مجله بوم شناسی آبزیان

Journal homepage: http://jae.hormozgan.ac.ir

روند تکوین ساختارهای تنفسی و تغذیه ای اسکلت سر در تاس ماهی ایرانی (*Acipenser persicus* Bordin, 1897)

حمید اسحق زاده[1]، آرش اکبرزاده[1]*، مهتاب یارمحمدی[2]، انریک گیسبرت[3]

[1]گروه شیلات، دانشکده علوم و فنون دریایی، دانشگاه هرمزگان، بندرعباس

[2] موسسه تحقیقات بین المللی تاسماهیان دریای خزر، رشت

[3]موسسه تحقیقات غذا و کشاورزی (IRTA)، تاراگونا، اسپانیا

نوع مقاله:
پژوهشی

تاریخچه مقاله:
دریافت: ۹۴/۰۷/۲۸
اصلاح: ۹۴/۱۰/۱۶
پذیرش: ۹۴/۱۱/۰۱

کلمات کلیدی:
استخوان
انتوزنی
غضروف
کلسیم گیری
ماهیان خاویاری

چکیده

در این مطالعه روند اسکلت زایی و کلسیم گیری جمجمه در تاسماهی ایرانی (*Acipenser persicus*) با روش Clearing & staining مورد بررسی قرار گرفت. رشد غضروف پس از تفریخ در ناحیه سر و نوتوکورد و کلسیم گیری در استخوان های dentary و dermopalatine روی آرواره ها همزمان با شروع تغذیه مختلط آغاز شد. انتوژنی اسکلت سر در تاس ماهی ایرانی به سه مرحله طبقه‌بندی شد. مرحله اول از زمان تفریخ تا شروع اولین تغذیه خارجی (۱۲ روز پس از تفریخ: ۱۶ میلی متر) بود که هیچ ساختار کلسیمی شده ای مشاهده نشد و اجزایی از جمجمه که اهمیت حیاتی در تغذیه و تنفس دارند بصورت غضروفی ظاهر گردید. اولین فرآیندهای استخوان‌سازی در مرحله دوم از شروع تغذیه خارجی تا ۲۳ روز پس از تفریخ (۲۰/۲۵-۱۶میلی متر) مشاهده شد و کلسیم گیری ضعیفی روی اسخوان های پوستی سر مانند subopercle و supracleithrum مشاهده شد. سایر استخوان‌ها از جمله استخوان‌های مربوط به سقف جمجمه در مرحله سوم از جذب کامل کیسه زرده تا روز ۵۰ (بین ۲۷/۲۵ و ۸۳/۳ میلی متر) پدیدار شد و دندان ها در استخوان های dentary و dermopalatine ناپدید شدند. در مجموع نتایج این مطالعه می تواند در جهت بهبود برنامه های بازسازی دخایر این گونه با ارزش کمک کند.

مقدمـه

ماهیان خاویاری متعلق به رده ماهیان غضروفی- استخوانی بوده و جزو ماهیان خیلی قدیمی و پست محسوب مـی شـوند. ایـن ماهیان قبل از دوره ژوراسیک در حدود ۲۰۰ میلیون سال پیش از اجداد خود به وجود آمدند و شکل ظاهری آنها تا بـه امـروز دچار کمترین تغییرات گشته و به همین خاطر به عنوان فسیل زنده معروف هستند (Fontana *et al.*, 2001). ماهیان خاویـاری به عنوان مهره داران پست یک مدل با اهمیت در مطالعات تکاملی مطرح هستند و می تواننـد اطلاعـات مفیـدی در رابطـه بـا مکانیسم تکامل مهره داران فراهم کنند. اگرچه ماهیان خاویاری جزو ماهیان اسـتخوانی محسـوب مـی شـوند امـا دارای بافـت غضروفی- استخوانی هستند. ماهیان خاویاری به عنوان مهره داران پست از نظر وجـود برخـی از عناصـر کلسـیم گیـری شـده موجود در ناحیه جمجمه، آرواره و سر، مانند دندان های موجود در ناحیه سر و اسکوت ها و فلـس هـای گانوئیـدی موجـود در قسمت سطحی بدن با مهره داران و ماهیان عالی تر تفاوت دارند. ماهیان خاویاری در دوران اولیه زندگی روی لـب و همچنـین داخل حفره دهانی در قسمت palatal و tongue دارای دندان می باشند (Boglione *et al.*, 1999).

* نویسنده مسئول، پست الکترونیک: akbarzadeh@ut.ac.ir

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.23222751.1395.6.3.6.8]

اسکلت در ماهیان علاوه بر حفاظت از اندام های داخلی در فرآیندهای فیزیولوژیکی مانند تغذیه، تکثیر، حرکت، تنفس و منبع تامین کلسیم و فسفر نقش مهمی دارند (Koumoundouros *et al*., 2000). انتوژنی یا تکوین شامل یک پروسه رشد و نمو می‌باشد که لاروها برای گذر از این دوره حساس دچار تغییرات قابل توجهی در شکل بدن، اندام زایی، متابولیسم و رفتار می‌شوند که بعد از این مرحله به عنوان یک موجود کامل وارد مرحله جوانی می شوند (Koumoundouros *et al*., 1999). از طرف دیگر، انتوژنی شامل شکل گیری ساختارهای حیاتی از زمان فرآیند لقاح تا پایان مرحله لاروی می باشد. در ماهیان، توسعه ساختارهای حیاتی و مراحل اولیه زندگی در ارتباط کامل با یکدیگر می باشند و اهمیت این رخداد در اوایل تکامل به راحتی نادیده گرفته شده است (Geerinckx *et al*., 2008). مطالعات تکاملی نه تنها از نظر درک جنبه های مهم شکل گیری اندام های مختلف، انواع ساختارهای اساسی بدن موجود مورد نظر و الگوی شکل بدن (Gisbert, 1999) بلکه همچنین در شناخت اولویت های عملکردی بدن و اولویت های محیطی در مراحل مختلف تکامل اهمیت زیادی دارد (Koumoundouros *et al*., 1999).

دستگاه تنفسی و تغذیه ای ماهیان خاویاری از نظر ساختار آرواره و مکانیسم ارتجاعی دهان در بین ماهیان، منحصر به فرد است و آرواره این ماهیان با جمجمه اتصال محکم ندارد و با فاصله زیادی از سرخارج می شود و اتصال آرواره به جمجمه از طریق استخوان hyomandibular و کمان هیوئید است. ویژگی دیگر وجود مجموعه palatal سطح سقف دهان در قسمت عقب آرواره بالایی می باشد که این سطح برروی تمام سطح زبان قیچی می شود و یک لبه برش دهنده توسط اسکلت hyobranchial شکل می دهد که ماهیان خاویاری را در گرفتن طعمه به سمت حفره دهانی توانا می سازد (Miller, 2005).

تاس‌ماهی ایرانی (*Acipenser persicus* Bordin, 1897) در حوضه جنوبی دریای خزر پراکنش داشته و یکی از مهم‌ترین گونه‌های بومی از نظر تولید خاویار و گوشت می باشد. ذخایر طبیعی تاس‌ماهی ایرانی در دریای خزر رو به کاهش است، به طوریکه این گونه در لیست CITES گزارش شده است (Vecsei *et al*., 2007). این گونه در بین ذخایر دریای خزر به علت اهمیت اقتصادی و بومی بودن، در برنامه‌ی بازسازی ذخایر ایران جایگاه ویژه‌ای دارد. تکثیر و پرورش مصنوعی یک روش بسیار مهم برای بازسازی ذخایر جمعیت ماهیان بوده و مطالعات نشان داده است یکی از روش‌های شناسایی شاخص‌های بیولوژیک ماهیان جهت رسیدن به الگوهای صحیح در بازسازی ذخایر و پرورش آبزیان، داشتن اطلاعات کامل از مراحل ابتدایی رشد و نمو آنها می‌باشد، زیرا در این مرحله به دلیل انتقال از تغذیه‌ی داخلی به تغذیه‌ی خارجی، مرگ و میر زیادی رخ می‌دهد و به طور مستقیم روی رشد و بقای بچه ماهیان تأثیر می‌گذارد. با توجه به اهمیت الگوی کلسیم گیری اسکلت سر در لارو ماهیان و ارتباط آن با تکوین دستگاه تنفسی و تغذیه ای در این مطالعه روند تکامل اسکلت و کلسیم گیری جمجمه در تاسماهی ایرانی در شرایط پرورشی مورد مطالعه قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

تخم و لارو تاسماهی ایرانی (*Acipenser persicus*) مورد مطالعه از مرکز تکثیر و پرورش ماهیان خاویاری شهید بهشتی استان گیلان تهیه شد. نمونه ها از تکثیر مصنوعی سه مولد وحشی (دو ماهی نر و یک ماهی ماده) از طریق تزریق هورمون توسط $LHRH_{a2}$ طی دو مرحله به فاصله ١٢ ساعت از یکدیگر صورت گرفت. هورمون تزریقی به میزان ۴ میکروگرم به ازای هر کیلوگرم وزن جنس ماده بود. نسبت تزریق اول هورمون به ماهی ماده ١٠٪ و نسبت تزریق دوم ٩٠٪ بود. نمونه های لارو ماهیان در مراحل آزمایش از بخش ونیرو تهیه گردید. انکوباسیون تخم های لقاح یافته در انکوباتور یوشچنکو انجام گرفت. دمای آب هنگام تزریق ١١ درجه سانتی گراد بود. پیش لاروها بعد از ٨ روز از تخم خارج شدند و بلافاصله با تراکم ٣٠ گرم به ٣ تانک پرورشی فایبرگلاس ٥٠٠ لیتر در ابعاد ١٠٥×١٠٢×٥٢ (طول×عرض×ارتفاع) که تا ارتفاع آبگیری ٢٠ سانتی متری آبگیری شده بودند، منتقل گردیدند. منبع و دبی آب با استفاده از مخلوط آب چاه و رودخانه به ترتیب با دبی ۴٠٠ سی سی در دقیقه و ٢٥٠ سی سی در دقیقه بود. تغذیه مختلط در ١٠-١٢ روز پس از تفریخ مشاهده شد و نحوه تغذیه لاروها اینگونه بود که از روز ٨ تا ١٢ پس از تفریخ فقط از ناپلی آرتمیا استفاده شد و بعد از آن تا روز ٢٥ از مخلوط آرتمیا و دافنی تا حد نیاز و سیری و از روز ٢٥ تا روز ٥٠ پس از تفریخ از مخلوط غذای کنسانتره بیومار با قطر ٠/٥ میلی متر و شیرابه شیرونومیده به

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-27]

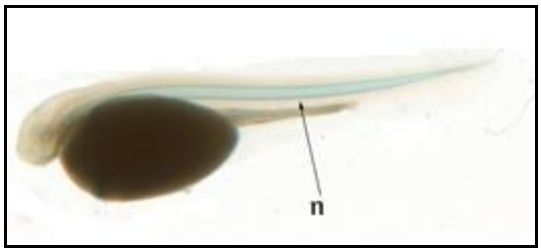
[DOR: 20.1001.1.23222751.1395.6.3.6.8]

صورت خمیری به میزان ۳۰ درصد بیومس استفاده شد. تعداد دفعات غذادهی در کل دوره ۴- ۶ بار در روز در نظر گرفته شد. شرایط دما، اکسیژن و pH در طول دوره پرورش به صورت روزانه ثبت گردید. در این دوره میانگین pH آب ۰/۰۸±۷/۳، دمای آب ۰/۸۲±۲۲ درجه سانتی گراد و اکسیژن آب ppm ۰/۳۶±۸ بودند. نمونه برداری در ۱۰ مرحله از زمان تفریخ تا پایان مطالعه جهت مطالعات تکوینی اسکلت در روزهای صفر،۱، ۳، ۵، ۹، ۱۲، ۱۶، ۲۳، ۳۲ و ۵۰ پس از تفریخ به طور کاملاً تصادفی انجام شد و سپس در فرمالین بافری فسفاته ۱۰٪ تثبیت شدند. برای انجام رنگ آمیزی اسکلتی از پروتکل پیشنهادی با کمی تغییرات استفاده شد که شامل ۷ مرحله (تثبیت نمونه، آبدهی نمونه، رنگ‌آمیزی غضروف، آبگیری نمونه، هضم پروتئینی در آنزیم تریپسین، رنگ‌آمیزی استخوان و شفاف‌سازی در گلیسرول و هیدروکسیدپتاسیم) می‌باشد. محلول alizarin blue برای رنگ آمیزی غضروف و محلول alizarin red برای رنگ آمیزی استخوان استفاده شد. از مطالعات انجام شده پیشین جهت شناسایی و نامگذاری عناصر اسکلتی استفاده شد (Hilton *et al*., 2011).

نتایـج

در زمان تفریخ (۱۰/۹۱ میلی متر) اسکلت رشد نیافته مشاهده شد و نوتوکورد تنها عنصر غضروفی در ستون فقرات بود (شکل ۱). شکاف دهان و حفره آبشش شکل نیافته بود. اندام های حسی بویایی، چشایی و بینایی تکامل نیافته بود. یک روز پس از تفریخ (۱۲/۳۱ میلی متر)، شکاف دهان و رنگدانه های چشم قابل رویت بود، شکل گیری عناصر غضروفی در ناحیه سر که در آینده تبدیل به صفحات پوستی سخت و کلسیمی شده می شود، مشهود بود (شکل ۲). در روز سوم بعد از تفریخ (۱۴/۴ میلی متر)، رنگدانه های چشم در ناحیه مرکزی آن تیره تر شده بود. لب های بالا و پائین با چین های کوچک اطراف حفره دهانی را پوشانده بود. غضروف Meckel's و palatoquadrate به ترتیب در مانديبولار و ماکسیلار ظاهر شد (شکل ۲). در روز پنج پس از تفریخ (۱۷/۱۱ میلی متر)، طول کل افزایش یافت و ساختارهای غضروفی سر مشهودتر بود (شکل ۳). در نه روز پس از تفریخ (۱۸/۸۶ میلی متر) دندان کلسیمی نشده روی آرواره‌ها مشاهده شد. تعداد عناصر غضروفی در اسکلت آبشش (branchiocranium) افزایش یافت و به چهار کمان آبشش رسید و کمان هیوئید کلسیم نشده شامل hyomandybula، interhyal، ceratohyal قدامی و خلفی بود (به علت کوچک بودن اندازه لارو شکل مربوط به اسکلت آبششی آورده نشده است). عناصر غضروفی subopercle، cleithrum و supracleithrum در انتهای خلفی سر در منطقه ای که در آینده سری استخوان های سرپوش آبششی را شکل می دهند، در این روز قابل مشاهده بود. سطح داخلی subopercle توسط یک نوار غضروفی به hyomandibula اتصال می یافت. در کمان هیوئید، Interhyal قسمت شکمی hyomandibula را با Palatoquadrate متصل می کرد. انتهای خلفی Interhyal دارای قسمت پشتی و شکمی بود که قسمت شکمی آن با ceratohyal خلفی اتصال می یافت و قسمت پشتی آن با hyomandibula متصل می‌شد و همچنین قسمت قدامی Interhyal با آرواره پائین در ارتباط بود (شکل ۴).

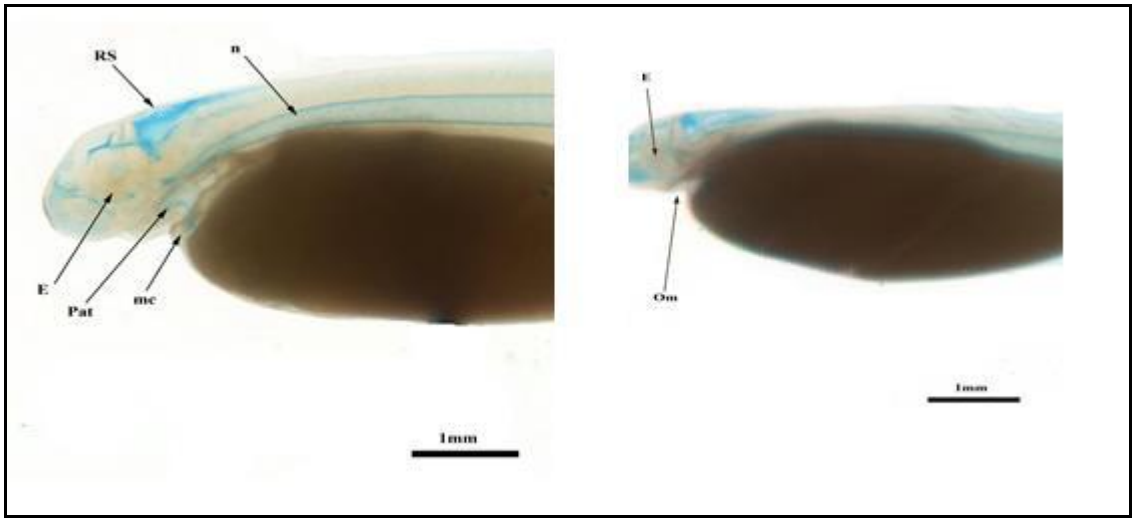
در روز ۱۲ پس از تفریخ (۱۹ میلی متر)، دندان‌های کلسیمی شده در یک ردیف در استخوان dentary و dermopalatine ردیف شده بودند درحالیکه در دو ردیف نامنظم روی استخوان palatopterygoid قرار گرفته بود (شکل ۵). بین روز ۹ و ۱۲ پس از تفریخ، یک basibranchial copulae، دو hypobranchial و چهار ceratobranchial در بخش شکمی کمان آبششی بود (به علت کوچک بودن اندازه لارو، شکل مربوط به اسکلت آبششی آورده نشد) و موردهای غذایی در روده لاروها قابل تشخیص بود.



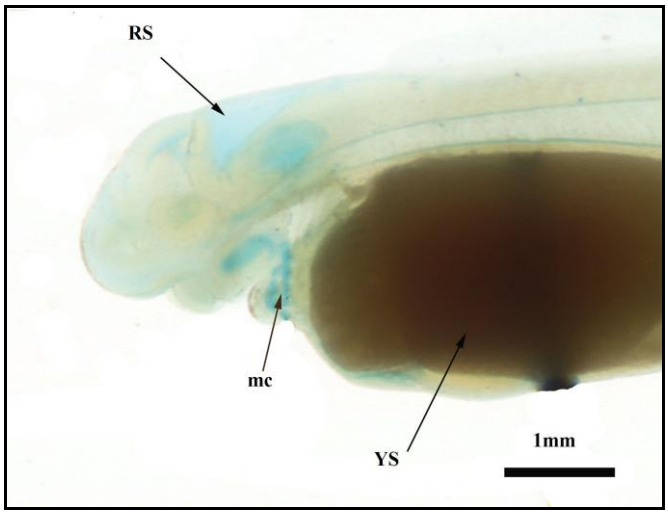
شکل ۱. اجزاء غضروفی تاسماهی ایرانی در زمان تفریخ (n= notochord)

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.23222751.1395.6.3.6.8]

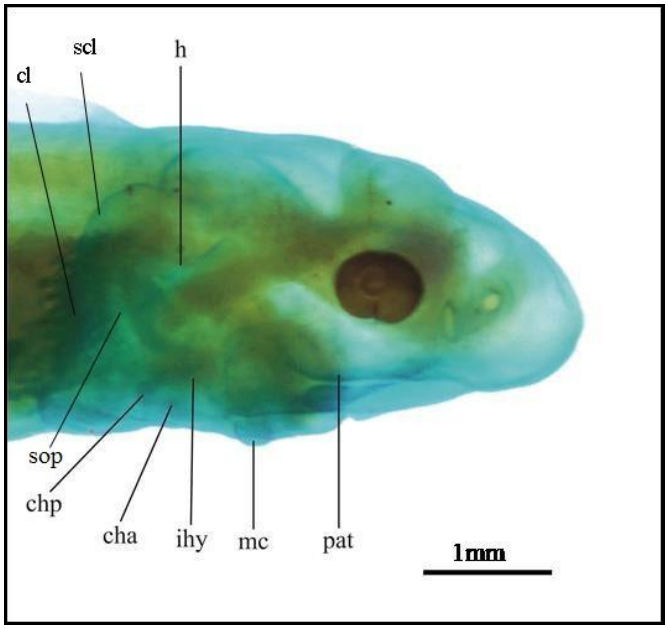


شکل ۲. نمای جانبی سر تاسماهی ایرانی ۱ روز پس از تفریخ (راست) و ۳ روز پس از تفریخ (چپ)
n= notocord ; E = eye ; RS = roof skull; Om= open mouth; mc = meckel's cartilage; pat = pars autopalatina



شکل ۳. نمای جانبی سر تاسماهی ایرانی ۵ روز پس از تفریخ

RS = roof skull; mc = meckel's cartilage; YS = yolk sac



شکل ۴. نمای جانبی palatoquadrates و کمان هیوئید ۹ روز پس از تفریخ تاسماهی ایرانی

(sop= subopercle, h = hyomandybula, ihy = interhyal, cha = anterior ceratohyal, chp = posterior ceratohyal, mc= Meckel's cartilage, pat= pars autopalatina, scl= supracleithrum, cl= cleithrum)

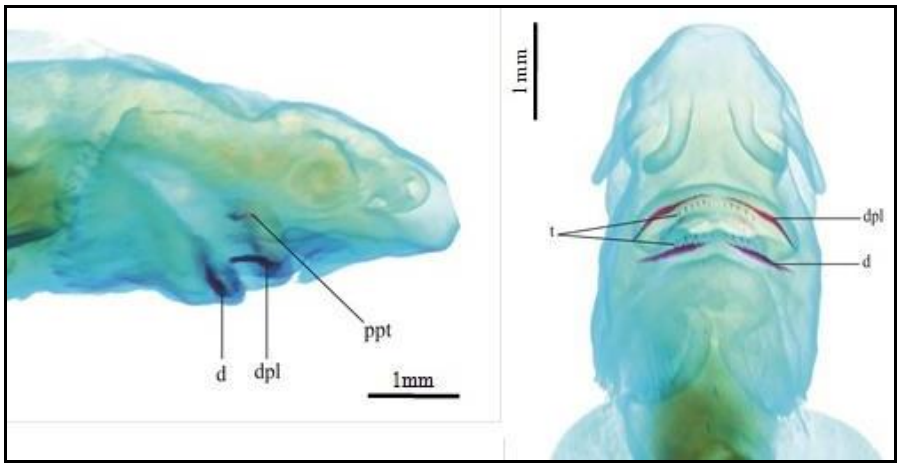
[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.23222751.1395.6.3.6.8]

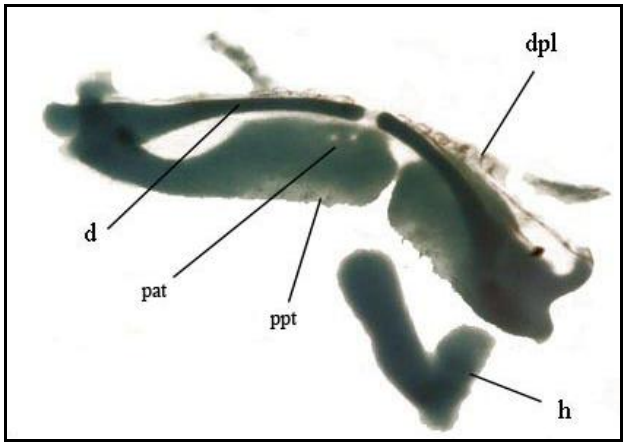
در ۱۶ روز پس از تفریخ (۲۲/۱۱ میلی متر) Palatopterygoi کلسیمی شده در لبه انتهای قسمت Palatoquadrate مشاهده شد. عناصر کمان آبششی بدون هیچ کلسیم گیری حاضر بودند و تمام اجزاء آبشش از نظر اندازه و تعداد رشد و تکامل یافتند و ساختارهای کلسیمی نشده مانند دو basibranchial copulae، سه hypobranchial، پنج ceratobranchial و یک صفحه دندان‌دار مرتبط با hypobranchial 1 در قسمت شکمی کمان آبششی وجود داشت (شکل ۶ و ۷). بررسی ها نشان داد که همان الگوی عناصر جمجمه در مرحله قبل نیز وجود دارد و کلسیم گیری ضعیف استخوان های پوستی یا خارجی سر مانند cleithrum، subopercle، posttemporal و supracleithrum در ۲۳ (۳۰/۴۴ میلی متر)پس از تفریخ قابل روئت شد (شکل ۸).

در ۳۲ روز پس از تفریخ (۳۳/۵۵ میلی متر)، استخوان کلسیمی شده branchiostegal به عنوان آخرین اجزاء کلسیمی شده سرپوش آبششی مشاهده شد. کلسیمی شدن cleithrum در قبل از این زمان آغاز شده بود در حالیکه کلسیمی شدن در frontal، dermopterotic، jugal و dermosphenotic به تازگی آغاز و در حال ادامه یافتن بود (شکل ۸).

در نهایت، شکل گیری استخوان های پوستی یا خارجی کلسیمی شده در parasphenoid و postorbital بین روزهای ۳۲ و ۵۰ (۴۸/۴۹ میلی متر) پس از تفریخ اتفاق افتاد. دندان ها روی استخوان های dentary، dermopalatine ناپدید و از بین رفت و لاروها ظاهر مشابهی با نمونه های بزرگ و بالغ از خود نشان دادند (شکل ۹).



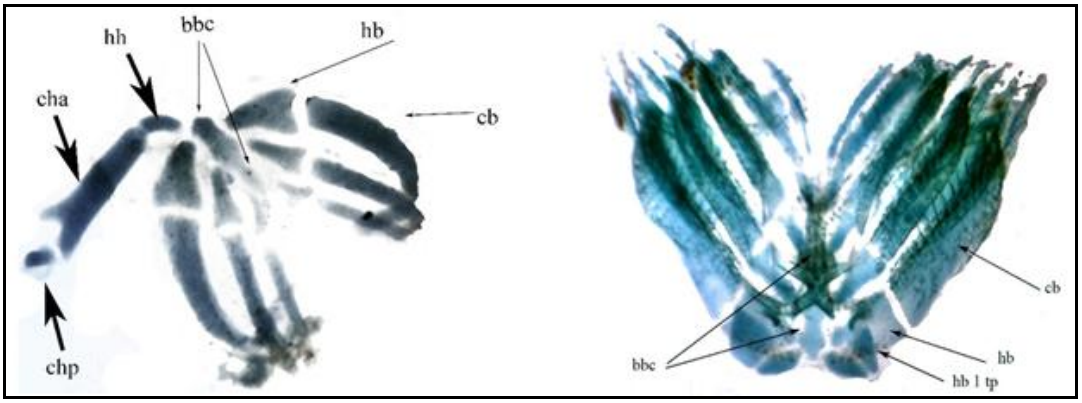
شکل ۵. نمای جانبی (چپ) و شکمی (راست) سر تاسماهی ایرانی ۱۲ روز پس از تفریخ
(t= teeth, dpl= dermopalatine, d= dentary, ppt= palatopterygoid)



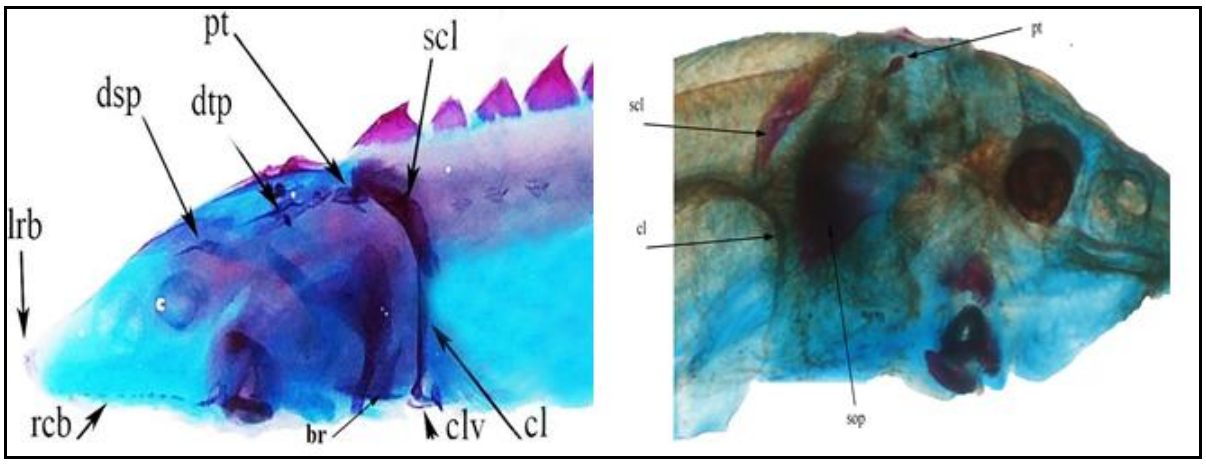
شکل ۶. نمای شکمی اجزاء فکاویز ۱۶ روز پس از تفریخ تاسماهی ایرانی و موقعیت دندان‌ها روی آرواره بالا و پائین
(dpl= dermopalatine, d= dentary, pat= pars autopalatina, ppt= palatopterygoid, h= hyoid arch)

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-27]

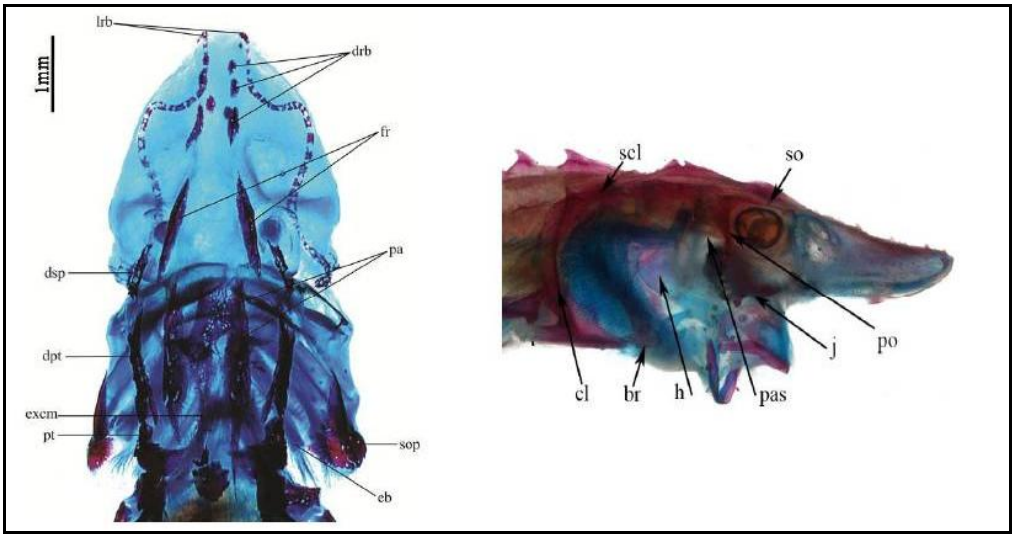
[DOR: 20.1001.1.23222751.1395.6.3.6.8]



شکل ۷. نمای جانبی کمان آبششی ۱۶ روز (چپ) و ۳۲ روز (راست) پس از تفریخ تاسماهی ایرانی
(bbc= basibranchial copulae, hb= hypobranchial, hb 1 tp= teeth plates associated with hypobranchial 1, chp = posterior ceratohyal, cha = anterior ceratohyal, cb= ceratobranchial, hh= hypohyal)



شکل ۸. استخوان های پوستی کلسیمی شده در ۲۳ (راست) و ۳۲ (چپ) روز پس از تفریخ تاسماهی ایرانی
(sop= subopercle, dorsal scute, scl= supracleithrum, pt= posttemporal, dtp= dermopterotic, dsp=dermosphenotic, lrb= lateral rostral canal bone, rcb= rostral canal bones. clv= clavicle, cl= cleithrum)



شکل ۹. نمای پشتی (چپ) و جانبی (راست) سر تاسماهی ایرانی ۵۰ روز پس از تفریخ
(dsp=dermosphenotic, pa=parietal, pt=posttemporal, fr=frontal, drb= dorsal rostral bone, lrb= lateral rostral canal bone, br= branchiostegal , pfs= pectoral fin spine, excm= median extrascapular , ds1= first dorsal scute, po= postorbital, so= supraorbital, h = hyomandybula, pas= parasphenoid, cl= cleithrum; scl= supracleithrum, j= jugal)

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-27]
[DOR: 20.1001.1.23222751.1395.6.3.6.8]

بحث

آنتوژنی ساختار اولیه تنفسی و تغذیه اسکلت سر در تاس ماهی ایرانی را می توان در سه مرحله طبقه بندی کرد. مرحله اول از زمان تفریخ تا شروع اولین تغذیه خارجی می‌باشد که طی آن اجزایی از جمجمه که اهمیت حیاتی در تغذیه و تنفس دارند، به صورت غضروفی ظاهر می گردند. در این مرحله استخوان سازی انجام نمی‌پذیرد. در مرحله دوم که از شروع تغذیه خارجی تا تخلیه کامل کیسه زرده امتداد دارد اولین فرآیندهای استخوان سازی مشاهده می شود و همچنین توسعه غضروف سازی مرتبط با عملکرد تغذیه و تنفس ادامه می یابد. مرحله سوم که از تخلیه کیسه زرده تا روز پنجاهم است، سایر استخوان ها از جمله استخوان های مربوط به سقف جمجمه و استخوان های مربوط به ارگان های حسی پدیدار می شوند و همچنین استخوانی شدن غضروف‌هایی که در مراحل پیشین به وجود آمده اند در این مرحله اتفاق می افتد (Koumoundouros *et al*., 2000; Vandewalle *et al*., 1992; Vandewalle *et al*., 1997). اگرچه این الگوی تکوینی در بین تمام ماهیان عالی وجود ندارد (Vandewalle *et al*., 1997).

جمجمه استخوانی یکی از اجزاء اسکلتی می باشد که دارای تفاوت زیادی در بین ماهیان می باشد (Adriaens and Verraes, 1998; Wagemans and Vandewalle, 2001). فرآیند تکاملی اسکلت در ماهیان پرورشی به منظور کاهش بدشکلی های اسکلتی نیاز به مطالعات جزئی تر تکوین اسکلت دارد که می تواند منجر به انتخاب بهترین گونه برای آبزی پروری و ملاحظات اکولوژیک و سیستماتیک گونه هدف شود (Koumoundouros *et al*., 2000; Koumoundouros *et al*., 2001). در زمان تفریخ، تفاوت قابل توجهی در زمان تکوین جمجمه لاروها مشاهده شده است. شکل گیری اجزاء جمجمه در *Salmo trutta* (De Beer, 1937) و *Barbus barbus* قبل از زمان تفریخ آغاز شده بود اگرچه اجزاء استخوانی مشاهده نشد (Vandewalle *et al*., 1992). در گونه‌های دیگر مانند *Heterobranchus longifilis* (Vandewalle *et al*., 1997) و *Dentex dentex* (Koumoundouros *et al*., 2000) توسعه و تکوین جمجمه بعد از تفریخ آغاز شد. برطبق نتایج مطالعه حاضر اجزاء غضروفی و استخوانی در جمجمه تا روز سوم پس از تفریخ مشاهده نشد و فقط نوتوکورد به عنوان ساختار غضروفی حاضر بود.

در تاسماهی ایرانی، اولین کلسیم گیری در ۱۲ روز پس از تفریخ در dermopalatine و dentary مشاهده شد که این قسمتها منشا پوستی داشته و دارای دندان می باشد. بین روز ۲۰ و ۲۳ پس از تفریخ، کلسیم گیری در subopercle، supracleithrum، posttemporal، parietal دنبال شد. در زبرا فیش، اولین کلسیم گیری در cleithrum در روز سوم پس از لقاح ظاهر شد و سپس در pharyngeal، basioccipital articulatory، opercular bone، hyosymplectic، ceratohyal و دندان بین روز چهار و هشت ادامه یافت (Gavaia *et al*., 2006). مطالعات گذشته در ماهیان استخوانی نشان داد که اولین استخوان کلسیم گیری شده در *solea solea*، *S. maximus*، *D. labrax* و *Xenistius californiensis* منشا پوستی دارد که در *solea solea* استخوان maxillaries و opercular، در*S. maximus* استخوان preopercular، در *D. labrax* استخوان maxillaries و dentaries و در *Xenistius californiensis* استخوان maxillaries اولین اجزاء کلسیمی شده جمجمه می باشند (Gluckmann *et al*., 1999; Wagemans and Vandewalle, 2001; Wagemans *et al*., 1998; Watson and Walker, 1992) اما در مقابل در گربه ماهی دریایی *Cathorops spixii* اولین کلسیم گیری قبل از تفریخ و در ستون مهره و ضمائم مرتبط به آن مشاهده شد (Lima *et al*., 2012).

مطابق با نتایج به دست آمده در مطالعه حاضر مشخص شده است که در ماهیان عالی کلسیمی شدن در splanchnocranium نسبت به neurocranium زودتر اتفاق می افتد که این ویژگی خاص گونه های دارای دهان انعطاف پذیر به جلو و تغذیه مکنده می باشد (De Beer, 1937; Vandewalle *et al*., 1992; Wagemans and Vandewalle, 2001). اگرچه، تعیین اثرات محیطی (آب شیرین و شور)، مرحله زندگی و گونه ماهی روی کلسیم گیری در مطالعات آتی با اهمیت خواهد بود.

در ماهیان خاویاری، اجزاء آرواره بالا و پائین از طریق کمان هیوئد به یکدیگر جوش خورده است و mandibular واقع در آرواره بالا به جمجمه عصبی متصل نشده است و همچنین hyomandibula مستقیماً بین جمجمه عصبی و سرپوش آبششی قرار گرفته است (Carroll and Wainwright, 2003; Hilton *et al*., 2011).

در نه روز پس از تفریخ، اجزاء فکاویز به طور همزمان ظاهر شدند و تا انتهای مطالعه هیچ یک از اجزاء کلسیمی شده نبود، در

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.23222751.1395.6.3.6.8]

حالیکه فکاویز در *solea solea* به تدریج تا ۵۰ روز پس از تفریخ به طور کامل کلسیمی شد و کلسیمی شدن entopterygoid و metapterygoid آخرین مرحله کلسیم گیری فکاویز است (Wagemans and Vandewalle, 2001). تفاوت در زمان شکل‌گیری و نوع حرکت فکاویز در ماهیان خاویاری می تواند به دلیل تفاوت گونه ای، صید طعمه و شباهت بیشتر به بیرون آمدگی دهان ماهیان غضروفی نسبت به ماهیان عالی باشد (Carroll and Wainwright, 2003; Wagemans and Vandewalle, 2001).

در ماهیان عالی الگوی متفاوتی از کلسیمی شدن در کمان آبششی گزارش شده است. در تاسماهی ایرانی تمام اجزاء کمان آبششی تا روز ۱۶ پس از تفریخ به طور کامل توسعه یافت اما هیچ قسمتی کلسیمی شده نبود و فقط دندانه های روی plates associated with hypobranchial 1 و خارهای آبششی به ترتیب در ۱۶ و ۵۰ روز پس از تفریخ کلسیمی شده بود. در *solea* *solea* اولین کلسیم گیری اجزاء کمان آبششی روی صفحات دارای دندان infrapharyngobranchials و ceratobranchials در هشت روز پس از تفریخ و سپس در ۱۰ روز پس از تفریخ تمام اجزاء کمان آبششی به طور کامل کلسیمی شد (Wagemans and Vandewalle, 2001). در *S. maximus*، *X. californiensis* و *A. davidsoni* اجزاء کلسیمی شده کمان آبششی مانند ceratobranchials، epibranchials، infrapharyngobranchials، hypobranchials و basibranchials به تدریج ظاهر شد و علت این اختلاف مربوط به افزایش نیاز تغذیه ای به حالت مکندگی و در درجه بعد حرکت دستگاه تنفسی ماهیان خاویاری نسبت به ماهیان استخوانی (تغییر از تنفس پوستی به تنفس آبششی) می باشد (Carroll and Wainwright, 2003; Wagemans and Vandewalle, 2001; Wagemans *et al*., 1998).

غضروف splanchnocranium در تاسماهی ایرانی قبل از تغذیه خارجی ظاهر شده بود. علاوه براین، دندان های کلسیمی نشده قبل از کلسیمی شدن dermopalatine و dentary که دندان ها روی آنها قرار می گیرند شکل می گیرند. این نتایج در سایر گونه ها مانند *Corydoras aeneus* نیز به دست آمد در حالیکه در ماهیان عالی شکل گیری دندان ها درست بعد از کلسیمی شدن premaxillary و dentary اتفاق افتاد (Vandewalle *et al*., 2005). بعد از کامل شدن اجزاء غضروفی جمجمه، کلسیم گیری سقف جمجمه توسعه می یابد که منجر به استحکام و تقویت جمجمه می گردد (Huysentruyt *et al*., 2011). در نتیجه، مجموع این توالی های استخوان سازی، مطابق با روند عمومی مشاهده شده در بسیاری از ماهیان است، به این معنی که فرآیند استخوانی شدن، به عنوان پاسخی به نیازهای عملکردی ظاهر می شود (Tilney and Hecht, 1993; Vandewalle *et al*., 1992, 1997; Adriaens and Verraes, 1998; Huysentruyt *et al*., 2011). به این طریق، تکوین اولیه جمجمه قبل از استحکام و رشد، بر روی کامل کردن دستگاه های عملکردی برای تغذیه و تنفس متمرکز می‌شود (Huysentruyt *et al*., 2011). در مقابل در گربه ماهیان مشخص شده است که روند تکوین در این ماهیان سریع‌تر اتفاق می افتد و در زمان تفریخ در مراحل پیشرفته تکاملی به سر می برند که علت این امر به کیسه زرده بزرگ و زمان انکوباسیون طولانی در دهان جنس نر نسبت داده شده است، به طوریکه این ماهیان منحصراً دارای دوره لاروی واقعی نمی باشند. همچنین مطالعات نشان داد که جنین (قبل از تفریخ) این ماهیان در مقایسه با سایر ماهیان دارای جمجمه غضروفی به شدت تکامل یافته است که در زمان تفریخ کلسیم گیری می کند. در گربه ماهیان اندام های حسی مانند otoliths، lenses، nostrils، maxillary، mental barbels و Weberian apparatus به راحتی در مرحله جنینی و در زمان مراقبت پدری در دهان قابل تشخیص می باشند و قبل از تفریخ به طور کامل توسعه یافته می باشند که نشان دهنده اولویت این اندام های حسی در مراحل اولیه زندگی برای استراتژی‌های بقاء در مرحله جوانی می باشد (Adriaens and Verraes, 1998; Lima *et al*., 2012).

منابـع

Adriaens, D., Verraes, W. 1998. Ontogeny of the osteocranium in the African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) (Siluriformes: Clariidae): ossification sequence as a response to functional demands. Journal of Morphology. 235: 183-237.

Boglione, C., Bronzi, P., Cataldi, E., Serra, S., Gagliardi, F., Cataudella, S. 1999. Aspects of early development in the Adriatic sturgeon *Acipenser naccarii*. Journal of Applied Ichthyology. 15: 207-213.

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.23222751.1395.6.3.6.8]

Carroll, A.M., Wainwright, P.C. 2003. Functional morphology of prey capture in the sturgeon, *Scaphirhynchus albus*. Journal of Morphology. 256: 270-284.

De Beer, G.R. 1937. The development of the vertebrate skull. Oxford: Clarendon Press. 552 p.

Gavaia, P.J., Simes, D.C., Ortiz-Delgado, J., Viegas, C.S., Pinto, J.P., Kelsh, R.N., Sarasquete, M.C., Cancela, M.L. 2006. Osteocalcin and matrix Gla protein in zebrafish (*Danio rerio*) and Senegal sole (*Solea senegalensis*): Comparative gene and protein expression during larval development through adulthood. Gene Expression Patterns. 6: 637-652.

Fontana, F., Tagliavini, J., Congiu, L. 2001. Sturgeon genetics and cytogenetics: recent advancements and perspectives. Genetica. 111: 359-373.

Gisbert, E. 1999. Early development and allometric growth patterns in Siberian sturgeon and their ecological significance. Journal of Fish Biology. 54: 852-862.

Geerinckx, T., Verhaegen, Y., Adriaens, D. 2008. Ontogenetic allometries and shape changes in the suckermouth armoured catfish *Ancistrus cf. triradiatus* Eigenmann (Loricariidae, Siluriformes), related to suckermouth attachment and yolk-sac size. Journal of Fish Biology. 72: 803-814.

Gluckmann, I., Huriaux, F., Focant, B., Vandewalle, P. 1999. Postembryonic development of the cephalic skeleton in *Dicentrarchus labrax* (Pisces, Perciformes, Serranidae). Bulletin of Marine Science. 65: 11-36.

Hilton, E.J., Grande, L., Bemis, W.E. 2011. Skeletal anatomy of the shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum* Lesueur, 1818, and the systematics of sturgeons (Acipenseriformes, Acipenseridae). Journal of Life and Earth Sciences. 3: 1-168.

Huysentruyt, F., Geerinckx, T., Brunain, M., Adriaens, D. 2011. Development of the osteocranium in *Corydoras aeneus* (Gill, 1858) Callichthyidae, Siluriformes. Journal of Morphology. 272: 573-582.

Koumoundouros, G., Divanach, P., Kentouri, M. 1999. Osteological development of the vertebral column and of the caudal complex in *Dentex dentex*. Journal of Fish Biology. 54: 424-436.

Koumoundouros, G., Divanach, P., Kentouri, M. 2000. Development of the skull in *Dentex dentex* (Osteichthyes: Sparidae). Marine Biology. 136: 175-184.

Koumoundouros, G., Sfakianakis, D.G., Maingot, E., Divanach, P., Kentouri, M. 2001. Osteological development of the vertebral column and of the fins in *Diplodus sargus* (Teleostei: Perci-formes: Sparidae). Marine Biology. 139: 853-862.

Lima, A., Barletta, M., Dantas, D., Possato, F., Ramos, J., Costa, M. 2012. Early development and allometric shifts during the ontogeny of a marine catfish (*Cathorops spixii*-Ariidae). Journal of Applied Ichthyology. 28: 217-225.

Miller, M.J. 2005. The ecology and functional morphology of feeding of North American sturgeon and paddlefish. In: Le Breton, G.T.O., William F., Beamish, H., McKinley, R.S. (eds.). Sturgeons and paddlefish of North America. Springer. pp. 87-102.

Tilney, R.L., Hecht, T. 1993. Early ontogeny of Galeichthys feliceps from the south east coast of South Africa. Journal of Fish Biology. 43: 183-212.

Vandewalle, P., Focant, B., Huriaux, F., Chardon, M. 1992. Early development of the cephalic skeleton of *Barbus barbus* (Teleostei, Cyprinidae). Journal of Fish Biology. 41: 43-62.

Vandewalle, P., Gluckmann, I., Baras, E., Huriaux, F., Focant, B. 1997. Postembryonic development of the cephalic region in *Heterobranchus longifilis*. Journal of Fish Biology. 50: 227-253.

Vandewalle, P., Germeau, G., Besancenet, P., Parmentier, E., Baras, E. 2005. Early Development of the Head Skeleton in *Brycon moorei* (Pisces, Ostariophysi, Characidae). Journal of Fish Biology. 66: 996-1024.

Vecsei, P., Peterson, D., Suciu; R., Artyukhin, E. 2007. Threatened fishes of the world, *Acipenser stellatus*, Pallas, 1771 (Acipenseridae). Environmental Biology of Fishes. 78: 211-212.

Wagemans, F., Focant, B., Vandewalle, P. 1998. Early development of the cephalic skeleton in the turbot. Journal of Fish Biology. 52: 166-204.

Wagemans, F., Vandewalle, P. 2001. Development of the bony skull in common sole: brief survey of morpho-functional aspects of ossification sequence. Journal of Fish Biology. 59: 1350-1369.

Watson, W., Walker, J.H. 1992. Larval development of sargo (*Anisotremus davidsonii*) and salema (*Xenistius californiensis*) (Pisces: Haemulidae) from the Southern California Bight. Bulletin of Marine Science. 51: 360-406.

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.23222751.1395.6.3.6.8]