



## ساختمان و ترتیب گیرنده‌های نوری در شبکیه چشم شگ ماهی *Alosa braschnikowi* (Borodin, 1904)

زهرا حسین‌زاده<sup>۱</sup>، نادر شعبانی‌پور<sup>۲\*</sup>، عیسی جرجانی<sup>۳</sup>، کیاوش گلزاریان‌پور<sup>۴</sup>،  
سهراب بوذرپور<sup>۳</sup>

تاریخ دریافت: شهریور ۹۳

تاریخ پذیرش: دی ۹۳

### چکیده

شگ ماهی براشنی کووی (*Alosa braschnikowi*) با نام عام زالون، از ناحیه غربی جنوب دریای خزر، به منظور شناسایی ویژگی‌های زیست‌شناختی بینایی نوعی ماهی استخوانی سطح‌زی و ارتباط چشم با تامین غذا در محیط زندگی، مورد مطالعه قرار گرفت. این ماهی شکارچی، گوشتخوار، فاقد خط جانبی و دارای رفتار گله‌ای است. ماهی‌های نر از پره‌های صیادی تهیه شدند و شبکیه چشم جهت مطالعات بافت‌شناسی و عکس‌برداری با میکروسکوپ الکترونی آماده شدند. در نتایج به دست آمده، سه نوع گیرنده نوری استوانه‌ای، مخروطی دوگانه و مخروطی منفرد کوتاه شناسایی شد. میانگین تعداد سلول‌های مخروطی دوگانه به ترتیب از ربع شکمی-گیجگاهی به سمت ربع پشتی-گیجگاهی در جهت عقربه‌های ساعت کم‌تر و قطر سلول‌ها بیش‌تر می‌شود. آرایش سلول‌ها در ربع‌های پشتی و در پیرامون ربع‌های شکمی دارای الگوی موزائیک موازی و در قسمت مرکزی ربع‌های شکمی دارای الگوی موزائیک مربع بود. با توجه به پژوهش‌های قبلی، آرایش مربع سلول‌های مخروطی باعث تیزبینی، تشخیص نور پلاریزه و دقت در شکار می‌شود. بنابراین دید در جهت‌های جلو، بالا و عقب ماهی قوی است. همچنین ربع‌های پشتی حساسیت نوری چشم براشنی کووی را در عمقی از آب که سطح نور پایین است، افزایش می‌دهد.

**واژگان کلیدی:** شبکیه، سلول مخروطی، *Alosa braschnikowi*

- ۱- دانشجوی کارشناسی ارشد زیست‌شناسی دریا، دانشگاه گنبد کاووس
  - ۲- دانشیار گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه گیلان
  - ۳- استادیار گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه گنبد کاووس
  - ۴- کارشناس ارشد زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه گنبد کاووس
- \* نویسنده مسئول: [shabani@guilan.ac.ir](mailto:shabani@guilan.ac.ir)

## مقدمه

در سیستم بینایی آن‌ها نشان می‌دهد (Sandstrom, 1999). قابلیت‌های چشم به میزان زیادی توسط ساختار و عملکرد شبکه‌ی آن تعیین می‌شود (Evans and Fernald, 1993). یکی از ویژگی‌های مهم چشم ماهیان در جهت کنترل میزان دریافت نور توسط شبکه‌ی، پدیده رتینوموتور است. پدیده‌ای که در راستای جبران عدم قابلیت تغییر اندازه مردمک در ماهیان رخ می‌دهد (Sandstrom, 1999; Douglas, 2001). طی این رخداد، سلول‌های استوانه‌ای در حضور نور به وسیله رنگدانه‌های سلول‌های اپیتلیالی در بر گرفته می‌شوند، اما در تاریکی به طرف غشای محدود کننده خارجی کشیده می‌شوند و رنگدانه‌ها به سلول‌های اپیتلیالی بازمی‌گردند. شبکه‌ی اغلب دارای تفاوت‌های قابل توجهی در نوع گیرنده‌های نوری، تراکم و الگوی آن‌ها است (Reckel et al., 2003). به طور کلی شبکه‌ی ماهی دارای سلول‌های حساس به نور استوانه‌ای و مخروطی است. در ماهیان استخوانی شبکه‌ی ممکن است چندین نوع مخروط با انواع مورفولوژی متفاوت، داشته باشد (Engstrom, 1963). سلول‌های استوانه‌ای مسئول دید تصاویر سیاه و سفید با تمایز کم و

جنس شگ ماهی *Alosa* متعلق به خانواده شگ ماهیان<sup>۱</sup> و راسته شگ ماهی شکلان<sup>۲</sup> است (Nelson, 2006). از نام‌های دیگر جنس *Alosa* زالون<sup>۳</sup> و پوزانک<sup>۴</sup> است (Coad, 2015). در حوضه جنوب غربی دریای خزر سه گونه شگ ماهی *A. braschnikowi* (Bordin, 1904) *A. kessleri* و *caspia* (Eichwald, 1838) (Crimm, 1887) یافت شده است. (حسینی و همکاران ۱۳۹۰). شگ ماهیان در بسیاری از زنجیره‌های غذایی نقش کلیدی ایفا می‌کنند و علت این امر وفور این ماهیان است (ستاری و همکاران ۱۳۸۳). در این ماهی‌ها هوا سریع‌تر از کیسه شنا خارج شده، باعث تغییر مکان ماهی در عمق می‌شود. فرم کیسه شنا به تغییر عمق ماهی در زمان کوتاه کمک زیادی می‌کند (کیوانی، ۱۳۸۴).

چشم مهره‌داران آبی واجد ویژگی‌های خاص دید در آب است. بررسی ساختمان و عملکرد چشم ماهیان مختلف بر اساس اکولوژی و نحوه زندگی، تفاوت‌های زیادی را

- 
- 1- Clupeidae
  - 2- Clupeiforms
  - 3- Zalun
  - 4- Puzanok

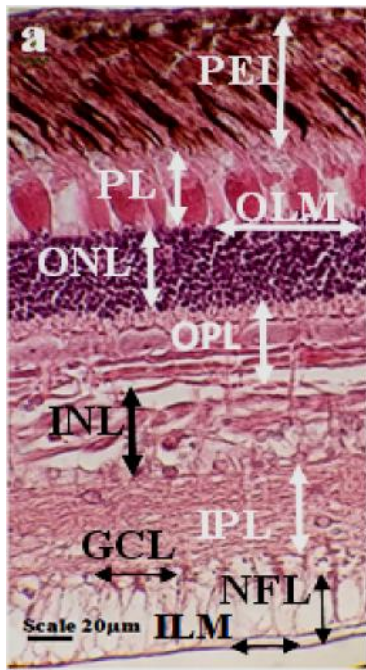
کیسه مشکی قرار داده شدند تا چشم‌های آنان به تاریکی سازش یابد و در همان حال تلف شدند. نمونه‌های چشم سازش یافته به روشنایی از ماهیانی گرفته شد که در نور طبیعی روز تلف شدند. سپس نمونه‌ها بلافاصله به آزمایشگاه انتقال داده شدند. پس از خارج کردن چشم‌های سازش یافته به تاریکی و روشنایی، چشم چپ هر ماهی به طور جداگانه به مدت ۲۴ ساعت در تثبیت کننده بوئن قرار گرفت. بعد از آن، چشم‌ها از بوئن خارج شدند و قرنیه و عدسی آن‌ها برداشته شد. سپس مایع زجاجیه خارج شد و کاسه چشم که درونی ترین لایه آن است به مدت ۲۴ ساعت در الکل متانول ۷۰ درصد، به عنوان تثبیت کننده دوم، قرار گرفت. هر نمونه چشم به چهار ربع با نام‌های پشتی-گیجگاهی، شکمی-گیجگاهی، شکمی-بینی و پشتی-بینی تقسیم شد. بعد از مراحل آب‌گیری، شفاف‌سازی، حمام در پارافین و قالب‌گیری، از بلوک‌های پارافینی برش‌های مورب، طولی و عرضی با ضخامت ۵μ تهیه شد. رنگ‌آمیزی نمونه‌ها با روش هماتوکسیلین-ائوزین انجام شد. سپس بافت‌ها با میکروسکوپ نوری مجهز به دوربین ( TS View، تایوان) عکس‌برداری و مورد مطالعه قرار گرفتند. برای بررسی جزئیات لام‌های

سلول‌های مخروطی بیش‌تر مسئول دید رنگی هستند (Douglas, 2001). در ماهی‌های استخوانی سلول‌های مخروطی اغلب در الگوهای موزایک آرایش پیدا کرده‌اند. تفاوت‌های زیادی در الگوی موزایک سلول‌های مخروطی ماهیان مختلف وجود دارد (Collin and Shand, 2003). برای مطالعه ساختمان شبکیه، ماهی *A. braschnikowi* انتخاب شد که سطح‌زی و فاقد خط جانبی است و در آب‌های لب‌شور زندگی می‌کند. این ماهی گوشتخوار است و از ماهیان کوچک خانواده Clupeidae (گوبی)، سخت پوستان و گاهی اوقات نرم تنان تغذیه می‌کند (Fishbase, 2015). بعضی از گونه‌های این جنس در عمق ۸۰-۹۸ متری آب‌های دریای خزر گزارش شده است (Coad, 2015). انتظار می‌رود چشم شگ ماهی گونه برانشنی کووی دارای ساختاری سازگار برای شکار و دید در نور کم باشد.

### مواد و روش‌ها

ده قطعه نمونه تازه صید شده ماهی *A. braschnikowi* نر با وزن ( $338 \pm 10$ g) و با قطر چشم ( $1/44 \pm 0/04$ cm) از پره ساحلی حسن رود در جنوب غربی دریای خزر تهیه شد. نیمی از نمونه‌ها قبل از تلف شدن در

سلول‌های استوانه‌ای دوازه برابر سلول‌های مخروطی است.



شکل ۱: لایه‌های مختلف شبکیه چشم چپ ماهی برآشنی کووی در روشنایی. برش طولی: ۱- لایه پوششی رنگدانه‌ای (PEL)، ۲- لایه گیرنده‌های نوری (PL)، ۳- غشاء محدود کننده خارجی (OLM)، ۴- لایه هسته‌دار خارجی (ONL)، ۵- لایه مشبک خارجی (OPL)، ۶- لایه هسته‌دار داخلی (INL)، ۷- لایه مشبک داخلی (IPL)، ۸- لایه سلول‌های عقده‌ای (GCL)، ۹- لایه رشته‌های عصبی (NFL) و ۱۰- غشای محدود کننده داخلی (ILM).

رنگ‌آمیزی شده، از میان نوارهای پارافینی موجود همان لام، تعدادی برش انتخاب شد، بافت‌ها در حمام آب ۴۵ درجه گسترده شدند و بر روی لام‌هایی به ابعاد ۱×۱ سانتی‌متر مربع قرار داده شدند. بعد از خشک شدن، نمونه‌ها با چند قطره گزبلین، پارافین‌زدایی شده، با الکل ۹۰٪ چند بار شستشو داده شدند. سپس با طلا پوشش داده شده، توسط میکروسکوپ الکترونی (مدل LEO 1430 VP، آلمان) در دانشگاه محقق اردبیلی (اردبیل) تصویربرداری شدند.

### نتایج

شبکیه چشم ماهی برآشنی کووی همانند سایر مهره‌داران از ۱۰ لایه مجزا تشکیل شده است (شکل ۱).

### انواع سلول‌ها

لایه سلول‌های بینایی از ۳ نوع گیرنده نوری مختلف تشکیل شده بود (شکل ۲):

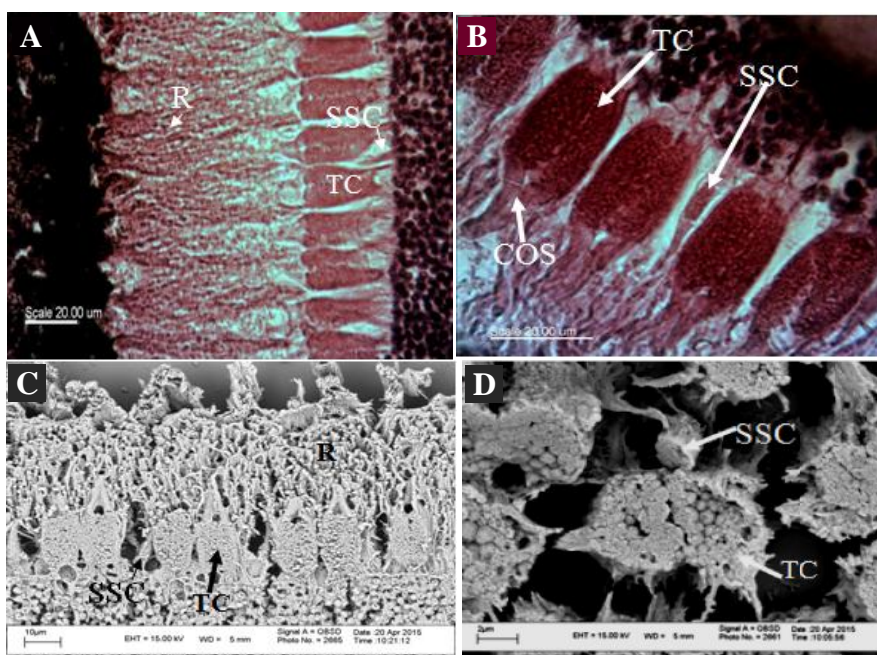
- ۱- سلول‌های استوانه‌ای R (شکل‌های ۲A و ۲C)،
- ۲- سلول‌های مخروطی منفرد SSC<sup>۱</sup> و
- ۳- سلول‌های مخروطی دوگانه TC<sup>۲</sup>. تعداد

- 1- Short Single Cone
- 2- Twin Cone

### قطر و تراکم سلول‌های مخروطی

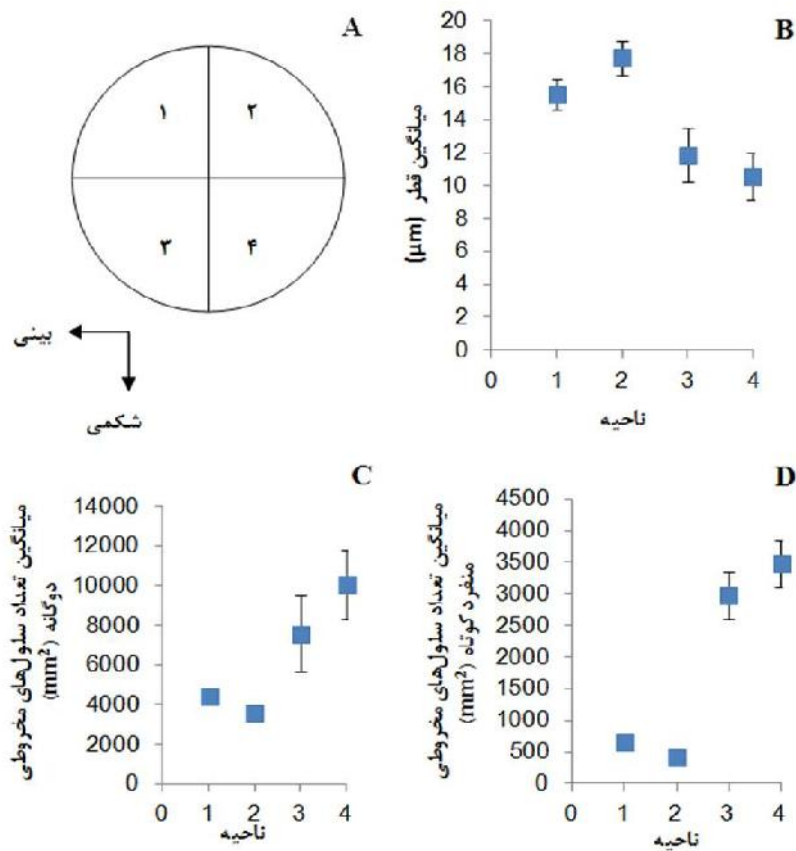
شبکیه چشم چپ به چهار ربع تقسیم شد (شکل ۳A). کم‌ترین میانگین قطر مخروطی‌های دوگانه در ربع شکمی-گیجگاهی ( $10/58 \pm 1/43 \mu\text{m}$ ) و بیش‌ترین قطر مخروط دوگانه در ربع پشتی-گیجگاهی (شکل ۳B) مشاهده شد ( $17/80 \pm 1/04 \mu\text{m}$ ). اندازه سلول‌ها از پیرامون به مرکز در همه ربع‌ها کم‌تر بود (شکل ۳B).

بیش‌ترین میانگین تعداد سلول‌های دوگانه ( $10053 \pm 1754 \text{mm}^2$ ) و منفرد کوتاه ( $3478 \pm 374 \text{mm}^2$ ) در ربع شکمی-گیجگاهی و کم‌ترین میانگین تعداد سلول‌های دوگانه ( $3559 \pm 361 \text{mm}^2$ ) و منفرد کوتاه ( $405 \pm 129 \text{mm}^2$ ) در ربع پشتی-گیجگاهی مشاهده شد (شکل ۳C و D).



شکل ۲: انواع گیرنده‌های نوری در شبکیه چشم چپ ماهی برآشنی کووی در روشنایی. A و B: تصاویر میکروسکوپ نوری از برش طولی شبکیه. C: تصویر میکروسکوپ الکترونی از برش طولی شبکیه. D: تصویر میکروسکوپ الکترونی از برش عرضی سلول مخروطی منفرد کوتاه، سلول مخروطی دو گانه و نحوه

ارتباط دو قسمت آن با یکدیگر. R: سلول‌های استوانه‌ای؛ TC: سلول مخروطی دوگانه؛ SSC: سلول مخروطی منفرد کوتاه؛ COS: بخش بیرونی سلول مخروطی دوگانه.

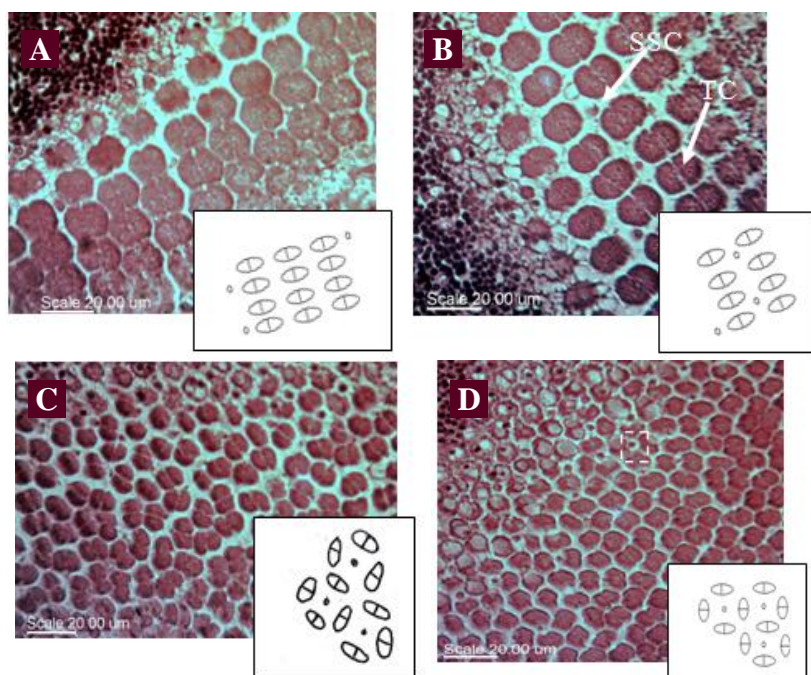


شکل ۳: ناحیه‌بندی چشم و نحوه توزیع سلول‌های مخروطی. A: تصویر شماتیک چهار ناحیه (ربع) چشم چپ: پستی-بینی (۱)؛ پستی-گیجگاهی (۲)؛ شکمی-بینی (۳)؛ شکمی-گیجگاهی (۴). B: میانگین قطر سلول‌های مخروطی دوگانه در چهار ربع چشم. C: میانگین تعداد سلول‌های مخروطی دوگانه در چهار ربع چشم. D: میانگین تعداد سلول‌های مخروطی منفرد کوتاه در چهار ربع چشم.

الگوی سلول‌های مخروطی  
 ربع شکمی-گیجگاهی و شکمی-بینی  
 در ربع پستی-گیجگاهی و پستی-بینی  
 (شکل‌های A و B) و در قسمت‌های پیرامونی  
 موزائیک ردیفی قرار دارند و سلول‌های

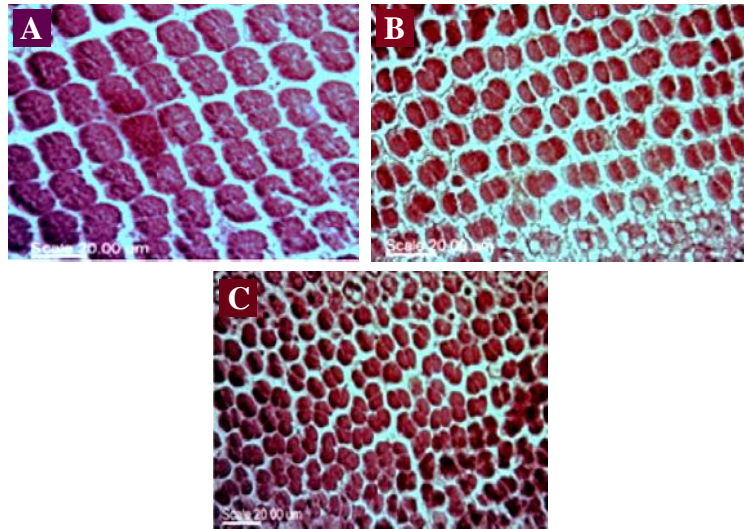
مخروطی منفرد به صورت پراکنده در میان این ردیف‌ها قرار گرفته‌اند. در قسمت مرکزی ربع شکمی-بینی، سلول‌های مخروطی به صورت الگوی متمایل به مربع تغییر کرده‌اند (شکل ۴C). در قسمت مرکزی ربع شکمی-گیجگاهی سلول‌های

مخروطی به صورت الگوی مربع دیده می‌شوند (هر مخروط منفرد با چهار سلول دوگانه احاطه شده است و سلول‌های مخروطی دوگانه با زاویه ۹۰ درجه نسبت به یکدیگر قرار گرفته‌اند؛ شکل ۴D).



شکل ۴: آرایش سلول‌های مخروطی در چهار ناحیه مرکزی چشم چپ ماهی برآشنی کووی در روشنایی. A: مرکز ربع پشتی-بینی. B: مرکز ربع پشتی-گیجگاهی. C: مرکز ربع شکمی-بینی. D: مرکز ربع شکمی-گیجگاهی.

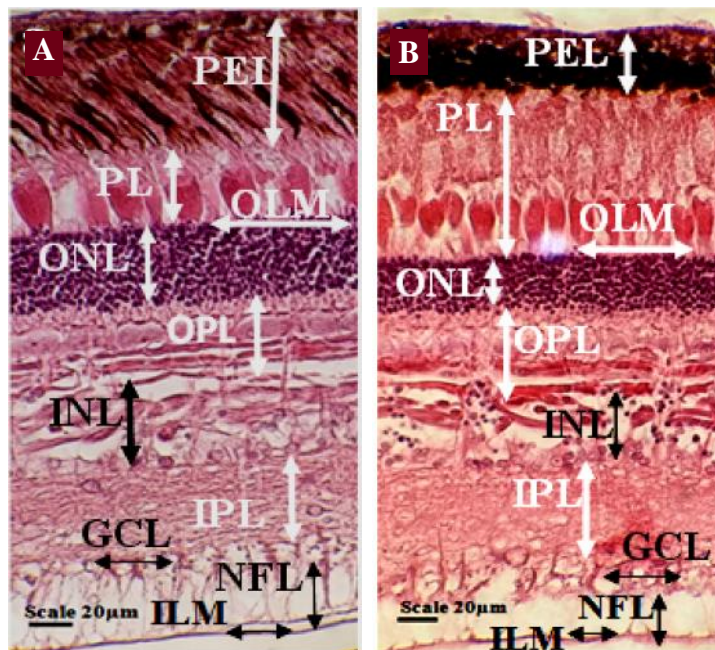
**ترتیب تغییر الگو**  
 الگوی سلول‌های مخروطی در ربع‌های  
 شکمی از پیرامون به سمت مرکز از موزائیک  
 موازی به موزائیک مربع تغییر کرده است.  
 همچنین تغییر اندازه سلول از پیرامون به مرکز  
 مشاهده می‌شود (شکل ۵).



شکل ۵: تغییر الگوی سلول‌های مخروطی در ربع شکمی - بینی از پیرامون به مرکز در چشم چپ ماهی  
 براشنی کووی در روشنائی. A: الگوی پیرامون ربع شکمی - بینی B: الگوی میانی ربع شکمی - بینی C:  
 الگوی مرکز ربع شکمی - بینی.

**سازش به تاریکی**  
 در شبکیه در راستای سازش به تاریکی  
 حرکات رتینوموتور مشاهده می‌شود. به این  
 ترتیب که تمامی سلول‌های مخروطی به سمت  
 صلیبیه‌ای (خارجی) شبکیه کشیده شده‌اند.  
 رنگدانه‌های اپیتلیومی نیز در مقایسه با سازش  
 به نور به طور کامل به سمت صلیبیه حرکت  
 کرده، در جسم سلولی سلول‌های اپیتلیوم  
 رنگدانه‌ای تجمع یافته‌اند و رنگدانه‌ای در  
 لابه‌لای سلول‌های استوانه‌ای مشاهده نمی‌شود.  
 سلول‌های استوانه‌ای نیز به سمت غشاء محدود  
 کننده خارجی حرکت کرده‌اند (شکل ۶).





شکل ۶: مقایسه شبکیه چشم ماهی برآشنی کووی در A: سازش یافته به نور و B: سازش یافته به تاریکی.

#### بحث

#### انواع گیرنده‌های نور

(Douglas, 2001). سلول‌های استوانه‌ای نسبت به سلول‌های مخروطی، دارای حساسیت بیشتر و رنگدانه بینایی کم‌تر هستند و برای تحریک شدن نیاز به شدت نور کم‌تری دارند (Bone and Moore, 2003). در گونه مورد مطالعه، شبکیه دارای دو نوع سلول گیرنده نور استوانه‌ای و مخروطی است. در این گونه سلول‌های استوانه‌ای برای دید در عمقی که نور کم است، به کار می‌روند.

چشم تعداد زیادی از ماهی‌ها دارای هر دو نوع سلول استوانه‌ای و مخروطی است که در سراسر شبکیه توزیع شده‌اند (Evans and Browman, 2004). سلول‌های استوانه‌ای وظیفه دید در نور کم را دارند و در گروه‌های بزرگی تجمع می‌یابند تا حساسیت به نور را افزایش دهند. سلول‌های مخروطی نیز به منظور تسهیل بینایی با تفکیک بسیار بالا در نور زیاد، در گروه‌های کوچک آرایش می‌یابند.

### انواع سلول‌های مخروطی

چندین مورد گزارش شده است که سلول‌های مخروطی منفرد کوتاه اغلب به نور UV حساس هستند (Bowmaker, 1984). در بعضی از گونه‌ها نیز حساسیت به نور فرابنفش نقش مهمی در افزایش تمایز و تشخیص شکار دارد (Losey et al., 1999; Reckel et al., 2003). همچنین دید فرابنفش در تشخیص و تمایز در میان هم‌گونه‌ها کاربرد دارد مانند تشخیص جفت و ارتباط با افراد هم‌گونه (Losey et al., 1999). ماهی براشنی کووی یک ماهی پلاژیک و شکارگر بوده که در این محدوده، نور فرابنفش وجود دارد. از این رو، حساسیت سلول‌های مخروطی منفرد کوتاه به نور فرابنفش می‌تواند در تشخیص شکار و افراد هم‌گونه به این جانور کمک کند.

سلول‌های مخروطی دوگانه به احتمال زیاد درباره دو موضوع میزان روشنایی و تشخیص رنگ فعال هستند (Burkhard et al., 1980). همچنین سلول‌های مخروطی در تشخیص مکانی، فضایی و ادراک حرکتی (Gegenfurter et al., 1999) عملکرد بهتری نسبت به سلول‌های استوانه‌ای دارند. تعداد زیاد سلول‌های مخروطی دو گانه در ماهیان ساکن

آب‌های عمیق‌تر باعث حساسیت بیش‌تر آن‌ها به نور می‌شود (Lyall, 1957a; O'Connell, 1963). آب دریای خزر شفاف نیست بنابراین نفوذ نور در آب را تحت تاثیر قرار می‌دهد. نفوذ نور در آب دریای خزر اندازه‌گیری شد که عمق نفوذ نور را در دریای خزر ۱۷-۱۲ متر گزارش کردند (Gholamalifard et al., 2013). ماهی براشنی کووی توانایی حرکت در سطوح مختلف ستون آب دریای خزر را دارد، بنابراین با هر دو محیط پرنور و کم‌نور روبرو می‌شود. به نظر می‌رسد که داشتن سلول‌های مخروطی دوگانه زیاد می‌تواند در محیط‌های کم‌نور با افزایش حساسیت به نور، به این جانور کمک کند.

### آرایش سلول‌های مخروطی

ماهیان شب‌فعال و ماهیان اعماق دریا الگوی موزائیک سلول مخروطی ندارند (Engstrom, 1963). در ماهی براشنی کووی الگوی موزائیک در سراسر شبکه دیده می‌شود و این با توجه به پلاژیک بودن ماهی، قابل انتظار است.

به طور معمول دو نوع الگوی ترتیب سلول‌های مخروطی در ماهیان استخوانی وجود دارد: الگوی ردیفی و الگوی مربعی. مورفولوژی

الگوی موزائیک سلول‌های مخروطی در نواحی مختلف در سطح شبکه متفاوت است. الگوی سلول‌های مخروطی در حاشیه شبکه چشم ماهی قزل‌آلا و اردک ماهی (*Esox lucius*) با ترتیب آن در قسمت مرکزی بسیار متفاوت است (Lyall, 1957b). در مطالعه حاضر، در تمام دو ربع پشتی و پیرامونی ربع‌های شکمی شبکه، الگوی ردیفی دیده شد (شکل‌های ۴A، ۴B و ۵A). در قسمت مرکزی ربع شکمی - گنجگاهی الگوی موزائیک مربعی شامل یک مخروط منفرد که چهار مخروطی دوگانه آن را احاطه کرده‌اند، دیده شد (شکل ۴D). در قسمت مرکزی ربع شکمی - بینی یک الگوی تقریباً مربعی دیده می‌شود (شکل‌های ۴C و ۵).

الگوی ردیفی در بین گونه‌هایی که گله تشکیل می‌دهند و به صورت اجتماعی زندگی می‌کنند، معمول است. این الگو همچنین در گونه‌هایی که در محیط تاریک و روشن زندگی می‌کنند و ماهیان ساکن اعماق دیده می‌شود (Boehlert, 1978). به علاوه، الگوی ردیفی برای درک حرکت در دو جهت مناسب است (Nag and Bhattacharjee, 2002). متداولترین الگوی مربع بدین ترتیب است که چهار سلول مخروطی زوج یک سلول مخروطی منفرد را احاطه می‌کنند (Collin and Shand, 2003). این الگو در بسیاری از ماهیان استخوانی روزفعال آب‌های کم‌عمق دیده می‌شود و احتمالاً در ردیابی شکار متحرک و دریافت نور در موقعیت‌های کم‌نور (Lyall, 1957b; Engstrom, 1963)، افزایش تیزبینی (Wagner, 1990) و تشخیص حرکات در جهات مختلف (McFadand, 1991) کاربرد دارد. ماهی براشنی کووی در دو منطقه کم‌نور و پرنور زندگی می‌کند و رفتار گله‌ای دارد (Coad, 2015). بنابراین بیش‌تر سلول‌های شبکه در آن‌ها دارای الگوی ردیفی است که دور از انتظار نیست. از طرفی این ماهی شکارگر است (Fishbase, 2015) و داشتن الگوی مربعی و متمایل به مربعی بودن در مناطق مرکزی - شکمی شبکه که باعث تقویت دید در جهات رو به بالا و جلو موجب تشخیص حرکت شکار می‌شود و در جهت عقب به احتراز از شکارچی کمک می‌کند.

الگوی مربع باعث تشخیص نور پلاریزه می‌شود (Cameron and Pugh, 1991; Land, 1991). عقیده بر این است که آرایش و نحوه قرار گرفتن سلول‌های مخروطی دوگانه با زاویه ۹۰ درجه در شبکه برخی از ماهیان، نوعی پاسخ به نور پلاریزه است (Cameron

مجموعاً تحت عنوان حرکات رتینوموتور شناخته می‌شوند (Kusmic and Gualtieri, 2000). در مطالعه حاضر، نتایج حاصل از بررسی ساختار شبکه‌ی و مورفولوژی سلول‌ها در سازش به نور و تاریکی، بیان‌گر این است که در شبکه‌ی برآشنی کووی حرکات رتینوموتور وجود دارد (شکل ۶A و B).

#### قطر و تراکم سلول‌های مخروطی

در ماهیان استخوانی میزان تراکم سلول‌های مخروطی شبکه‌ی، مشخصه مناسبی برای بررسی تیز بینی است (Browman et al., 1999; Nag and Bhattacharjee, 2002). مکان سلول‌های شبکه‌ی ماهیان به اکولوژی و روش تغذیه‌ای آن‌ها ارتباط دارد (Collin and Pettigrew, 1988a,b). تراکم زیاد سلول‌های مخروطی در ناحیه خاصی از شبکه‌ی یافت می‌شود که با مکان‌یابی شکار در ارتباط است (Browman et al., 1990). بررسی سلول‌های مخروطی در نواحی مختلف شبکه‌ی ماهی برآشنی کووی نشان می‌دهد که حداکثر تراکم سلول‌ها در قسمت مرکزی ربع شکمی-گیجگاهی است. ناحیه شکمی-گیجگاهی به طور خاص باعث تیز بینی در میدان دید جهت بالا و جلو در رفع نیازهای

در مطالعه حاضر نیز در برش عرضی شبکه‌ی چشم ماهی، مناطقی با الگوی مربعی وجود دارد و سلول‌های مخروطی دوگانه با زاویه ۹۰ درجه نسبت به یکدیگر قرار گرفته‌اند (شکل ۴C و D).

#### سازش به تاریکی

در بسیاری از ماهیان استخوانی سلول‌های استوانه‌ای و مخروطی از طریق تغییر موقعیت خود نسبت به میزان نور پاسخ می‌دهند. برای حفاظت در برابر شدت نور بالا، سلول‌های استوانه‌ای به سمت سلول‌های اپیتلیال رنگدانه‌ای کشیده شده، بخش خارجی آن‌ها با زوائد اپیتلیالی محتوی رنگدانه پوشانده می‌شود. سلول‌های مخروطی نیز به سمت غشاء محدود کننده خارجی حرکت می‌کنند. در تاریکی عکس این حالت رخ می‌دهد، سلول‌های مخروطی به سمت صلبیه‌ای کشیده شده، رنگدانه‌های موجود در زوائد سلول‌های اپیتلیال رنگدانه‌ای در تنه سلول‌ها مجتمع می‌شوند. در حالی که سلول‌های استوانه‌ای به سمت غشاء محدود کننده خارجی که به ذرات فوتون نزدیک‌تر است مهاجرت می‌کنند و از داخل پوشش خارج می‌شوند. این حرکات رنگدانه‌های اپیتلیوم رنگدانه‌ای و سلول‌های گیرنده نور

دوگانه و اندازه‌گیری حساسیت نوری در چهار ربع شبکه چشم ماهی Blue marlin بر اساس max این سلول‌ها، دریافتند که بین قطر گیرنده نوری و میزان حساسیت نوری رابطه مستقیم وجود دارد. آن‌ها همچنین بیان داشتند اندازه بزرگ مخروطی دوگانه در ماهی Blue marlin (که چند صد متر در ستون آب دریا حرکت می‌کنند) یک حساسیت نوری مطلق بالا در میان ماهیان استخوانی است (Fritsches et al., 2003). بنابراین افزایش قطر خارجی سلول‌های مخروطی دوگانه در ربع‌های پشتی چشم ماهی براشنی کووی موجب می‌شود تا وقتی ماهی به سمت نواحی پایین‌تر آب با شدت نوری کم‌تر حرکت می‌کند، میزان نور بیشتری را به دام اندازد و قابلیت دید خود را افزایش دهد. این اندازه بزرگ سلول‌های مخروطی دوگانه در ماهی براشنی کووی انتخاب مناسبی در موقعیت نور کم است و قابلیت بهتری را در جهت سازش سریع به تفاوت‌های نوری اعماق مختلف آب می‌دهد.

کلی، مانند جهت‌گیری، تغذیه و شنا می‌شود (Heb, 2009). به نظر می‌رسد افزایش تراکم سلول‌های مخروطی در شبکه ربع شکمی-گیجگاهی در تیز بینی، تفکیک مکانی، درک حرکت شکار در میدان دید جلوی جانور و حرکت عمومی جانور به سمت بالا دخالت داشته باشد. دومین منطقه پر تراکم شبکه، ربع شکمی-بینی است که به نظر می‌رسد به جانور اجازه می‌دهد تا حرکت شکارچینی را که از پشت به آن‌ها نزدیک می‌شوند، تشخیص دهد.

کم‌ترین تراکم در ربع‌های پشتی دیده شد که غالب سلول‌ها از نوع مخروطی دو گانه بود. با کاهش تعداد سلول‌ها، قطر آن‌ها بیش‌تر شد. افزایش اندازه سلول‌های حساس به نور شبکه، نوعی استراتژی در دریافت ذرات نور بیش‌تر در اعماق کم‌نور دریا است. این سازگاری به ویژه در حیوانات ساکن مناطق مزوپلاژیک دریای عمیق دیده می‌شود (Lyll, 1957a). Fritsches و همکاران در سال ۲۰۰۳ با اندازه‌گیری قطر خارجی سلول‌های مخروطی

## منابع

- کیوانی ی. ۱۳۸۴. زیست‌شناسی ماهی (ترجمه). نشر دانشگاهی صنعتی اصفهان. ۳۲۶ص.
- حسینی س.ص.، جبران آ.، عقیلی ک. و رضایی شیرازی ع. ۱۳۹۰. بررسی موفومتريک و مرستیک در شناسایی گونه‌های جنس *Alosa* (Clupeidae) در سواحل استان گیلان
- (جنوبی غربی دریای خزر). مجله آبزیان و شیلات، ۲(۷): ۹-۱۸.
- ستاری م.، شاهسونی د. و شفيعی ش. ۱۳۸۳. ماهی شناسی سیستماتیک، جلد دوم، چاپ اول. انتشارات حق شناس. ۵۰۲ص.
- Boehlert G.W. 1978.** Intraspecific evidence for the function of single and double cones in the teleost retina. *Science*, 202: 309–311.
- Browman H.I., Gordon W.C., Evans B.I. and O'Brien W.J. 1990.** Correlation between histological and behavioral measures of visual acuity in zooplanktivorous fish, the white crappie (*Pomoxis annularis*). *Brain, Behavior and Evolution*, 35: 85–97.
- Bone Q. and Moore R.H. 2003.** *Biology of Fishes*. Taylor and Fransis, 456P.
- Bowmaker J.K. 1984.** Microspectrophotometry of vertebrate photoreceptors. *Vision Research*, 24: 1647–1650.
- Burkhard D.A., Hassan G., Levine J.S. and Macnichol E.F. 1980.** Electrical responses and photopigments of twin cones in the retina of the walleye. *Journal of Physiology*, 309: 215–228.
- Coad B.W. 2015.** The freshwater fishes of Iran. Retrieved November 8, 2015, from [www.briancoad.com](http://www.briancoad.com).
- Cameron D.A. and Pugh E.N. 1991.** Double cones as a basis for a new type of polarization vision in vertebrates. *Nature*, 353: 161–164.
- Collin S.P. and Shand J. 2003.** Retinal sampling and the visual field in fishes. P: 139–169. In: Collin S.P., Marshall. N.J. (Eds.). *Sensory Processing in Aquatic Environments*. Springer, New York.
- Collin S.P. and Pettigrew J.D. 1988a.** Retinal topography reef teleosts: I. Some species with well-developed area but poorly-developed streaks. *Brain, Behavior and Evolution*, 30: 269–282.
- Collin S.P. and Pettigrew J.D. 1988b.** Retinal topography in reef teleosts: II. Some species with prominent horizontal areaks and high-density area. *Brain, Behavior and Evolution*, 30: 283–29.

- Douglas R.H. 2001.** Fish Vision. P: 996. In Steele J.H., Thorpe S.A. and Turekian K.K. (Eds.). Encyclopedia of Ocean Science, Vol. 6. Academic Press.
- Engstrom K. 1963.** Cone types and cone arrangements in teleost retinas. *Acta Zoolgica*, 44: 179–243.
- Evans B.I. and Browman H.I. 2004.** Variation in the development of the fish retina. *American Fisheries Society*, 40: 145–166.
- Evans B.I. and Fernald R.D. 1993.** Retinal transformation at metamorphosis in the winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). *Visual Neuroscience*, 10: 1055–1064.
- Fishbase. 2015.** Alosa summary, from [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org).
- Fritsches K.A., Marshall N.J. and Warrant E.J. 2003.** Retinal specializations in the blue marline: eyes designed for sensitivity to low light levels. *Marine and Freshwater Research*, 54(4): 1–9.
- Gegenfurter K.R., Mayser H. and Sharpe L.T. 1999.** Seeing movement in the dark. *Nature*, 398: 475–476.
- Gholamalifard M., Kutser T., Esmaili-Sari A., Abkar A.A. and Naimi B. 2013.** Remotely Sensed Empirical Modeling of Bathymetry in the Southeastern Caspian Sea. *Remote Sensing*, 5: 2746–2762.
- Heb M. 2009.** Triple cones in the retina of three anchovy species *Engraulis encrasicolus*, *Cetengraulis mysticetus* and *Anchovia macrolepidota* (Engraulidae, Teleostei). *Vision Research*, 49(12): 1569–1582.
- Kusmic C. and Gualtieri P. 2000.** Morphology and spectral sensitivities of retinal and extra retinal photoreceptors in fresh water teleosts. *Micron*, 31: 183–200.
- Land M. 1991.** Polarizing the world of fish. *Nature*, 353: 118–119.
- Losey G.S., Cornin T.W., Goldsmith T.H. and Hyde D. 1999.** The UV visual world of fishes: A review. *Journal of Fish Biology*, 54: 921–943.
- Lyll A.H. 1957a.** Cone arrangement in teleost retina. *Journal of Microscopical Science*, 98: 189–201.
- Lyll A.H. 1957b.** The growth of the trout retina. *Journal of Microscopical Science*, 98: 101–110.
- McFadand W.N. 1991.** Light in the sea: The optical world of elasmobranchs. *Journal of Experimental Zoology*, 256(5): 3–12.

- Nag T.C. and Bhattacharjee J. 2002.** Retinal cytoarchitecture in some mountain-stream teleosts of India. *Environmental Biology of Fishes*, 63: 435–449.
- Nelson J.S. 2006.** *Fishes of the World*. Hoboken (New Jersey, USA), John Wiley and Sons. 601P.
- O'Connell C.P. 1963.** The structure of the eye of *Sandinops caerulea*, *Engraulis mordax* and four other pelagic marine teleosts. *Journal of Morphology*, 113: 287–319.
- Reckel F., Hoffmann B., Melzer R.R., Orppila J. and Smola U. 2003.** Photoreceptors and cone patterns in the retina of the smelt *Osmerus eperlanus* (L.) (Osmeridae: Teleostei). *Acta Zoologica*, 84: 161–170.
- Sandstrom A. 1999.** Visual ecology of fish: A review with special reference to percids. *Fiskeriverket Rapport*, 2: 45–80.
- Wagner H.J. 1990.** Retinal structure of fishes. P: 109–157. In: Douglas R.H. and Djamgoz M.B.A. (Eds.). *The Visual System of Fish*. London, Chapman and Hall.





## Structure and arrangement of photoreceptors in the retina of *Alosa braschnikowi* (Borodin, 1904)

Zahra Hossienzadeh<sup>1</sup>, Nader Shabanipour<sup>2\*</sup>, Isa Jorjani<sup>3</sup>, Kiyavash Golzarianpour<sup>4</sup>, Sohrab Boozarpour<sup>3</sup>

Received: September 2014

Accepted: January 2015

### Abstract

In order to identify the visual characteristics of pelagic fish eye and their eye relationship with feeding and living environment, *Alosa braschnikowi* in the west part of north of Caspian Sea was investigated. The eye of male fishes with the average weight of  $338 \pm 10$ g were prepared for histological and SEM studies. Three types of light receiving cells including rod, short single cone and twin cone were identified. Tangential retinal sections showed that the diameter of cone cells decreased from periphery to the center. The density of twin cone cells from the ventro-temporal quadrant to dorso-temporal quadrant decreased clockwise orderly and the average of cells' diameter increased in the mentioned sections of retina. The arrangement of cells in dorsal quadrants and in the periphery ventral quadrants followed row mosaic pattern whereas in the central parts of ventral quadrants they were arranged in square mosaic pattern. According to the previous studies, the presence of the square pattern assisted visual acuity, identifying the polarized light and hunting skills. Thus *Alosa braschnikowi* possess remarkable sight to the up, front and rear orientations. Moreover dorsal quadrants would increase the light sensitivity of fish eye in low light illumination of deeper waters.

**Key words:** *Retina, Cone Cell, SEM, Cellular Arrangement, Alosa braschnikowi.*

1- M.Sc. Student in Marine Biology, Department of Marine Biology, University of Gonbadkavoos, Iran.

2- Associated Professor, Department of Biology, University of Guilan, Iran.

3- Assistant Professor, Department of Biology, University of Gonbadkavoos, Iran.

4- M.Sc. in Biology, Department of Biology, University of Gonbadkavoos, Iran.

\*Corresponding Author: [shabani@guilan.ac.ir](mailto:shabani@guilan.ac.ir)