دانشگاه گنبد کاووس
نشریه "پژوهش‌های ماهی‌شناسی کاربردی"
دوره هفتم، شماره اول، بهار ۹۸
http://jair.gonbad.ac.ir

مقایسه لایه‌بندی شبکیه چشم در جنین، لارو و بالغ شاه‌کولی *Alburnus chalcoides* (Güldenstädt, 1772)

نیلوفر حقی[۱]، نادر شعبانی‌پور*[۲،۳]

[۱]دانشجوی دکتری زیست شناسی‌دریا، گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه گیلان، رشت، ایران
[۲]دانشیار، گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه گیلان، رشت، ایران
[۳]دانشیار، گروه علوم دریایی، پژوهشکده حوضه آبی دریای خزر دانشگاه گیلان، رشت، ایران

تاریخ ارسال: ۹۷/۵/۸ ؛ تاریخ پذیرش: ۹۷/۷/۲

چکیده

در مطالعه حاضر ساختار شبکیه چشم شاه‌کولی (*A. chalcoides*) در سه مرحله جنینی، لاروی و بالغ به جهت درک قابلیت دید این ماهی اقتصادی در دوره زندگی بررسی شده است. برای این منظور نمونه‌های بافتی از شبکیه شاه‌کولی بالغ و همچنین جنین و لارو آن با فواصل مشخص نمونه‌برداری شد. مطالعات بافت شناختی نشان داد که پریموردیوم بینایی ۱۶ ساعت پس از لقاح (۱۶hAF) از لایه اکتودرم ایجاد شد که پس از نمو و توسعه، جام بینایی را به‌وجود آورد. جام بینایی اولیه همان شبکیه تمایز نیافته بود و قبل از ساعت ۲۶hAF شروع به شکل گرفتن کرد. سلول‌های لایه اپیتلیوم رنگدانه‌دار اولین سلول‌هایی بودند که ۳۶hAF از سایر سلول‌های شبکیه متمایز شدند و رنگدانه‌ها حدود ۶۸hAF نمایان شد. لاروها با شبکیه‌ای که بخش عمده آن تمایزنیافته بود تفریخ شدند (حدود ۷۲hAF). اولین سطح لایه‌بندی مشخص در لاروها ۹۶ ساعت پس از تفریخ (۱DAH) مشاهده شد که شامل پنج لایه لایه اپیتلیوم رنگدانه‌دار، لایه سلول‌های گیرنده نور، لایه هسته‌دار داخلی، لایه مشبک داخلی و لایه سلول‌های گانگلیونی بود. لایه مشبک خارجی در ۱۴۴hAF (۳DAH) قابل تشخیص شد و در اوایل روز ۴DAH با تفکیک لایه سلول‌های گیرنده نور به دو لایه هسته‌دار خارجی و لایه گیرنده‌های نوری تقسیم شد. لایه‌بندی شبکیه قبل از تهی‌شدن کیسه زرده کامل شد. ترتیب لایه‌های شبکیه

*نویسنده مسئول: shabani@guilan.ac.ir

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

در شاه‌کولی بالغ مشابه لارو ۴ روزه پس از تفریخ (۱۶۸ ساعت پس از لقاح) بود. ضخامت لایه‌ها با هم متفاوت بود به‌طوری‌که از ضخامت لایه هسته‌دار داخلی کاسته و بر ضخامت لایه گیرنده‌های نوری افزوده شد.

واژه‌های کلیدی: ***A. chalcoides*، نمو، تفریخ، لایه سلولی**

مقدمه

با وجود تشابهی که از نظر نوع لایه‌ها در چشم گروه‌های مختلف مهره‌دار دیده می‌شود، لایه‌بندی و نمو شبکیه در ماهیان تفاوت‌هایی با سایر گروه‌ها نشان می‌دهد (Kunz-Ramsay, 2004). مطالعات نشان داده‌اند که ضخامت و آرایش سلولی لایه‌ها در شبکیه ماهیان ارتباط نزدیکی با سن ماهی، مرحله نموی، سبک زندگی، نحوه یافتن غذا و استراتژی تغذیه، رفتار گله‌ای (Schooling)، رقابت، یافتن جفت و جفت‌گیری و همین‌طور شرایط محیطی و زیستگاه مانند میزان نور محیط و عمق محل زندگی دارد (Zaunreiter *et al*., 1991; Bantseev *et al*., 2004; Carton and Vaughan, 2010; Darwish *et al*., 2015; Hunt *et al*., 2015).

بینایی در تغذیه و بقای ماهی به‌ویژه در مراحل اولیه زندگی آن نقش مهمی دارد و چشم یکی از اولین اندام‌هایی است که طی فرآیند اندام‌زایی در جنین تشکیل می‌شود. شبکیه اولین بخشی از چشم است که به‌صورت جام بینایی از پریموردیوم بینایی با منشا اکتودرمی ایجاد می‌شود. ابتدا در شبکیه هیچ نوع لایه‌بندی مشاهده نمی‌شود و همه سلول‌های تشکیل دهنده آن مشابه هستند (Schmitt and Dbwling, 1994; Kimmel *et al*., 1995; Kitambi and Malicki, 2008; Carton and Vaughan, 2010). زمان ایجاد شبکیه اولیه (تمایز نیافته) و آغاز لایه‌بندی (ایجاد تمایز) در گونه‌های مختلف ماهی متفاوت است (Schmitt and Dbwling, 1994; Iwamatsu, 2004; Carton and Vaughan, 2010; Yahaya *et al*., 2011; Kawamura *et al*., 2016). تفاوت‌ها ناشی از ویژگی‌های ذاتی و همچنین نیازهای اکولوژیکی ماهی است (Kimmel *et al*., 1995; Iwamatsu, 2004; Shadrina and Pavlov, 2015; Thepot and Jerry, 2015).

تاکنون ساختار شبکیه و آرایش لایه‌های آن در گونه‌های مختلف ماهی مانند شگ‌ماهی *Alosa braschnikowi* (Hussianzadeh *et al*., 2015)، فیل‌ماهی *Huso huso* (Shabanipoor and Khorshidsedehi, 2017)، ازون‌برون *Acipenser stellatus* (Khorshidsedehi and Shabanipoor., 2019) و کیلکا *Clupeonella grimmi* (Khalili *et al*., 2014) تعیین شده است و مراحل نمو بعضی از آن‌ها مانند ماهی گورخری *Danio rerio* (Schmitt and Dbwling, 1994; Kimmel *et al*., 1995)، مداکا *Oryzias latipes* (Kitambi and Malicki, 2008) شاه‌ماهی دم‌زرد *Seriola lalandi* (Carton and Vaughan, 2010)، باس دریایی آسیایی *Lates calcarifer* (Yahaya *et al*., 2011)،

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

Dicentrarchus labrax (Cucchi *et al*., 2012) و گربه‌ماهی آفریقایی *Clarias gariepinus* (Kawamura *et al*., 2016) مورد مطالعه قرار گرفته است. اما تاکنون مطالعه‌ای بر ساختار شبکیه شاه‌کولی *Alburnus chalcoides* چه در مراحل جنینی، لاروی و چه در مرحله بلوغ صورت نگرفته است. از این رو مطالعه حاضر به بررسی مراحل نمو شبکیه در جنین و لاور شاه‌کولی و مقایسه آن با شبکیه چشم بالغ جانور پرداخته است. شاه‌کولی گونه‌ای از خانواده کپورماهیان بوده و در حوضه دریای خزر و رودخانه‌های اطراف آن به عنوان نمونه ای تجاری محسوب می‌شود (Patimar *et al*., 2010).

مواد و روش‌ها

تخم‌های لقاح یافته شاه‌کولی (*A. chalcoides*) از مرکز تکثیر، پرورش و بازسازی ذخایر ماهیان استخوانی شهید انصاری (رشت) تهیه شد و مراحل نگهداری آن‌ها نیز در همان مرکز انجام شد. به این ترتیب که تخم‌های لقاح یافته پس از شستشو و رفع چسبندگی به انکوباتور ویس (Weiss) ()انتقال پیدا کردند و تا زمان تفریخ در آنجا نگهداری شدند. زمان لقاح، روز صفر پس از لقاح (0DAF – Day After Fertilization) و زمان تفریخ، روز صفر پس از تفریخ (0DAH – Day After Hatch) در نظر گرفته شد.

آب مورد نیاز قبل از استفاده از فیلتر UV عبور کرده و سپس وارد انکوباتورها می‌شد. جریان آب درون انکوباتور دائمی و ملایم بود تا تخم‌ها به حالت تعلیق در آمده و از انباشه شدن آن‌ها روی هم جلوگیری شود. لاروها پس از تفریخ به سمت لبه بالای انکوباتور شنا کردند و در همانجا جمع‌آوری و به تراف (Trough) منتقل شدند. در تراف نیز جریان آب دائمی و ملایم برقرار بود. در دوره نگهداری، ماهیان تحت شرایط نوری طبیعی شبانه‌روزی قرار داشتند (اوخر اردیبهشت، ۱۴ ساعت روشنایی و ۱۰ ساعت تاریکی). دمای آب نیز بین۲۱ تا ۲۳ درجه سانتی‌گراد بود (دمای طبیعی آب).

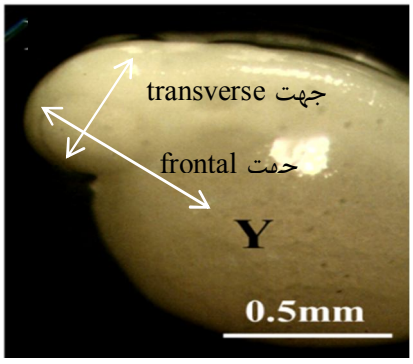
برای تشخیص لقاح تا رسیدن به مرحله گاسترولا نمونه‌برداری به صورت تصادفی انجام شد. اما پس از آن برای تعیین زمان مراحل شکل‌گیری و تمایز شبکیه، نمونه‌برداری طبق جدول ۱ انجام شد. در هر بار نمونه‌برداری ۱۰ نمونه (تخم یا لارو) جمع‌آوری و در محلول بوئن تثبیت شد تا مورد مطالعات بعدی قرار بگیرد. نمونه‌برداری از لاروها تا زمان اتمام کیسه زرده انجام شد. از ۱۰ قطعه ماهی بالغ نیز پس از تلف شدن چشم‌ها جدا و در بوئن تثبیت شد.

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

جدول ۱- زمان‌بندی نمونه‌برداری از لقاح تا زمان اتمام کیسه زرده شاه‌کولی (*A. chalcoides*)

روز پس از لقاح	ساعت پس از لقاح	نمونه‌برداری
--	۰-۱۲	تصادفی
--	۱۲-۲۴	هر دو ساعت
۱-۲	۲۴-۷۲	هر دو ساعت
۳-۴	۷۲-۱۲۰	هر شش ساعت
۵-۶	۱۲۰-۱۶۸	هر دوازده ساعت
از روز ۶ به بعد	از ساعت ۱۶۸ تا اتمام کیسه زرده	هر ۲۴ ساعت

نمونه‌ها قبل از انجام مراحل بافت‌شناسی ابتدا زیست‌سنجی شدند و طول جنین یا لارو و قطر خارجی چشم یا حدقه اندازه‌گیری شد (جدول ۲). نمونه‌های جنین و لارو به دلیل کوچکی اندازه، به طور کامل و بدون جداکردن چشم از بدن، ابتدا آب‌گیری، شفاف سازی و پس از قرار گرفتن در حمام پارافین قالب‌گیری شدند و پس از آن در جهت‌های سری-دمی (Transverse) پشتی-شکمی (Frontal) (شکل ۱) با ضخامت ۵ میکرومتر توسط میکروتوم مقطع‌برداری شد. برای آماده‌سازی چشم‌های ماهیان بالغ، ابتدا عنبیه چشم به آرامی برداشته و عدسی آن خارج شد. سپس چشم به صورت کامل و قالب‌گیری شد. پس از قالب‌گیری چشم در جهت محور قرنیه- شبکیه با ضخامت ۵ میکرومتر مقطع زده شد. مقاطع به روش هماتوکسیلین- ائوزین (H & E) رنگ‌آمیزی شدند و زیر میکروسکوپ مورد مطالعه قرار گرفتند. به این ترتیب که ضمن بررسی وضعیت لایه‌بندی و زمان ظهور هر یک از لایه‌ها ضخامت هر لایه، ضخامت شبکیه و قطر چشم (در جهت قرنیه به شبکیه) اندازه‌گیری شد.



شکل ۱- جهت مقاطع تهیه شده از چشم در جنین شاه‌کولی (*A. chalcoides*). Y : کیسه زرده

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

جدول ۲- اندازه طول بدن و قطر چشم در جنین، لارو و بالغ شاه‌کولی (*A. chalcoides*) (میانگین ± خطای استاندارد).

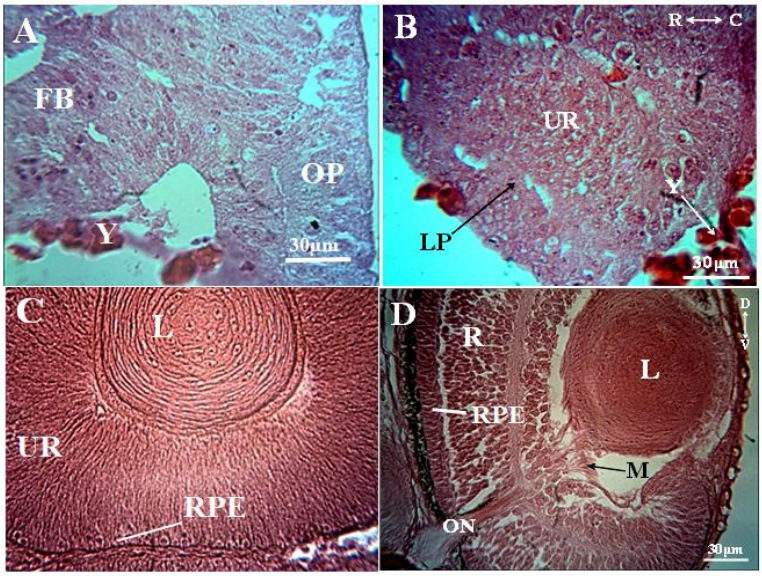
زمان (روز)	طول کل (میلی‌متر)	قطر حدقه چشم (میلی‌متر)
۲DAF	۵/۱±۰/۵۵	۰/۳۲±۰/۰۰۴
*۳DAF(۷۲ ساعت)	۵/۵±۰/۲۳	۰/۲۶±۰/۰۰۵
۴DAF	۶/۳±۰/۱۳	۰/۴۰±۰/۰۱۰
۵DAF	۶/۹±۰/۰۵	۰/۴۴±۰/۰۰۵
۶DAF	۷/۴±۰/۰۸	۰/۴۸±۰/۰۱۳
۷DAF	۷/۸±۰/۲۱	۰/۴۹±۰/۰۱۳
۸DAF	۷/۹±۰/۰۳	۰/۵۱±۰/۰۰۸
بالغ		

*: روز تفریخ ؛ DAF : روز پس از لقاح

نتایج

اولین تسهیم سلولی یا کلیواژ در تخم شاه‌کولی یک ساعت پس از لقاح در قطب جانوری رخ داد. پس از تقسیمات متوالی، طی مدت ۱۲ ساعت جنین به مرحله گاسترولا رسید و پریموردیوم بینایی ۴ ساعت بعد از اکتودرم مشتق شد (۱۶hAF). سپس تا ساعت ۲۴ پس از لقاح، پریموردیوم بینایی توسعه یافته، شبکیه اولیه را که متشکل از چند لایه سلول تمایز نیافته و هم‌شکل بود ایجاد کرد (شکل ۲-A). درون رفتگی (Invagination) در شبکیه اولیه مقدمات تشکیل جام بینایی فراهم آورده و در ساعت ۲۶ پس از لقاح پلاک عدسی تشکیل شد (شکل ۲-B). با رشد جام بینایی فضای لازم برای تشکیل و نمو عدسی فراهم شد. با وجود رشد جام بینایی و افزایش وسعت شبکیه، قسمت عمده شبکیه در جنین شاه‌کولی تا زمان تفریخ (حدود ساعت ۷۲ پس از لقاح) تمایز نیافته باقی ماند (شکل ۲-C) و تنها لایه تمایز یافته آن لایه اپیتلیوم رنگدانه‌دار (RPE - Retina Pigmented Epithelium) بود. سلول‌های درشت اپیتلیوم رنگدانه‌ای اولین بار در ساعت ۳۶ پس از لقاح قابل تشخیص شدند، اما فاقد رنگدانه بودند. رنگدانه‌دار شدن سلول‌های لایه RPE ابتدا به صورت جزئی در بخشی از شبکیه که روبه‌روی عدسی بود (در جهت مردمک) حدود ساعت ۶۸ پس از لقاح یعنی کمی قبل از تفریخ، آغاز شد. سپس به تمام جهات شبکیه گسترش یافت و تا روز ۴ یا ۹۶ ساعت پس از لقاح (روز اول پس از تفریخ) کامل شد (شکل ۲-D).

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

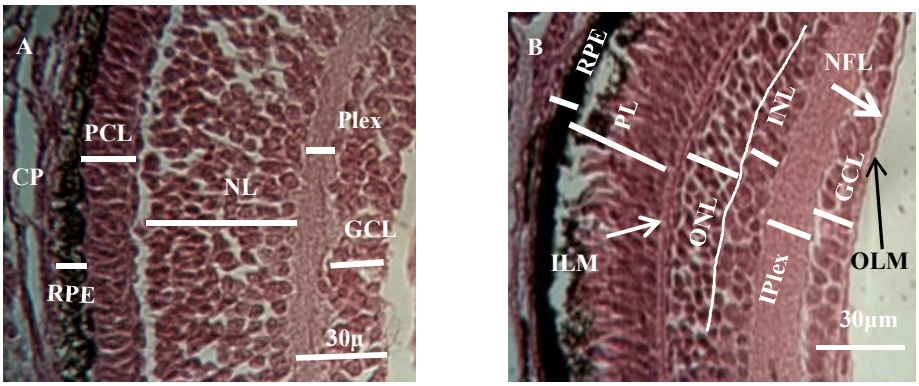


شکل۲- مراحل نمو شبکیه در جنین شاه‌کولی (*A. chalcoides*): A) ۲۴ ساعت پس از لقاح، در این مرحله پریموردیوم بینایی (OP) تنها از سلول‌های هم‌شکل تشکیل شده است که شبکیه تمایز نیافته را ایجاد می‌کند. B) ۶۸ ساعت پس از لقاح، درون‌رفتگی جام بینایی شروع شده است. شبکیه تمایز نیافته (UR) و پلاک عدسی (LP) در حال شکل‌گیری است. C) ۶۸ ساعت پس از لقاح، جام بینایی شکل خود را به دست آورده است، بخش عمده شبکیه تمایز نیافته باقی مانده است و حضور تدریجی رنگدانه در سلولهای RPE. D) ۹۶ اعت پس از لقاح، گسترش رنگدانه در RPE و ایجاد تمایز لایه‌ها. FB: مغز پیشین، Y: زرده. M: عضله کشنده، ON: عصب بینایی، $R \leftrightarrow C$: جهت سری- دمی (Rostro-Caudal)، $V \leftrightarrow D$: جهت پشتی- شکمی.

تمایز سلولی شبکیه پس از تفریخ آغاز و لایه‌بندی شبکیه در لارو با عبور از چند مرحله تکمیل شد. به این ترتیب که تا روز اول پس از تفریخ (۴DAF) با مهاجرت سلول‌ها به لایه‌های مختلف، ۵ لایه در شبکیه تشکیل شد که از خارج به داخل کره چشم شامل لایه RPE، لایه سلول‌های گیرنده نور (PCL- Photoreceptor Cell Layer)، لایه هسته‌دار ((NL-(Nuclear Layer)، لایه مشبک (Plex- Plexiform Layer) و لایه سلول‌های گانگلیونی (GCL- Ganglion Cell Layer) بود (شکل ۳-A). در روز ۴ یا ۱۶۸ ساعت پس از تفریخ (۷DAF) سلول‌های گیرنده نور آرایش منظم‌تری یافتند. سلول‌های گیرنده از نظر اندازه بزرگتر شده و بخش داخلی آنها که حاوی هسته است در زیر غشاء محدودکننده خارجی ردیف شدند و بخش خارجی آن‌ها در لایه جداگانه‌ای تحت عنوان لایه گیرنده‌های نوری (PL- Photoreceptor Layer) قرار گرفتند (شکل ۳-B). توضیح اینکه لایه PLC نباید با لایه PL یکسان فرض شود. PCL زمانی ظاهر می‌شود که هنوز غشاء محدودکننده خارجی

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

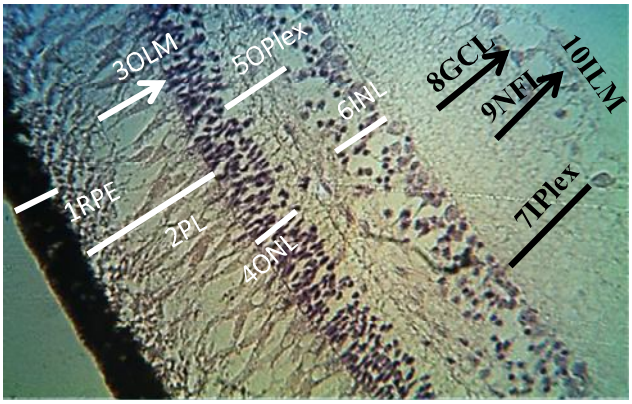
وجود ندارد، سلول‌های حساس به نور از نوع استوانه‌ای بوده و دو بخش داخلی و خارجی سلول‌های استوانه‌ای که کمی بعد معمولاً قابل تمیزدادن است اینجا تفکیک‌پذیر نیستند (شکل ۳-A). در مقابل، PL لایه‌ای است که شامل بیشتر سلول‌های استوانه‌ای و کمتر مخروطی بوده و غشاء محدودکننده خارجی (Outer Limiting Membrane) به صورت خطی باریک بخش داخلی و هسته‌دار سلول‌های حساس به نور را از بخش خارجی که گیرنده اصلی نور هستند ظاهراً جدا می‌نماید. لذا همراه با تمایز لایه‌های شبکیه غشاء محدودکننده خارجی رویت پذیر شد. لایه هسته‌دار به طور مشخص به دو لایه داخلی (INL- Inner Nuclear Layer) و خارجی (Outer Nuclear Layer) تقسیم نشده است و بین آنها هنوز لایه مشبک داخلی (IPlex – Inner Plexiform Layer) به‌وجود نیامده است ولی تفاوت نوع سلول در دو مجموعه جداگانه (شکل۳-B) به‌وجود آمدن دو لایه را اعلام می‌کند. در این مرحله غشاء محدودکننده داخلی (Inner Limiting Membrane) نیز ظاهر می‌شود ولی لایه رشته‌های عصبی (آکسون سلول‌های گانگلیونی) (NFL- Nerve Fiber layer) هنوز ضخامت زیادی ندارد. لایه‌بندی شبکیه در لارو شاه‌کولی فرآیندی تدریجی است و به نظر می‌رسد متناسب با نیاز و فعالیت لارو رو به تکامل رود. در اواخر روز ۴ پس از تفریخ (۱۶۸ ساعت پس از لقاح) اندکی قبل از تهی‌شدن کامل کیسه زرده و شروع تغذیه خارجی شبکیه لارو شاه‌کولی دارای ۹ لایه از ۱۰ لایه معمول در شبکیه مهره‌داران بود و لایه مشبک داخلی نگرفته است.



شکل۳- مراحل نمو شبکیه در لارو شاه‌کولی (*A. chalcoides*) A): ۴ روز پس از لقاح، در این مرحله ۵ لایه متمایز قابل تشخیص است: لایه اپیتلیوم رنگدانه‌دار، (RPE)، لایه سلول‌های گیرنده نور، (PCL)، لایه هسته‌دار، (NL)، لایه مشبک، (Plex) و لایه سلول‌های گانگلیونی (GCL). B): ۷ روز پس از لقاح، در این مرحله لایه‌بندی شبکیه با اضافه شدن لایه مشبک خارجی (OPL) و تشکیل لایه هسته‌دار خارجی (ONL) و لایه گیرنده‌های نوری (PL)، کامل شد.

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

شبکیه در شاه‌کولی بالغ مشابه بقیه مهره‌داران از ده لایه تشکیل شده است (شکل ۴). پس از اتمام زرده و آغاز زندگی آزاد در بچه‌ماهی در کنار حضور ده لایه شبکیه بتدریج ضخامت لایه نیز دچار دگرگونی شد (جدول ۳، شکل ۵). در شبکیه چشم لارو، یک روز پس از تفریخ لایه NL بیشترین ضخامت را داشت به طوری که ۴۶٪ از پهنای شبکیه را به خود اختصاص می‌داد (شکل ۵) اما ضخامت آن تا روز ۴ پس از تفریخ کاهش یافت و به ۲۷٪ رسید. این کاهش تا مرحله بالغ ادامه یافت. در شاه‌کولی بالغ قطر لایه هسته‌دار از نظر محتوای سلولی به دو لایه هسته‌دار خارجی و هسته‌دار داخلی قابل تفکیک شد که ضخامت هر دو از قبل کمتر بود و تنها ۱۱٪ شبکیه را تشکیل داد. ضخامت لایه سلول‌های گیرنده نور (PCL) و سپس لایه گیرنده‌های نوری (PL) همراه با رشد ماهی افزایش یافت. به‌طوری‌که ضخامت لایه PL در روز ۴ پس از تفریخ به ۲۲٪ و در بالغ ضخامت لایه PL به ۳۶٪ رسید که بیشترین سهم از شبکیه را به خود اختصاص داد (شکل ۵). در شبکیه شاه‌کولی بالغ لایه‌های RPE، OPlex، IPlex و GCL نیز نسبت به مراحل لاروی ضخامت بیشتری داشتند (جدول ۳، شکل ۴).



شکل ۴- ترتیب لایه‌ها در شبکیه چشم شاه‌کولی بالغ (*A. chalcoides*): ۱- RPE: لایه سلول‌های رنگدانه‌دار، ۲- PL: لایه گیرنده‌های نوری، ۳- ILM : غشاء محدودکننده خارجی، ۴- ONL: لایه هسته‌دار خارجی، ۵- OPlex: لایه مشبک خارجی، ۶- INL : لایه هسته‌دار داخلی ۷- IPlex: لایه مشبک داخلی، INL. ۸- GCL: لایه سلول‌های گانگلیونی، ۸- NFL: لایه رشته های عصبی، ۱۰-OLM: غشای محدودکننده داخلی.

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

جدول ۳- قطر چشم و ضخامت شبکیه و لایه‌های آن در شاه‌کولی (*A. chalcoides*) در زمان‌های مختلف (میانگین ± خطای استاندارد)

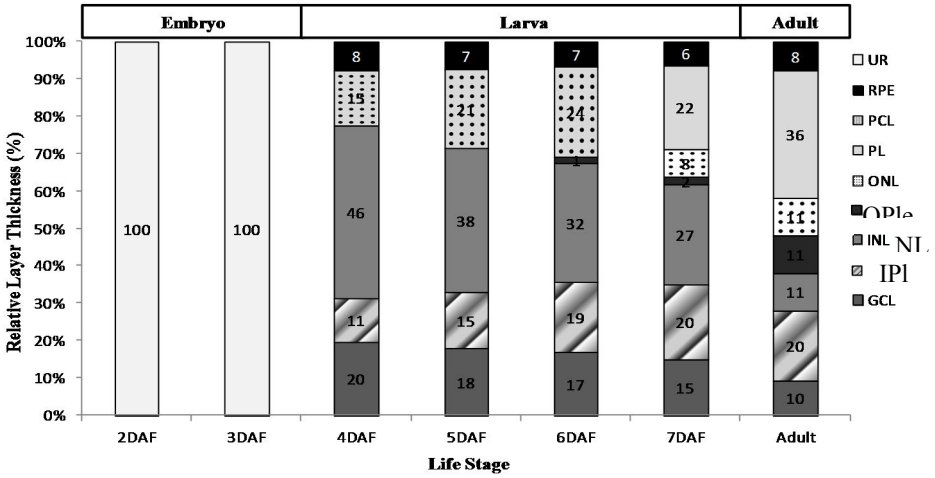
	۲DAF	۳DAF**	۴DAF	۵DAF	۶DAF	۷DAF یا ۴DAH	بالغ
قطر چشم * (میکرومتر)	۱۴۶±۲۴/۱۶	۱۹۰±۲۲/۶۴	۲۴۶±۹/۶۵	۲۶۴±۰/۵۰	۳۱۹±۲۳/۰۸	۳۳۲±۳/۹۶	۲۶۵۷
ضخامت شبکیه (میکرومتر)	۴۵/۵±۶/۴۳	۶۴/۹±۸/۱۴	۸۶/۳±۱۰/۱۸	۹۶/۹±۰/۵۰	۱۰۶/۵±۸/۰۳	۱۲۱/۶±۱/۴۵	۲۲۲/۵۸
RPE (میکرومتر)	--	--	۶/۶±۱/۱۷	۷/۲±۰/۲۵	۷/۳±۰/۳۴	۷/۷±۰/۴۴	۱۹/۳۵
PCL (میکرومتر)	--	--	۱۲/۷±۱/۳۸	۲۰/۳±۰/۵۷	۲۵/۷±۱/۵۶	۳۴/۷±۱/۴۵	۱۰۸/۳۹
PL (میکرومتر)	--	--	--	--	--	۲۷/۲±۳/۰۰	۸۳/۲۳
NL			۴۰/۰±۵/۶۳	۳۷/۳±۰/۲۱	۳۴/۱±۱/۹۸		
ONL (میکرومتر)	--	--	--	--	--	۹/۲±۰/۳۳	۲۵/۱۶
INL (میکرومتر)	--	--	--	--	--	۳۲/۶±۳/۰۳	۲۴/۱۹
IPlex (میکرومتر)	--	--	۹/۹±۱/۲۴	۱۴/۶±۰/۲۵	۲۰/۰±۴/۸۱	۲۵/۷±۰/۳۳	۳۰/۰۰
GCL (میکرومتر)	--	--	۱۷/۱±۱/۷۷	۱۷/۳±۰/۱۵	۱۸/۰±۰/۹۶	۱۸/۳±۰/۷۶	۲۳/۲۳

*: در جهت قرنیه به شبکیه؛ **: روز تفریخ

علامت «-- » نشان‌دهنده این است که لایه مورد نظر هنوز تشکیل نشده است.

DAF: روز پس از لقاح، RPE: لایه سلول‌های رنگدانه‌ای، PCL: لایه سلول‌های گیرنده نور، PL: لایه گیرنده‌های نوری، NL: لایه هسته‌دار، ONL: لایه هسته‌دار خارجی، INL: لایه هسته‌دار داخلی، IPlex: لایه مشبک داخلی، GCL: لایه سلول‌های گانگلیونی.

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]



شکل۵- درصد ضخامت (سهم) هر لایه در شبکیه در مراحل جنینی، لاروی و بالغ شاه‌کولی (*A. chalcoides*) تا روز سوم پس از لقاح (۳DAF) یعنی روز تفریخ، شبکیه تمایز نیافته و فاقد لایه‌بندی است. اولین سطح لایه‌بندی در روز ۴ (۴DAF) پس از لقاح مشاهده می‌شود که در این مرحله لایه هسته‌دار داخلی بیشترین ضخامت را دارد، اما با افزایش رشد شبکیه از ضخامت این لایه کاسته شده و در مقابل، همان‌طور که در ماهی بالغ دیده می‌شود، لایه گیرنده‌های نوری سهم بیشتر را به‌خود اختصاص می‌دهند. DAF: روز پس از لقاح، UR: شبکیه تمایز نیافته، RPE: لایه اپیتلیوم رنگدانه‌ای، PCL: لایه سلول‌های گیرنده نور، PL: لایه گیرنده‌های نوری، ONL: لایه هسته‌دار خارجی، OPlex: لایه مشبک خارجی، NL: لایه هسته‌دار، INL: لایه هسته‌دار داخلی، IPlex: لایه مشبک داخلی، GCL: لایه سلول‌های گانگلیونی. غشاء محدودکننده داخلی و خارجی آورده نشده‌اند.

بحث و نتیجه‌گیری

اولین مرحله تشکیل چشم، ایجاد پریموردیوم بینایی است که از لایه جنینی اکتودرم مشتق می‌شود. پریموردیوم بینایی در جنین شاه‌کولی (*A. chalcoides*) ۱۶ ساعت پس از لقاح به‌وجود آمد. اما در ماهی گورخری (*Danio rerio*) زودتر و ۱۱/۵ ساعت پس از لقاح (Schmitt and Dbwling, 1994) و در مداکا دیرتر و ۲۶ ساعت پس از لقاح (Iwamatsu, 2004) تشکیل می‌شود. به نظر می‌رسد که طول دوره جنینی (قبل از تفریخ) بر سرعت نمو اندام‌ها مؤثر باشد. به‌طوری‌که لارو ماهی گورخری در ساعت ۴۸ پس از لقاح (Kimmel *et al*., 1995) زودتر از شاه‌کولی (حدود ۷۲DAF) تفریخ می‌شود، اما مداکا دیرتر و ۹ روز پس از لقاح تفریخ می‌شود (Iwamatsu, 2004). علاوه بر طول دوره جنینی و سایر ویژگی‌های ذاتی، ویژگی‌های اکولوژیکی به ویژه دما نیز بر سرعت نمو اندام‌ها اثر می‌گذارد (Kimmel *et al*., 1995; Iwamatsu, 2004; Shadrina and Pavlov, 2015; Thepot and Jerry,

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

2015). در باس دریایی آسیایی و استرالیایی (*Lates calcarifer*) نیز سرعت نمو جنینی بسیار بالا است. به‌طوری‌که لارو باس دریایی آسیایی ۱۸ ساعت پس از لقاح تفریخ شده پریموردیوم بینایی در آن‌ها حدود ۱۰ پس از لقاح تشکیل شد (Shadrina and Pavlov, 2015). در نژاد استرالیایی باس دریایی نمو جنین سریع‌تر است و زمان تفریخ و تشکیل پریموردیوم بینایی به ترتیب حدوداً ۱۲ و ۶ ساعت پس از لقاح بود (Thepot and Jerry, 2015).

در مرحله بعدی پریموردیوم بینایی توسعه یافته، به سمت داخل انحنا می‌یابد که این مرحله مقدمه تشکیل جام بینایی است. در جنین شاه‌کولی، شروع شکل‌گیری جام بینایی که با آغاز درون‌رفتگی پریموردیوم بینایی همراه بود قبل از ساعت ۲۶ پس از لقاح رخ داد. جام بینایی اولیه از چند لایه سلول هم‌شکل تشکیل شده بود که همان شبکیه تمایز نیافته بود. جام بینایی در باس دریایی آسیایی (*Lates calcarifer*) تا قبل از ۱۴ ساعت پس از لقاح (Shadrina and Pavlov, 2015) و در مداکا ۳۴ ساعت پس از لقاح (Iwamatsu, 2004) شکل گرفت.

طی نمو جنینی در شاه‌کولی اندازه جام بینایی و وسعت شبکیه افزایش یافت، اما بخش عمده سلول‌های شبکیه تا زمان تفریخ (حدود ۷۲ ساعت پس از لقاح) تمایز نیافته باقی ماند. لایه رنگدانه‌ای (PRG) تنها لایه تمایزیافته شبکیه در جنین بود که سلول‌های آن حدود ساعت ۳۶ پس از لقاح قابل تشخیص بوده و رنگدانه‌ها حدود ۶۸ ساعت پس از لقاح (کمی قبل از تفریخ) نمایان شدند (پیگمانتاسیون جزئی). درجه تمایز یافتگی شبکیه در زمان تفریخ در ماهیان مختلف با یکدیگر متفاوت است. در بعضی گونه‌ها، لاروها با چشم کاملاً تمایز یافته تفریخ می‌شوند مانند ماهی مداکا (Kitambi and Malicki, 2008)، اما در بعضی از گونه‌ها مشابه شاه‌کولی، لاروها با شبکیه تمایز نیافته تفریخ می‌شوند مانند کینگ‌فیش دم‌زرد (Carton and Vaughan, 2010)، باس دریایی آسیایی (Yahaya *et al*., 2011)، گربه‌ماهی آفریقایی (تفریخ ۲۴ ساعت بعد از لقاح؛ Kawamura *et al*., 2016). به نظر می‌رسد که هر چه دوره جنینی قبل از تفریخ کوتاه‌تر باشد لارو با شبکیه تمایز نیافته‌تر تفریخ می‌شود.

زمان پیدایش لایه‌های مختلف در ماهیان مختلف تا حدودی با هم متفاوت است. در بعضی از ماهیان تمایز لایه RPE همراه با تولید رنگدانه قبل از تفریخ تکمیل شده یا آغاز می‌گردد مانند ماهی گورخری (Kimmel *et al*., 1995)، مداکا (Iwamatsu, 2004) و شاه‌کولی. اما در بعضی گونه‌ها تولید رنگدانه پس از تفریخ شروع می‌شود مانند کینگ‌فیش دم‌زرد (Carton and Vaughan, 2010) و *Dicentrarchus labrax* (Cucchi *et al*., 2012). در شاه‌کولی پیگمانتاسیون لایه RPE که قبل از تفریخ شروع شده بود تا روز اول پس از تفریخ (4DAF) تکمیل شد. در باس دریایی آسیایی رنگدانه‌ها یک روز پس از تفریخ به صورت جزئی ظاهر شدند، اما تا روز دوم به خوبی پراکنش یافتند (Yahaya *et al*., 2011). در گربه‌ماهی آفریقایی نیز چشم‌ها هنگام تفریخ شفاف بودند، اما طی یک روز پس از تفریخ

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

RPE تکامل یافته و رنگدانه‌ها ایجاد شدند (Kawamura *et al*., 2016). در *Dicentrarchus labrax* پیگمانتاسیون ۶ روز پس از تفریخ همراه با آغاز رفتار تغذیه‌ای رخ داد که این امر باعث بهبود دید شد (Cucchi *et al*., 2012).

پس از تفریخ، در مرحله لاروی، تکمیل لایه‌بندی شبکیه شاه‌کولی در چند مرحله انجام شد. به این ترتیب که در روز یک پس از تفریخ شبکیه تنها ۵ لایه متمایز داشت ولی تا روز ۴DAH و جذب کامل زرده اغلب لایه‌های شبکیه تمایز یافتند. مقارن شدن لایه‌بندی شبکیه با تهی‌شدن کیسه زرده و آغاز زندگی آزاد به‌عنوان بچه‌ماهی ضرورت آگاهی بصری ماهی از اطراف و یافتن غذا را ایجاب می‌کند.

تمایز شبکیه در لارو باس دریایی آسیایی طی دو روز رخ داد. در روز اول پس از تفریخ لایه‌های PL، ONL، INL، IPlex و GCL تمایز یافتند و در روز دوم OPlex به همراه پیگمانتاسیون لایه RPE قابل تشخیص شد. به این ترتیب چشم لارو از دو روز پس از لقاح برای به کارگیری در تغذیه آزاد (Exogenous Feeding) آماده شد (Yahaya *et al*., 2011). اگرچه لارو گربه‌ماهی آفریقایی نیز با شبکیه تمایزنیافته تفریخ شد، اما طی یک روز پس از تفریخ تمام لایه‌ها به‌جز لایه OPL شکل گرفتند. روز سوم پس از تفریخ تمام اجزای شبکیه تکمیل شد (Kawamura *et al*., 2016). در کینگ‌فیش دم‌زرد تمایز شبکیه و آغاز پیگمانتاسیون RPE از روز ۲ پس از تفریخ شروع و تا روز ۴ پس از تفریخ ادامه یافت (Carton and Vaughan, 2010).

بینایی حس اصلی است که لارو برای تغذیه (Kawamura and Washiyama, 1989)، اجتناب از شکارچی و جستجوی پناهگاه از آن استفاده می‌کند (Zaunreiter *et al*., 1991; Dahm *et al*., 2007). از این رو، چشم در مراحل اولیه اندام‌زایی شکل می‌گیرد و تا قبل از شروع تغذیه به‌خوبی کاربردی و پیگمانته می‌شود (Kawamura and Washiyama, 1989; Zaunreiter *et al*., 1991; Dahm *et al*., 2007; Yahaya *et al*., 2011; Cucchi *et al*., 2012).

طرح ساختار شبکیه شاه‌کولی بالغ از ۱۰ لایه طرح عمومی شبکیه در سایر ماهیان و مهره‌داران پیروی می‌کرد و شامل لایه‌های RPE، PL، OLM، ONL، OPlex، INL، IPlex و GCL، NFL، ILM بود. اما ضخامت شبکیه و لایه‌های مختلف آن با لاروها فرق داشت. ضخامت شبکیه در شاه‌کولی بالغ تقریباً دو برابر ضخامت شبکیه در لارو ۴DAH بود. در لارو ۱DAH ضخامت لایه IN از سایر لایه‌ها بیشتر بود (۴۶٪ ضخامت شبکیه) اما ضخامت آن همراه با رشد ماهی کاهش یافت. در مقابل ضخامت لایه PL همراه با رشد افزایش یافت به‌طوری‌که ضخامت آن در ماهی بالغ بیشترین سهم را در شبکیه داشت (۳۶٪). به جز لایه IN که خود به دو لایه تمایز یافت ضخامت سایر لایه همراه با رشد ماهی افزایش یافت. بعد از لایه PL بیشترین تغییر در لایه OPlex مشاهده شد. به‌طوری‌که سهم آن به ۱۱٪ در ماهی بالغ رسید. ضخامت لایه IPlex در هر دو ماهی بالغ و لارو ۲۰٪ شبکیه را تشکیل داد.

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

علاوه بر تفاوت ترکیب‌بندی لایه‌ها در دوره‌های مختلف زندگی، گستره لایه‌ها در گونه‌های مختلف وابسته به سبک زندگی و نیازهای زیست‌محیطی ماهیان است (Zaunreiter *et al*., 1991; Darwish *et al*., 2015). همچنین مقایسه ضخامت لایه‌های شبکیه نسبت به یکدیگر، اطلاعات مفیدی درباره رفتار ماهی فراهم می‌کند. به‌عنوان مثال نسبت ضخامت لایه ONL به INL برای تعیین رفتار روزگردی یا شب‌گردی به‌کار می‌رود. به این ترتیب که کمتر بودن ضخامت لایه ONL در مقایسه با INL نشان دهنده روزگرد بودن است و در مقابل ضخامت بیشتر لایه ONL نسبت به INL نشان دهنده رفتار شب‌گردی است (Wanga *et al*., 2011; Darwish *et al*., 2015). در شاه‌کولی در مرحله لاروی ضخامت لایه INL بیش از سه برابر لایه ONL بود که نشان دهنده نوردوست بودن لاروها بود. اما اختلاف ضخامت این دو لایه همراه با رشد ماهی کاهش یافت به‌طوری‌که ضخامت لایه ONL در دوره بلوغ کمی کمتر از INL بود. این شاخص (ONL/INL) نشان می‌دهد که میزان وابستگی لارو شاه‌کولی به نور بسیار بیشتر از ماهی بالغ است هرچند تا زمان جذب زرده دخالت زیادی در فعالیت‌های آن ندارد (Miller *et al*., 1993; Shand *et al*., 1999).

تشکر و قدردانی

بدین‌وسیله از رییس محترم مرکز تکثیر و بازسازی ذخایر ماهیان استخوانی شهید انصاری شهرستان رشت، آقای مهندس رضا خمیرانی و پرسنل کوشای آن نهاد به‌خصوص همکاری همه جانبه آقای مهندس مهدی سبحانی در حفظ و برداشت تدریجی نمونه‌های آزمایشگاهی صمیمانه تشکر و قدردانی می‌شود.

منابع

Bantseev V., Moran K.L., Dixon D.G., Trevithick J.R., Sivak J.G. 2004. Optical properties, mitochondria, and sutures of lenses of fishes: A comparative study of nine species. Canadian Journal of Zoology, 82(1): 86-93.

Carton A.G., Vaughan M.R. 2010. Behavioural and anatomical measures of visual acuity in first-feeding Yellowtail Kingfish (*Seriola lalandi*) larvae. Environmental Biology of Fishes, 89(1): 3-10.

Cucchi P., Sucre E., Santos R., Leclere J., Charmantier G., Castille R. 2012. Embryonic development of the sea bass *Dicentrarchus labrax*. Helgoland Marine Research, 66(2): 199-209.

Dahm R., Schonthaler H.B., Soehn A.S., van Marle J., Vrensen G.F.J.M. 2007. Development and adult morphology of the eye lens in the zebra fish. Experimental Eye Research, 85: 74-89.

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

Darwish S.T., Mohalal M.E., Helal M.M., El-Sayyad H.I.H. 2015. Structural and functional analysis of ocular regions of five marine teleost fishes (*Hippocampus hippocampus*, *Sardina pilchardus*, *Gobius niger*, *Mullus barbatus* & *Solea solea*). Egyptian Journal of Basic and Applied Sciences, 2: 159-166.

Hunt D.E., Rawlinson N.J.F., Thomas G.A., Cobcroft J.M. 2015. Investigating photoreceptor densities, potential visual acuity, and cone mosaics of shallow water, temperate fish species. Vision Research, 111: 13-21.

Hussianzadeh Z., Shabanipoor N., Jorjani E., Golzarianpoor K., Bouzarpoor S. 2015. Structure and arrangement of photoreceptors in the retina of Clupeidae (*Alosa braschnikowi*). Physiology and Aquatic Biotechnology, 2(4): 83-99. (In Persian).

Iwamatsu T. 2004. Stages of normal development in the medaka *Oryzias latipes*. Mechanisms of Development, 121(7-8): 605-618.

Kawamura G., Bagarinao T., Justin J., Chen C.Y., Lim L.S. 2016. Early appearance of the retinal tapetum, cones, and rods in the larvae of the African catfish *Clarias gariepinus*. Ichthyological Research, 63(4): 536-539.

Kawamura G., Washiyama N. 1989. Ontogenetic changes in behaviour and sense organ morphogenesis in largemouth bass and *Tilapia nilotica*. Transactions of the American Fisheries Society, 118(2): 203-213.

Khalili H., Shabanipour N., Pournajafizadeh F. 2014. Structure and arrangement of photoreceptors in the retina of big eye kilka, *Clupeonella grimmi* (Kessler 1877). Caspian Journal of Environmental Sciences, 12(1): 53-62.

Khorshidsedehi S., Shabanipoor N. 2019. The survey of cellular sequence of the retina structure of the *Acipenser stellatus*. Journal of Animal Research, in Press. (In Persian).

Kimmel C.B., Ballard W.W., Kimmel S.R., Ullmann B., Schilling T.F. 1995. Stages of Embryonic Development of the Zebra fish. Developmental Dynamics, 203: 253-310.

Kitambi S.S., Malicki J.J. 2008. Spatiotemporal Features of Neurogenesis in the Retina of Medaka, *Oryzias latipes*. Developmental Dynamics, 237: 3870-3881.

Kunz--Ramsay Y. 2004. Developmental Biology of Teleost Fishes. Fish and Fisheries Series, Springer Netherlands. 636 P.

Miller T.J., Crowder L.B., Rice J.A. 1993. Ontogenetic changes in behavioural and histological measures of visual acuity in three species of fish. Environmental Biology of Fishes, 37: 1-8.

Patimar R., Ezzati M., Sarli J. 2010. Life-history aspects of Caspian shemaya *Alburnus chalcoides* in two South Caspian rivers (Siahroud and Gorganroud). Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 10: 277-285.

Schmitt E.A., Dbwling J.E. 1994. Early Eye Morphogenesis in the Zebra fish, *Brachydanio rerio*. The Journal of Comparative Neurology, 344: 532-542.

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

Shabanipoor N., Khorshidsedehi S. 2017. The survey of cellular sequence of the retina structure of the Beluga Sturgeon eye (*Huso huso*). Journal of Animal Research, 29(4): 435-441. (In Persian).

Shadrina A.M., Pavlov D.S. 2015. Embryonic and Larval Development of the Asian Seabass *Lates calcarifer* (Pisces: Perciformes: Latidae) under thermostatically controlled conditions. Biology Bulletin, 42(4): 334-346.

Shand J., Doving K.B., Collin S.P. 1999. Optics of the developing fish eye: comparisons of Matthiessen's ratio and the focal length of the lens in the black bream *Acanthopagrus butcheri* (Sparidae, Teleostei). Vision Research, 39: 1071-1078.

Thepot V., Jerry D.R. 2015. The effect of temperature on the embryonic development of barramundi, the Australian strain of *Lates calcarifer* (Bloch) using current hatchery practices Aquaculture Reports, 2: 132-138.

Wanga F.Y., Tang M.Y., Yan H.Y. 2011. A comparative study on the visual adaptations of four species of moray eel. Vision Research, 51(9): 1099-1108.

Yahaya S., Lim L.S., Shaleh S.R.M., Mukai Y., Anraku K. and Kawamura G. 2011. Ontogenetic eye development and related behavioural changes in larvae and juveniles of barramundi *Lates calcarifer* (Bloch). Marine and Freshwater Behaviour and Physiology, 44(6): 339-348.

Zaunreiter M., Junger H., Koixschal K. 1991. Retinal Morphology of Cyprinid Fishes: A Quantitative Histological Study of Ontogenetic Changes and Interspecific Variation. Vision Research, 31(3): 383-394.

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-24]