مجله بوم شناسی آبزیان

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

غلامرضا نورزاد*

گروه زیست شناسی دریا، دانشکدهٔ 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

چکیده

پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس (Poeciliidae) یک ماهی زنده زا، از تلئوستئن ها (جنس پوسیلیده) است. جریان اووژنز در این ماهی را می توان بر حسب تغییرات صورت گرفته به چند مر حله تقسیم نمود: مرحلهٔ ۱: در این مرحله اووپلاسم شفاف با اندامک کم و توسط یک لایه سلولهای فولیکولی پوشیده می‌شود. اولین قطرات زرده در این مرحله ظاهرمی گردند. مرحلهٔ ۲: در این مرحله میکروویلی‌ها و در بین آنها و در سطح خارجی تخمک قشر شعاعی (Cortex radiatus) ایجاد می شود. لایه های پوشاننده با کمک اووسیت و سلولهای فولیکولی ساخته می شود. علاوه بر این واکوئلهای محیطی (Cortical vesicle) ظاهر می شوند. در مرحلهٔ ۳: تمایز و تقویت لایه های پوشاننده ادامه می یابد و سلولهای فولیکولی، حالتی استوانه ای به خود می گیرند. در اووپلاسم ذخایر زرده افزایش می یابد. در مرحلهٔ ۴: درون اووپلاسم از زرده پر شده است. غشای هسته پاره شده و با افزایش حجم اووسیت غشای آن منظرهٔ صاف به خود گرفته و از طول میکروویلی ها کاسته شده است. پس از خروج نوزاد از تخمدان در بین سلول های فولیکولی دسموزوم ظاهر می شود. در حالیکه در طول رشد اووسیت و جنین این ساختمان ها به چشم نمی خورند. اووسیت رشد یافته با چهار لایه مختلف محافظت می گردد، که هر لایه نقش معین خود را از نظر حفاظت و فیزیولوژی برعهده خواهد داشت.

مقدمه

آناتومی و پیدایش اووسیت و عمل لایه های پوشانندهٔ آن از مدتها پیش هدف مطالعهٔ عدهٔ زیادی از محققین بوده است (Regaud and Dubreuil, 1908; Kolliker, 1898; Beneden, 1880a,b) تحقیقاتی در این زمینه انجام داده اند. در سال ۱۹۰۶، Hertwig در کتابش به نام «کتاب کمک درسی تاریخ تکامل مقایسه ای و تجربی مهره داران» اووسیت ها را به تفصیل مورد مطالعه قرار داده است. از مطالعات دیگر انجام یافته روی اووسیت جانوران مختلف می توان از تحقیقات Goetting در سالهای ۱۹۷۰ و ۱۹۷۶ و همچنین Arndt در سالهای ۱۹۵۴، ۱۹۵۶ و ۱۹۶۰ روی سیپرینوئیده، Yammamoto 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 لایه های پوشانندهٔ آن در ماهی پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس مورد بررسی قرار گرفته است.

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

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-24]

مواد و روش‌ها

برای انجام آزمایش جنس مادهٔ ماهی در سنین مختلف انتخاب شد. ماهیان در آکواریوم در دمای ۲۴ درجه نگهداری شدند. برای تحقیقات سیتولوژیکی، نمونه ها 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٪ گلوتار آلدئید و بافر فسفات (7/4 -pH=7/3) تهیه و مرحلهٔ دوم ثبوت به کمک تترا کسید اسمیوم (OsO4) ۴٪ صورت گرفت.

بعد از عمل ثبوت، قطعات بافتی در محلول بافر شسته شده و در استون آبگیری شدند. در مرحلهٔ 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 می گیرند. عمل خواباندن بافت در وستوپال انجام و برای مشاهدهٔ مقاطع تهیه شده با اولترا میکروتوم Reichert، از یک میکروسکوپ الکترونی مدل Zeiss 10 استفاده شد.

نتایـج

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

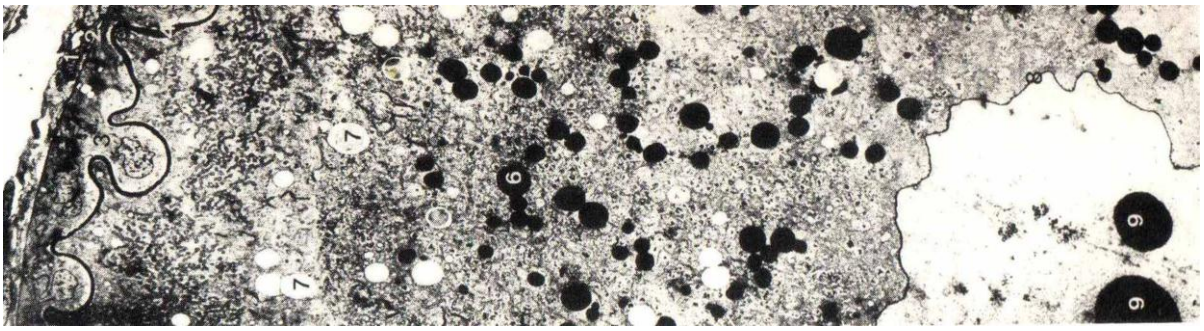
منشاء سلول‌های گامت، سلول‌های بنیادی یا اووگونی‌ها هستند، که توسط سلول‌های محافظ و غذارسان احاطه شده اند. تخمکها ضمن رشد مراحل مختلفی را طی می‌کنند (Wallace, 1985). بیشترین رشد تخمک در مرحلهٔ ویتلوژنز روی می‌دهد (Craik and Harvey, 1984; Greedey *et al*., 1988). جریان میوز تخمکها در دیپلوتن از پروفاز I میوز متوقف می شود. 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 می کند (Greedey, 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 می شود. 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، آلاینده ها) جنسیت می تواند تحت تاثیر قرار گیرد (Volff 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 می باشد (Haaf and Schmid, 1984). در حالیکه در گونه ای وحشی، نر هتروگامت و ماده هموگامت گزارش شده است. این تنوع سیستم تعیین جنسیت با رئالیزاتورها قابل توضیح است. در ماهی *Danio rerio*. گیرنده های استروژنی بسیار فعال در تکامل جنسی دخالت دارند (Legler *et al*., 2000). تخمکهای اولیهٔ تخمدان در پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس در قسمت شکمی و زیر کیسهٔ هوا قرار گرفته است. این اندام، ساختمانی هرمی شکل داشته و با رشد تدریجی اووسیت ها ظاهری خوشه مانند به خود می گیرد. تخمدانها حاوی حدود ۶۰ اووسیت در مراحل مختلف رشد می باشند (Erhardt and Goetting, 1970). رگهای خونی در مرکز تخمدان قرار گرفته اند، که بخش اعظم اووسیت های جوان در آن جای دارند. از این مجموعه هر سال تعداد معینی رسیده و آمادهٔ لقاح می گردند که این دوره با تغییرات سیتولوژیکی همراه می باشد. اووسیت جوان به وسیلهٔ غشائی احاطه می شود 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، لایه ای با ساختمان غیر سلولی به نام غشاء پایه وجود دارد که لایهٔ پوششی را از بافت پیوندی اطراف آن جدا می سازد (شکل ۱). خود غشاء پایه نیز به وسیلهٔ یک لایه سلول به نام غلاف فولیکولی (Theca foliculi) که بافتی پوششی است در بر گرفته می شود. برای مطالعهٔ بهتر اووسیت Arndt در سال ۱۹۶۵ و Goetting (۱۹۶۱ و ۱۹۶۶) دورهٔ رشد تخمک پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس را به چهار مرحله تقسیم کردند:

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-24]

مرحلهٔ I: اووسیت های جوان در مرحلهٔ I با یک لایه سلول فولیکولی پوشیده می شود. سلول فولیکولی کمی ضخیم و دارای هستهٔ کشیده و بزرگ می باشد. هستهٔ 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 شبکهٔ 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 (شکل۱ b).



a



b

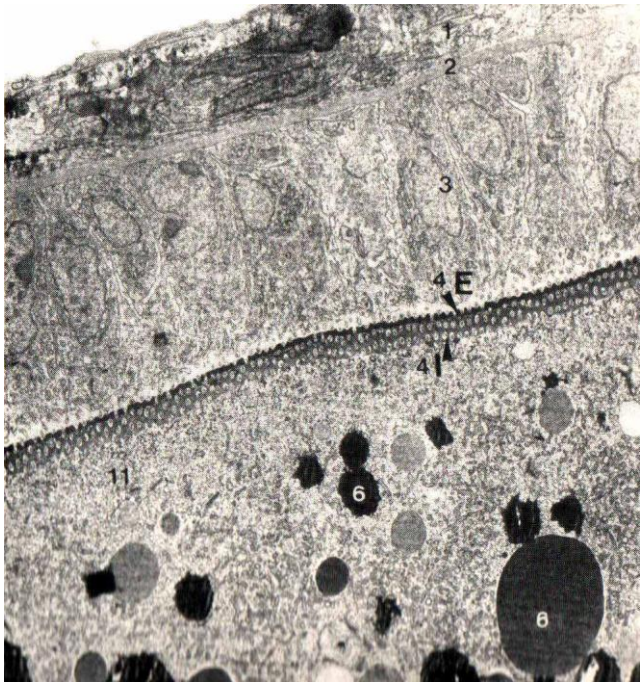
شکل ۱. **a**) تصویر میکروسکوپ الکترونی از یک اووسیت پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس در مر حلهٔ I. درشتنمائی x ۲۸۰۰.
b) بخشی از یک اووسیت از مرحلهٔ پیشرفته تر II. درشتنمائی x۶۵۰۰ .
2. غشاء پایه 3. فولیکول اپیتل 6. قطرات زرده 7. واکوئل 9. هستک

مرحلهٔ 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 وسیع‌تر 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 (شکل۲). کورتکس رادیاتوس در فضائی که در نتیجهٔ رشد پیوستهٔ اووسیت به طور فزآینده ای بین اووسیت و لایهٔ فولیکولی ایجاد می شود به وجود می آید. این فضا

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-24]

ابتدا با مایعی پر می گردد. در ادامهٔ این مرحله زیر غشا اووسیت حبابهایی ظاهر می گردد که با جذب مایعات و پیوستن به یکدیگر بزرگتر شده و واکوئلهای محیطی را می سازند. فرم و تراکم کانالهای شبکهٔ اندو پلاسمی زیر غشاء اووسیت این تصور را ایجاد می‌کند که باید در ساختن واکوئلهای محیطی دخالت داشته باشند (شکل۲). فضای بین سلولی (Intercellular space) بین اووسیت و لایهٔ فولیکولی وسیع‌تر می گردد. در نتیجه رابطهٔ مستقیم بین این دو از بین می رود. در این مرحله عمل پینوسیتوز نیز شروع می شود.

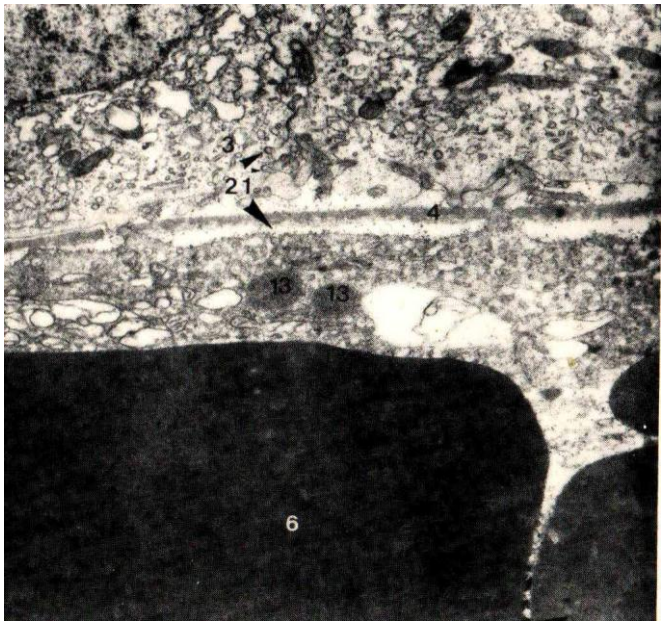
مرحلهٔ III: این مرحله با تولید شدید زرده (ویتلوژنز) مشخص می گردد که بخش عمدهٔ زمان رشد اووسیت را شامل می شود، به طوری که این مواد را می توان با کمک میکروسکوپ نوری نیز مشاهده نمود (شکل۲). تمایز لایه های پوشاننده در انواع گوناگون ماهی ادامه می یابد. ضخامت بخش قشری در پایان این مرحله تقریباً به ۰/۸ -۰/۷ µm می رسد. حاشیهٔ باریکی از سیتوپلاسم بدون زرده باقی می ماند. در این قسمت حتی تعداد میتوکندری‌ها نیز کمتر می باشد. زیر غشاء اووسیت تعداد زیادی حباب‌های پینوسیتوزی ظاهر می شوند. بین اجسام زرده ای می توان ذخایر چربی و پروتئینی را مشخص نمود که در اندازه های گوناگون درون سیتوپلاسم قرار گرفته اند. سلولهای لایهٔ فولیکولی فرم مسطح خود را از دست داده و شکلی استوانه‌ای به خود می گیرند. زوائد سلولهای فولیکولی با میکروویلی های اووسیت در فضای باقیمانده از بخش قشری به هم رسیده و گاه در هم می پیچند. میکروویلی های اووسیت در انتها می توانند منشعب شده و این سطح جذب را افزایش دهند. ضمائم سلولهای فولیکولی تا سطح اووسیت می رسند. در مرحلهٔ سوم غالباً از سمت خارج لایهٔ سومی تولید می گردد.



شکل۲. مرحلهٔ ۳ از رشد اووسیت. سلول‌های فولیکول اپیتل کشیده و استوانه ای شده اند.
مقدار زرده افزایش یافته و قطرات زرده بزرگتر شده اند. درشتنمائی ۲۸۰۰x.
1. تکا فولیکولی 2. غشاء پایه 4I. کورتکس رادیاتوس اینترنوس 4E. کورتکس رادیاتوس اکسترنوس 6. قطرات زرده 11. اووسیت

مرحلهٔ IV: در طول تغییرات تمایزی در خارج و داخل اووسیت جوان، هسته به بخش خارجی سیتوپلاسم منتقل می گردد. غشاء هسته باز شده و در نتیجه محتویات هسته درون سیتوپلاسم پخش می گردد. در این مرحله داخل سیتو پلاسم پر از مواد زرده ای شده است، که به صورت توده های ذخیره ای بزرگ با اندازه های متفاوت کنار یکدیگر قرار گرفته اند. تماس غشاء این ساختمان ها موجب ادغام آنها و ایجاد تودهٔ بزرگتر می گردد (شکل ۳).

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-24]



شکل۳. اووسیت در مرحلهIV. درشتنمائی x ۱۱۹۰۰. 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 میکروویلی‌ها کاسته شده و در نتیجه ارتباط مستقیم پوشش فولیکولی اووسیت از بین می رود. Goetting (۱۹۶۷) ترتیب مشخصی برای لایه های پوشانندهٔ اووسیت رشد یافته در تلئوستئن‌های 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، لایه‌های بافتی محافظ موجود بین لایهٔ پوششی داخلی تخمدان و سیتوپلاسم تخمک در تلئوستئن های آب شیرین عبارتند از:

I. غلاف فولیکولی (Theca foliculi)

II. غشاء پایه (Basement membrane)

III. پوشش فولیکولی با میکروویلی (Folicle epithel)

IV. منطقهٔ با لایهٔ شفاف که خود شامل:

الف) منطقهٔ 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. سیتو پلاسم تخمک (Ooplasm)

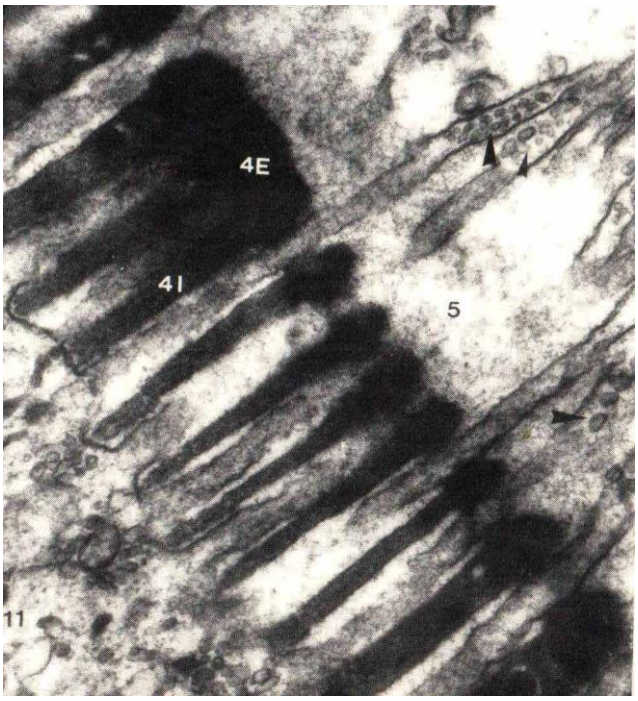
منطقهٔ یکنواخت قشری داخلی در پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس مشاهده نگردید. علاوه بر این ساختمان‌های رشته ای وجود ندارند. فقط آثاری نامتجانس شبیه مقاطع رشته‌ای را که به صورت عرضی در بخش قشری داخلی قرار گرفته اند می توان تشخیص داد. این اشکال احتمالاً می توانند آثار ساختمان‌های دسته مانند تحلیل رفته باشند.

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-24]

سیتوپلاسم اووسیت (Ooplasm)

در یک اووسیت رسیده هسته مشاهده نمی شود. غشاء هسته از بین رفته و محتویات هسته در سیتوپلاسم پراکنده است. به جای هسته توده های زرده شامل ترکیبات مختلف وجود دارند مانند ذخایر چربی با حاشیهٔ شکسته، ذخایر قندی با منظره ای بیضوی یا کروی. بین این ساختمان‌ها، میتوکندری ها 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. توده های زرده ای کوچکتر و تدریجاً زیر غشاء ناپدید می شوند. به جای آن حباب‌های پینوسیتوزی و واکوئل‌های حاشیه ای به تعداد زیاد ظاهر می شوند.

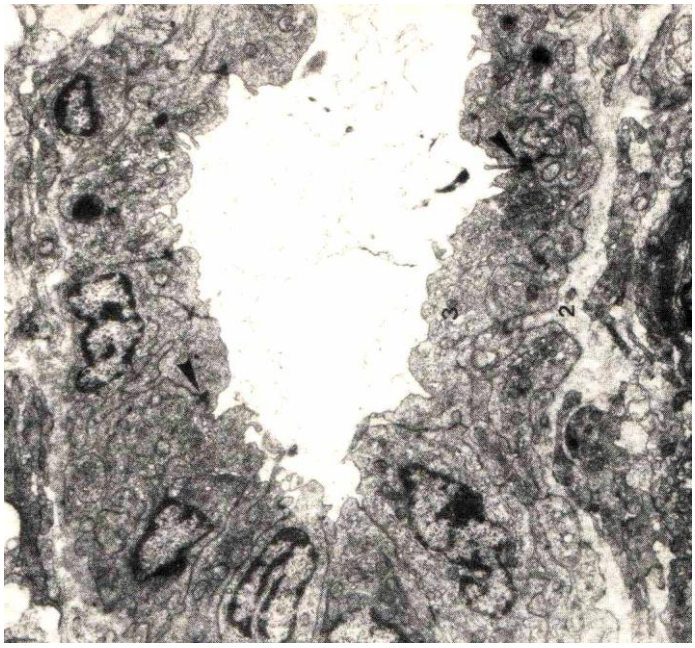
در قسمت زیرین غشاء تعداد زیادی ساختمان‌های غشایی کشیده به موازات غشاء سیتوپلاسمی وجود دارند که تدریجاً در آن ادغام و به این ترتیب بر وسعت آن می افزایند و در نتیجه رشد حجمی اووسیت را ممکن می سازند. گاه در میکروویلوس‌های اووسیت حرکت حباب به چشم می خورد (شکل۴)، ولی اتصالاتی بین سلول‌ها دیده نمی شود. ضخامت پوشش فولیکولی در پلاتی پوسیلوس حتی پس از رشد کامل از یک یا دو لایه تجاوز نمی کند.



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

سلول‌های فولیکولی با هستهٔ درشت و حباب‌ها، شبکهٔ اندوپلاسمی و ریبوزوم‌های فراوان درون سیتوپلاسم مشخص می گردند. دسموزوم یا اتصالات نوع دیگری بین این سلولها مشاهده نگردید. فضای بین سلولی باریک و سیستم کانالی بین غشاء پایه و لایهٔ شفاف به وجود می آورد. بین سلول‌های فولیکولی در پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس پس از خروج نوزاد دسموزوم ظاهر می‌گردد (شکل ۵). در حالیکه در ماهیان تخم گزار (Oviparous) سلول تخمک رسیده از بافت تخمدان در محل غشاء پایه جدا می گردد. به سمت خارج بعد از پوشش فولیکولی لایهٔ غشاء پایه قرار گرفته است که در اووسیت جوان یک لایه و به تدریج با رشد اووسیت ضخامت آن افزایش یافته به حدود ۴۰۰ µm می رسد. این لایه فیلتر ظریفی به وجود می آورد و با انواع موجود در سایر اندامها تفاوت ساختمانی ندارد. ارتباط بین سلول‌های غلاف برعکس سلول‌های پوشش فولیکولی چندان محکم به نظر نمی رسد.

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-24]



شکل۵. فولیکل خالی در تخمدان پلاتی پوسیلوس. درشتنمائی x۱۰۷۰۰. سر فلش به دسموزوم اشاره دارد.

غلاف فولیکولی در پلاتی پوسیلوس یک لایهٔ 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 لایهٔ سلولی آخرین لایهٔ پوشانندهٔ اطراف اووسیت بوده و سلول‌های استرومای تخمدان را از اووسیت جدا می سازد. رگ‌های خونی در غلاف فولیکولی تا حدود غشاء پایه انتشار می یابند ولی هیچگاه وارد غشاء پایه نمی شوند.

بحث

اووسیت پلاتی پوسیلوس 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 مرحلهٔ ویتلوژنز انجام می دهد (Greedey *et al*., 1991; Craik and Harvey, 1984). اولین قطرات زرده در مرحلهٔ I ظاهر می شوند. کاریوپلاسم روشن، به طور واضح به وسیلهٔ یک غشاء خارجی و داخلی احاطه می شود. از منافذ این غشاء مضاعف مادهٔ 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 می‌آیند. در اووسیت جوان پلاتی پوسیلوس، میتوکندری‌ها و شبکهٔ اندوپلاسمی نزدیک یکدیگر به وجود می آیند. شبکهٔ اندوپلاسمی، غشاء اووسیت را با بخش‌های مختلف سیتوپلاسمی مربوط می نماید. نحول تولید واکوئل‌های حاشیه ای یا محیطی هنوز به خوبی روشن نشده است. در این تحقیق از مرحلهٔ II تبدیل تعدادی از میتوکندریها به واکوئل به چشم می‌خورد، که به صورت واکوئلهای بزرگ به بخش خارجی منتقل می گردند. احتمالاً شبکهٔ اندوپلاسمی نیز با جمع آوری پروتئین در شکل گیری این واکوئلها نقش خواهد داشت.

دربارهٔ ماهیت شیمیائی واکوئلهای حاشیه ای، Arndt (۱۹۶۰ a و b) به تفصیل بحث نموده و طی آن درون آنها پروتئین و پلی‌ساکارید را نشان داده است. آزمایشات دیگری نیز نظریات Arndt را تایید می نمایند. این واکوئلها محل ذخیرهٔ موادی 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

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-24]

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

تولید لایه های پوشاننده در پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس در نتیجهٔ انباشتگی مواد اسمیوفیل در خارخ غشا اووسیت انجام می‌شود. لایهٔ کورتکس ضمن ترشح میکروویلوس به صورت مشبک در می‌آید. در مورد نحوهٔ تولید بخش قشری شعاعی نظریات مختلفی وجود دارد، برخی منشأ آن را محتویات واکوئلهای محیطی و عده ای دیگر سلول‌های پوشش فولیکول را تولید کنندهٔ این لایه می دانند. با افزایش ضخامت بخش قشری بر طول میکروویلی ها نیز افزوده می شود. علاوه براین لایهٔ قشری تخم ها را پس از خروج از بدن مادر و انجام تسهیم در انواع تخمگذار محافظت می نماید.

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

میکروویلی ها در مرحلهٔ II قابل مشاهده می شوند و پس از تولید بخش قشری شعاعی از این لایه عبور می نمایند. تولید این میکروویلی ها در جهت افزایش سطح جذب سلول می باشد. ظهور حباب درون میکروویلی ها 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 می شود. ریزش مواد در تصاویر میکروسکوپ الکترونی گواه تولید آن توسط سلول‌های لایهٔ فولیکولی می باشد.

غلاف فولیکولی در پلاتی با رشته های کلاژن همراه است. رگهای خونی دارای اندوتلیوم ساده و فضای بین سلولی نسبتاً زیاد هستند. سلول‌های اندوتلیوم دارای دسموزوم از نوع اتصالات محکم می باشند که انتقال مواد را از طریق فضاهای بین سلولی غیرممکن و کنترل سلول را روی مواد مورد انتقال تسهیل می نماید. 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- لایهٔ شفاف

ترتیب فوق از نظر تعداد و ضخامت لایه ها در گونه های مختلف Ovoviviparous ،Viviparous, Oviparous که پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس به آن تعلق دارد تفاوت می نمایند. علاوه بر این شرایط اکولوژیکی ماهی نیز در تغییرات ایجاد شده دخالت دارند.

منابـع

Arndt, E.A. 1954. Histologische und histochemische Untersuchungen ueber die Oogenese und bipolare Differenyierung bei Sueswasser-Teleosteern. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 94-98.

Arndt, E.A. 1956. Histologische und histochemische Untersuchungen ueber die Oogenese und bipolare Differenyierung bei Sueswasser-Teleosteern. Protoplasma. 47: 1 - 38.

Arndt, E.A. 1960[a]. Uber die Rindenvakuolen der Teleosteern. 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.

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-24]

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 *Platypoecilus 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. Beitraege 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 Gefrieraetzetechnik. Micron 1: 356-472.

Goetting, K.J. 1976. Fortpflanzung und Oozyten–entwicklung bei derAalmutter (*Zoarces iviparous*) (pisces,Osteichthyes). Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. 28: 71-89.

Greedey, 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.

Greedey, 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.

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-24]

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., Schartl, M. 2001. Variability of genetic determination in poeciliid fish. Genetica. 111: 101-110.

[Downloaded from jae.hormozgan.ac.ir on 2026-11-24]