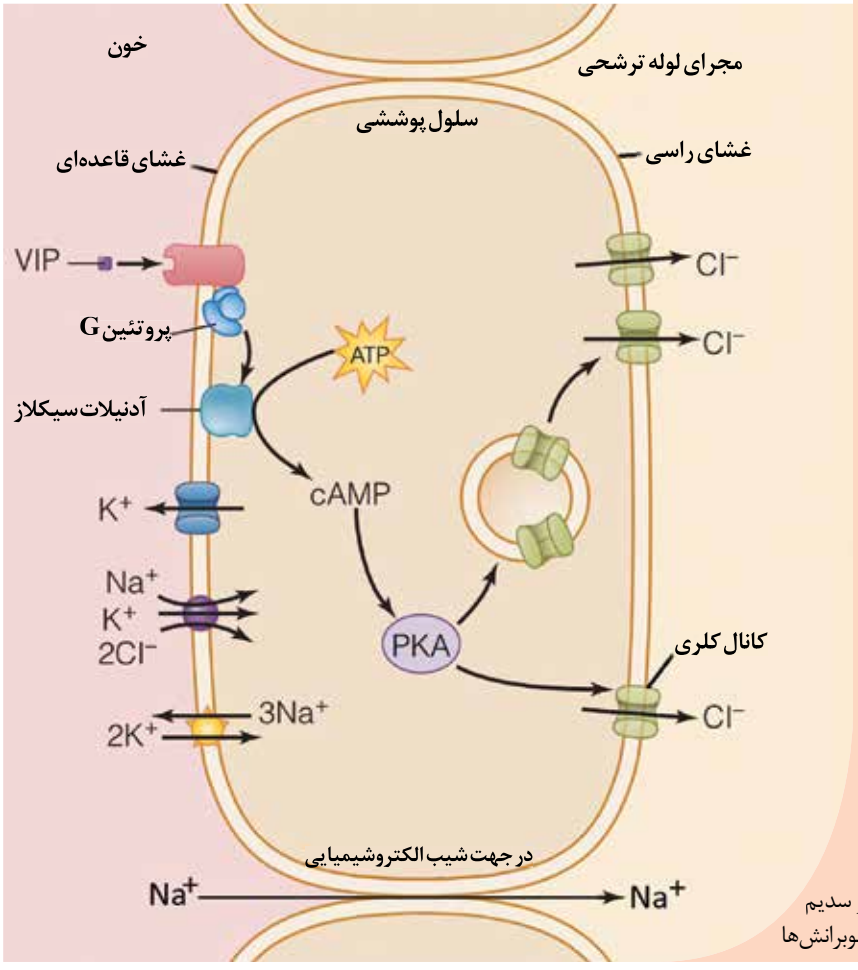
همان طوری که در شکل ۲ مشاهده می‌شود، در غشای رأسی سلول‌های پوشاننده لوله‌های ترشحی، کانال‌های کلری و در غشای قاعده‌ای ـ جانبی آن‌ها مجموعه‌ای از کانال‌های پتاسیمی، پمپ سدیم ـ پتاسیم و انتقال‌دهندهٔ NKCC (همسوبر $Na^+ - K^+ - 2Cl^-$[12]) وجود دارد. محل اصلی ورود یون کلر به درون سلول‌های پوششی، انتقال‌دهندهٔ NKCC است. این همسوبر هنگامی که در جهت شیب غلظت، یون سدیم را وارد سلول می‌کند، همراه با انتقال هر یون سدیم، یک یون پتاسیم و دو یون کلر را نیز به درون سلول منتقل می‌کند، بنابراین، ورود یون کلر به درون سلول با انتقال فعال ثانویه انجام می‌شود و ATP لازم برای انجام آن در هنگام فعالیت پمپ سدیم ـ پتاسیم مصرف می‌شود. یون‌های سدیم و پتاسیمی که توسط ناقل همسوبر وارد سلول شده‌اند، در غشای قاعده‌ای ـ جانبی به ترتیب توسط پمپ سدیم ـ پتاسیم و کانال‌های پتاسیمی مجدداً از سلول خارج می‌شوند. یون‌های کلر واردشده به سلول نیز توسط کانال‌های کلری از غشای رأسی به درون مجرا منتشر می‌شود.

همان‌طوری که قبلاً اشاره شد، یون‌های سدیم خون نیز براساس نیروی محرکهٔ الکتروشیمیایی از حد فاصل بین سلول‌های پوششی عبور می‌کنند و وارد مجرای لوله‌های ترشحی می‌شوند.

تنظیم ترشح نمک در غدهٔ راست‌روده‌ای

در تنظیم ترشح نمک توسط غدهٔ راست‌روده‌ای چندین هورمون و محرک شیمیایی، مانند پپتید ناتریورتیک دهلیزی[13] و ۱ـ آلفا هیدروکسی کورتیکواسترون[14] (۱α-OH-B) و نوروپپتیدهای

نحوهٔ ترشح نمک در لوله‌های ترشحی غدهٔ راست‌روده‌ای کوسه‌ماهی بسیار شبیه به نحوه دفع نمک توسط سلول‌های آب‌ششی ماهیان آب شور و غده‌های نمکی پرندگان و خزندگان است



شکل ۲. ترشح یون‌های کلر و سدیم در غدهٔ راست‌روده‌ای الاسموبرانش‌ها

در تنظیم ترشح نمک توسط غدهٔ راست‌روده‌ای چندین هورمون و محرک شیمیایی نقش دارند

مهاری هم‌چون سوماتواستاتین، کوله سیستوکینین، نوروپپتید Y و بومبیزین[15] نقش دارند. هنگامی که غلظت نمک در بدن کوسه ماهی بر اثر نوشیدن آب یا غذای شور بیشتر می‌شود، ترشح نمک توسط غدهٔ راست‌روده‌ای به طور ضربانی افزایش پیدا می‌کند. تغییرات اسمزی و حجم خون سبب ترشح پپتید ناتریورتیک دهلیزی از قلب می‌شود. این پپتید باعث آزادشدن هورمون نورواندوکرینی به نام پپتید روده‌ای مؤثر بر رگ‌های خونی(VIP)[16] می‌شود. اتصال این هورمون به گیرنده‌های G ـ پروتئینی باعث فعال شدن آدنیلات سیکلاز و افزایش سنتز cAMP می‌شود که این مولکول نیز پروتئین کیناز(PAK) A را فعال می‌کند. پروتئین کیناز A با فسفریله کردن کانال‌های کلری در غشای رأسی، آن‌ها را باز می‌کنند. از طرف دیگر، جابه‌جایی درون‌سلولی کانال‌های کلری را نیز تحت تأثیر قرار می‌دهد و در نتیجه کانال‌های کلری بیشتری در غشای رأسی قرار می‌گیرند. یون‌های کلر از طریق این کانال‌ها به درون مجرای لوله‌های ترشحی منتشر می‌شوند.

در زمان تحریک ترشح نمک، علاوه بر افزایش تعداد کانال‌های کلری در غشای رأسی و باز شدن آن‌ها، فعالیت همسوبر NKCC نیز تنظیم می‌شود. خروج یون کلر از سلول‌های پوشانندهٔ لوله‌های ترشحی به کاهش حجم سلول‌ها و نیز کاهش غلظت یون‌های کلر سیتوپلاسم منجر می‌شود. این تغییر حجم سلول، باعث فسفریلاسیون انتقال‌دهندهٔ NKCC می‌شود که در حالت عادی به‌صورت غیرفعال در غشای قاعده‌ای ـ جانبی قرار دارد. هنوز پروتئین کینازهای مسئول این فسفریلاسیون شناسایی نشده‌اند. این پروتئین کینازها ممکن است توسط فاکتورهای هورمونی یا نورواندوکرینی فعال شوند. افزایش یون کلر در سیتوپلاسم یا ممانعت از خروج کلر از سلول سبب کاهش فعالیت همسوبر NKCC می‌شود.

شایان ذکر است که نحوهٔ ترشح نمک در لوله‌های ترشحی غدهٔ راست‌روده‌ای کوسه ماهی بسیار شبیه به نحوه دفع نمک توسط سلول‌های آبششی ماهیان آب شور و غده‌های نمکی پرندگان و خزندگان است. در ضمن، در گاوکوسه[17]، که هم در آب شیرین و هم در آب شور زندگی می‌کند، طی مهاجرت از آب شیرین به آب شور فعالیت پمپ سدیم ـ پتاسیم آن تقریباً دو برابر می‌شود که نشان‌دهندهٔ اهمیت دفع یون‌های سدیم و کلر در آب‌های شور است.

پی‌نوشت‌ها

1. Cartilaginous fishes
2. Elasmobranch
3. Skate
4. Holocephali
5. Chimaera
6. Trimethylamine oxide (TMAO)
7. Rectal gland
8. Dasyatis sabina
9. basolateral plasma membrane
10. Transcellular transport
11. Paracellular transport
12. Na+ - K+ - 2Cl- cotransporter
13. Atrial natriuretic peptide
14. 1α- hydroxycorticosterone
15. bombesin
16. Vasoactive intestinal peptide (VIP)
17. bull shark (*Carcharhinus leucas*)

منابع

1.Hickman, Cleveland P., Jr., Keen Susan L., Eisenhour David J., Larson Allan., I'Anson Helen. Integrated principles of zoology. Seventeenth edition, McGraw-Hill Education.2017

2.Moyes Christopher D., Schulte Patricia M. Principles of Animal Physiology. Second Edition. Pearson Education Limited. 2014

3. Hill Richard W, Wyse Gordon A, Anderson Margaret. Animal physiology, Third Edition, Sinauer Associates 2012

4.Pillans RD., Good JP., Anderson WG., Hazon N., Franklin CE. Freshwater to seawater acclimation of juvenile bull sharks (Carcharhinus leucas): plasma osmolytes and Na+/K+-ATPase activity in gill, rectal gland, kidney and intestine. J Comp Physiol B (2005) 175: 37–44

5. Bulger R E. Fine structure of the rectal (salt-secreting) gland of the spiny dogfish, Squalus acanthias. The anatomical record. 1963, Volume147, Issue1, Pages 95-127

6. Epstein FH, Stoff JS, Silva P. Hormonal control of secretion in shark rectal gland. Ann N Y Acad Sci. 1981; 372:613-25.

7. Hazon N, Wells A, Pillans RD, Good JP, Gary Anderson W, Franklin CE. Urea based osmoregulation and endocrine control in elasmobranch fish with special reference to euryhalinity. Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol. 2003 Dec; 136(4):685-700.

8.https://espace.library.uq.edu.au/view/UQ:151390/TH_151390_ch4.pdf

9.https://www.researchgate.net/publication/261510117_Osmoregulation_in_elasmobranchs

۱۰. علیمی رحمان، سواری احمد، موحدی نیا عبدالعلی، ذاکری محمد، سلامات نگین.(۱۳۹٤). «بررسی ریخت‌شناسی و بافت‌شناسی غدهٔ راست‌روده‌ای در گربه کوسه لکه‌دار» (*Chiloscyllium punctatum*) خلیج فارس. مجله علمی شیلات ایران، مقاله ٦، دوره ٢٤، شماره ٢، آذر و دی ١٣٩٤، صفحه ٦٥-٧٦

۱۱ـ کریستوفر د.مویز، پاتریشیا م. شولت (۲۰۰۸). مبانی فیزیولوژی جانوری. ترجمه آمنه رضایوف، آمنه زارع، زهرا شیرازی زند، سیدپیمان مقدسی.انتشارات فاطمی ۱۳۹۰