ساختار و پاسخ رتینوموتوری شبکیه چشم ماهی سفید

مریم عباسی[۱] و نادر شعبانی‌پور*[۲،۱]

دریافت: ۱۳۹۷/۰۵/۰۲/ اصلاح: ۱۳۹۷/۰۶/۰۴ / پذیرش: ۱۳۹۷/۰۷/۱۱/ انتشار: ۱۳۹۷/۱۲/۲۸

[۱]گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه گیلان، رشت، ایران
[۲]گروه علوم دریایی، پژوهشکده حوضه آبی دریای خزر دانشگاه گیلان، رشت، ایران
*مسئول مکاتبات: shabani@guilan.ac.ir

چکیده. تحقیق حاضر ساختار شبکیه ماهی سفید دریای خزر و واکنش این ماهی در برابر تغییر نور محیطی را در مرحله بلوغ بررسی می‌کند. ماهی سفید دریای خزر(*Rutilus frisii* subsp. *kutum*) از جمله ماهیان آنادرموس و بومی دریای خزر و از جمله ماهیان همه چیز خوار است. نمونه‌های بالغ از مرکز تکثیر و پرورش ماهیان استخوانی شهید انصاری شهر رشت تهیه شدند و به‌منظور سازش به شرایط روشنایی و تاریکی به مدت نیم ساعت در تاریکی مطلق و روشنایی روز قرار گرفتند. سپس شبکیه چشم جهت مطالعه بافت شناسی با میکروسکوپ نوری و الکترونی جداسازی و آماده شدند. برای آگاهی از ساختار و انواع سلول‌ها و لایه‌های شبکیه مقاطع طولی و جهت مشخص کردن آرایش سلول‌های مخروطی شبکیه مقاطع عرضی از شبکیه تهیه شد. ده لایه سلولی در شبکیه ماهی سفید مشاهده شد. در لایه سلول‌های گیرنده نوری علاوه بر سلول‌های استوانه‌ای، سلول‌های مخروطی منفرد کوتاه دیده شد. در مقاطع عرضی آرایش و الگوی مشخصی از ترتیب و قرار گرفتن سلول‌های مخروطی به‌دست نیامد در بررسی واکنش رتینوموتور در ماهی سفید مشخص شد که شبکیه این ماهی به تغییر شرایط نوری پاسخ می‌دهد. نتایج پاسخ رتینوموتور و شاخص رنگدانه‌ای قابل ملاحظه حاکی از اتکای جانور بر دید استوانه‌ای در نور اندک است. از طرف دیگر تغییر میوئید سلول‌های مخروطی نشان‌دهنده قابلیت دید نگی در ماهی سفید نیز هست.

واژه‌های کلیدی. بافت شناسی، پاسخ به نور، ترتیب سلولی، ماهی، میکروسکوپ الکترونی

Retinal morphology and retinomotor response in Caspian kutum (*Rutilus frisii* subsp. *kutum*)

Maryam Abbasi[1] & Nader Shabanipour[1,2*]

Received 24.07.2018 / Revised 26.08.2018/ Accepted 03.10.2018/ Published 19.03.2019

[1]Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran
[2]Department of Marine Science, Caspian Sea Basin Research Centre, University of Guilan, Rasht, Iran
*Correspondent author: shabani@guilan.ac.ir

Abstract. In this study the morphology and organization of the retina of Caspian kutum and fish response to ambient light via retinomotor reaction were investigated. The *Rutilus frisii* subsp. *kutum* is an anadromous fish and an important native taxa of the Caspian Sea. The specimens were obtained from Shahid Ansari Teleost Reproduction and Culture Center (Guilan Province, Iran). The fish were exposed to light and darkness conditions for at least 30 minutes prior to death for adaptation. The eye retinae were dissected out and processed for histological and SEM studies. The eye retina of Caspian kutum, similar to most vertebrates, was found to be composed of ten layers. Two types of photoreceptor cells, rods and short single cones, were identified. No particular patterns of cone arrangement was observed in sagittal and transverse retinal sections. The retinomotor response observed in retina adapted to light and dark conditions revealed that Caspian kutum strongly reacted to changing light conditions. A remarkable pigment index indicated that Caspian kutum relied mostly on rod rather than cone vision. The movement of pigment granules and the slight change of cone myoid showed that the fish could recognize colors.

Keywords. cell arrangement, fish, histology, response to light, SEM

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1397.5.4.14.8]
[DOI: 10.29252/nbr.5.4.356]

مقدمه

محیط آبی تنوع زیادی در گستره طیف نوری داشته و به‌طور همگام ماهیان تنوع در سازش‌های آنتوژنیکی (Bozzano & Catalan, 2002; Kroger *et al.*, 2003) و درون گونه‌ای دارند (Myrberg & Fuiman, 2002). مطالعات متعدد تغییراتی را در مورد مورفولوژی شبکیه گونه‌های مختلف ماهی مطرح می سازد که با توجه به شدت نور و عمق آب منعکس کننده سازگاری با محیط زیست و سبک زندگی آن‌ها است (McFarland, 1991; Kröger *et al.*, 2003). با توجه به اهمیت نور در زندگی روزمره ماهیان، نور در بسیاری از گونه‌ها مهاجرت روزانه، رفتار جمع‌گرا و تشکیل گله را تحریک می کند و دانش آن بر صنعت صیادی نیز تأثیرگذار است. اهمیت نور بر رفتار و تغذیه ماهی را در استفاده از روش‌های مختلف صیادی می‌توان به‌خوبی مشاهده کرد و حتی برای صیادانی که با شیوه‌های سنتی و ابتدایی صیادی می‌کنند شناخته شده است (Donatti & Fanta1999).

توانایی سازش به تغییرات شرایط نوری یک خصوصیت لازم و ضروری برای تمام سیستم‌های بینایی است. سازوکارهای مختلفی در طی روند تکاملی به‌منظور عمل‌کرد تغییرات فتومکانیکی در طی سازش به نور و تاریکی بوجود آمده است. رتینوموتور یکی از این سازوکارها بوده که در اوایل روند تکامل مهره‌داران یعنی ماهیان تکامل یافته است، درحالی‌که تغییر اندازه مردمک در پاسخ به محرک نور تنها در پستانداران و خزندگان یافت می‌شود(Burnside & Basingert, 1983). همانند عمل‌کرد تغییر قطر مردمک، حرکت رتینوموتور عکس العمل مورفولوژیکی شبکیه چشم ماهی به نور است وقتی مردمک ثابت در معرض شدت‌های مختلف نور قرار می‌گیرد (Blaxter & Staines, 1970; Ali, 1971,1975; Ali & Klyne,1985). سلول‌های مخروطی گربه ماهی در دامنه‌ای کوچک هنگام غروب طویل شده و در سپیده‌دم کوتاه می‌شود(Welsh & Osborne,1937). چرخه شبانه‌روزی حرکت مداوم رتینوموتور، آهنگ یا ریتم رتینوموتور درونی خوانده می‌شود (Donatti & Fanta, 2007). شبکیه چشم مهره داران دارای ده لایه است و واکنش رتینوموتور درلایه‌های یک و دو شبکیه ماهیان دیده میشود. واکنش رتینوموتور شامل ۱- مهاجرت گرانول‌های رنگدانه از جسم سلول رنگدانه‌ای به درون استطاله‌های سلول (RPE, Retinal Pigment Epithelium) و ۲- تغییر موقعیت بخش بیرونی سلول‌های استوانه‌ای و مخروطی (سلول‌های حساس به نور) است.در طی سازش به تاریکی با سازوکار انقباضی در میوئید، سلول‌های مخروطی طویل شده و استوانه ای ها کوتاه می شوند. روند فوق در معرض نور بر عکس است. بطور همزمان دانه‌های رنگدانه از سلول‌های اپیتلیالی در تاریکی به لایه سلول‌های رنگدانه‌ای عقب نشینی کرده و در حضور نور در مسیر استطاله‌های خود پخش شده و اطراف سلول‌های استوانه ای را فرا می‌گیرند (شکل ۱). بنابراین، در تاریکی قسمت بیرونی سلول‌های استوانه‌ای به غشای محدودکننده خارجی نزدیک‌تر می‌شود تابیشتر در معرض نور اندک تاریکی قرار گیرد وقسمت بیرونی سلول‌های مخروطی بطرف اپیتلیال رنگدانه ای کشیده میشود. در طی سازش به روشنایی بدلیل تحریک‌پذیری سلول‌های مخروطی با شدت نور بیشتر میوئید منقبض و کوتاه شده تا بدور از رنگدانه نور بیشتری دریافت کنند. سلول‌های استوانه‌ای در عین طویل شدن میوئید بداخل استطاله‌های پر از رنگداانه سلول‌های اپیتلیالی قرار میگیرند تا از شدت نور زیاد محافظت شوند (Ali, 1971). تغییر نور محیطی در زندگی ماهی بطور روزمره بعلت مهاجرت، تغییر زیستگاه و یا عوامل اقلیمی رخ میدهد و پدیده رتینو موتور درعدم وجود مردمک فعال کمک زیادی به دید در آب مخصوصا به ماهیان سطح زی مینماید (Taylor *et al*., 2015). رتینو موتور در گونه‌هایی همچون *Danio rerio* (Manger *et al*., 2005; Vatine *et al.*, 2011)، خورشید ماهی سبز(*Lepomis cyanellus*) (Burnside *et al*.,1982; Dearry & Burnside, 1989)، Bluegill (*Lepomis macrochirus*) (Gonzales *et al.*, 2004) و سیکلیدها (Easter & Macy,1978; Kolbinger *et al.*, 1996)، دراسپر خاکستری (*Lutjanus griseus*) (Burnside *et al.*, 1982) و *Megalops atlanticus* (Kopperud & Grace, 2017) و مارماهی‌ها (Taylor *et al*., 2015) نیز مطالعه و مشخص شده است در شرایط نوری متفاوت سلول‌های استوانه ای و مخروطی شبکیه پاسخ متفاوتی نسبت به نور محیطی دارند. ساختمان و عمل‌کرد چشم، محل قرار گیری چشم‌ها روی سر و تعداد و تنوع سلول‌های حساس به نور در ماهیان مختلف بر اساس محل و نحوه زندگی، تفاوت‌های زیادی را نشان میدهد. در مطالعه حاضر ماهی سفید (*Rutilus frisii* subsp.

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1397.5.4.14.8]
[DOI: 10.29252/nbr.5.4.356]

kutum) به عنوان یکی از مهمترین ماهیان استخوانی سواحل و رودخانه های حاشیه جنوبی دریای خزر انتخاب شد. این ماهی از نظر رژیم غذایی جزو ماهیان همه چیز خوار بوده ولی برخلاف سایر ماهیان همه چیز خوار به دلیل کوتاه بودن طول روده دارای طیف غذایی محدودی است. هدف از مطالعه حاضر بررسی ساختار شبکیه و پاسخ رتینوموتور طی سازش به روشنایی و تاریکی در ماهی سفید دریای خزر است.

مواد و روش‌ها

ده قطعه ماهی سفید بالغ با وزن (۱/۴۷ g ± ۱۱۰۰)، طول کل (cm ۱/۷۶ ± ۴۰/۵) و قطر چشم (cm ۰/۱۳ ± ۱/۶۱) از مرکز تکثیر و پرورش ماهیان استخوانی شهید انصاری رشت تهیه شد. از نمونه تازه تلف شده چشم راست از کاسه چشم جدا و در محلول بوئن تثبیت شد. از کره چشم تثبیت شده بترتیب قرنیه و عدسی برداشته و در نهایت صلبیه جدا شده شبکیه به همراه بخشی از مشیمیه برای مراحل بعدی استفاده شد. مقاطع بافتی در دو جهت طولی (sagittal) برای شناسایی انواع سلول‌های حساس به نور، بررسی لایه‌های مختلف شبکیه و تعیین محدوده پراکنش رنگدانه‌ها استفاده شد. مقاطع عرضی (transverse, coronal) جهت تشخیص انواع سلول‌های مخروطی و طرز قرارگیری آن‌ها در شبکیه به کار رفت. مقاطع پارافینی با ضخامت ۴ میکرون با میکروتوم چرخان تهیه و پس از آن بوسیله هماتوکسیلین و ائوزین رنگ‌آمیزی شدند.

ایجاد رتینو موتور

برای بررسی واکنش ماهی به تاریکی، ماهی نیمه جان تا تلف شدن کامل در کیسه‌های مشکی و اتاق تاریک نگه داری شد تا چشم به تاریکی سازش یابد. چشم‌ها در تاریکی زیر نور قرمز غیر مستقیم جدا و تثبیت شدند. نمونه‌های چشم سازش‌یافته به روشنایی از ماهیانی گرفته شد که در نور طبیعی روز تلف شدند.

آماده سازی برای میکروسکوپ الکترونی

پس از مطالعه مقاطع رنگ آمیزی شده و ارزیابی جزییات آن‌ها بررسی دقیق‌تر ساختار شبکیه و سلول‌های حساس به نور توسط تصاویر میکروسکوپ الکترونی انجام شد. بدین منظور از نوار مقاطع پارافینی که قسمتی از آن رنگ‌آمیزی و ارزیابی شده بود، تعدادی انتخاب و روی لامل‌های کوچک ۱ × ۱ گسترانده شدند. مقاطع پس از خشک شدن به ترتیب با گزیلول پارافین‌زدایی و با الکل ۹۰ درجه شستشو شدند. برای جلوگیری از تأثیر رطوبت و نشست گرد و غبار لام‌ها در محفظه‌هایی تا زمان تصویر برداری نگه داری شدند. سپس نمونه‌ها در دانشگاه شهید بهشتی طلا پوش و توسط میکروسکوپ الکترونی روبشی (Hitachi SU3500) تصویر برداری شدند.

جهت ارزیابی میزان پراکنش رنگدانه ها شاخص رنگدانه (Pigment Index) و اندازه گیری میوئید مخروطی ها شاخص مخروطی ها (Cone Myoid Index) به طریق زیر محاسبه شد (Ali *et al.*, 1961):

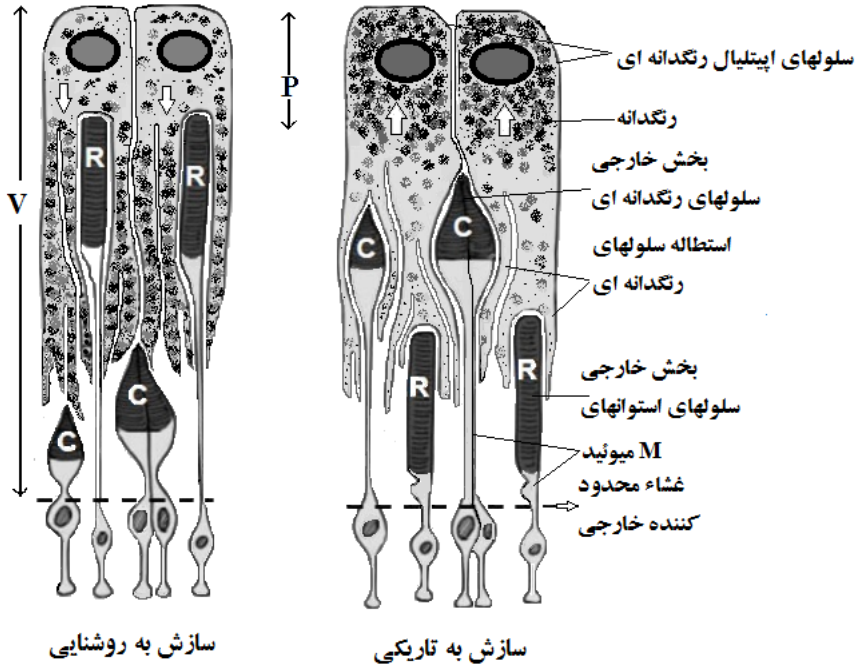
$$Pigment\ Index = mean\ width\ (P) / mean\ width\ (V)$$
$$Cone\ Myoid\ Index = mean\ length\ (M) / mean\ width\ (V)$$

به طوری که P ضخامت محدوده پراکنش رنگدانه در سلول‌های اپیتلیوم رنگدانه‌ای ، V فاصله بین لبه بیرونی لایه اپیتلیال رنگدانه‌ای تا غشای محدودکننده خارجی(یا لایه سلول بینایی) و M طول میوئید سلول مخروطی است (شکل ۱) (Ali *et al.*, 1961; Masuma *et al.*, 2001; Torisawa *et al.*, 2007). این اندازه‌گیری‌ها با استفاده از نرم افزار Image J (IJ 1.46r) برای هر ماهی در شرایط تاریکی و روشنایی از مقاطع طولی شبکیه انجام شد. از آزمون T-Test نیز برای مشخص کردن معنی‌دار بودن اختلاف بین داده‌ها استفاده شد.

نتایج

چشم ماهی سفید دریای خزر دارای شبکیه ایی با ده لایه سلولی کاملا مشخص است که در شکل ۲-A نشان داده شده است. لایه-های شبکیه عبارتند از ۱- لایه بافت اپیتلیال رنگدانه‌ای است که پس از مشیمیه قرار داشته و از سلول‌های چند ضلعی(PEL) واجد رنگدانه تشکیل شده است (شکل ۲-E). ۲- لایه سلول‌های گیرنده نوری که شامل سلول‌های مخروطی (C) و سلول‌های استوانه‌ای (R) است. ۳-لایه غشای محدودکننده خارجی (OLM) و ۴- لایه هسته دار خارجی (ONL)که شامل جسم سلول‌های افقی و هسته سلول‌های حساس به نور است. ۵- لایه مشبک خارجی(OPL) ارتباط سلول‌های دوقطبی با سلول‌های حساس به نور ۶- لایه هسته دار داخلی(INL) شامل سلول‌های دوقطبی و آماکرین است ۷- لایه مشبک داخلی(IPL) محل سیناپس سلول‌های دوقطبی و آماکرین با سلول‌های عقده‌ای بوده، ۸- لایه سلول‌های

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1397.5.4.14.8]
[DOI: 10.29252/nbr.5.4.356]



شکل ۱- مدل پاسخ شبکیه بصورت سازش به تاریکی و روشنایی.

Fig. 1. Retinal response model adapted to dark and light.

گانگلیونی(GCL) که شامل سلول‌های پیام رسان به مغز است ۹- لایه رشته‌های عصبی(NFL) شامل آکسون سلول‌های عقده ای است و ۱۰-لایه غشای محدودکننده داخلی(ILM) که پایانگر محدوده شبکیه است (شکل ۲ -C).

لایه سلول‌های گیرنده نوری دارای سلول‌های مخروطی منفرد (شکل ۲- D) با تعداد کمتر و سلول‌های استوانه‌ای بیشتر است که در سراسر شبکیه پراکنده شده‌اند. این سلول‌ها از لحاظ ظاهری با یکدیگر متفاوت هستند. با توجه به تصاویر بدست آمده بوسیله میکروسکوپ نوری و الکترونی، مخروطی ها ظاهری دوکی شکل داشته و بخش بیرونی آنها کوتاه و ضخیم است (شکل۲-B و D). در حالیکه بخش بیرونی سلول‌های استوانه‌ای بلند و کشیده‌تر به نظر می‌رسد (شکل ۲-B). سلول‌های مخروطی دوتایی یا دو قلو در شبکیه ماهی سفید مشاهده نشدند.

ارزیابی پاسخ رتینوموتور

در شبکیه سازش‌یافته به روشنایی استطاله‌های سلول‌های رنگدانه-ای(PE) (شکل ۱ و ۲- A)گسترش زیادی یافته و در میان سلول-های گیرنده نوری نفوذکرده‌اند. پراکنش رنگدانه‌ای به طور قابل توجهی در این نوع سازش افزایش یافته و شاخص رنگدانه‌ای (p/v) بزرگتری نسبت به تاریکی نشان می‌دهد (جدول ۱). همچنین کاهش اندکی در طول میوئید سلول‌های مخروطی (کاهش شاخص مخروطی m/v) دیده می‌شود. در روشنایی سلول‌های استوانه‌ای طی افزایش طول میوئید به طرف سلول‌های اپیتلیالی حرکت کرده و توسط استطاله‌های حاوی رنگدانه احاطه می شوند. در وضعیت سازش به تاریکی (شکل ۲ -C) سلول‌های مخروطی به سمت لایه اپیتلیالی حرکت کرده (شاخص مخروطی اندکی افزایش می یابد)، با جمع شدن میوئید سلول‌های استوانه ای به سمت غشاء محدودکننده خارجی کوتاه شده و رنگدانه‌ها به داخل سلول‌های اپیتلیالی مهاجرت میکنند (شاخص رنگدانه‌ای کوچک‌تر) تا سلول-های استوانه ای از احاطه رنگدانه‌ها خارج شده و نور بیشتری در تاریکی دریافت نمایند.

نتایج آزمون T-Test نشان داد که اختلاف بین شاخص رنگدانه ای در تاریکی و روشنایی نسبت به شاخص میوئید مخروطی بطور معنی داری بیشتر بود ($P\leq0.05$). (شکل ۳ A و B) نحوه پراکنش رنگدانه از سلول‌های رنگدانه‌ای را در واکنش به روشنایی و تاریکی نشان می‌دهد. در سازش به روشنایی لایه‌ای از گرانول

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1397.5.4.14.8]
[DOI: 10.29252/nbr.5.4.356]

جدول ۱ – ارزیابی رتینوموتور در شبکیه سازش یافته به تاریکی و روشنایی(میانگین ±انحراف معیار).

Table 1. Retinomotor assessment in dark and light adapted retina.

	PI index(P/V)	Cone Index (M/V)
شبکیه سازش یافته به تاریکی	۰/۳۷ ± ۰/۵۷	۰/۳۷ ± ۰/۲۹
شبکیه سازش یافته به روشنایی	۰/۶۴ ± ۰/۱۸ *	۰/۲۱ ± ۰/۲۹

* : اختلاف معنی دار

*: significant difference

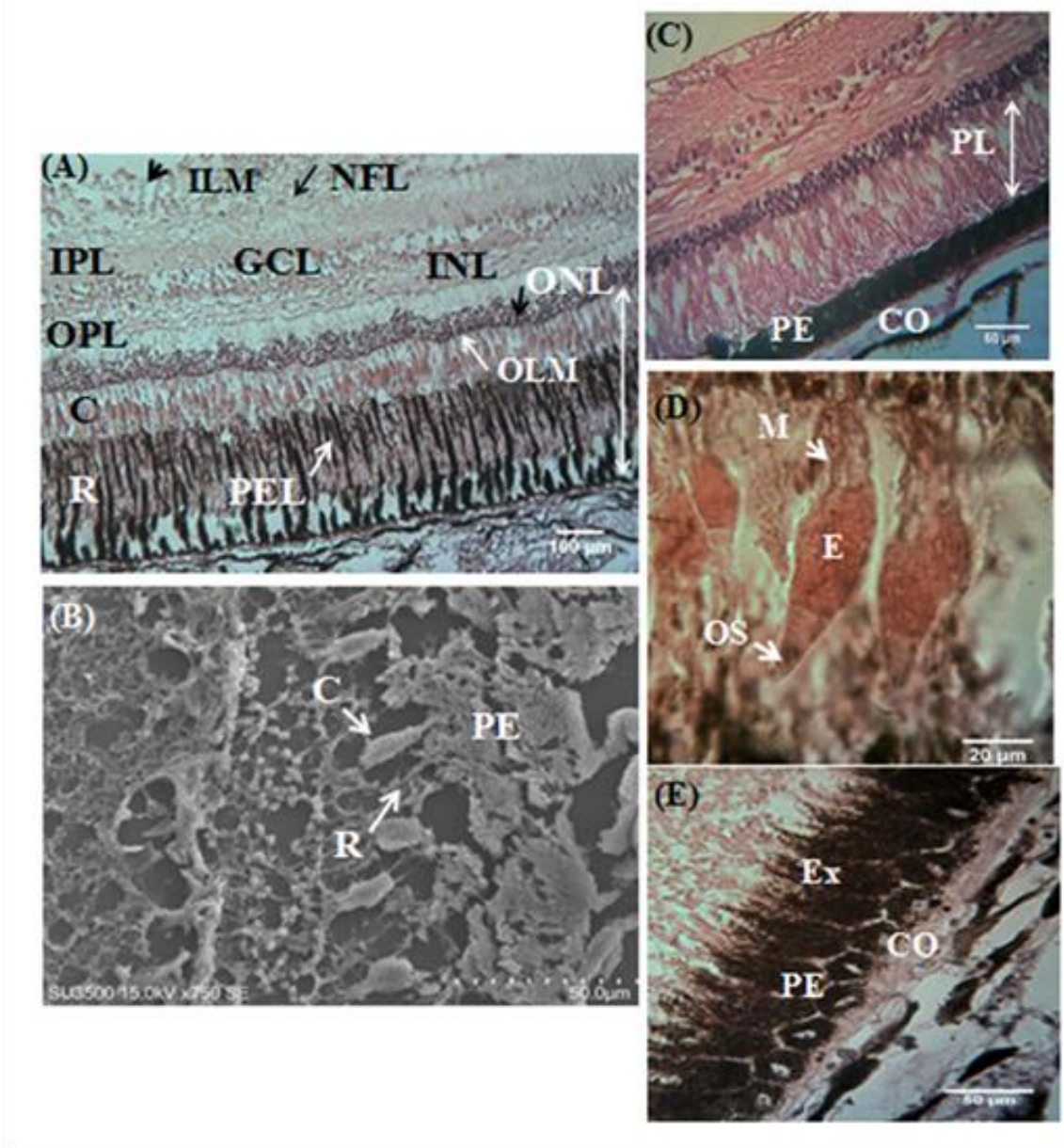
میله‌ای شکل رنگدانه‌ها در اطراف سلول‌های استوانه‌ای قابل روئیت است (شکل ۳ –A). دانه‌های میله‌ای شکل رنگدانه (Pb) از طریق استطاله‌های سلول‌های اپیتلیالی، سلول‌های استوانه‌ای (R) را احاطه می‌کنند. رنگدانه‌ای تا حد زیادی توسط گرانول‌های رنگدانه‌ای پوشیده شده است. این گرانول‌ها در سلول حالت تجمعی داشته و مرز بین سلول‌ها در تصویر کاملاً مشخص است. دو نوع گرانول رنگدانه‌ای در بافت پوششی قابل مشاهده بود، دانه‌های رنگدانه که در اطراف سلول‌های گیرنده نوری هستند میله‌ای شکل (Pb) بوده و آن‌ها که در نزدیکی قاعده سلول‌های پوششی و دورتر قرار گرفته اند شکل کروی (Pg) دارند (شکل ۳-B). سلول‌های مخروطی (C) با سطح مقطع بزرگتر بصورت دسته هایی ظاهر شده (شکل۳ C و D) و در بین آن‌ها سلول‌های استوانه‌ای (R) دیده می‌شوند. بنابراین آرایش خاصی در بین سلول‌های حساس به نور شبکیه دیده نمی‌شود.

بحث

ساختار شبکیه ماهی سفید نیز مشابه ساختار کلی شبکیه سایر مهره داران است. شبکیه دارای سلول‌هایی اپیتلیال رنگدانه ای چند وجهی حاوی گرانول‌های میله‌ای و کروی است. در سازش به تاریکی دانه‌های رنگدانه بدلیل اشغال فضای کمتر کروی شکل و متراکمتر درون سلول‌های اپیتلیال را پر میکند اما در واکنش به نور بشکل میله ای تغییر یافته به درون استطاله‌ها کشیده شده و سلول-های حساس به نور را در بر می‌گیرند(Bozzano *et al.*, 2001). سلول‌های گیرنده نوری از دو نوع مخروطی منفرد و استوانه‌ای بوده و به دلیل وجود سلول‌های استوانه‌ای در شبکیه ماهی سفید قابلیت تغذیه در شرایط نوری کم و یا عمق زیاد را دارد. سلول‌های استوانه‌ای نسبت به سلول‌های مخروطی به نور حساس‌تر بوده لذا با شدت نور کمتر تحریک‌پذیرند (Bone & Moore, 2003). سلول‌های مخروطی در تشخیص مکانی، فضایی و ادراک حرکتی عمل‌کرد بهتری نسبت به سلول‌های استوانه‌ای دارند (Gegenfurter *et al.*, 1999). علاوه بر این سلول‌های مخروطی منفرد اغلب به نور فرابنفش حساس هستند (Novales & Harosi, 2000). 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). وجود سلول-های مخروطی منفرد درشبکیه ماهی سفید می‌تواند در تشخیص شکار و شناسایی ماهیان هم گونه به این جانور کمک کند.

ارتباط مشخصی بین رفتار جانوران و ساختار شبکیه یافت شده است به طوری که در شبکیه جانور روز فعال سلول‌های مخروطی و در شبکیه جانور شب فعال سلول‌های استوانه‌ای غالب است (Fishelson *et al.*, 2004; Hodel *et al.*, 2006). ماهی سفید دریای خزر *R. frisii kutum* تنها دارای سلول‌های مخروطی منفرد بوده و هیچ آرایش خاصی در آن مشاهده نشد اما تعداد زیاد سلول مخروطی حاکی از دید مناسب جانور در طی روز است. گربه ماهی آب‌های داخلی آمریکا نیز دارای مخروطی‌های منفرد و فاقد الگوی خاص در ترتیب سلولی است (Nag & Sur, 1992; Kawamura *et al.*, 2016). سلول‌های مخروطی و استوانه ای پس از دریافت نور و تبدیل آن به علامات الکتریکی از طریق سلول‌های واسط مانند سلول‌های افقی، دو قطبی و آماکرین علامات را تنظیم و به سلول‌های عقده ای رسانده تا به لوب بینایی مغز ارسال و بازخوانی شوند. (Bozzano & Colin, 2000,). عدم وجود عامل کنترلی مردمک با عث شده در اغلب ماهیان مردمک همیشه باز داشته و در بسیاری از ماهیان استخوانی سلول-های حساس به نور با تغییر موقعیت به شدت نور محیطی پاسخ دهند (Kusmic & Gualtieri, 2000). با اینکه شدت نور به عنوان

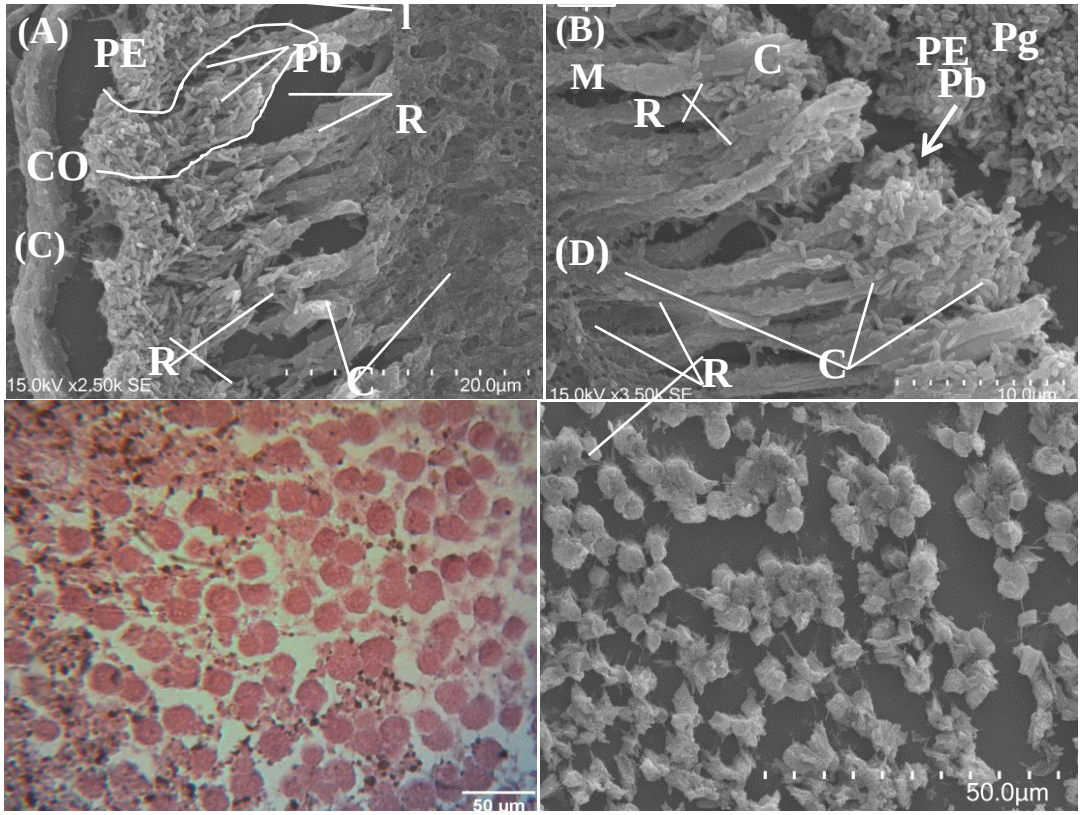
[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1397.5.4.14.8]
[DOI: 10.29252/nbr.5.4.356]



شکل ۲ – مقاطع بافتی از شبکیه چشم ماهی سفید، تصویر میکروسکوپ نوری از لایه‌های مختلف شبکیه در روشنایی (**A**)، تصویر میکروسکوپ الکترونی (**B**)، **C**: شبکیه چشم ماهی سفید سازش یافته به تاریکی، **D** : قسمت‌های یک سلول مخروطی، **E** : سلول های پوششی رنگدانه‌ای که به صورت چند وجهی دیده می‌شوند، **M** - میوئید، **E** - الیپسوئید، **OS**- سگمنت بیرونی سلول مخروطی، **PEL** - لایه اپیتلیال رنگدانه_ای، **PE**- لایه سلول‌های حساس به نورشامل سلول‌های مخروطی(**C**) و سلول‌های استوانه‌ای (**R**)، **OLM** - لایه غشای محدودکننده خارجی، **ONL**- لایه هسته دار خارجی، **OPL**- لایه مشبک خارجی، :**INL** - لایه هسته دار داخلی، **IPL**- لایه مشبک داخلی، **GCL**- لایه سلول‌های گانگلیونی، **NFL**- لایه رشته‌های عصبی، **ILM** - لایه غشای محدود کننده داخلی، **Ex**- استطاله‌های سلول‌های اپیتلیالی، **CO** - مشیمیه.

Fig. 2. Histological sections of *R.frisii kutum* retina, light microscope image of different layers of retina (**A**), Retina SEM image (**B**), **C**: Dark adapted Kutum retina, **D**: Different parts of a cone cell, **E**: Epithelial pigment layer, **PE**: Cell layer sensitive to light including cone cells (C) and rod cells (R), **OLM**: Outer limiting membrane, **ONL**: Outer nuclear layer, **OPL**: Outer plexus layer, **INL**: Inner nuclear layer, **IPL**: Inner plexus layer, **GCL**: Ganglionic cell layer, **NFL**: Neural fiber layer, **ILM**: Inner limiting layer, **E**: Epithelial cellular extensions, **Co**: Choroid.

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1397.5.4.14.8]
[DOI: 10.29252/nbr.5.4.356]



شکل ۳- A: تصاویر میکروسکوپ الکترونی از مقاطع طولی سلول‌های گیرنده نوری شبکیه ماهی سفید سازش یافته به روشنایی، **B:** سازش یافته به تاریکی، لطفا به گسترش استطاله‌ها همراه با دانه‌های رنگدانه در تصویر (A) و تجمع آنها درسلول‌های رنگدانه‌ای تصویر (B) توجه کنید، **C**: تصویر از مقطع عرضی سلول‌های حساس به نور شبکیه سازش یافته به روشنایی (لطفا به سلول‌های استوانه‌ای مابین سلول‌های مخروطی توجه کنید) ، رنگ‌آمیزی هماتوکسیلین و ائوزین، **D**: تصویرمیکروسکوپ الکترونی از شبکیه سازش یافته به تاریکی (فقدان دانه‌های رنگدانه). **CO**: مشیمیه ، **PE**: سلول‌های اپیتلیال رنگدانه‌ای، **Pb**: رنگدانه ی درون استطاله‌های سلول‌های اپیتلیالی، **Pg**: دانه‌های کروی رنگدانه، **C**: سلول‌های مخروطی، **R**: سلول‌های استوانه‌ای، **M**: میوئید سلول مخروطی، **I**: محدوده یک سلول اپیتلیال رنگدانه‌ای و استطاله‌های که در برگیرنده سلول‌های استوانه‌ای است.

Fig. 3. **A**: Sagittal sections of **A:** light adapted retina light receptors in *R. frisii kutum* and **B**: Dark adapted, Please note the extension of pigment cells containing pigment beads (A) and pigment regression into the pigment cells (B), **C**: Transverse sections of light adapted receptors (please note the rod cells and pigment beads betwixt the cone cells), **D**: A SEM image from dark adapted cells (Absence of pigment beads). **CO**: Choroid, **PE**: Epithelial pigment cells, **Pb**: Pigment bars in epithelial cell extensions, **Pg**: Spherical pigment beads, **C**: Cone cells, **R**: Rod cells, **M**: Cone cells myoid, **I**: The boundary of an epithelial pigment cell and its extension surrounding rod cells.

علت اصلی پاسخ رتینو موتور عنوان شده است ولی دلایل درونی مانند ریتم شبانه‌روزی نیز مطرح است (Burnside *et al*.,1982). پیشتر عنوان شده بود که پاسخ رتینوموتور تنها به علت تغییر در طول میوئید سلول‌های مخروطی و استوانه‌ای رخ داده و باعث جا به جا شدن سلول‌های گیرنده نوری می‌شود (Ali *et al*., 1961; Nicol, 1963; González *et al*., 2004). در بررسی پاسخ رتینوموتور در ماهی آزاد مشخص شد علاوه بر تغییر طول میوئید سلول‌های حساس به نور و پراکنش رنگدانه‌ها از سلول‌های اپیتلیال رنگدانه‌ای، تغییر در ارتفاع و پهنای الیپسوئید سلول‌های مخروطی نیز در پاسخ بوجود آمده موثر است (Gnyubkina & Maksimovich, 2008; Taylor *et al*.,2012). در *Metynnis roosevelli* که درآب‌های سطحی با شدت‌های نوری مختلف زیست می کند، واکنش رتینوموتور با دخالت مهاجرت گرانول های رنگدانه‌ای مشاهده شده است (Donatti & Fanta, 1999). در روشنایی مهاجرت رنگدانه ها به درون استطاله‌ها نه تنها سلول-های استوانه‌ای را از شدت نور بیش از حد حفظ می کند، بلکه با

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1397.5.4.14.8]
[DOI: 10.29252/nbr.5.4.356]

جابجایی میوئیدی، سلول‌های مخروطی در معرض نور و تحریک مناسب قرار می‌گیرند (Blaxter & Staines, 1970; Ali, 1975; Futter *et al*., 2004).

در مطالعه حاضر شاخص رنگدانه و سلول‌های مخروطی نمایانگر وجود ایجاد پاسخ رتینو موتور در شبکیه چشم ماهی سفید است. هر چند وجود سلول‌های مخروطی در شبکیه حاکی از قابلیت تشخیص رنگ در ماهی سفید است ولی عدم تنوع در سلول‌های مخروطی و شاخص رنگدانه ای بالا موید این نکته است که این گونه از کپور ماهیان برخلاف دیگر اعضاء این خانواده (ماهی قرمز حوض و کپور معمولی) (John *et al*., 1967) قابلیت رنگ بینی قوی ندارد. ماهی سفید دریای خزر ماهی رنگارنگی نیست و با اینکه برای تولید مثل به رودخانه کوچ میکند و در فصول معتدل و گرم سال در آب‌های کم عمق تغذیه میکند قابلیت مهاجرت به آب‌های عمیق در طول دوره سرما را دارد لذا اتکای جانور به سلول‌های استوانه ای در اعماق کم نور (Menger *et al*., 2005) توجیه پذیر است.

سپاسگزاری

بدین‌وسیله از رییس محترم مرکز تکثیر و بازسازی ذخایر ماهیان استخوانی شهید انصاری در شهرستان رشت، مهندس رضا خمیرانی و پرسنل کوشای آن نهاد به خصوص همکاری همه جانبه مهندس مهدی سبحانی در ارائه دانش فنی و تامین نمونه‌های آزمایشگاهی صمیمانه تشکر و قدردانی میشود. همچنین از معاونت پژوهشی دانشگاه گیلان برای حمایت مالی از تحقیق حاضر در قالب رساله دکترا قدردانی می‌شود.

REFERENCES

Ali, M.A., Stevenson, W.R. and Press, J.S. 1961. Histophysiological on the juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) retina. Rates of light- and dark adaptation. – Can. J. Zool. 39: 123-128.

Ali, M.A. 1971. Retinomotor response: characteristics and mechanisms. – Vision Res. 11: 1225-1288.

Ali, M.A. 1975. Retinomotor responses. In, Vision in fihes, edited by M.A. Ali, Plenum, New York, pp: 313-355.

Ali, M.A. and Klyne, M.A. 1985. Vision in Vertebrates. Plenum Press, New York and London.

Blaxter, J.H. S. and Staines, M. 1970. Pure-cone retinae and retinomotor responses in larval teleosts. – J. Mar. BioL. Assoc. 50: 449-460.

Bone, Q. and Moore, R.H. 2003. Biology of Fishes. Taylor and Fransis, 456p.

Bozzano, A. and Catalan, I.A. 2002. Ontogenetic changes in the retinal topography of the European hake, *Merluccius merluccius*: implications for feeding and depth distribution. – Mar. Biol. 141: 549-559.

Bozzano, A. and Collin, S.P. 2002. Retinal ganglion cell topography in elasmobranchs. – Br. Behav. Evolu. 55: 191-208.

Bozzano, A., Murgia, R., Vallerga, S., Hirano, J. and Archer, S. 2001. The photoreceptor system of the retinae of two dogfishes, *Scyliorhinus canicula* and *Galeus melastromus*: possible relationship with depth and predatory lifestyle. – J. Fish. Biol. 59: 1258-1278.

Burnside, B., and Basingert, S. 1983. Retinomotor pigment migration in the teleost retinal pigment epithelium. 11. Cyclic-30, 50- adenosine monophosphate induction of dark-adaptive movement in vitro. Invest. Ophthal. Vis. Sci. 24: 16-23.

Burnside, B., Evans, M., Fletcher, R.T. and Chader G.J. 1982. Induction of dark-adaptive retinomotor movement (cell elongation) in teleost retinal cones by cyclic adenosine 3',5'-monophosphate. – J. Gen. Physiol. 79: 759-774.

Dearry, A. and Burnside, B. 1989. Light-induced dopamine release from teleost retinas acts as a light-adaptive signal to the retinal pigment epithelium. – J. Neurochem. 53: 870-878.

Donatti, L. and Fanta, E. 1999. Morphology of the retina in the freshwater fish *Metynnis roosevelti Eigenmann* (Characidae, Serrasalminae) and the effects of monochromatic red light. – Revta bras. Zool. 16: 151-173.

Donatti, L. and Fanta, E. 2007. Retinomotor movements in the Antarctic fish *Trematomus newnesi* Boulenger submitted to different environmental light conditions. – Revta Bras. Zool. 24: 457-462.

Easter, S.S. and Macy, A. 1978. Local control of retinomotor activity in the fish retina. – Vis. Res. 18: 937-942.

Fishelson, L, Ayalon, G, Zverdling, A. and Holzman, R. 2004. Comparative morphology of the eye (with particular attention to the retina) in various species of cardinal fish (Apogonidae, Teleostei). – Anat. Rec. Discov. Mol. Cell. Evol. Biol. 277: 249-261.

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1397.5.4.14.8]
[DOI: 10.29252/nbr.5.4.356]

Futter, C.E., Ramalho, J.S., Jaissle, G.B., Seeliger, M.W., Miguel, C. and Seabra, M.C. 2004. The role of Rab27a in the regulation of melanosome distribution within retinal pigment epithelial cells. – Mol. Biol. Cell. 15: 2264-2275.

Gegenfurter, K.R., Mayser, H. and Sharpe, L.T. 1999. Seeing movement in the dark. – Nature 398: 475-476.

Gnyubkina, V.P. and Maksimovich, A.A. 2008. The Retinomotor Reaction of the Retina of Young Dog Salmon *Oncorhynchus Keta* on Adaptation to Light and the Field of a Permanent Magnet. – Neurosci. Behav. Physiol. 38: 821-827.

González, A., Crittenden, E.L. and García, D.M. 2004. Activation of muscarinic acetylcholine receptors elicits pigment granule dispersion in retinal pigment epithelium isolated from bluegill. – BMC Neurosci. 13: 5-23.

Hodel, C., Neuhauss, S.C.F. and Biehlmaier, O. 2006. Time course and development of light adaptation processes in the outer zebrafish retina. – Anat. Rec. A Discov. Mol. Cell. Evol. Biol. 288: 653-662.

John, K.R., Segall, M. and Zawatzky, L. 1967. Retinomotor rhythms in the goldfish, *Carassius auratus*. – Biol. Bull. 132: 200-210.

Kawamura, G., Bagarinao, T.U., Justin, J., Chen, C.Y. and Lim, L.S. 2016. Early appearance of the retinal tapetum, cones, and rods in the larvae of the African catfish *Clarias gariepinus*. – Ichthyol. Res. 6: 1-4.

Kopperud, K. L. and Grace, M.S. 2017. Circadian rhythms of retinomotor movement in a marine megapredator, the atlantic tarpon, *megalops atlanticus.* – IJMS. 18: 1-15.

Kolbinger, W., Wagner, D. and Wagner, H.J. 1996. Control of rod retinomotor movements in teleost retinae: The role of dopamine in mediating light-dependent and circadian signals. – Cell Tissue Res. 285: 445-451.

Kröger, R.H.H., Knoblauch, B. and Wagner, H.J. 2003. Rearing in different photic and spectral environments changes the optomotor response to chromatic stimuli in the cichlid fish *Aequidens pulcher*. – J. Exp. Biol. 206: 1643-1648.

Kusmic, C. and Gualtieri, P. 2000. Morphology and spectral sensitivities of retinal and extra retinal photoreceptors in fresh water teleosts. – Micron. 31: 183-200.

Losey, G.S., Cronin, T.W., Goldsmith, T.H., Hyde, D., Marshall, N.J. and McFarland, W.N. 1999. The UV visual world of fishes: a review. – J. Fish Biol. 54: 921-943.

Menger, G.J., Koke, J.R. and Cahill, G.M. 2005. Diurnal and circadian retinomotor movements in zebrafish. – Vis. Neurosci. 22: 203-209.

Masuma, S., Kawamura, G., Tezuka, N., Koiso, M. and Namba, K. 2001. Retinomotor responses of juvenile bluefin tuna *Thunnus thynnus*. – Fish Sci. 67: 228-231.

McFarland, W.N. 1991. Light in the sea: The optical world of elasmobranchs. – J. Exp. Zool. Suppl. 5: 3-12.

Myrberg, A. A., Jr., and Fuiman, L.A. 2002. The sensory world of coral reef fishes. Pages 123-148 in P. F. Sale, editor. Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem. Academic Press, San Diego, California.

Nag, T.C. and Sur, R.K. 1992. Cones in the retina of the catfish, *Clarias batrachus* L. – J. Fish Biol. 40: 967-969.

Nicol, A.C. 1963. Some aspects of photoreception and vision in fishes. – Adv. Mar. Biol. 1: 171-208.

Novales, F.I. and Harosi, F.I. 2000. Photoreceptors, visual pigments and ellipsosomes in the killifish *Fundulus heteroclitus*: a microspectrophotometric and histological study. – Vis. Neurosci. 17: 403-420.

Reckel, F., Hoffmann, B., Melzer, R.R., Horppila, J. and Smola, U. 2003. Photoreceptors and cone patterns in the retina of the smelt *Osmerus eperlanus* L. (Osmeridae: Teleostei. – Acta Zool. 84: 161-170.

Taylor, S., Chen, J., Luo, J. and Hitchcock, P. 2012. Light-induced photoreceptor degeneration in the retina of the zebrafish. – Methods Mol. Biol. 884: 247-254.

Taylor, S. Loew, E and Grace, M.S. 2015. Ontogenic retinal changes in three ecologically distinct elopomorph fishes (elopomorpha:teleostei) correlate with light environment and behavior. – Vis. Neurosci. 32: 1-13.

Torisawa, S., Takagi, T., Fukuda, H., Ishibashi, Y., Sawada, Y., Okada, T., Miyashita, S., Suzuki, K. and Yamane, T. 2007. Schooling behaviour and retinomotor response of juvenile Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* under different light intensities. – J. Fish Biol. 71: 411-420.

Vatine, G., Vallone, D., Gothilf, Y., Foulkes, N.S. 2011. It's time to swim! Zebrafish and the circadian clock. FEBS Letters 585: 1485-1494.

Welsh, J.H. and Osborn, C.M. 1937. Diurnal changes in the retina of the catfish *Ameiurus nebulosus.* – J. Comp. Neurol. 66: 349.

*****

How to cite this article:

Abbasi, M. and Shabanipour, N. 2019. Retinal morphology and retinomotor response in Caspian kutum (*Rutilus frisii* subsp. kutum). – Nova Biol. Reperta 5: 356-364.

عباسی، م. و شعبانی‌پور، ن. ۱۳۹۷. ساختار و پاسخ رتینوموتوری شبکیه چشم ماهی سفید. – یافته‌های نوین در علوم زیستی ۵: ۳۶۴-۳۵۶.

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1397.5.4.14.8]
[DOI: 10.29252/nbr.5.4.356]