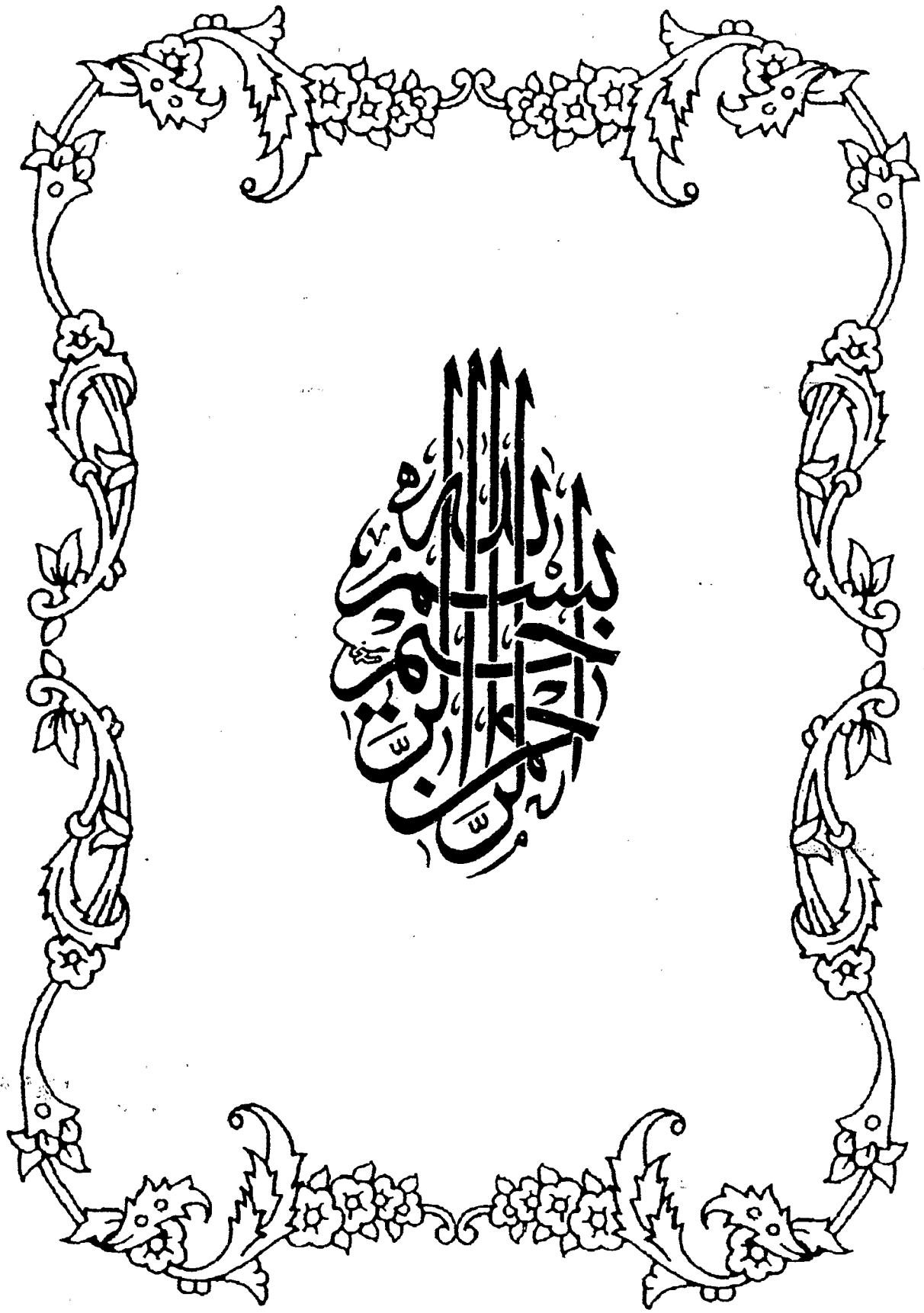


١٤١٥٢٤

دانشگاه گیلان

دانشکده علوم

گروه زیست شناسی

(زیست شناسی دریا-جانوران دریا)

مطالعه مکانیسم دریافت محرک های صوتی و مکانیکی در ماهیان فاقد خط جانبی

از:

محمد گودرزی

۱۳۸۹/۷/۴

استاد راهنما:

دکتر نادر شعبانی پور

مرداد ۱۳۸۸

دانشگاه گیلان

۱۴۱۵۲۴

تقدیم به پدر و مادر نازنینم

تقدیر و تشکر

خدا را شکر می‌گوییم که یاریم کرد تا گامی در راه آموختن بردارم.
بر خود لازم می‌دانم از همه عزیزانی که در مدت تحصیل یاریم نمودند تشکر و قدردانی نماییم بویژه از:
استاد گرامی جناب آقای دکتر شعبانی پور که در این مدت مطالب زیادی در علم و زندگی از ایشان آموختم.
جناب آقای دکتر حیدری که همواره با روی باز پذیرای سوالات اینجانب بودند و هرگز لحظه ای از راهنمایی دریق ننمودند.
آقایان مهندس روضاتی، علوی و گلچین که با خوشرویی و متانت خود درس زندگی به من آموختند.
هم کلاسی ها و هم آزمایشگاهی های گرامی خانم ها زارع، عباسی، اعدلیان، حسینی و بهرامی نژاد که آشنایی و تحصیل علم در کنار ایشان مایه افتخار است.
دوست گرامی، آقای علیرضا سخایی که در این دو سال بهترین دوستم بود و خاطرات بسیار شیرینی از این مدت در کنار ایشان برایم رغم خورد.
دوست گرامی و بسیار عزیزم آقای مسعود محمدی که کمک بسیاری در تهیه این پایان نامه نمودند.
دوستان هم دانشکده ای و هم خوابگاهی که دوری از خانواده و دوستان را برایم تحمل پذیر نمودند.

فهرست مطالب

عنوان **صفحه**

چکیده فارسی ..... د

چکیده انگلیسی ..... ذ

فصل اول / مقدمه

۱-۱دریافت محرک های هیدرودینامیک ۲

۱-۲ اهمیت سیستم خط جانبی ۲

۱-۳ واحد های سازنده ی خط جانبی ۳

۱-۳-۱ سلول های مویی ۳

۱-٤ مقایسه نحوه نموخط جانبی در ماهیان مختلف ۳

۱-٥ تقسیم بندی های خط جانبی ٤

۱-٥-۱ تقسیم بندی نوروماست ها ٤

۱-٥-۲انواع خط جانبی ٥

۱-٦بازسازی واحدهای سازنده خط جانبی (نوروماست ها) ٥

۱-۷تنوع در خط جانبی ٥

۱-۸ تعامل خط جانبی و گوش داخلی ٦

۱-۹ عصب دهی نوروماست های خط جانبی ٦

۱-۱۰ اثر فلس های ماهی بر دریافت های خط جانبی ۷

۱-۱۱ جریان آب از روی بدن ماهی ۷

۱-۱۲ مسیر های عصبی مرکزی برای پردازش داده های خط جانبی ۸

۱-۱۳ رابطه زیستگاه و خط جانبی ۹

۱-۱٤ماهی های فاقد خط جانبی ۱۰

۱-۱٤-۱خانواده Mugilidae ۱۰

۱-۱٤-۱-۱ خانواده Mugilidae در دریای خزر ۱۰

۱-۱٤-۱-۲ ویژگی های مورفولوژیکی ۱۱

۱-۱٤-۱-۳طبقه بندی کفال ماهیان ۱۱

۱-۱٤-۲راسته Atheriniformes ۱٤

۱-۱٤-۳ راسته یCyprinodontiformes ۱٤

۱-۱٤-٤ راسته یStephanoberyciformes ۱٤

۱-۱٤-٥ راسته Notocanthiformes ۱٥

۱-۱٤-٦ راسته ی Synganthiformes ۱٦

۱-۱٤-۷ راسته ی mixiniforms(هگ فیش) ۱٦

۱-۱٤-۷-۱ زیرراسته Muraenoidei ۱٦
۱-۱٤-۸ راسته Saccopharyngiforms ۱٦
۱-۱٤-۹راسته ی Osmeriformes ۱٦
۱-۱٤-۱۰ راسته ی Esociformes ۱۷
۱-۱٤-۱۱ راسته ی Percopsiformes ۱۷
۱-۱٤-۱۲ راسته ی Stephanoberyciformes ۱۷
۱-۱٤-۱۳ راسته ی Beryciformes ۱۸
۱-۱٤-۱٤ راسته ی Scorpaeniformes ۱۸
۱-۱٤-۱۵ راسته یPerciformes ۱۸
۱-۱٤-۱٦ زیرراسته ی Zoarcoidei ۱۸
۱-۱٤-۱٦-۱ زیرراسته ی Gobioidei ۱۹
۱-۱٤-۱۷ زیرراسته ی Psettodoidei ۱۹
۱-۱۵دلایل انتخاب طرح ۱۹

فصل دوم / مواد و روش ها

۲-۱ تهیه نمونه ها ۲۰
۲-۱-۱ انتقال و نگهداری ماهی ها ۲۰
۲-۱-۱-۲ بیهوش کردن ماهی ۲۰
۲-۲ رنگ آمیزی و تهیه مقاطع بافتی ۲۰
۲-۲-۱ رنگ آمیزی حیاتی (vital staining) ۲۰
۲-۲-۲ تهیه غلظت های مختلف متیلن بلو ۲۱
۲-۲-۳ زمان رنگ آمیزی حیاتی ۲۱
۲-۳ بررسی مورفولوژی گوش داخلی ۲۱
۲-۳-۱ آماده سازی نمونه ها ۲۱
۲-۳-۲ خارج کردن گوش داخلی ۲۱
۲-۳ بررسی مورفولوژی کیسه ی شنا ۲۱
۲-۳-۱ تشریح ماهی ۲۱
۲-۵ عکس برداری بااستفاده از میکروسکوپ الکترونی نگاره (SEM) ۲۲
۲-۵-۱ آماده کردن نمونه ها جهت عکس برداری ۲۲
۲-۵-۲ عکس برداری میکروسکوپ الکترونی ۲۲
۲-٦ برش گیری از فلس ها ۲۲
۲-٦-۱ کلسیم گیری ۲۲
۲-٦-۲ آبگیری نمونه ها ۲٤
۲-٦-۳ تهیه بلوک های پارافینی ۲٤
۲-٦-٤ برش گیری از نمونه ها ۲۵
۲-٦-۵ رنگ آمیزی برش های بافتی ۲۵

فصل سوم / نتایج

۳-۱ آناتومی فلس ماهی کفال ۲۷
۳-۱-۱ ناحیه ی تعیین سن ۲۷
۳-۱-۲ ناحیه ی شیار فلس ۲۸
۳-۱-۲-۱ فلس های دارای دو شیار ۲۹
۳-۱-۲-۲ فلس های دارای یک شیار ۳۰
۳-۱-۲-۳ فلس های بدون شیار ۳۲
۳-۱-۳ رشته ی درون شیار فلس کفال ۳۲
۳-۱-٤ ناحیه ی منافذ فلس ۳۵
۳-۱-۵ بخش حاشیه ای فلس ۳۹
۳-۲ سطح فلس کفال ۳۹
۳-۳ برش عرضی از فلس ٤۱
۳-٤ سطح زیرین فلس کفال ٤۲
۳-۵ وجود کانال خط جانبی پیشین بر روی سر کفال طلایی ٤۳
۳-٦ گوش داخلی ٤٤
۳-۷ کیسه شنا ٤۵
۳-۸ اعصاب مرتبط با پوست ماهی کفال ٤٦

فصل چهارم / بحث

٤-۱ سیستم خط جانبی ٤۹
٤-۱-۱ وجود خط جانبی بر روی بدن کفال ۵۰
٤-۱-۲ وجود نوروماست های سطحی در کفال ۵۰
٤-۲ شیارهای روی فلس کفال طلایی ۵۰
٤-۳ اندام های کنترل لایه مرزی ۵۱
٤-٤ گیرنده های عصبی در زیر پوست ۵٤
٤-۵ اثر تلاطم محیط آب و تغذیه بر مورفولوژی خط جانبی ۵۵
٤-٦ اهمیت شنوایی درآب ۵٦
٤-۷ ارتباط ساختار شنوایی و کیسه شنا ۵٦
٤-۸ بررسی مورفولوژی کیسه شنا و رابطه آن با گوش داخلی ۵۹
پیشنهادات ۵۹
منابع ٦۲
ضمائم ۷۰

فهرست شکل ها

شکل۱-۱ تصویر نورومَاست های سطحی و کانالی در*Crassius auratus*..... ٤

شکل ۱-۲ جریان تیغه ای، متلاطم و لایه مرزی حاصل از عبور مایع از روی سطح اجسام ۸

شکل ۱-۳ طبقه بندی تعدادی از گونه های خانواده **Mugilidae**بر اساس مطالعات ژنتیکی..... ۱۲

شکل ۱-٤ طبقه بندی های مورفولوژی و ژنتیکی راسته های **Mugiliform** و **Atriniformes**..... ۱۳

شکل ۳-۱ تصویر فلس ماهی کفال، بزرگنمایی٦,٥x..... ۲٦

شکل ۳-۲ تصویر شماتیک فلس ماهی کفال..... ۲٦

شکل۳-۳ تصویر فلس ماهی کفال. ناحیه خطوط عمر ۲۷

شکل ۳-٤ ناحیه ی شیار فلس کفال با بزرگنمایی ٤۰x..... ۲۸

شکل ۳-٥ محل قرار گرفتن فلس های دو شیاره بر روی بدن کفال..... ۲۸

شکل ۳-٦ شکل شماتیک فلس دو شیاره..... ۲۸

شکل ۳-۷ فلس دارای دو شیار با بزرگنمایی ٤۰x..... ۲۹

شکل ۳-۸ شیار فلس یک شیاره با بزرگنمایی ٤۰x..... ۲۹

شکل ۳-۹ تصویر شماتیک فلس تک شیاره..... ۳۰

شکل ۳-۱۰ فلس دو شیاره در بزرگنمایی ٤۰x..... ۳۰

شکل ۳-۱۱ تصویر شماتیک فلس با شیار y شکل..... ۳۰

شکل ۳-۱۲ فلس فاقد شیار ، جدا شده از ناحیه جانبی بدن کفال در بزرگنمایی ٤۰x..... ۳۱

شکل ۳-۱۳ تصویر شماتیک فلس بدون شیار ۳۱

شکل ۳-۱٤ تصویر شیار فلس کفال و رشته ی درون فلس با بزرگنمایی ٤۰x..... ۳۲

شکل ۳-۱٥ شیار فلس و رشته درون فلس در کفال طلایی با بزرگنمایی٤۰X..... ۳۲

شکل ۳-۱٦ رشته ی درون شیارفلس کفال با بزرگنمایی ۱۰۰X..... ۳۳

شکل ۳-۱۷ تصویرSEM رشته درون شیار فلس و محل اجسام دیسک مانند درون شیار فلس..... ۳۳

شکل ۳-۱۸ تصویر میکروسکوپ الکترونی بخش دیسک مانند درون شیار فلس کفال طلایی ۳٤

شکل ۳-۱۹ تصویر میکروسکوپ الکترونی بخش دیسک مانند درون شیار فلس کفال ۳٤
شکل ۳-۲۰ نمای پشتی فلس- تصویر SEM سطح فلس کفال طلایی ، محل منافذ روی فلس ۳۵
شکل ۳-۲۱ نمای پشتی فلس- منافذ سطح فلس کفال طلایی، رنگ آمیزی با متیلن بلو، ۳۵
شکل ۳-۲۲ دهانه یکی از منافذ سطح پشتی فلس کفال در عکس برداری میکروسکوپ الکترونی نگاره ۳٦
شکل ۳-۲۳ سطح پشتی فلس- تصویر شماتیک مسیر عبور آب بین فلس وغشای زیر فلس ۳٦
شکل ۳-۲٤ سطح پشتی فلس- رشته های نشان دهنده جریان متیلن بلو در زیر فلس ۳۷
شکل ۳-۲۵ سطح زیرین فلس -رشته متیلن بلو در سطح زیرین فلس- دهانه منفذ فلس ۳۷
شکل ۳-۲٦ تصویر حاشیه فلس کفال در بزرگنمایی٤۰X ۳۸
شکل ۳-۲۷ فلس کفال جوان در بزرگنمایی ٤۰Xبا نور پردازی از پایین و کنار ۳۹
شکل ۳-۲۸ سطح پشتی فلس- اجسام رنگدانه ای سطح فلس کفال جوان ۳۹
شکل ۳-۲۹ سطح پشتی فلس کفال جوان. بزرگنمایی ۱۰۰X .اجسام رنگدانه ای ستاره ای شکل ٤۰
شکل ۳-۳۰ برش عرضی از فلس ماهی کفال رنگ آمیزی هماتوکسیلین-ائوزین ٤۰
شکل ۳-۳۱ برش عرضی فلس- منفذ فلس ٤۱
شکل ۳-۳۲ تصویر شماتیک وضعیت قرار گرفتن فلس کفال در پوست ٤۱
شکل ۳-۳۳ برش عرضی از قسمتی از بدن کفال(فلس و ماهیچه) ٤۱
شکل ۳-۳٤ غشاء پوشش دهنده سطح زیرین فلس. بزرگنمایی ۲X ٤۱
شکل ۳-۳۵ سرکفال طلایی (*Liza aurata*) قبل از رنگ آمیزی با متیلن بلو ٤۲
شکل ۳-۳٦ سر کفال طلایی پس از رنگ آمیزی با متیلن بلو ٤۲
شکل ۳-۳۷ تصویر شماتیک سر کفال طلایی وکانال های روی سر ٤۲
شکل ۳-۳۸ گوش داخلی کفال طلایی در بزرگنمایی٦,۵X ٤٤
شکل ۳-۳۹ کیسه شنای ماهی کفال ٤٤
شکل ۳-٤۰ کیسه شنا پس از برداشتن پرده صفاق ٤۵
شکل ۳-٤۱ تصویر شماتیک کیسه شنای ماهی کفال ٤۵

شکل ۳-۴۲ انشعاب های عصبی در زیر پوست کپور. بزرگنمایی ۱۶X ۴۶

شکل ۳-۴۳ های عصبی در زیر پوست کفال. بزرگنمایی۱۶X ۴۶

شکل۴-۱ تصویر شماتیک دیواره بدن ماهی Ruvettus ۵۳

چکیده

مکانیسم دریافت محرک‌های صوتی و مکانیکی در ماهیان فاقد خط جانبی

محمد گودرزی

در ماهی‌ها خط جانبی، دریافت محرک‌های مکانیکی، الکتریکی را بر عهده دارد. ماهیان فاقد خط جانبی (لااقل به طور ظاهری) مانند کفال، به طور قطع مکانیسم‌های مشابه یا متفاوت دیگری در دریافت محرک‌های فوق به کار می‌برند. صدا نیز با توجه به اهمیت آن برای جانور توسط مکانیسم‌ها و اندام‌های متفاوت شناسایی می‌شود. وجود یا عدم وجود نوروماست‌های سطحی (Superficial) و نوروماست‌های کانالی (Canal Neuromasts) که گیرنده‌های اولیه تحریکات مکانیکی در ماهی‌ها هستند، به همراه خصوصیات هیدرودینامیک فلس‌های کفال طلایی (*Liza aurata*) به وسیله تکنیک‌های میکروسکوپ الکترونی نگاره و رنگ آمیزی حیاتی با استفاده از متیلن بلو مورد بررسی قرار گرفت. همچنین آناتومی کیسه شنا و گوش داخلی و نحوه ارتباط احتمالی آنها با یکدیگر مطالعه گردید. در مطالعات میکروسکوپ نوری و الکترونی هیچ نوروماست سطحی بر روی فلس‌های ناحیه تنه مشاهده نشد اما در رنگ آمیزی با متیلن بلو، کانال‌های خط جانبی پیشین بر روی سر نمایان گردیدند. به علاوه مطالعه فلس کفال وجود منافذی را بر روی آن و شبکه گسترده‌ای از اعصاب در زیر پوست نشان داد که آب دریا می‌تواند از طریق این منافذ به فضای زیر فلس راه یابد. ورود و خروج آب به فضای زیر فلس می‌تواند در تثبیت لایه مرزی و وجود شبکه گسترده عصبی در زیر پوست می‌تواند در دریافت محرک‌های مکانیکی نقش داشته باشد. مطالعه آناتومی کیسه شنا نشان داد کیسه شنای کفال دارای بیرون زدگی‌هایی به سمت گوش داخلی است که این بیرون زدگی‌ها تا نزدیکی گوش داخلی ادامه می‌یابند و احتمالا در افزایش گستره شنوایی و همچنین دقت شنوایی نقش دارند. گوش داخلی کفال نیز به دقت از جمجمه خارج گردید، گوش داخلی دارای ساجیتای نسبتا بزرگی است که نشان دهنده اهمیت آن در دریافت محرک‌های شنوایی این ماهی است.

کلید واژه‌ها: کفال طلایی، *Liza aurata*، نوروماست سطحی، نوروماست کانالی، گوش داخلی، کیسه شنا، لایه مرزی

Abstract

Investigation on mechanical and acoustic receiving mechanism in fish without lateral line

Mohammad Goudarzi

In bony fishes lateral line receives mechanical, electrical stimuli. Fish without lateral line (at least superficially) like Mullet undoubtedly apply similar or different mechanisms to receive such stimuli. Sound also can be detected by various organs and mechanisms based on its importance by the fish. Presence of superficial and canal neuromasts which are primary receptors of mechanical stimuli and also hydrodynamic features of Golden Grey Mullet*(Liza aurata)* scales were investigated with Scanning Electron Microscopy and Vital staining. Anatomical examinations were also performed to detect probable connection between inner ear and swim bladder. There was not any superficial neuromast revealed by light and electron microscopy studies but in vital staining with Methylene Blue anterior lateral line canals on head region was observed. Scales showed pores leading to an under space filled with water and an extended web of nerves under skin which are effective in a sustained boundary layer and to detect mechanical stimuli, respectively. Anatomical studies of swim bladder showed projections that extended closely to inner ear and seem to be useful to increase hearing frequency and clarity range. Inner ear was dissected out, Sagita is somehow large and presents an important role in sound detection.

Key words: Golden Gray Mullet, *Liza aurata*, Superficial neuromasts, Canal neuronasts, Inner ear, Swim bladder, Boundary layer.

مقدمه

مقدمه

۱-۱ دریافت محرک‌های هیدرودینامیک

حرکت جانوران آبزی باعث جابه جایی آب و نوساناتی در فشار می‌گردد که مجموعه آنها محرک‌های هیدرودینامیک نامیده می‌شوند [Kalmijn, ۱۹۸۹]. در نتیجه محرک‌های هیدرودینامیک به طور مداوم در طبیعت آبی وجود دارند و پیام‌های حسی متنوعی ایجاد می‌کنند. شاید به همین دلیل است که در اکثر جانوران آبزی، سیستم‌های حسی برای دریافت حرکات آب، نوسانات فشار ویا هر دو نمو پیدا کرده است [Bleckmann, ۱۹۹٤]. در ماهیان غضروفی، استخوانی و دوزیستان آبزی به این سیستم، خط جانبی گفته می‌شود. در اغلب گونه‌های ماهی بخش‌هایی از خط جانبی از سطح خارجی بدن به صورت ردیفی از منافذ کوچک بر روی سر و تنه دیده می‌شود. بر اساس نوشته‌های Parker[۱۹۰٤]این منافذ اولین بار توسط Stennon [۱٦٦٤]توصیف گردیده اند. [Coombs et al. ,۱۹۸۹; Lannoo,۱۹۸۷; Blaxter,۱۹۸۷; Dijkgraaf ,۱۹٦۲; Northcutt,۱۹۹۲; Webb, ۱۹۸۹a]

۱-۲ اهمیت سیستم خط جانبی:

ماهیان زنده حدود ۲۵۰۰۰ گونه دارند که تقریبا ٥۰٪ کل مهره داران را تشکیل می‌دهند. ماهی‌ها در گستره وسیعی از زیستگاه‌های آبی مانند اعماق دریا، استخرهای جزر و مدی، جویبارهای با جریان‌های تند، حوضچه‌های آب شیرین و دریاچه‌های بزرگ زندگی می‌کنند. به اندازه‌ی تنوع این زیستگاه‌ها، سیستم‌های حسی ماهی‌ها نیز متنوع است. ماهی‌ها ممکن است واجدیا فاقد سیستم‌های بینایی و شنوایی نمویافته باشند. آنها می‌توانند دارای حس بویایی و همچنین چشایی قوی باشند ویا قادر به تشخیص منابع الکتریکی زنده و غیر زنده باشند. بدون توجه به وجودیا عدم وجود این سیستم‌ها، تمامی ماهی‌های غضروفی و استخوانی دارای سیستم مکانیکی خط جانبی هستند[Northcutt,۱۹۸۹]. سیستم خط جانبی در ماهیان، حرکت در میدان نزدیک (near field) حاصل از حرکت خود جانور و جریان‌های آب اطراف را دریافت می‌کند [Denton and Gray , ۱۹۸۳; Bleckmann, ۱۹۹۳; Montgomery et al., ۱۹۹٥; Coombs et al., ۱۹۹٦]

۱-۳ واحدهای سازنده‌ی خط جانبی:

خط جانبی از اندام‌های حسی بنام نوروماست تشکیل شده است که این اندام‌ها با الگویی که برای هر گونه اختصاصی است بر روی سر و تنه پراکنده شده اند. نوروماست‌ها با مهاجرت سلول‌های اولیه (primordial) که از صفحات پیش و پس چشمی منشاء گرفته و مسیرهای مشخصی را بر روی سر و بدن دنبال می‌کنند، تشکیل شده است.

نوروماست‌های خط جانبی از سلول‌های مویی(Hair cell)، سلول‌های پشتیبان (Support cells) و سلولهای جبه (Mantle cells) تشکیل شده اند که‌یک نوروماست را از بافت اطراف آن متمایز می‌سازند. سلول‌های مویی از لحاظ مورفولوژی به سلولهای درون دستگاه شنوایی مهره داران شباهت دارند [Flock and Wersal,۱۹٦۲]. درون هر نوروماست سلول‌های مویی وجود دارند که دارای دو جهت گیری متقابل نسبت به هم هستند.

۱-۳-۱ سلول‌های مویی:

سلول‌های مویی گیرنده‌های جابه جایی آب هستند. جابه جایی دسته‌های مژه به سمت کینوسیلیوم باعث دپلاریزاسیون سلول‌های مویی و جابه جایی در جهت مخالف باعث هیپرپلاریزاسیون سلول‌های مویی می‌گردد [Kroese and Van Netten,۱۹۸۹]. سلول‌های مویی به تغییرات جریان آب حساس هستند، درحالیکه سلول‌های پشتیبان کاپولای ژلاتینی دسته‌های مژه‌ای سلول‌های مویی را ترشح می‌کنند. کل این سیستم قادر است حرکات آب را تا فاصله‌ی مشخصی از ماهی دریافت کن[Partridge and Pitcher, ۱۹۸۰] . دسته‌های مژه‌ای سلول‌های مویی(Hair cells) درون‌یک کاپولای ژلاتینی احاطه شده اند که مژه‌های سلول‌های مویی را با آب اطراف بدن ماهی ویا مایع درون کانال خط جانبی، مرتبط می‌سازد. طول و شکل در روی بدن‌یک جانور و همچنین در گونه‌های مختلف کاپولا ممکن است بسیار متفاوت باشد [Teyke, ۱۹۹۰]. با کمی استثناء که مهمترین آنها لامپری‌ها هستند که فاقد کاپولا می‌باشند[Yamada ,۱۹۷۳]، تقریبا تمام مهره دارانی که سیستم خط جانبی دارند دارای کاپولا هستند. اعتقاد بر این است که این سیستم در ابتدایی ترین مهره داران، احتمالا زمانی پیش از اردوویسین بوجود آمده است[Elliot et al .,۱۹۹۱].

۱-٤ مقایسه نحوه نموخط جانبی در ماهیان مختلف:

از بین ماهیان حلق استخوانی(Otsariophysan) دو گونه ماهی به نام‌های گورخر ماهی(*Danio rerio*) و دیگری ماهی کورغارزی(*Astyanax fasciatus*) که خط جانبی نمویافته‌ای دارند، مورد مقایسه قرار گرفته اند. در جنین گورخر ماهی خط جانبی پسین از پنج نوروماست که در طول میوسپتوم‌های افقی ردیف شده اند درست شده است. دویا سه

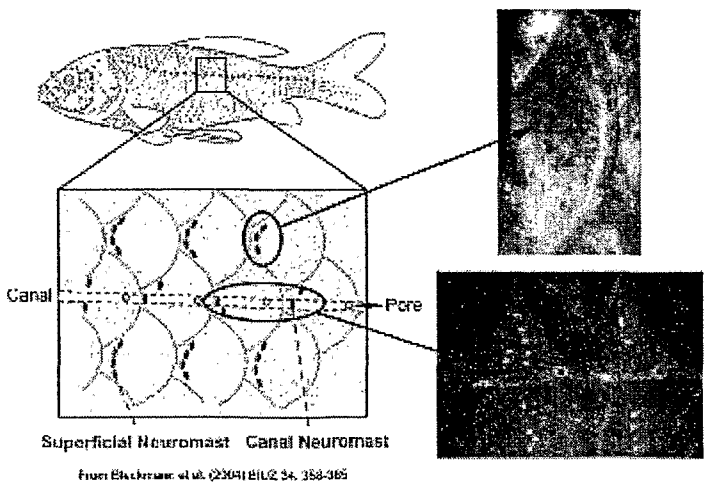
نوروماست انتهایی هم در نزدیکی دم وجود دارد[Metcalfe, ۱۹۸۵]. به جز سه نوروماست انتهایی که در ناحیه عقبی و بخش بندی نشده‌ی دم قرار دارند، سایر نوروماست‌های خط جانبی پسین در لبه جلویی بخش‌های میومری تشکیل می‌شوند و فاصله‌ی نوروماست‌های پشت سر هم به طور متوسط پنج سومیت است [Gompel et al.,۲۰۰۱]. در ماهی کورغارزی که سیستم گسترده‌ای از نوروماست‌های سطحی همه ی بدن را می‌پوشاند نیز خط جانبی پسین جنینی کاملا مشابه با گورخر ماهی است[Sepade et al.,۲۰۰۲]. نتایج مطالعات نشان می‌دهد که الگوی تشکیل خط جانبی جنینی دریک ماهی Atheriniform بنام Medake (*Oriz latipes*) نیز مشابه الگوی ماهی‌های Ostariophysan می‌باشد. با این تفاوت که سلول‌های بنیادی اولیه(primordium) هشت تا ده گروه سلول اولیه در طول میوسپتوم‌های افقی بر جای می‌گذارند. بنابراین هرچند این ماهی‌ها در هنگام بلوغ، خط جانبی بسیار متفاوتی دارند اما الگوی خط جانبی جنینی آنها بسیار مشابه است.

۱-۵ تقسیم بندی‌های خط جانبی:

۱-۵-۱ تقسیم بندی نوروماست‌ها:

نوروماست‌ها بر اساس محل قرارگیریشان به دو نوع تقسیم می‌شوند:

نوروماست‌های سطحی (Superficial neuromasts) که برروی اپیدرم فلس‌های تغییرشکل‌یافته دیده می‌شوند و نوروماست‌های کانالی(Canal neuromasts) که در کانالی در زیر اپیدرم محصور شده اند.



شکل۱-۱ تصویر نوروماست‌های سطحی و کانالی در*Crassius auratus*

۱-۵-۲ انواع خط جانبی:

چهار مدل کلی خط جانبی در ماهیان تلئوست شناخته شده است[Coombs et al., ۱۹۸۸; Webb, ۱۹۸۹]:

۱) ساده (simple)

۲) منشعب (branched)

۳) عریض شده (widened)

٤) کاهش‌یافته (reduced)

کانال‌های منشعب‌یک عنصر مشترک در خط جانبی بسیاری از الاسموبرانش‌ها، ماهیان باله شعاعی اولیه و ماهیان استخوانی پیشرفته است [Coombs et al.,۱۹۸۸]. مطالعات فیزیولوژیک بر روی کانال تنه‌ی Black prickleback با نام علمی *Xiphister atropurpureus* نشان می‌دهد که کانال‌های منشعب باعث کاهش سیگنال‌های با فرکانس پایین و در عین حال افزایش میدان دریافت (receptive field) می‌گردد [Bleckmann and Munz, ۱۹۹۰].

Denton and Gray [۱۹۸۸] مدلی پیشنهاد کردند که براساس این مدل باریک شدن کانال مانند فیلتری در برابر عبورشدید(highpass) عمل می‌کند. این فیلتر فرکانس‌های پایین را کاهش و فرکانس‌های بالاتر را افزایش می‌دهد. علت این فیلترکردن احتمالا تمایلات زیستی (Biological interest)می‌باشد.

۱-٦ بازسازی واحدهای سازنده خط جانبی (نوروماست‌ها):

اعتقاد بر این است که ماهی‌ها و دوزیستان قادرند سلول‌های نوروماست را بازسازی کنند، در ماهی‌ها تقسیم شدن این سلول‌ها پس از مرحله جنینی در خط جانبی مارماهی اروپایی *Anguilla anguilla* و پروانه ماهی *Pontodin buckholzi* به اثبات رسیده است [Jorgensen , ۱۹۹۱].

۱-۷ تنوع در خط جانبی:

به نظر میرسد خط جانبی از مهم ترین سیستم‌های حسی در ماهیان است. در بسیاری از ماهی‌ها نوروماست‌های سطحی درون حفره ویا بر روی پایه‌هایی بالاتر از سطح پوست قرار دارند. نه تنها طرح، چینش و تعداد نوروماست‌های سطحی بلکه طرح و تعداد نوروماست‌های کانالی نیز در ماهیان مختلف و حتی در گونه‌های بسیار نزدیک می‌تواند بسیار متفاوت باشد [Coombs et al., ۱۹۸۸; Webb, ۱۹۸۹a]. ماهی‌های با سیستم کانالی کاهش‌یافته معمولا در تعداد نوروماست‌های سطحی افزایش نشان می‌دهند[Coombs et al., ۱۹۸۸].

تنوع کانالهای خط جانبی، تعداد، عرض کانال، تقسیم بندی درون کانال، تعداد، اندازه و جایگاه منافذ کانال را شامل می‌گردد[Coombs et al., ۱۹۸۸; Webb, ۱۹۸۹b]. به احتمال فراوان این تنوع مورفولوژیکی دارای اثرات کاربردی نیز می‌باشد که تحقیق بر آنها ادامه دارد. در بسیاری از ماهی ها تفاوت‌های چشمگیری بین بخش‌های مختلف خط جانبی، به عنوان مثال سر و تنه در بسیاری از ماهی‌های سطح خوار و پشتی و جانبی در سفره ماهی‌ها وجود دارد، این تفاوتها بینانگر آن است که بخش‌های مختلف سیستم خط جانبی بر روی بدن‌یک جانور ممکن است عملکردهای متفاوتی داشته باشند[Denton and Gray, ۱۹۸۸].

خط جانبی دارای دو بخش اصلی است :

الف :خط جانبی پیشین(Anterior Lateral Line) که بر روی سر پراکنده شده است و

ب: خط جانبی پسین(Posterior Lateral Line) که بر روی تنه و دم پراکنده است.

خط جانبی پیشین و پسین بیشتر در موقعیت قرار گرفتن نورون‌های حسی شان با هم متفاوتند. نورون‌های خط جانبی پیشین به صورت دسته‌هایی در گانگلیون‌های پیش چشمی(preotic) و نورون‌های خط جانبی پسین در ناحیه گانگلیون‌های پس چشمی(postotic) ، قرار گرفته اند[Northcutt, ۱۹۸۹]. این دو بخش همچنین در محل بیرون زدگی‌های حسی شان (sensory projections) در مغز پسین (Hind brain) با هم تفاوت دارند [McCormick, ۱۹۸۹].

۱-۸ تعامل خط جانبی و گوش داخلی:

ماهی‌ها قادر به دریافت لرزش‌های با فرکانس پایین توسط گوش داخلی و خط جانبی هستند. با اینحال اهمیت نسبی این سیستم‌ها در رفتار طبیعی ماهی هنوز مشخص نیست. به‌طور سنتی خط جانبی به عنوان دریافت کننده‌ی لرزش‌های بافرکانس بسیار پایین در آب در نظر گرفته می‌شود، درحالیکه دریافت صوت در بخش فوقانی دامنه‌ی قابل دریافت، به گوش داخلی نسبت داده می‌شود [Sand,۱۹۸٤]، بااینحال گوش داخلی ممکن است حتی در دریافت فرکانس‌های کمتر از ۱ هرتز نیز نقش داشته باشد

۱-۹ عصب دهی نوروماست‌های خط جانبی:

نوروماست‌های خط جانبی توسط اعصاب آوران عصب دهی می‌شوند. به علاوه نوروماست‌های خط جانبی می‌توانندیک عصب وابران نیز دریافت کنند[Munz,۱۹۸۹]. به طور کلی نوروماست‌های کانالی نسبت به نوروماست‌های سطحی با رشته‌های عصبی بیشتری عصب دهی می‌شوند.

در ماهی‌های سیچلیدیک رشته آوران ممکن است به بیش ازیک نوروماست متصل باشد. این رشته‌ها دویا چند نوروماست سطحی مجاور را عصب دهی می‌کنند، اما هیچ گاه‌یک نوروماست کانالی را به همراه‌یک نوروماست سطحی عصب دهی نمی‌کنند[Munz, ۱۹۸۹].یک عصب آوران منفرد تنها سلول‌های مویی دارای جهت مشابه را عصب دهی می‌کند، حتی اگر این فیبرهای عصبی به بیش ازیک نوروماست متصل باشند[Munzz, ۱۹۸۵].

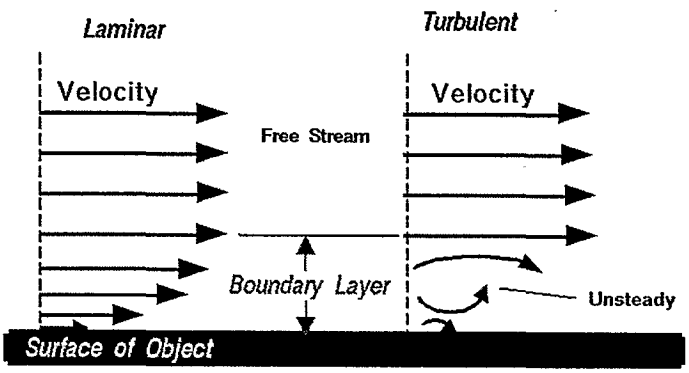
۱-۱۰ اثر فلس‌های ماهی بر دریافت‌های خط جانبی:

براساس حساسیت جهت دار سلول‌های مویی و الگوی عصب دهی نوروماست‌های خط جانبی، می‌بایست حدود٪۵۰ اعصاب آوران حساس به جریان اولیه افزایش و ٪۵۰ در فعالیت عصبی خود کاهش نشان دهند. بااینحال این امر ثابت نشده است زیرا تخلیه تقریبا همه اعصاب آوران حساس به جریان (flow-sensitive) در مواجهه با جریان‌یک طرفه، افزایش می‌یابد[Engelmann et al., ۲۰۰۰, ۲۰۰۲; Voigt et al., ۲۰۰۰]، علاوه بر این اگر جهت جریان آب معکوس شود اعصاب آوران اولیه با افزایش در فعالیت عصبی شان به پاسخ دادن ادامه می‌دهند. یک توضیح احتمالی برای این‌یافته احتمالا فلس‌های ماهی می‌باشند که اگر در معرض جریان آب قرار داشته باشند ریزگردابه‌هایی تولید می‌کنند که بدون توجه به جهت جریان، نوروماست‌های خط جانبی را تحریک می‌کنند [Engelmann et_al., ۲۰۰۲].

۱-۱۱ جریان آب از روی بدن ماهی

مهم ترین نیرویی که از طرف آب بر بدن ماهی وارد می‌گردد از ویسکوزیتی ویا به عبارتی چسبندگی مولکول‌های آب حاصل می‌گردد. هنگامی که ماهی در آب به پیش می‌رود، آب تمایل دارد تا به سطح بدن ماهی بچسبد، از اینرو لایه نازکی از آب بر روی بدن ماهی تشکیل می‌شود که به آن لایه مرزی(Boundary layer) می‌گویند. بین آب ساکنی که به همراه ماهی به جلو برده می‌شود و آبی که به صورت آزاد از روی بدن ماهی می‌گذرد اختلاف سرعت شدیدی وجود دارد که این اختلاف سرعت منجر به کشش اصطکاکی (D_{sf})(Friction drag) شدیدی بر روی پوست می‌گردد. ضخامت لایه مرزی به فاصله بین سطح جسم تا نقطه‌ای که سرعت جریان عبوری از روی جسم ٪۹۹سرعت آب آزاد اطراف بدن است، اطلاق می‌شود. کشش اصطکاکی و ضخامت لایه مرزی اصلی ترین خصوصیات لایه مرزی می‌باشند که بستگی به نسبت نیروهای چسبندگی(Viscous) و اینرسی (Inertial) وارد بر بدن ماهی ویا هر جسم دیگری که در آب حرکت می‌کند دارد. این نسبت به وسیله عدد رینولدز بیان می‌شود. عدد رینولدزیک عدد بدون بعد است و دانستن این عدد ایده خوبی درباره الگوی جریان آب در اطراف جسم مورد نظر به ما می‌دهد. در عدد رینولدزهای پایین (پایین تر از ۵×۱۰^{۵}) نیروی چسبندگی غالب و

لایه مرزی اطراف بدن تیغه‌ای(Laminar) خواهد بود و در عدد رینولدزهای بالا (بالاتر از ۵×۱۰^{۶})نیروی اینرسی مهم تر خواهد بود و جریان درون لایه مرزی، جریان متلاطم (turbulent)خواهد بود. لارو ماهی‌ها در عدد رینولدز پایین تری شنا می‌کنند و لایه مرزی اطراف بدن آنها معمولا تیغه‌ای است (سرعت مایع درون لایه مرزی به طور تدریجی تغییر می‌کند). هرچه سرعت بیشتر و اندازه ماهی بزرگتر باشد عدد رینولدز بزرگتر خواهد بود و جریان اطراف بدن ماهی به سمت متلاطم شدن پیش خواهد رفت. وقتی سطحی در معرض جریان قرار می‌گیرد، جریان در لبه جلویی جسم تیغه‌ای خواهد بود و هر چه به سمت عقب می‌رویم جریان به سمت متلاطم شدن پیش می‌رود، نقطه تبدیل جریان تیغه‌ای به متلاطم به میزان صاف بودن سطح جسم بستگی دارد. لایه مرزی تیغه‌ای به هر شیب فشار مخالف، حاصل از ناصاف بودن سطح بسیار حساس است و به زودی دچار جداشدگی می‌گردد. جداشدگی مناطق پرفشار و کم فشار و گردابه‌هایی ایجاد می‌کند که در برابر حرکت رو به جلوی جسم مقاومت ایجاد می‌کنند (سایت سازمان NASAwww.grc.nasa.gov).



شکل ۱-۲جریان تیغه‌ای، متلاطم و لایه مرزی حاصل از عبور مایع از روی سطح اجسام

۱-۱۲ مسیرهای عصبی مرکزی برای پردازش داده‌های خط جانبی:

اطلاعات خط جانبی پیرامونی (peripheral) حداقل از طریق سه جفت از اعصاب خط جانبی وارد بصل النخاع می‌گردد که شامل دو عصب خط جانبی پیشین (ALLN)(Anterior Lateral Line Nerve) که اطلاعات نوروماست‌های سر و دو عصب خط جانبی پسین (PLLN)(Posterior Lateral Line Nerve)که اطلاعات حاصل از نوروماست‌های تنه را منتقل می‌کنند [Northcutt,۱۹۸۹; Reiner and Northcutt ,۱۹۹۲] می‌باشد.یک جفت از اعصاب میانی خط جانبی هم بعضی از نوروماست‌های سطحی و کانالی را درست در پشت چشم‌ها عصب دهی می‌کنند [Norris, ۱۹۲۵; Allis, ۱۹۸۹; Puzdrowski, ۱۹۸۹; Song, ۱۹۸۹; Bleckmann et al., ۱۹۹۱; Song and Northcutt, ۱۹۹۱]. از روی الگوی پایانه‌های عصبی اعصاب آوران خط جانبی اینگونه برداشت می‌شود که فعالیت هر فیبر منفرد به مناطق