



بررسی تولید تخمک و مراحل رشد آن در ماهی زنده زای پلاتی پوسیلوس (*Pltypoecilus maculates*)

غلامرضا نورزاد*

گروه زیست‌شناسی دریا، دانشکده علوم، دانشگاه هرمزگان، بندرعباس

تاریخچه مقاله:

دریافت: ۹۲/۱۰/۱۵

اصلاح: ۹۲/۱۱/۲۴

پذیرش: ۹۲/۱۱/۲۵

کلمات کلیدی:

تخمک

زنده زایی

سلولهای فولیکولی

قطرات زرده

پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس (Poeciliidae) یک ماهی زنده زا، از تلوستتن‌ها (جنس پوسیلیده) است. جریان اووژنز در این ماهی را می‌توان بر حسب تغییرات صورت گرفته به چند مرحله تقسیم نمود: مرحله ۱: در این مرحله اووپلاسم شفاف با اندامک کم و توسط یک لایه سلولهای فولیکولی پوشیده می‌شود. اولین قطرات زرده در این مرحله ظاهر می‌گردند. مرحله ۲: در این مرحله میکروویلی‌ها و در بین آنها و در سطح خارجی تخمک قشر شعاعی (Cortex radiatus) ایجاد می‌شود. لایه‌های پوشاننده با کمک اووسیت و سلولهای فولیکولی ساخته می‌شود. علاوه بر این واکنش‌های محیطی (Cortical vesicle) ظاهر می‌شوند. در مرحله ۳: تمایز و تقویت لایه‌های پوشاننده ادامه می‌یابد و سلولهای فولیکولی، حالتی استوانه‌ای به خود می‌گیرند. در اووپلاسم ذخایر زرده افزایش می‌یابد. در مرحله ۴: درون اووپلاسم از زرده پر شده است. غشای هسته پاره شده و با افزایش حجم اووسیت غشای آن منظره صاف به خود گرفته و از طول میکروویلی‌ها کاسته شده است. پس از خروج نوزاد از تخمدان در بین سلول‌های فولیکولی دسموزوم ظاهر می‌شود. در حالیکه در طول رشد اووسیت و جنین این ساختمان‌ها به چشم نمی‌خورند. اووسیت رشد یافته با چهار لایه مختلف محافظت می‌گردد، که هر لایه نقش معین خود را از نظر حفاظت و فیزیولوژی برعهده خواهد داشت.

مقدمه

آناتومی و پیدایش اووسیت و عمل لایه‌های پوشاننده آن از مدت‌ها پیش هدف مطالعه‌ی عدّه‌ی زیادی از محققین بوده است (Regaud and Dubreuil, 1908; Kolliker, 1898; Beneden, 1880a,b). Hertwig, ۱۹۰۶ در کتابش به نام «کتاب کمک‌درسی تاریخ تکامل مقایسه‌ای و تجربی مهره‌داران» اووسیت‌ها را به تفصیل مورد مطالعه قرار داده است. از مطالعات دیگر انجام یافته روی اووسیت جانوران مختلف می‌توان از تحقیقات Goetting در سالهای ۱۹۷۰ و ۱۹۷۶ و همچنین Arndt در سالهای ۱۹۵۴، ۱۹۵۶ و ۱۹۶۰ روی سیپرینوئیده، Yamamoto در سال ۱۹۵۵ روی *Oryzias*، Riehl در سالهای ۱۹۷۷ و ۱۹۷۸ و Stricker در سال ۱۹۸۵ و غیره نام برد. در این تحقیق، اووژنز، ساختمان و رشد اووسیت و لایه‌های پوشاننده آن در ماهی پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس مورد بررسی قرار گرفته است.

* نویسنده مسئول، پست الکترونیک: gnourzadf@yahoo.com

مواد و روش‌ها

برای انجام آزمایش جنس ماده ماهی در سنین مختلف انتخاب شد. ماهیان در آکواریوم در دمای ۲۴ درجه نگهداری شدند. برای تحقیقات سیتولوژیکی، نمونه‌ها پس از جدا شدن مستقیماً داخل محلول بافر سرد وارد شده و داخل آن قطعه قطعه گردیدند. محلول فیکساتور طبق روش Sjostrand (۱۹۵۶) و یا مخلوط ۵٪ گلوکار آلدئید و بافر فسفات (pH=7/3- 7/4) تهیه و مرحله دوم ثبوت به کمک تتراکسید اسمیوم (OsO₄) ۴٪ صورت گرفت.

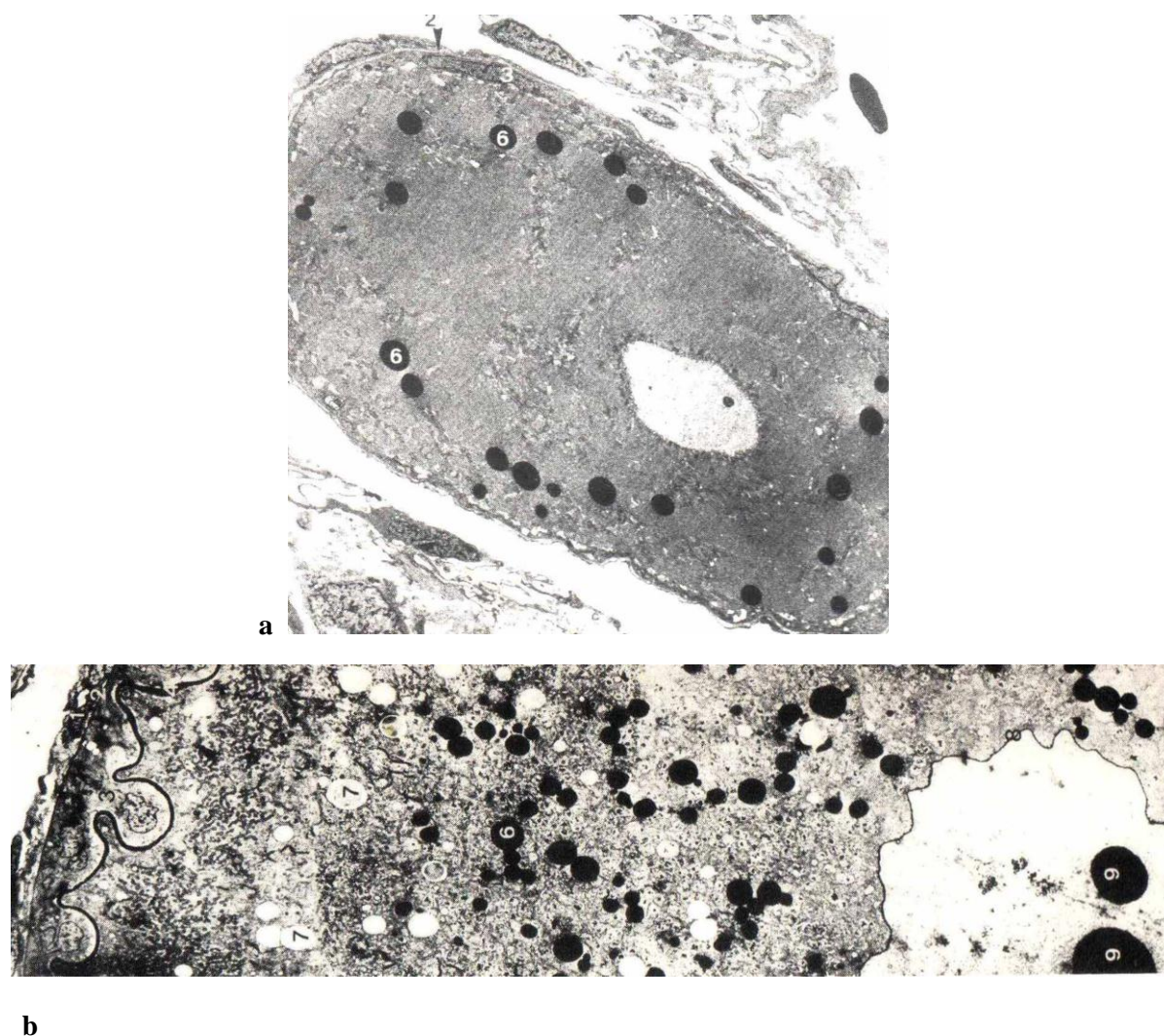
بعد از عمل ثبوت، قطعات بافتی در محلول بافر شسته شده و در استون آبگیری شدند. در مرحله استون ۷۰٪ مخلوط کنتراست دهنده شامل اورانیل استات ۱٪ در استون ۷۰٪ ساخته شده و بافتها به مدت ۲ ساعت در حرارت معمولی آزمایشگاهی در آن قرار می‌گیرند. عمل خواباندن بافت در وستوپال انجام و برای مشاهده مقاطع تهیه شده با اولترا میکروتوم Reichert، از یک میکروسکوپ الکترونی مدل Zeiss 10 استفاده شد.

نتایج

رفتار تولید مثلی ماهیان عموماً تحت تاثیر هورمونهای مختلف از تیروکسین که باعث مهاجرت می‌شود تا آندروژنها که رفتار دفاعی از قلمرو را باعث می‌گردند تنظیم می‌شود (Oliveira et al., 2001a,b).

منشاء سلول‌های گامت، سلول‌های بنیادی یا اووگونی‌ها هستند، که توسط سلول‌های محافظ و غذارسان احاطه شده‌اند. تخمکها ضمن رشد مراحل مختلفی را طی می‌کنند (Wallace, 1985). بیشترین رشد تخمک در مرحله ویتلوژنز روی می‌دهد (Craig and Harvey, 1984; Greedy et al., 1988). جریان میوز تخمکها در دیپلوتن از پروفاز I میوز متوقف می‌شود. در جریان رشد بعدی و بلوغ، رشد مجدداً شروع و فاز میوز II آغاز می‌گردد. سپس غشاء هسته متلاشی و هضم آنزیمی زرده، سلول را برای لقاح آماده می‌کند (Greedy, 1988). در بیشتر ماهیان استخوانی بلوغ اووسیت طی ۲۴ ساعت یا کمتر روی می‌دهد (Wallace, 1985). تخم‌های بالغ برای ورود اسپرم دارای میکروپیل هستند. تکامل جنسی در ماهیان، ژنوتیپی و با کمپلکس‌های ژنی A (برای مذکر) و G (برای مونث) تعیین می‌شود. در پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس تعیین جنسیت از سیستم مگس سرکه تبعیت می‌کند اما تبدیل جنسیت تحت شرایط خاص محیطی صورت می‌گیرد (Mac Nab et al., 1999)، به این صورت که رئالیزاتورهای جنسی F (ماده) و M (نر) در آن دخالت داشته و بر حسب قدرت هر یک (حرارت، تغذیه، آلاینده‌ها) جنسیت می‌تواند تحت تاثیر قرار گیرد (Volf and Schartl, 2001). چنین تغییر جنسیتی در جنس پلاتی نیز گزارش شده است. در پلاتی پوسیلوس ترکیب کروموزوم جنسی نر هموگامتی XX و یا ZZ و در ماده هتروگامتی ماده ZW می‌باشد (Haaf and Schmid, 1984). در حالیکه در گونه‌ای وحشی، نر هتروگامت و ماده هموگامت گزارش شده است. این تنوع سیستم تعیین جنسیت با رئالیزاتورها قابل توضیح است. در ماهی *Danio rerio* گیرنده‌های استروژنی بسیار فعال در تکامل جنسی دخالت دارند (Legler et al., 2000). تخمکهای اولیه تخمدان در پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس در قسمت شکمی و زیر کیسه هوا قرار گرفته است. این اندام، ساختمانی هرمی شکل داشته و با رشد تدریجی اووسیت‌ها ظاهری خوشه‌مانند به خود می‌گیرد. تخمدانها حاوی حدود ۶۰ اووسیت در مراحل مختلف رشد می‌باشند (Erhardt and Goetting, 1970). رگهای خونی در مرکز تخمدان قرار گرفته‌اند، که بخش اعظم اووسیت‌های جوان در آن جای دارند. از این مجموعه هر سال تعداد معینی رسیده و آماده لقاح می‌گردند که این دوره با تغییرات سیتولوژیکی همراه می‌باشد. اووسیت جوان به وسیله غشائی احاطه می‌شود که با غشاء سلول معمولی کمی تفاوت دارد. روی این غشاء به سمت خارج یک لایه سلول پوششی به نام پوشش فولیکولی قرار گرفته است. بعد از این لایه، لایه‌ای با ساختمان غیر سلولی به نام غشاء پایه وجود دارد که لایه پوششی را از بافت پیوندی اطراف آن جدا می‌سازد (شکل ۱). خود غشاء پایه نیز به وسیله یک لایه سلول به نام غلاف فولیکولی (Theca folliculi) که بافتی پوششی است در بر گرفته می‌شود. برای مطالعه بهتر اووسیت Arndt در سال ۱۹۶۵ و Goetting (۱۹۶۱ و ۱۹۶۶) دوره رشد تخمک پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس را به چهار مرحله تقسیم کردند:

مرحله I: اووسیت های جوان در مرحله I با یک لایه سلول فولیکولی پوشیده می شود. سلول فولیکولی کمی ضخیم و دارای هسته کشیده و بزرگ می باشد. هسته کروی و حباب مانند اووسیت حاوی یک یا دو هستک است (شکل ۱ a,b). غشاء هسته در سمت خارج دارای موادی با تضاد زیاد می باشد که از منافذ غشاء به سمت سیتوپلاسم مهاجرت می نمایند. درون سیتوپلاسم به طور پراکنده شبکه اندوپلاسمی و میتوکندری هایی با اندازه های کوچک و کریستای کم مشاهده می گردند. در این مرحله حتی تعدادی اجسام زرده ای (Yolk bodies) قابل مشاهده می باشند که دلیل شروع سنتز زرده درون سیتوپلاسم اووسیت جوان می باشد. غشاء اووسیت در این مرحله ابتدا صاف ولی بعداً موجدار می شود (شکل ۱ b).

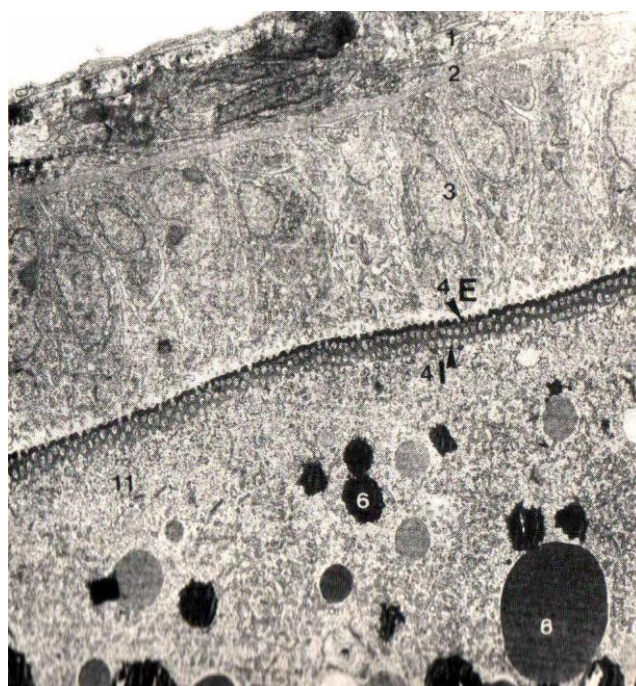


شکل ۱. (a) تصویر میکروسکوپ الکترونی از یک اووسیت پلاتی پتاتی پوسیلوس ماکولاتوس در مرحله I. درشتنمایی X 2800. (b) بخشی از یک اووسیت از مرحله پیشرفته تر II. درشتنمایی X 6500. 2. غشاء پایه، 3. فولیکول اپیتل، 6. قطرات زرده، 7. واکوئل، 9. هستک

مرحله II: در آغاز این مرحله امواج ظاهر شده در غشاء به صورت میکروویلی شکل می گیرند که بین آنها تدریجاً ماده ای با ساختمان یکنواخت تولید می گردد. این ماده که همان قشر شعاعی (Cortex radiates) آینده می باشد، بعداً دارای دو بخش کاملاً مشخص می گردد: یک بخش وسیع تر داخلی به نام قشر شعاعی داخلی (Cortex radiatus internus) و یک بخش نازکتر و با تضاد زیاد خارجی (Cortex radiatus externus) که قشر شعاعی خارجی نام دارد (شکل ۲). کورتکس رادیاتوس در فضایی که در نتیجه رشد پیوسته اووسیت به طور فزاینده ای بین اووسیت و لایه فولیکولی ایجاد می شود به وجود می آید. این فضا

ابتدا با مایعی پر می‌گردد. در ادامه این مرحله زیر غشا اووسیت حبابهایی ظاهر می‌گردد که با جذب مایعات و پیوستن به یکدیگر بزرگتر شده و واکوئلهای محیطی را می‌سازند. فرم و تراکم کانالهای شبکه‌اندو پلاسمی زیر غشاء اووسیت این تصور را ایجاد می‌کند که باید در ساختن واکوئلهای محیطی دخالت داشته باشند (شکل ۲). فضای بین سلولی (Intercellular space) بین اووسیت و لایه فولیکولی وسیع‌تر می‌گردد. در نتیجه رابطه مستقیم بین این دو از بین می‌رود. در این مرحله عمل پینوسیتوز نیز شروع می‌شود.

مرحله III: این مرحله با تولید شدید زرده (ویتلوژنز) مشخص می‌گردد که بخش عمده زمان رشد اووسیت را شامل می‌شود، به طوری که این مواد را می‌توان با کمک میکروسکوپ نوری نیز مشاهده نمود (شکل ۲). تمایز لایه‌های پوشاننده در انواع گوناگون ماهی ادامه می‌یابد. ضخامت بخش قشری در پایان این مرحله تقریباً به $0.7 - 0.8 \mu m$ می‌رسد. حاشیه باریکی از سیتوپلاسم بدون زرده باقی می‌ماند. در این قسمت حتی تعداد میتوکندری‌ها نیز کمتر می‌باشد. زیر غشاء اووسیت تعداد زیادی حباب‌های پینوسیتوزی ظاهر می‌شوند. بین اجسام زرده ای می‌توان ذخایر چربی و پروتئینی را مشخص نمود که در اندازه‌های گوناگون درون سیتوپلاسم قرار گرفته‌اند. سلولهای لایه فولیکولی فرم مسطح خود را از دست داده و شکلی استوانه‌ای به خود می‌گیرند. زوائد سلولهای فولیکولی با میکروویلی‌های اووسیت در فضای باقیمانده از بخش قشری به هم رسیده و گاه در هم می‌پیچند. میکروویلی‌های اووسیت در انتها می‌توانند منشعب شده و این سطح جذب را افزایش دهند. ضمائم سلولهای فولیکولی تا سطح اووسیت می‌رسند. در مرحله سوم غالباً از سمت خارج لایه سوم تولید می‌گردد.

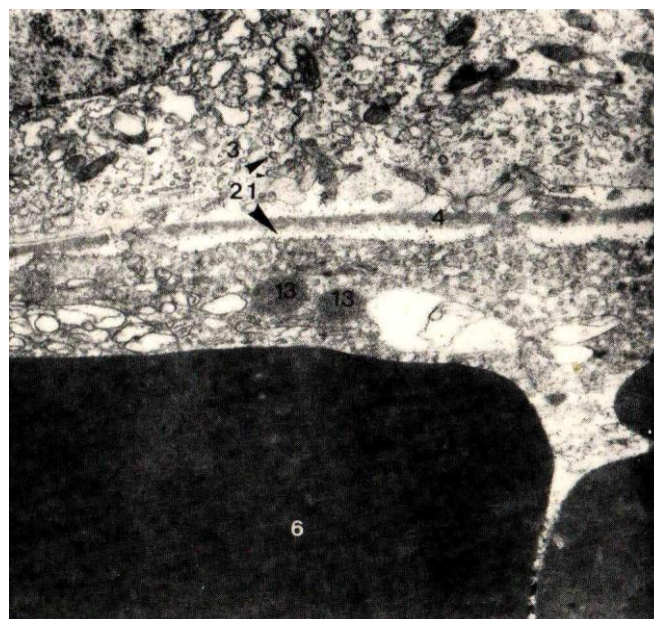


شکل ۲. مرحله ۳ از رشد اووسیت. سلول‌های فولیکول اپیتل کشیده و استوانه‌ای شده‌اند.

مقدار زرده افزایش یافته و قطرات زرده بزرگتر شده‌اند. درشتنمایی $2800 \times$.

1. تکا فولیکولی 2. غشاء پایه 4I. کورتکس رادیاتوس اینترنوس 4E. کورتکس رادیاتوس اکسترنوس 6. قطرات زرده 11. اووسیت

مرحله IV: در طول تغییرات تمایزی در خارج و داخل اووسیت جوان، هسته به بخش خارجی سیتوپلاسم منتقل می‌گردد. غشاء هسته باز شده و در نتیجه محتویات هسته درون سیتوپلاسم پخش می‌گردد. در این مرحله داخل سیتوپلاسم پر از مواد زرده‌ای شده است، که به صورت توده‌های ذخیره‌ای بزرگ با اندازه‌های متفاوت کنار یکدیگر قرار گرفته‌اند. تماس غشاء این ساختمان‌ها موجب ادغام آنها و ایجاد توده بزرگتر می‌گردد (شکل ۳).



شکل ۳. اووسیت در مرحله IV. درشتنمایی $\times 11900$. 3 = فولیکل اپیتل. 6 = زرده. 21 = حباب پینوسیتوزی.

همراه با پر شدن سیتوپلاسم از مواد زرده ای، غشاء اووسیت از حالت موجدار خارج شده منظرهای صاف به خود می گیرد. علاوه بر این از طول میکروویلی ها کاسته شده و در نتیجه ارتباط مستقیم پوشش فولیکولی اووسیت از بین می رود. Goetting (۱۹۶۷) ترتیب مشخصی برای لایه های پوشاننده اووسیت رشد یافته در تلئوستن های دریازی معرفی نموده است. این ترتیب بافتی در تحقیقات انجام شده روی پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس نیز به طور کلی معتبر است. طبق این طبقه بندی، لایه های بافتی محافظ موجود بین لایه پوششی داخلی تخمدان و سیتوپلاسم تخمک در تلئوستن های آب شیرین عبارتند از:

I. غلاف فولیکولی (Theca folliculi)

II. غشاء پایه (Basement membrane)

III. پوشش فولیکولی با میکروویلی (Folicle epithel)

IV. منطقه با لایه شفاف که خود شامل:

الف) منطقه شفاف حقیقی (Zona pellucida) به صورت روشن

ب) بخش قشری شعاعی (Cortex radiatus)

بخش قشری شعاعی خود شامل دو بخش قشری شعاعی داخلی (C. radiatus internus) و بخش قشری خارجی (C. radiatus externus) می باشد. بخش قشری داخلی ممکن است به شکل منطقه ای یکنواخت با ساختمانی رشته ای و دسته مانند ظاهر گردد.

V. غشاء اووسیت (Oocyte membrane)

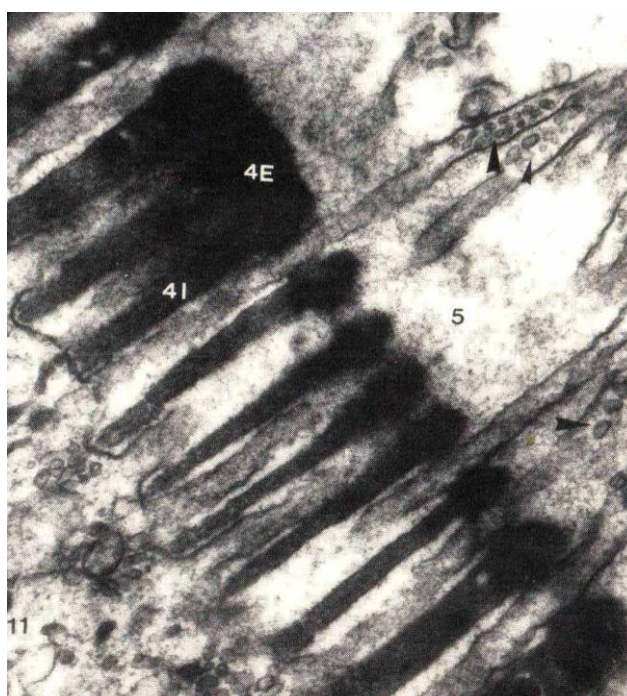
VI. سیتوپلاسم تخمک (Ooplasm)

منطقه یکنواخت قشری داخلی در پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس مشاهده نگردید. علاوه بر این ساختمان های رشته ای وجود ندارند. فقط آثاری نامتجانس شبیه مقاطع رشته ای را که به صورت عرضی در بخش قشری داخلی قرار گرفته اند می توان تشخیص داد. این اشکال احتمالاً می توانند آثار ساختمان های دسته مانند تحلیل رفته باشند.

سیتوپلاسم اووسیت (Ooplasm)

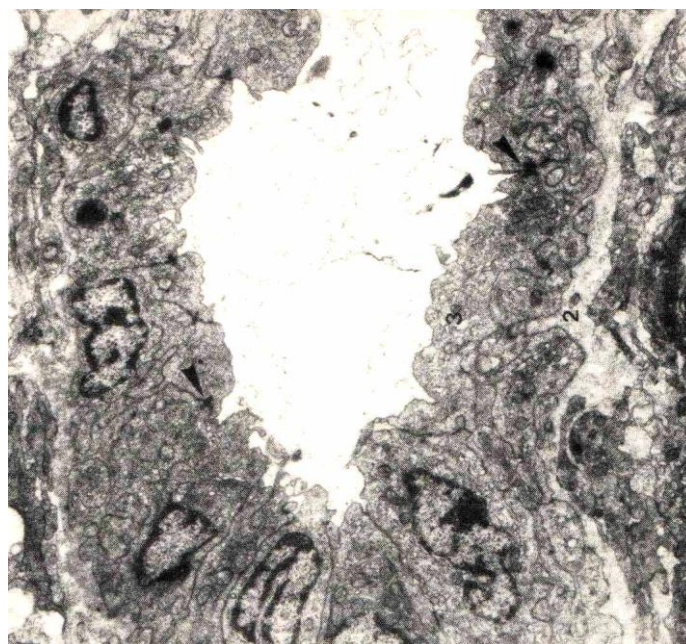
در یک اووسیت رسیده هسته مشاهده نمی‌شود. غشاء هسته از بین رفته و محتویات هسته در سیتوپلاسم پراکنده است. به جای هسته توده‌های زرده شامل ترکیبات مختلف وجود دارند مانند ذخایر چربی با حاشیه شکسته، ذخایر قندی با منظره‌ای بیضوی یا کروی. بین این ساختمان‌ها، میتوکندری‌ها با یک یا دو جسم اسمیوفیل، حبابها و سایر ارگانها به طور متراکم کنار یکدیگر قرار دارند. در بخش خارجی سیتوپلاسم تخمک، سیتوپلاسم زمینه خلوت‌تر است. توده‌های زرده‌ای کوچکتر و تدریجاً زیر غشاء ناپدید می‌شوند. به جای آن حباب‌های پینوسیتوزی و واکوئل‌های حاشیه‌ای به تعداد زیاد ظاهر می‌شوند.

در قسمت زیرین غشاء تعداد زیادی ساختمان‌های غشایی کشیده به موازات غشاء سیتوپلاسمی وجود دارند که تدریجاً در آن ادغام و به این ترتیب بر وسعت آن می‌افزایند و در نتیجه رشد حجمی اووسیت را ممکن می‌سازند. گاه در میکروویلوس‌های اووسیت حرکت حباب به چشم می‌خورد (شکل ۴)، ولی اتصالاتی بین سلول‌ها دیده نمی‌شود. ضخامت پوشش فولیکولی در پلاتی پوسیلوس حتی پس از رشد کامل از یک یا دو لایه تجاوز نمی‌کند.



شکل ۴. سر فلش‌ها به حرکت حباب‌ها درون میکروویلی اووسیت اشاره دارند.
4E کورتکس رادیاتوس اکسترنوس 4I کورتکس رادیاتوس اینترنوس

سلول‌های فولیکولی با هسته درشت و حباب‌ها، شبکه اندوپلاسمی و ریبوزوم‌های فراوان درون سیتوپلاسم مشخص می‌گردند. دسموزوم یا اتصالات نوع دیگری بین این سلولها مشاهده نگردید. فضای بین سلولی باریک و سیستم کانالی بین غشاء پایه و لایه شفاف به وجود می‌آورد. بین سلول‌های فولیکولی در پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس پس از خروج نوزاد دسموزوم ظاهر می‌گردد (شکل ۵). در حالیکه در ماهیان تخم‌گزار (Oviparous) سلول تخمک رسیده از بافت تخمدان در محل غشاء پایه جدا می‌گردد. به سمت خارج بعد از پوشش فولیکولی لایه غشاء پایه قرار گرفته است که در اووسیت جوان یک لایه و به تدریج با رشد اووسیت ضخامت آن افزایش یافته به حدود $400 \mu\text{m}$ می‌رسد. این لایه فیلتر ظرفی به وجود می‌آورد و با انواع موجود در سایر اندامها تفاوت ساختمانی ندارد. ارتباط بین سلول‌های غلاف برعکس سلول‌های پوشش فولیکولی چندان محکم به نظر نمی‌رسد.



شکل ۵. فولیکل خالی در تخمدان پلاتی پوسیولوس. درشتنمایی $\times 10700$. سر فلش به دسموزوم اشاره دارد.

غلاف فولیکولی در پلاتی پوسیولوس یک لایه نازک با فضای بین سلولی وسیع می باشد که در آن رشته هایی امتداد یافته اند. گاهی این رشته ها دسته مانند بوده و با غشاء پایه در ارتباط هستند. این لایه سلولی آخرین لایه پوشاننده اطراف اووسیت بوده و سلول های استرومای تخمدان را از اووسیت جدا می سازد. رگ های خونی در غلاف فولیکولی تا حدود غشاء پایه انتشار می یابند ولی هیچگاه وارد غشاء پایه نمی شوند.

بحث

اووسیت پلاتی پوسیولوس ماکولاتوس شکلی کروی یا بیضی دارد. هسته در مقایسه با سیتوپلاسم بزرگ و در مرکز قرار گرفته است. تخمکها ضمن رشد مراحل مختلفی را طی می کنند (Wallace, 1985). بیشترین رشد را تخمک در مرحله ویتلوژنز انجام می دهد (Greeley *et al.*, 1991; Craik and Harvey, 1984). اولین قطرات زرده در مرحله I ظاهر می شوند. کاریوپلاسم روشن، به طور واضح به وسیله یک غشاء خارجی و داخلی احاطه می شود. از منافذ این غشاء مضاعف ماده متراکمی وارد سیتوپلاسم می گردد که اولین بار Franz (۱۹۱۰) آن را گزارش کرده و با تولید زرده مرتبط دانست. عده ای دیگر آن را دلیل تبادل مواد بین هسته و سیتوپلاسم گزارش کردند (Stolk, 1959; Mueller and Stebra, 1963). اجسام غشائی مشاهده شده در این آزمایشات احتمالاً نقشی در سنتز زرده دارند که بیشتر در بخش خارجی سیتوپلاسم به وجود می آیند. در اووسیت جوان پلاتی پوسیولوس، میتوکندری ها و شبکه اندوپلاسمی نزدیک یکدیگر به وجود می آیند. شبکه اندوپلاسمی، غشاء اووسیت را با بخش های مختلف سیتوپلاسمی مربوط می نماید. نحول تولید واکوئل های حاشیه ای یا محیطی هنوز به خوبی روشن نشده است. در این تحقیق از مرحله II تبدیل تعدادی از میتوکندریها به واکوئل به چشم می خورد، که به صورت واکوئل های بزرگ به بخش خارجی منتقل می گردند. احتمالاً شبکه اندوپلاسمی نیز با جمع آوری پروتئین در شکل گیری این واکوئلها نقش خواهد داشت.

درباره ماهیت شیمیائی واکوئل های حاشیه ای، Arndt (۱۹۶۰ a و b) به تفصیل بحث نموده و طی آن درون آنها پروتئین و پلی ساکارید را نشان داده است. آزمایشات دیگری نیز نظریات Arndt را تایید می نمایند. این واکوئلها محل ذخیره مواد هستند که در داخل سلول ساخته شده و یا از خارج به داخل آن وارد می شوند. اتحاد این واکوئلها بعد از تماس غشا آنها با

یکدیگر تولید واکوئل‌های بزرگتری می‌کند. همین عمل زمانی که غشاء واکوئل با غشاء اووسیت برخورد می‌کند نیز صورت گرفته و در نتیجه محتویات واکوئل به خارج تخلیه می‌گردد.

تولید لایه‌های پوشاننده در پلاتی پوسیولوس ماکولاتوس در نتیجه انباشتگی مواد اسمیوفیل در خارج غشا اووسیت انجام می‌شود. لایه کورتکس ضمن ترشح میکروویولوس به صورت مشبک در می‌آید. در مورد نحوه تولید بخش قشری شعاعی نظریات مختلفی وجود دارد، برخی منشأ آن را محتویات واکوئل‌های محیطی و عده‌ای دیگر سلول‌های پوشش فولیکول را تولید کننده این لایه می‌دانند. با افزایش ضخامت بخش قشری بر طول میکروویولی‌ها نیز افزوده می‌شود. علاوه بر این لایه قشری تخم‌ها را پس از خروج از بدن مادر و انجام تسهیم در انواع تخمگذار محافظت می‌نماید.

فضای بین میکروویولی‌ها به سمت خارج گسترش یافته و به طور نسبی از ماده‌های بی‌شکل پر شده است. تراکم آن در مجاورت بخش قشری شعاعی زیادتر و در کاتیونها و انتقال بین سلولی مواد اهمیت دارد. Goetting و Erhardt (۱۹۷۰) نیز به نقش آن در انتقال مواد اشاره دارند.

میکروویولی‌ها در مرحله II قابل مشاهده می‌شوند و پس از تولید بخش قشری شعاعی از این لایه عبور می‌نمایند. تولید این میکروویولی‌ها در جهت افزایش سطح جذب سلول می‌باشد. ظهور حباب درون میکروویولی‌ها دلیل شدت فعالیت متابولیسمی است ولی باتوجه به شکل نمی‌توان در مورد جهت آنها اظهار نظر نمود.

غشاء پایه ابتدا یک لایه و بعد چند لایه می‌شود. ریزش مواد در تصاویر میکروسکوپ الکترونی گواه تولید آن توسط سلول‌های لایه فولیکولی می‌باشد.

غلاف فولیکولی در پلاتی با رشته‌های کلاژن همراه است. رگهای خونی دارای اندوتلیوم ساده و فضای بین سلولی نسبتاً زیاد هستند. سلول‌های اندوتلیوم دارای دسموزوم از نوع اتصالات محکم می‌باشند که انتقال مواد را از طریق فضاهای بین سلولی غیرممکن و کنترل سلول را روی مواد مورد انتقال تسهیل می‌نماید. به طور کلی میان اووسیت و رگ خونی، بخشهای مختلف زیر وجود دارند:

- ۱- اندوتلیوم رگ خونی
- ۲- غلاف فولیکولی
- ۳- غشاء پایه
- ۴- پوشش فولیکولی
- ۵- لایه شفاف

ترتیب فوق از نظر تعداد و ضخامت لایه‌ها در گونه‌های مختلف Viviparous, Ovoviviparous که پلاتی پوسیولوس ماکولاتوس به آن تعلق دارد تفاوت می‌نمایند. علاوه بر این شرایط اکولوژیکی ماهی نیز در تغییرات ایجاد شده دخالت دارند.

منابع

- Arndt, E.A. 1954. Histologische und histochemische Untersuchungen ueber die Oogenese und bipolare Differenyierung bei Sueswasser-Teleostern. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 94-98.
- Arndt, E.A. 1956. Histologische und histochemische Untersuchungen ueber die Oogenese und bipolare Differenyierung bei Sueswasser-Teleostern. Protoplasma. 47: 1 - 38.
- Arndt, E.A. 1960^a. Uber die Rindenvakuolen der Teleostern. Z. Zellforsch. 51: 209 - 224.
- Arndt, E.A. 1960^b. Untersuchungen ueber die Eihuellen von Cypriniden. Z. Zellforsch. 52: 315- 327.
- Beneden, E.V. 1880^a. Recherches sur l'embryologie des mammifères. Archives de Biologie (Liege). 1- 88.

- Beneden, E.V. 1880^b. Contributions à la connaissance de l'ovaire des mammifères. Archives de Biologie. (Liege) 1: 475- 544.
- Craik, J.C., Harvey, M. 1984. Biochemical changes occurring during final maturation of eggs of some marine and freshwater teleosts. Journal of Fish Biology. 24: 599- 610.
- Erhardt, H., Goetting, K.J. 1970. Licht u.Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Eizelle Und Eihuellen von *Platyocilus maculatus*. Cytobiology. 2: 429-440.
- Franz, V. 1910. Die Eiproduktion der Schelle (*Pleuronectes platessa* L.). Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. 9: 59-141.
- Goetting, K.J. 1961. Beitrage zurkenntnis der Grundlagen der Fortpflanzungund zur Fruchtbarkeits bestimmung bei marinen Teleostern. Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. 8: 1- 41.
- Goetting, K.J. 1966. Zur Feinstruktur der Oozyten mariner Teleosteer. Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. 13: 118-170.
- Goetting, K.J. 1970. Zur Darstellung der Ultrastrukture des Teieosteer Follikels mittels Gefrierätztechnik. Micron 1: 356-472.
- Goetting, K.J. 1976. Fortpflanzung und Oozyten-entwicklung bei derAalmutter (*Zoarces iviparous*) (pisces,Osteichthyes). Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. 28: 71-89.
- Greehey, M.S., Mac Gregor, R., Marion, K.R. 1988. Variation in Plasma oeserogensdurin the seasonal and semilunar spawning cycles of female gulf Killifish, *Fundulus grandis* (Baird and Girad). Journal of Fish Biology. 33: 419-429.
- Greehey, M.S., Hols, J.R., Wallace, R.A. 1991. Changes in size, hydration and low molecular weight osmotic effectors during meiotic maturation of *Fundulu soocytes* in vivo. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. 100: 639-647.
- Hertwig, B. 1906. Eireife, Befruchtung und Forschungsprozesse. in: Handbuch der Entwicklungsgeschicgte der Wirbeltiere, band I, Tei I, Jena, dustav Fische.
- Haaf, T., Schmid, M. 1984. An early stage of zw/zz sex chromosome differentiation in *Poecilia sphenops* var. *melanistica* (Poeciliidae, cyprinodontiformes). Chromosoma. 89(1): 37-41.
- Kolliker, A.V. 1898. Ueber die Entwicklung der Graaf, schen Follikel und Eier. Sitzungsber. Physiol. Med.Ges.Wuerzburg,in Ö z.zellforsch. 43,S. 478.
- Legler, J., Brockhoe, J.L., Brouwer, M. 2000. A novel in viv bioassay for (xeno) estrogens using transgenic zebra fish. Enviromentail Science Technology. 34: 4439-4444.
- Mueller, B., Sterba, G. 1963. Elektronenmikroskopische Untersuchungen ueber die Bildung und Struktur der Eihuellen bei Knochenfischen. Die Eihüllen jüngerer und älterer Oozyten von *Cynolebias belotti* Steindachner (Cyprinodontidae). Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. 80 (4): 469-488.
- Oliveira, R.F., Canario, A.V.M., Grober, M.S. 2001. Endocrine correlates of alternative reproductive tactics and male Polymorphism in the Azorean rock-pool blenny, *Parablennius sanguinolentus paravicornis* Gen. Comparative Endocrinology. 121: 278-288.
- Riehl, R. 1978. Feinbau, Entwicklung und Bedeutung der Eihuellen bei Knochenfischen. Riv.IT.Psci. ITTIOP. A.XIII - N.4.
- Riehl, R. 1977. Die Oozyten der Grundel *poenatoschistus minutus* II. Lichtmikroskopische Untersuchungen zur kenntnis der Mikropyle. Microscopica acta. 89: 287- 291.
- Regaud, C., Dubreuil, G. 1908. Sur les Productions explastiques des cellules folliculeuses de la, ovaire ches la lapin. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft. Berlin. 152-156.
- Sjostrand, F.S. 1956. Physical Techniques in biological research. Acadamic Press. New York. Vol3. 246 p.
- Stolk, A. 1959. Development of yolk nucleus in the oocytes of the cyprinids *Barbus evertii* and *Barbus faciatus*, the Ameurid *nebulosuis* and the Silurid *synodontis nigriventris*. Acta morphologica neerlando Scandinavica. 2: 365-378.
- Stricker, S.A. 1985. An ultraseructural study of Oogenesis, and egg Laying in a nemertean ectosymbiont of crabs, *Carcinonemertes epialti* (Nemertea, Hoplonemertea). Canadian Journal Zoology. 64:1256-1269.
- Wallace, R.A. 1985. Vitellogenesisand oocytes growth in non-mammalian vertebrates. Developmental Biology. 1: 127-177.

- Yammamoto, K. 1955. Studies on the formation of fish eggs. V. The chemical nature and the origin of the yolk-vesicle in the Oocyte of the hering, *Clupea Pallasii*. *Annotationes Zoologicae Japonensis*. 28: 158-172.
- Mac Nab, A., Schreck, C., Tyler, T.C. 1999. Basic Physiology. In . D.E. Tillitt, J. Reproductive and developmental Effects of contaminants in Oviparous Vertebrates, SETAC and Pensacola, FL.
- Volff, J.N., Scharl, M. 2001. Variability of genetic determination in poeciliid fish. *Genetica*. 111: 101-110.