نشریه پژوهش‌های ماهی‌شناسی کاربردی
Journal homepage: http://jair.gonbad.ac.ir
وزارت علوم، تحقیقات و فناوری
دانشگاه گنبد کاووس

فرآیند تکاملی شبکیه چشم ماهی سفید *Rutilus kutum* (Kamensky, 1901) از مرحله قبل از تفریخ تا پایان مرحله لاروی

مریم عباسی[1]، نادر شعبانی‌پور[2*]

[1] دانشجوی دکتری زیست شناسی‌دریا، گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه گیلان، رشت، ایران

[2] دانشیار، گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه گیلان، رشت، ایران

نوع مقاله:
پژوهشی اصیل

تاریخچه مقاله:

دریافت: ۹۷/۰۵/۰۹
پذیرش: ۹۷/۰۷/۰۲

نویسنده مسئول مکاتبه:
نادر شعبانی‌پور، دانشیار، گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه گیلان، رشت، ایران
ایمیل:shabani@guilan.ac.ir

چکیده

مطالعه حاضر مراحل تکاملی و رشد چشم و شبکیه ماهی سفید دریای خزر را در مرحله قبل از تفریخ و بعد از آن تا انتهای مرحله لاروی بررسی می کند. تخم‌های لقاح یافته در مرکز تکثیر و بازسازی ذخایر ماهیان استخوانی شهید انصاری شهرستان رشت، برای بررسی مراحل مختلف تکاملی شبکیه چشم تهیه و نگهداری شد. نمونه‌گیری به‌مدت یک ماه تا رسیدن به مرحله لاروی و جذب کامل کیسه زرده صورت گرفت. نمونه‌ها پس از طی فرایند آماده سازی بافتی با میکروسکوپ نوری و الکترونی مورد مطالعه قرار گرفت. در روز سوم پس از لقاح (۶۸ hpf) ساختار بینایی اولیه مشاهده شد. سلول‌های عصبی نامتمایز در اطراف پلاکود عدسی، به‌وجود آمده از اکتودرم جنینی، قرار گرفت. در پنجمین روز پس از لقاح (۱۱۹ hpf) چشم ساختاری کروی داشت و جام بینایی تشکیل شد. نخستین لایه بندی شبکیه در نهمین روز پس از لقاح (۲۱۶ hpf) آغاز و سلول‌های گیرنده نوری مخروطی در شبکیه ظاهر شد؛ در حالی‌که سلول‌های استوانه‌ای که تنها در شرایط نوری کم فعالیت می‌کنند؛ بعد از تفریخ و خروج جنین از تخم در روز چهارم به‌وجود آمدند. ترتیب و آرایش سلولی شبکیه تا چندین روز پس از تفریخ ادامه داشت. همگام با رشد و بزرگ شدن چشم، عدسی نیز به کمک سلول‌های اپتلیومی خود رشد می‌کند و سلول‌های فیبرهای اولیه در مرکز عدسی به‌تدریج هسته و دیگر اندامکها را از دست می‌دهند و سلول‌های فیبری ثانویه در پیرامون عدسی اضافه می‌شوند. نتایج به‌دست آمده از قطر عدسی و تراکم سلول‌های مخروطی نشان‌دهنده افزایش جزئی دقت بینایی در لارو ماهی سفید دریای خزر در پایان مرحله لاروی است. نتایج مطالعه حاضر بیانگر آن است که لارو توانایی دید در اوایل دوران لاروی را دارد.

واژه‌های کلیدی:

***R. kutum*، آنتوژنی، شبکیه، عدسی، مرحله جنینی**

۱ | مقدمه

خصوصیات مهم محیط آبی شامل روشنایی، عمق آب، انعکاس نور، شفافیت آب، پلاریزه شدن نور و میزان مواد محلول در آب بر روند تکامل چشم اثر دارد. ماهیان استخوانی به‌عنوان یکی از موفق‌ترین گروه‌های جانوری در متنوع‌ترین محیط‌های حیاط مدل بسیار مهمی برای مطالعات آنتوژنی سیستم‌های بدن هستند. در ماهیان استخوانی برخلاف پستانداران و دیگر مهره‌داران چشم در تمام دوره زندگی رشد می‌کند و نورون‌های جدیدی به‌وسیله سلول‌های بنیادی (Stem cells) شبکیه‌ای ایجاد و به‌طور مداوم به شبکیه درحال رشد اضافه می‌شوند (Easter and Hitchcock, 2000; Otteson and Hitchcock, 2003). تشکیل بافت عصبی در شبکیه ماهی در طی مراحل تکاملی سبب آرایش سلول‌های شبکیه و بهینه سازی سیستم بینایی ماهی می‌شود (Sabbah *et al.*, 2012). شبکیه، داخلی‌ترین و مهم‌ترین بخش چشم و حساس به نور است. طرح کلی شبکیه چشم ماهیان مشابه دیگر مهره داران است؛ اما به‌علت تعدد گونه‌های ماهیان ساکن در اکوسیستم‌های مختلف، تنوع زیادی در ساختار نشان می‌دهد و بیانگر استراتژی سازشی آنها در محیط‌های نوری مختلف است (Fernald,

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-09]

[DOI: 10.29252/jair.8.2.40]

1988) بیش‌تر ماهیان دارای شبکیه دو بخشی مشابه چشم انسان هستند. به این ترتیب که شبکیه دارای هر دو نوع سلول گیرنده نوری (سلول استوانه‌ای و مخروطی) است. سلول‌های استوانه‌ای برای دید در تاریکی و سلول‌های مخروطی برای دید در روشنایی، وضوح تصویر و دید رنگی هستند. نسبت سلول‌های استوانه‌ای به مخروطی باتوجه به شرایط اکوسیستمی که ماهی در آن بسر می‌برد متفاوت است (Helfman, 2009).

به‌طورکلی در طی نورولاسیون مغز و طناب نخاعی شکل می‌گیرد. جوانه بینایی به‌صورت دو برجستگی از دیواره‌های جانبی دیانسفالن ایجاد می‌شوند. این جوانه‌ها به جام بینایی تبدیل می‌شوند که دارای یک لایه سلولی داخلی یعنی شبکیه عصبی و لایه سلولی خارجی یعنی شبکیه رنگدانه‌ای است. عدسی چشم نیز در رابطه با جام بینایی به‌وجود می‌آید. 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 Dowling, 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 (Carton and Vaughan, 2010; Yahaya *et al.*, 2011). تفاوت‌ها ناشی از ویژگی‌های ذاتی و همچنین نیازهای اکولوژیکی ماهی است (Kimmel *et al.*, 1995; Iwamatsu, 2004; Shadrina and Pavlov, 2015; Jerry and Dean, 2015).

تشکیل فتورسپتورها در ماهیان استخوانی در سه طرح کلی، تکامل (رشد و نمو) مستقیم، غیرمستقیم و متوسط طبقه‌بندی می‌شود. گونه‌هایی با رشد و نمو غیرمستقیم و متوسط مانند bluegill (*Lepomis macrochirus*) و قزل‌آلای رنگین‌کمان (*O.mykiss*) با سیستم بینایی غیر عملکردی تفریخ می‌شوند. گونه‌هایی با رشد و نمو مستقیم در مرحله پیشرفته‌ای از تکامل سیستم بینایی تفریخ می‌شوند. در این حالت سلول‌های استوانه‌ای و مخروطی پیش از تفریخ (hatching) ظاهر می‌شوند (Carvalho *et al.*, 2004). باتوجه به اهمیت چشم ماهی در دروان لاروی و تأثیر آن بر قابلیت تغذیه و فرار از شکارچی، روند تکاملی شبکیه و سلول‌های رنگدانه‌ای در مرحله جنینی و لاروی ماهی سفید دریای خزر (*R. kutum*)، که یکی از مهم‌ترین و باارزش‌ترین ماهیان استخوانی نواحی جنوبی دریای خزر است مورد مطالعه و بررسی قرار گرفت. جهت اطلاع از ساختار چشم و ترتیب سلولی شبکیه ماهی سفید تعداد و انواع سلول‌های گیرنده نوری در مراحل مختلف زندگی مطالعات بافت‌شناسی با میکروسکوپ نوری و الکترونی انجام شد.

۲ | مواد و روش‌ها

تعداد ۲۰۰ تخم ماهی سفید از مرکز تکثیر و بازسازی ذخایر ماهیان استخوانی شهید انصاری شهرستان رشت، برای بررسی مراحل مختلف آنتوژنی چشم تهیه شد. تخم‌های لقاح یافته در دمای ۱۲-۱۰ °C در انکوباتورهای ویس (Weiss) در مرکز تکثیر نگهداری شدند. پس از تفریخ تخم‌ها، لاروها به مخازن نگهداری لارو منتقل شدند. نمونه‌برداری در روزهای اول قبل از تفریخ هر شش ساعت و پس از تفریخ هر ۲۴ ساعت یک بار انجام شد. در روزهای اولیه پس از تفریخ، علاوه بر وجود کیسه زرده، تغذیه با شیر خشک حل شده در آب صورت گرفت.

جهت تهیه مقاطع بافتی قبل از تفریخ، غشای تخم برداشته‌شده و به‌کمک استریومیکروسکوپ و کیسه‌زرده تخلیه جنین گردید. پس ازطی مراحل آماده سازی (آبگیری، شفاف‌سازی و قالب‌گیری در پارافین) به‌وسیله میکروتوم‌چرخان (Leica) مقاطعی به ضخامت ۵ میکرومتر تهیه و با هماتوکسیلین و ائوزین رنگ‌آمیزی شد. مقاطع بافتی از نمونه‌های جنین و لاروهای تازه تفریخ شده به‌صورت کامل از ناحیه سر و از لاروهای پیشرفته فقط چشم‌ها برداشته شد.

مقطعی از نوار بافتی که بخشی از آن قبلا رنگ‌آمیزی و مطالعه شده بود، انتخاب و پس از گستراندن در حمام آب روی لام‌های ۱×۱ قرار داده شد. به‌وسیله قطرات مکرر گزیلول به‌صورت درجا پارافین‌زدایی و به‌وسیله الکل ۹۰٪ تمیز شد. سپس در جعبه‌های کوچک در بسته جهت دوری از گرد و خاک در محفظه کوچکی جاسازی شد. نمونه‌ها در دانشگاه شهید بهشتی با دستگاه magnetron sputtering طلاپوش شده و توسط میکروسکوپ الکترونی (Hitachi SU3500) تصویربرداری شد.

برای شناسایی و تعیین سلول‌های مختلف شبکیه اندازه‌گیری قطر لنز و تعیین حداقل زاویه تفکیک‌پذیر و دقت بینایی از مقاطع بافت‌شناسی استفاده شد. برای بررسی ارتباط بین قطر چشم و قطر لنز با طول بدن، از همبستگی پیرسون استفاده شد. برای به‌دست آوردن قطر لنز از مقاطعی که در آن لنز بیش‌ترین قطر را داشت استفاده شد. تمام مقاطع با میکروسکوپ مجهز به دوربین (TS View) با بزرگنمایی ۴۰ و ۱۰۰ تصویربرداری و پردازش شد.

دقت بینایی آناتومیکی یا تئوری با محاسبه حداقل زاویه تفکیک‌پذیر یا Minimum Separable Angle (MSA به درجه) به‌صورت زیر به‌دست آمد (Neave, 1984)؛

$$MSA = \arcsin [1.11 / (10\ d\ 2.55\ r)]$$

d تعداد سلول های مخروطی در ۰/۰۱ میلی‌مترمربع از شبکیه، r شعاع عدسی و ۲/۵۵ نسبت ماتیسن (Matthiessen) است (Matthiessen, 1880). معادله فوق نشان‌دهنده حداکثر دقت بینایی از لحاظ تئوری است که چشم می‌تواند در درجه به‌دست آورد (Papadakis *et al.*, 2018).

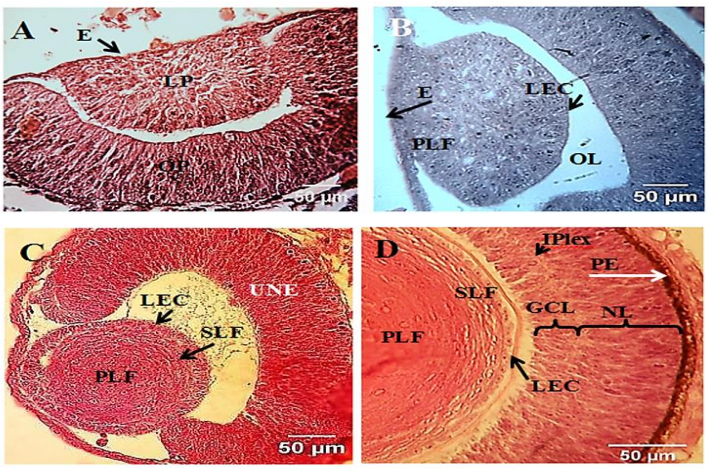
۳ | نتایج

اندازه چشم و قطر عدسی همراه با رشد ماهی در طی روند تکامل افزایش می‌یابد. ارتباط بین طول ماهی با قطر عدسی، قطر چشم و این نتایج نشان می‌دهد که ارتباط بین قطر چشم و قطر عدسی در حین رشد یک همبستگی مثبت و معنی‌دار است، به‌طوری‌که با افزایش طول

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-09]
[DOI: 10.29252/jair.8.2.40]

بدن قطر عدسی نیز افزایش می‌یابد ($r = 0.741$; $p<0.001$). همچنین ارتباط مشابهی بین قطر چشم و طول بدن ($r = 0.853$; $p<0.0001$) وجود داشت. اما اطلاعات به‌دست آمده از قطر عدسی و تراکم سلول‌های مخروطی یک روند کاهشی را برای MSA ($r = -0.738$, $p\leq 0.05$) نشان می‌دهد.

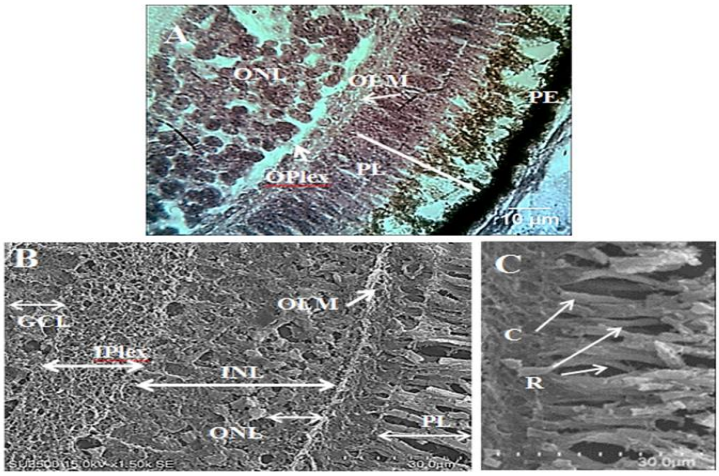
در بررسی روند تکاملی ماهی سفید در مرحله جنینی ساختار بینایی اولیه (Optic Primordium) در سومین روز پس از لقاح (hpf- 68 hours after fertilization) مشاهده و شناسایی شد. در این مرحله سلول‌های اپیتلیومی تمایز نیافته دارای سلول‌های بزرگ و کشیده‌ای است که پلاکود عدسی را دربرگرفته و به‌طور مستقیم در تماس با اکتودرم می‌باشد (شکل ۲A). در روز چهارم پس از لقاح (hpf 96) عدسی کروی‌تر و متراکم‌تر شده و سلول‌های اپتلیومی سلول‌های فیبری اولیه عدسی را دربر گرفتند. تمایز سلولی بین عدسی و شبکیه رخ نداده ولی عدسی از شبکیه فاصله می‌گیرد (شکل ۲B). در پنجمین روز پس از لقاح (hph ۱۱۹)، درساختاری کروی جام بینایی تشکیل شد. نخستین سلول‌های اپتلیوم رنگدانه‌ای (Pigment Epithelium) در قسمت خلفی شبکیه ظاهر شدند. لومن بینایی (Optic Lumen) یا حفره زجاجیه واضح شده و نهایتاً عدسی از اکتودرم جنینی در این مرحله جدا می‌شود (شکل ۲C). همان‌طورکه در این تصویر مشخص شده است، عدسی توسط یک لایه سلولی که بافت پوششی (اپیتلیوم) عدسی نامیده می‌شود، به‌طور کامل دربر گرفته شده است. در مرکز عدسی از سلول‌های فیبری اولیه، سلول‌های فیبری ثانویه در عین به‌وجود آمدن طویل شده و به‌صورت لایه‌های متحدالمرکز به‌طرف خارج تا زیر لایه اپیتلیومی نظم یافتند. در نهمین روز پس از لقاح (hpf ۲۱۶) لایه‌بندی شبکیه آغاز شد (شکل ۲D). بافت اپیتلیوم رنگدانه‌ای (PE) به‌طور مشخص در خارجی‌ترین لایه شبکیه به رنگ تیره مشاهده می‌شود. در این مرحله لایه سلول‌های گیرنده نوری، لایه هسته‌دار (Nuclear Layer)، لایه مشبک (Plexiform Layer) و لایه سلول‌های گانگلیونی (Ganglion cell layer) پدیدار شد. عدسی نیز همراه با روند تکامل تقسیم سلول‌های پوششی رشد یافته و سلول‌های فیبری ثانویه از طرفین فیبرهای اولیه را احاطه کرده و تعداد این لایه‌های سلولی به‌تدریج افزایش می‌یابد. سلول‌های فیبری اولیه در مرکز عدسی باریک‌تر و کشیده‌تر شده و هسته و اجزای سلولی آنها تحلیل رفت، به‌طوری‌که مرز بین سلول‌ها به‌سختی قابل تشخیص بود. اما سلول‌های دورتر از مرکز عدسی (فیبرهای ثانویه) که در زیر بافت پوششی عدسی قرار داشتند، هنوز دارای هسته بوده و با افزایش اندازه عدسی بر تعداد آنها افزوده شد. در روز یازدهم (hpf ۲۶۱) هسته سلول‌های گیرنده نوری در لایه هسته‌دار (Nuclear Layer) وسعت یافته و لایه نازک مشبک داخلی (IPlex) ظاهر شد که رابط سلول‌های لایه هسته‌دار و سلول‌های عقده‌ای است.



شکل ۱- مقاطع بافتی از چشم جنین ماهی سفید (*R. kutum*): (A) ۳ روز پس از لقاح؛ (B) ۴روز پس از لقاح؛ (C) ۵روز پس از لقاح؛ (D) ۹روز پس از لقاح. E اکتودرم، OP: Optic Primordium **،LP پلاکود بینایی، UNE اپیتلیوم عصبی نامتمایز، OL لومن بینایی. PE اپیتلیوم رنگدانه‌ای، LEC سلول‌های اپتلیوم عدسی، PLF فیبرهای عدسی اولیه، SLF فیبرهای عدسی ثانویه، NL لایه هسته‌دار، IPlex لایه مشبک، GCL لایه سلول‌های گانگلیونی.**

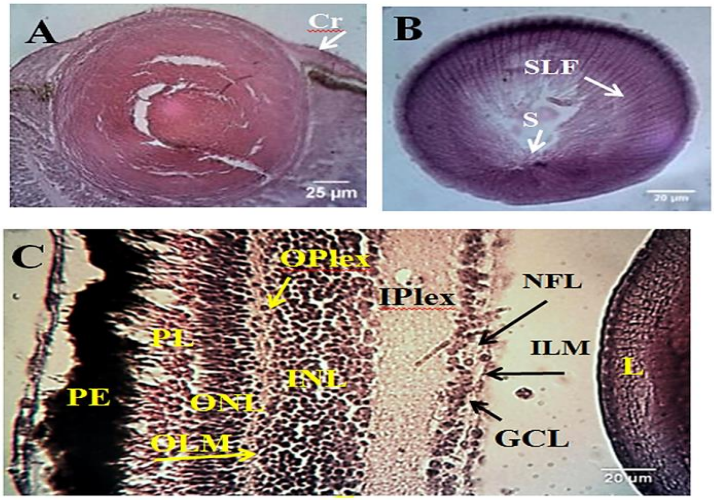
در نخستین روز پس از تفریخ (شکل ۳A)، سلول‌های اپیتلیوم رنگدانه‌ای به‌علت وجود ملانین بیش‌تر، مشخص‌تر و گسترده‌تر شده و لایه نازک محدودکننده خارجی (OLM- Outer Limiting Membrane) با کامل‌تر شدن سلول‌های گیرنده نوری که غالباً از نوع سلول‌های مخروطی است، به‌وجود آمده و مرزی را بین قسمت بیرونی سلول‌های گیرنده نوری و هسته این سلول‌ها ایجاد کرد. لایه مشبک خارجی نمایان و لایه‌ای دیگر کامل شد. لایه هسته‌دار کاملاً تمایز یافته و شامل سه گروه سلولی بود: سلول‌های افقی (Horizontal Cell)، سلول‌های دو قطبی (Bipolar Cell) و سلول‌های آماکرین (Amacrine Cell). در این مرحله نوع سلول در لایه هسته‌دار قابل تشخیص نیست ولی معمولاً سلول‌های افقی نزدیک به غشاء محدودکننده خارجی، سلول-های افقی به‌صورت پراکنده و سلول‌های آماکرین نزدیک به لایه سلول-های عقده‌ای یافته می‌شوند.

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-09]
[DOI: 10.29252/jair.8.2.40]



شکل ۲- مقاطع بافتی از شبکیه درحال تمایز لارو ماهی سفید (*R. kutum*) در روزهای: (A) ۱روز پس از تفریخ؛ (B) تصویر میکروسکوپ الکترونی از شبکیه ۵ روز پس از تفریخ؛ (C) سلول‌های استوانه‌ای (R) و مخروطی (C) در لارو ۵ روزه؛ AC سلول‌های اماکرین؛ BC سلول‌های دو قطبی؛ PE اپیتلیوم رنگدانه‌ای؛ PL لایه سلول‌های گیرنده نوری؛ OLM لایه محدودکننده خارجی؛ ONL لایه هسته‌دار خارجی؛ INL لایه هسته‌دار داخلی؛ IPlex لایه مشبک داخلی؛ GCL لایه سلول‌های گانگلیونی.

تا سومین روز پس از تفریخ، تنها تغییرات مشخص در شبکیه افزایش ضخامت لایه‌های گیرنده نوری (PL) و لایه مشبک داخلی (IPlex) و کاهش لایه هسته‌دار داخلی و لایه سلول‌های گانگلیونی بود. در روز چهارم و پنجم پس از تفریخ (شکل ۳C) تعداد سلول‌های استوانه‌ای افزایش یافت.



شکل ۴- مقاطع بافتی از عدسی (A) در ششمین روز پس از تفریخ؛ (B) در بیستمین روز پس از تفریخ؛ (C) لایه‌بندی شبکیه در بیست روز پس از تفریخ. Cr: قرنیه؛ S: suture؛ SLF : فیبرهای عدسی ثانویه؛ E: اپیتلیوم رنگدانه‌ای؛ PL: لایه سلول‌های گیرنده نوری؛ OLM: لایه محدودکننده خارجی؛ ONL: لایه هسته‌دار خارجی؛ OPlex: لایه مشبک خارجی؛ INL: لایه هسته‌دار داخلی؛ IPlex: لایه مشبک داخلی؛ GCL: لایه سلول‌های گانگلیونی؛ NFL: لایع رشته‌های عصبی؛ ILM: لایه محدود کننده داخلی ماهی سفید (***R. kutum***).

در ششمین روز پس از تفریخ لایه سلولی پوششی در اطراف عدسی به‌طور فعال و قابل تقسیم همچنان وجود دارد و در زیر آن سلول‌های فیبری ثانویه قرار داشتند. همان‌طورکه در تصویر مشخص است عدسی چشم لارو ماهی سفید همچون ماهیان استخوانی دیگر از سطح عنبیه در پشت قرنیه بیرون زده است و این باعث می‌شود تا چشم‌ها نسبت به سطح بدن برآمده باشند. این خصوصیت امکان می‌دهد تا چشم‌ها نور بیش‌تر و وسعت دید بهتری به‌دست آورند (شکل۴). تا روز بیستم پس از تفریخ، تغییر مشخصی در لایه‌های شبکیه مشاهده نشد و لایه‌بندی و ترتیب سلولی آن در ده لایه کامل شد. سلول‌های طویل فیبری ثانویه از یک قطب عدسی به قطب دیگر کشیده شده اند و در نقطه‌ای به نام بخیه (suture) بهم پیوستند (شکل ۴B).

۴ | بحث و نتیجه‌گیری

رشد چشم و تکامل شبکیه در ماهی سفید مشابه با الگوی رایج در دیگر مهره‌داران بود. طی روند تکامل اندازه چشم همراه با رشد شبکیه در لارو ماهی سفید افزایش یافت تا منجر به بهبود بینایی لارو و قابلیت به دام انداختن نور بیشتر شود. چشم‌های بزرگ در دوران لاروی به شناسایی و به‌دست آوردن غذا کمک می‌کند زیرا جانور در این دوران

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-09]
[DOI: 10.29252/jair.8.2.40]

به‌طورکامل به سیستم بینایی خود وابسته است (Olla *et al.*, 1995; Privileggi *et al.*, 1997; Yahaya *et al.*, 2011).

در ماهی‌ها رشد چشم در طول حیات جانور ادامه خواهد داشت اما به نسبت دیگر اعضاء سرعت کم‌تری دارد (Ben Khemis *et al.*, 2013). در لارو ماهی سفید نیز همراه با رشد بدن، قطر چشم و عدسی افزایش یافت. نکته قابل توجه در رشد و تکامل عدسی ماهی سفید مانند عدسی ماهی گورخری (Zebrafish) این بود که عدسی از یک وزیکول توخالی پوشیده شده توسط یک لایه سلولی اکتودرمی به‌وجود نیامد بلکه مانند پرندگان و پستانداران (Pommereit *et al.*, 2001; Phelps Brown and Born, 1996) به‌صورت یک توده جامد از سطح اکتودرم لایه لایه شد. در ماهی سفید از روز سوم پس از لقاح این فعالیت تقسیم و لایه لایه شدن آغاز شده که ابتدا سلول‌های فیبری اولیه و سپس ثانویه را از تکثیر سلول‌های اپی‌تلیم عدسی تشکیل داد. رشد عدسی با اضافه شدن سلول‌های فیبری ثانویه در طی رشد جنین و لارو صورت گرفت و به‌تدریج فیبرهای اولیه و تا حدی فیبرهای ثانویه هسته و دیگر اندامک‌های سلولی را از دست دادند تا عبور نور بهتر صورت گیرد (Huizinga *et al.*, 1989; Harding, 1991). محل اتصال و پیوستن سلول‌های فیبری ثانویه (suture) در ماهی‌سفید به‌صورت نقطه‌ای مشاهده شد که مشابه آن در عدسی ماهی گورخری بود (Dahm *et al.*, 2007). سلول‌های فوق در برخی گونه‌ها همچون قزل‌آلای رنگین‌کمان، کپور معمولی و مارماهی به‌صورت خطی و در ماهی استورژن دریاچه (*Acipenser fulvescens*) به‌صورت حرف Y نظم یافته‌اند (Bantseev *et al.*, 2004). در ماهیان مذکور به‌نظر می‌رسد این ساختار در جانوران جوان کمی پراکنش نور را افزایش دهد (Sivak, 2004).

در ماهی سفید تکامل سیستم بینایی در دوران جنینی و قبل از تفریخ تخم آغاز می‌شود. به‌طوری‌که ساختار شبکیه چشم در لارو تازه تفریخ یافته تا حدود زیادی مشابه چشم جانور بالغ بود. نخستین تغییرات تکاملی شبکیه ماهی سفید و شروع لایه‌بندی آن در روزهای هشتم و نهم جنینی به‌وقوع پیوست و تا مدتی پس از تفریخ نیز ادامه داشت. لذا بدین معنی است که شبکیه چشم در جنین تا اندازه‌ای عملکردی بوده و جانور قابلیت شناسایی و تشخیص نور محیطی را داراست. در ماهی سفید دریای خزر دقت بینایی آناتومیکی در دوره مورد مطالعه همانند بسیاری از گونه‌های ماهیان افزایش یافت (Lara, 2000; Neave, 1984; Pankhurst and Eagar, 1996; Shand *et al.*, 1999). مقدار پائین دقت بینایی در مرحله لاروی ماهی سفید به‌نظر می‌رسد به‌خاطر اندازه کوچک چشم باشد که مطابق با نتایج به‌دست آمده در لارو گونه‌های هرینگ (Blaxter and Jones, 1967) سوف (Gumaa, 1982) و سپر ماهی (Neave, 1984) است.

در ماهی سفید لایه‌بندی شبکیه تا زمان تفریخ به‌طور کامل شکل گرفته و در یک روز پس از تفریخ، احتمالاً جانور قادر به تشخیص تصویر است. سلول‌های مخروطی که مسئول دید رنگی هستند، ۹ روز پس از لقاح (۵روز پس از تفریخ) تخم در شبکیه ماهی سفید ظاهر شدند. درحالی‌که سلول‌های استوانه‌ای که تنها در شرایط نوری کم فعالیت می‌کنند، پس از تفریخ و خروج جنین از تخم به‌وجود آمدند. این شواهد بیانگر آن است که لارو توانایی تشخیص شدت نور و تصویرسازی را در اوایل دوران لاروی دارد. با جذب کامل کیسه زرده در پنجمین روز از زمان تفریخ و حضور سلول‌های مخروطی و استوانه‌ای لارو می‌تواند با باز شدن کامل دهان و مجاری گوارشی تغذیه کند. وقتی بخش اعظم کیسه زرده باز جذب می‌شود رشد لارو سریع‌تر شده و دهان برای شروع تغذیه نخستین سریعاً توسعه می‌یابد (Bagarinao, 1986). لارو ماهی سفید دریای خزر در نخستین تغذیه خود متکی بر شبکیه‌ای با سلول‌های مخروطی و شرایط نوری زیاد است؛ به‌طوری‌که در شرایط نوری کم و نامناسب همچون روزهای بارانی، ابری و مه‌آلود قادر به تغذیه نخواهد بود. کانواته و همکاران (Ca˜navate *et al.*, 2006) مشاهده کردند که لاروهای ماهی تا هشت روز پس از تفریخ قادر به تغذیه در تاریکی نبودند. بنابراین یک شبکیه با غالبیت سلول‌های مخروطی برای تغذیه نخستین باید کافی باشد (Blaxter, 1986). مخروطی‌های اولیه معمولاً فشرده‌تر و کوچک‌تر بوده (Shand *et al.*, 1999)، در حالتی‌که تعداد کل سلول‌های گیرنده نور و قطر عدسی هر دو کوچک باشند، مخروطی‌های کم‌تراکم می‌توانند دقت بینایی لاروهای کوچک را افزایش دهند (Pankhurst and Eagar, 1996; Shand *et al.*, 1999).

شبکیه بیش‌تر ماهی‌ها در دروان لاروی، فاقد بسیاری از قابلیت‌های بصری در بالغین است. سلول استوانه‌ای در اوایل مراحل تکاملی شبکیه حضور ندارد (Ali, 1959; Higgs and Fuiman, 1998; Shand *et al.*, 1999; Helvik *et al.*, 2001) و فقدان سلول‌های استوانه‌ای، توانایی لارو را برای تغذیه در شرایط نوری اندک کاهش می‌دهد (Blaxter and Staines, 1970). شبکیه ماهیان الوپومورف که گروهی از ماهیان استخوانی با لاروهای غیرمعمول می‌باشند با تعداد زیادی سلول‌های استوانه‌ای برای دید در شرایط نوری کم مجهز شده‌اند (Taylor and Grace, 2005; Taylor *et al.*, 2012, 2015).

سلول‌های مخروطی در شبکیه ماهی سفید نیز در روز چهارم پس از تفریخ مشاهده شدند و پس از آن در شبکیه بسط یافتند. لذا با حضور سلول‌های مخروطی در شبکیه لارو ماهی به‌تدریج قابلیت گرفتن غذا و یا فرار از شکارچی بهبود یافت. تغییرات تکاملی امکان می‌دهد درک حرکتی جانور برای شناسایی بهتر طعمه با حرکت سریع افزایش یابد و قابلیت انتخاب اندازه طعمه و یا طعمه متحرک (size selective feeding) برای جانور فراهم آید (Margulies, 1997; Kawamura *et al.*, 2003).

هرگونه تغییر در شرایط محیطی و تغذیه‌ای پرورش ماهی بر زمان و توالی این تغییرات آنتوژنیکی تا حدی تأثیرگذار خواهد بود. طبق نتایج به‌دست آمده در این پژوهش شبکیه چشم ماهی سفید در دوران جنینی تا حدی تمایز یافته و شبکیه لایه‌بندی می‌شود با خروج لارو از تخم، سلول‌های گیرنده نوری تمایز بیش‌تری یافته و به شبکیه درحال رشد اضافه می‌شود. این تغییرات تکاملی، منجر به دید عملکردی شده و ماهی را قادر می‌سازد در کنار سیستم‌های حسی دیگر بر بینایی خود تکیه کند.

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-09]

[DOI: 10.29252/jair.8.2.40]

پست الکترونیک نویسندگان

مریم عباسی: m.abbasimaryam@gmail.com

نادر شعبانی‌پور: shabani@guilan.ac.ir

REFERENCES

Ali M.A. 1959. The ocular structure, retinomotor and photo behavioral responses in juvenile Pacific salmon. Canadian Journal of Zoology, 37: 965-996.

Bagarinao T. 1986. Yolk resorption, onset of feeding and survival potential of larvae of three tropical marine fish species reared in the hatchery. Marine Biology, 91(4): 449-459.

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: 86-93.

Ben Khemis I., Gisbert E., Alcaraz C., Zouiten D., Besbes R., Zouiten A., Slaheddine A.M., Masmoudi A.S., Cahu C. 2013. Allometric growth patterns and development in larvae and juveniles of thick-lipped grey mullet *Chelon labrosus* reared in mesocosm conditions. Aquatic Research, 44: 1872-1888.

Blaxter J.H.S. 1986. Development of sense organs and behavior of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. Transactions of the American Fisheries Society, 115: 98–114.

Blaxter J.H.S., Jones M.P. 1967. The development of the retina and retinomotor responses in the herring. Journal of the Marine Biological Association, 47: 677-697.

Blaxter J.H.S., Staines M. 1970. Pure cone retinae and retinomotor responses in larvae teleosts. Journal of Marine Biology Association, 50: 449-460.

Ca˜navate J.P., Zerolo R., Fern´andez-Díaz C. 2006. Feeding and development of Senegal sole *(Solea senegalensis*) larvae reared in different photoperiods. Aquaculture, 258: 368-377.

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: 3-10.

Carvalho P.S.M., Noltie D.B., Tillit D.E. 2004. Biochemical, histological and behavioral aspects of visual function during early development of rainbow trout. Journal of Fish Biology, 64: 833-850.

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

Easter S.S.J., Hitchcock P. 2000. Stem cells and regeneration in the retina: What fish have taught us about neurogenesis? The Neuroscientist, 6: 454-464.

Fernald R.D. 1988. Aquatic adaptions in fish eyes. In: Atema J, Fay RR, Popper AN, Tavolga WN (Eds.). Sensory biology of aquatic animals. Springer-Verlag. New York, USA, pp: 435-466.

Gumaa S.A. 1982. Retinal development and retinomotor responses in perch *Perca fluviatilis* L. The Journal of Fish Biology, 20: 611-618.

Harding J. 1991. Cataract: Biochemistry, Epidemiology and Pharmacology. Chapman & Hall, London, UK. 334 p.

Helfman G., Collette B., Facey D.E., Bowen B.W. 2009. The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology. John Wiley & Sons. Hoboken, New Jersey, USA. 736 P.

Helvik J.V., Drivenes O., Harboe T., Seo H.C. 2001. Topography of different photoreceptor cell types in the larval retina of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). Journal of Experimental Biology, 204: 2553-2559.

Higgs D.M., Fuiman L. 1998. Associations between sensory development and ecology in three species of clupeoid fish. Copeia, 19: 133-144.

Huizinga A., Bot A.C., de Mul F.F., Vrensen G.F., Greve J. 1989. Local variation in absolute water content of human and rabbit eye lenses measured by Raman micro spectroscopy. Experimental Eye Research, 48: 487-494.

Iwamatsu T. 2004. Stage of normal development in the medeka *Orizyias latipes.* Mechanisms of Development, 121: 605-618.

Jerry T.V., Dean 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.

Kawamura G., Masuma S., Tezuka N. 2003. Morphogenesis in sense organs in the bluefin tuna *Thunnus orientalis*. In: Browman HJ, Skiftesvik AB (Eds.). The Big Fish Bang. Proceedings of the 26th annual larval fish conference, the Institute of Marine Research, Postboks 1870 Nordnes, N-5817, Bergen, Norway, pp: 123-135.

Kimmel C.B., Ballard W.W., Kimmel S.R., Ullmann B., Schilling T.F. 1995. Stages of embryonic development of the zebrafish. 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.

Lara M.R. 2000. Morphology of the eye and visual acuities in the settlement intervals of some coral reef fishes (Labridae, Scaridae). Environmental Biology of Fishes, 62: 365-378.

Margulies D. 1997. Development of the visual system and inferred performance capabilities of larval and early juvenile scombrids. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology, 30: 75-98.

Matthiessen L. 1880. Untersuchungen über den Aplanatismus und die Periscopie der Krystalllinsen in den Augen der Fische. Pflugers Arch. Gesamte Physiology, Menschen Tiere, 21: 287-307. (In Dutch).

Neave D.A. 1984. The development of visual acuity in larval plaice and turbot. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 78; 167-175.

Olla B.L., Davis M.W., Ryer C.H., Sogard S.M. 1995. Behavioural responses of larval and juvenile walleye pollock (*Theragra chalcogramma*): possible mechanisms controlling distribution and recruitment. ICES Marine Science Symposia, 201: 3-15.

Otteson D.C., Hitchcock P.F. 2003. Stem cells in the teleost retina: Persistent neurogenesis and injury-induced regeneration. Vision Research, 43: 927-936.

Pankhurst P.M., Eagar R. 1996. Changes in visual morphology

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-09]

[DOI: 10.29252/jair.8.2.40]

through life history stages of the New Zealand snapper, *Pagrus auratus*. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 30: 79-90.

Papadakis I.E., Kentouri M., Divanach P., Mylonas C.C. 2018. Ontogeny of the eye of meagre (*Argyrosomus regius*) from hatching to juvenile and implications to commercial larval rearing. Aquaculture, 484: 32-43.

Phelps Brown N., Bron A.J. 1996. Lens Disorders. A Clinical Manual of Cataract Diagnosis. Butterworth-Heinemann Ltd. Oxford, UK. 268 P.

Pommereit D., Pieler T., Hollemann T. 2001. Xpitx3: a member of the Rieg/ Pitx gene family expressed during pituitary and lens formation in *Xenopus laevis*. Mechanisms of Development, 102: 255-257.

Privileggi N., Ota D., Ferrero E.A. 1997. Embryonic and larval development of the grass goby, *Zosterisessor ophiocephalus* (Teleostei, Gobiidae). Italian Journal of Zoology, 64: 201-207.

Sabbah Sh., Hui J., Hauser F.E., Nelson W.A., Hawryshyn C.W. 2012. Ontogeny in the visual system of Nile tilapia. The Journal of Experimental Biology, 215: 2684-2695.

Schmitt E.A., Dowling J.E. 1994. Early eye morphogenesis in the zebrafish, *Brachydanio rerio*. Journal of Comparative Neurology, 344(4): 532-542.

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., Archer S.A., Collin S.P. 1999. Ontogenetic changes in the retinal photoreceptor mosaic in a fish, the black bream, *Acanthopagrus butcheri*. Journal of Comparative Neurology, 412: 203-217.

Sivak J.G. 2004. Through the lens clearly: phylogeny and development: the Proctor lecture. Investigative Ophthalmology and Visual Science, 45(739): 740-747.

Taylor S., Loew E., Grace M.S. 2015. Ontogenic retinal changes in three ecologically distinct elopomorph fishes (elopomorpha: teleostei) correlate with light environment and behavior. Visual Neuroscience, 32: 5-13.

Taylor S.M., Chen J., Luo J., Hitchcock P. 2012. Light-induced photoreceptor degeneration in the retina of the zebra fish. Methods in Molecular Biology, 884: 247-254.

Taylor S.M., Grace M.S. 2005. Development of retinal architecture in the elopomorph species *Megalops atlanticus, Elops saurus* and *Albula vulpes* (Elopomorpha: Teleostei). Contribution in Marine Science, 37: 1-29.

Yahaya S., Lima L.S., Shaleha M., Mukaib Y., Anrakuc K., Kawamuraa G. 2011. Ontogenetic eye development and related behavioural changes in larvae and juveniles of barramundi *Lates calcarifer* (Bloch). Marine and Freshwater Behavior and Physiology, 44(6): 339-348.

نحوه استناد به این مقاله:

عباسی م.، شعبانی‌پور ن. فرآیند تکاملی شبکیه چشم ماهی‌سفید *Rutilus kutum* (Kamensky, 1901) از مرحله قبل از تفریخ تا پایان مرحله لاروی. نشریه پژوهش‌های ماهی‌شناسی کاربردی دانشگاه گنبدکاووس. ۱۳۹۹، ۴۲-۳۵ :(۲)۸ .

Abbasi M., Shabanipour N. Ontogeny of the eye of Caspian kutum (*Rutilus frisii kutum*) from prehatch to the final larval stage. Journal of Applied Ichthyological Research, University of Gonbad Kavous. 2020, 8(2): 35-42.

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-09]

[DOI: 10.29252/jair.8.2.40]

Ontogeny of the eye of Caspian kutum, *Rutilus kutum* (Kamensky, 1901) from prehatch to the final larval stage

Abbasi M[1]., Shabanipour N[*2,3].

[1] Ph.D. Student in Marine Biology, Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran
[2] Associate Prof. in Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran
[3] Dept. of Marine Science, Caspian Sea Basin Research Centre, University of Guilan, Rasht, Iran

Type:

Original Research Paper

Paper History:

Received: 31-7-2018
Accepted: 24-9- 2018

Corresponding author:
Shabanipour N. Associate Professor in Dept. of Biology, Faculty of Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran
Email: shabani@guilan.ac.ir

Abstract

The present study examines the developmental stages of the eye retina in Caspian kutum during the pre-hatch stage to the end of the larval stage. Fertilized eggs were obtained from Shahid Ansari Center for the reproduction of teleost fish (Guilan Province, Iran). Sampling was conducted for one month until when the larval stage completed and the yolk sac completely depleted. Samples were studied using optical and electron microscopy. On the third day after fertilization (68hpf), the primary optic structure was observed. The undifferentiated neural epithelium was placed around the lens placode originated from ectoderm. At 5dpf (120hpf), the eye was spherical and the optic cup was formed. The first retinal stratification was initiated at the 9dpf (216h.dpf) and cone cells appeared in the retina, while rod cells that only function in low light conditions, appeared after hatching at the fourth post-hatching day. The cellular arrangement continued until several days after hatching. Along with the growth and development of the eye, the lens grew by the addition of secondary lens fibre cells proliferated from lens epithelium cells. Also, the primary lens fibre losing nuclei and other membranous intracellular organelles. The results obtained from the diameter of the lens and the cone density represented that the visual acuity of Caspian kutum larvae increases at the end of the larval stage.

Keywords: *R. kutum,* Ontogeny, Retina, Lens, Embryonic development

[Downloaded from jair.gonbad.ac.ir on 2026-11-09]

[DOI: 10.29252/jair.8.2.40]