دانشگاه هرمزگان

دانشکده علوم و فنون دریایی

گروه شیلات

پایان نامه برای دریافت درجهٔ کارشناسی ارشد در رشتهٔ بوم‌شناسی آبزیان

عنوان:

بررسی روند تکامل گناد در ماهی *Abudefduf vaigiensis* از دیدگاه بافت‌شناسی و هورمونی واقع در ساحل شمالی جزیره قشم

استاد راهنما :

دکتر احمد نوری

استاد مشاور :

دکتر میرمسعود سجادی

نگارش:

زهرا سلطانزاده

اسفند 1392

تأییدیه هیات داوران جلسه دفاع از پایان نامه

اعضای هیئت داوران، نسخه نهائی پایان‌نامه خانم زهرا سلطانزاده را با عنوان "بررسی روند تکامل گناد در ماهی *Abudefduf vaigiensis* از دیدگاه بافت‌شناسی و هورمونی واقع در ساحل شمالی جزیره قشم"

از نظر فرم و محتوی بررسی نموده و پذیرش آن را برای تکمیل درجه کارشناسی/ کارشناسی ارشد تأیید می‌کند.

اعضای هیئت داوران	نام و نام خانوادگی	رتبه علمی	امضاء
استاد راهنما			
استاد مشاور			
استاد ممتحن خارجی			
استاد ممتحن داخلی			
نماینده تحصیلات تکمیلی			

تقدیم به

انگیزه‌های زندگیم

پدر، مادر و خواهرم

و

همراه همیشگی

همسرم

چکیده

ماهی (*Abudefduf vaigiensis*) متعلق به خانواده (Pomacentridae) و زیرخانواده (Pomacentrinae) است. این خانواده معمولاً به damselfishes و anemonefishes معروف هستند. مطالعه حاضر به منظور بررسی روند تکامل گناد ماهی *Abudefduf vaigiensis* با استفاده از مشاهدات بافت‌شناسی و آنالیز هورمون‌های جنسی به صورت ماهیانه و به مدت یکسال (از فروردین ماه 1391 تا اسفند ماه 1391) در ساحل شمالی جزیره قشم انجام شد. نتایج حاصل از بررسی‌های صورت گرفته نشان داد میزان هورمون‌های جنسی مرتبط همگام با شاخص‌های تولیدمثلی افزایش یافته و دارای دو پیک بوده که نشان دهنده دو بار تخم‌ریزی در طول سال برای گونه مذکور می‌باشد بطوریکه نتایج بافت‌شناسی نیز این ادعا را اثبات می‌کند. همچنین میانگین بیشترین و کمترین میزان هورمون‌های تستوسترون و استرادیول در جنس ماده به ترتیب 3/243 در آبان ، 1/433 نانوگرم بر میلی‌لیتر در بهمن ماه، 1899 در مهر ماه و 406/11 پیکوگرم بر میلی‌لیتر در دی ماه بوده است. مقدار هورمون تستوسترون در جنس نر نیز در مهرماه با 2/467 بیشترین و در بهمن‌ماه با 1/57 کمترین مقدار را داشته است. با توجه به نتایج پیک اصلی تخم‌ریزی ماهی *Abudefduf vaigiensis* در بهار بوده و پیک کوچکتری در فصل پاییز مشاهده گردید. همچنین با توجه به اینکه در برش‌های بافتی تهیه شده از تخمدان، سلول‌های مراحل مختلف همزمان با هم قابل مشاهده بودند می‌توان نتیجه گرفت که مکانیسم تخم‌ریزی در این ماهی به صورت Batch spawning است.

کلمات کلیدی: جزیره قشم، تکامل گناد، *Abudefduf vaigiensis* ، Pomacentridae

تقدیر و تشکر

پروردگار را سپاس می‌گویم که در تمام مراحل زندگی پشتیبانم بوده و مرا در اتمام این پروژه یاری رساند.

در این جا لازم میدانم از خانواده عزیزم که با حضور همیشگی‌شان موجب دلگرمی و حمایت اینجانب بوده‌اند و بی‌شک اکنونم حاصل زحمات و پشتیبانی همه‌جانبه آن‌ها بوده است کمال سپاس و قدردانی را به عمل آورم.

همچنین از اساتید راهنما و مشاور آقایان احمد نوری و میر مسعود سجادی جهت راهنمایی در زمینه پایان نامه تشکر به عمل می‌آورم. از آقایان پرگر، سرپرست، جهاندار و ناصری جهت همکاریهای بی‌دریغ در امر نمونه برداری کمال تشکر را دارم، مطمئناً بدون کمک ایشان تهیه نمونه امکان‌پذیر نبود. از آقای دکتر مهدی هدایتی و همکاران گرانقدرشان،آقای دکتر احمدی،آقای مهندس سلطانی، آقای دکتر محسن صفایی،آقای مهندس عیسی کمالی، آقای مهندس محمد پاخیره‌زن، خانم فائقه خشنود نهایت سپاس را دارم. همچنین از دوستان عزیزم خانم‌ها مینا ایزدی، ساجده بلوچی، نسترن غلامی، راضیه سواری و پروانه مقدم جهت همکاری و همراهی‌شان متشکرم. در پایان از کلیه عزیزانی که مرا در امر پایان نامه به هر شکل یاری رساندند نهایت سپاس و قدردانی را داشته و موفقیت و سلامتی را برایشان آرزومندم.

فهرست مطالب:

فصل اول: مقدمه و کلیات

1-1-توضیح مساله 4

2-1- اهمیت تحقیق..... 6

3-1- اهداف تحقیق..... 6

4-1- فرضیات تحقیق..... 7

5-1- تولید مثل در ماهیان..... 7

6-1- عوامل مؤثر بر تولید مثل ماهیان..... 8

7-1- انواع توسعه گنادی..... 10

8-1- مراحل مختلف رشد تخمک 12

10-1-گونه مورد بررسی..... 14

فصل دوم: پیشینه تحقیق

1-2- پیشینه..... 22

فصل سوم: مواد و روش‌ها

1-3- عملیات میدانی 25

1-1-3- منطقه مورد مطالعه..... 25

2-1-3- نحوه نمونه‌برداری 27

2-3- عملیات آزمایشگاهی..... 28

2-2-3- بافت شناسی 29

3-3- آنالیز هورمونها 32

3-4- تجزیه و تحلیلهای آماری 33

4-2- نتایج مربوط به بررسی های هورمونهای سنجیده شده 37

4-4- نتایج مربوط به بررسیهای بافت شناسی.....52

فصل پنجم: بحث

5-1- بررسی تغییرات هورمونی مؤثر در روند تکامل گنادها 57

5-2- بررسی ارتباط بین شاخصهای تولیدمثلی و رسیدگی جنسی 59

5-3- بررسی روند تغییرات ساختاری گنادها در طی فصول مختلف 60

فهرست جداول

جدول4-1- میانگین وزن و طول استاندارد در نمونههای ماده و نر در 12 ماه سال.....35
جدول 4-8- میزان ضریب رشد گناد در 12 ماه سال در جنس نر.....۴۰
جدول 4-9- میزان ضریب رشد کبد در 12 ماه سال در جنس ماده.....۴۴
جدول 4-10- میزان ضریب رشد کبد در 12 ماه سال در جنس نر.....46

فهرست تصاویر

شکل1-1- جنین ماهی Abudefduf، 12 ساعت قبل از بیرون آمدن از تخم.....17
شکل1-2- لارو ماهی Abudefduf 12 ساعت بعد از درآمدن از تخم.....18
شکل1-3- محدوده پراکنش ماهی *Abudefduf vaigiensis* در آبهای جهان 18
شکل1-4- ماهی *Abudefduf sexfasciatus* (1)، *Abudefduf sordidus* (2)، *Abudefduf vaigiensis* (3).....19
شکل 3-1- نقشه هوایی سایت نمونهبرداری، جزیره قشم 26
شکل3-3- سایت نمونهبرداری، جزیره قشم 28
شکل2-4- ماهی *Abudefduf vaigiensis*.....29
شکل 3-5- چند نمونه بافت قالبگیری شده با پارافین 30
شکل3-6- دستگاه میکروتوم، استفاده شده برای برش بافتها 31
شکل 3-7- مراحل متوالی رنگآمیزی 32
شکل 3-8- گسترش تهیه شده از چند نمونه بافت روی لام.....32
شکل 4-1- مرحله یک رسیدگی تخمدان ماهی *Abudefduf vaigiensis*.....51
شکل 4-2- مرحله دوم رسیدگی تخمدان ماهی *Abudefduf vaigiensis*.....51
شکل 4-3- مرحله سوم رسیدگی تخمدان ماهی *Abudefduf vaigiensis*.....52
شکل 4-4- مرحله چهارم رسیدگی تخمدان ماهی *Abudefduf vaigiensis*.....52
شکل 4-5- مرحله پنجم رسیدگی تخمدان ماهی *Abudefduf vaigiensis*.....52

شکل 4-6- مرحله یک رسیدگی بیضه ماهی *Abudefduf vaigiensis*..... 53
شکل 4-7- مرحله دوم رسیدگی بیضه ماهی *Abudefduf vaigiensis*..... 53
شکل 4-8- مرحله سوم رسیدگی بیضه ماهی *Abudefduf vaigiensis*.....54
شکل 4-9- مرحله چهارم رسیدگی بیضه ماهی *Abudefduf vaigiensis*.....54

فهرست نمودارها

نمودار 4-1- مقایسه میانگین میزان هورمون تستوسترون جنس ماده در شش ماهه دوم سال ۳۸
نمودار 4-2- مقایسه میانگین میزان استرادیول جنس ماده در شش ماهه دوم سال.....۳۹
نمودار 4-3- مقایسه میانگین میزان کلسیم جنس ماده در شش ماهه دوم سال.....۴۰
نمودار 4-4- مقایسه میانگین میزان هورمون تستوسترون جنس نر در شش ماهه دوم سال ۴۲
نمودار 4-5- مقایسه میانگین میزان کلسیم ۴۳
نمودار4-10- مقایسه ضریب رشد گناد در جنس ماده در 12 ماه سال.....۴۵
نمودار4-11- مقایسه ضریب رشد گناد در جنس نر در 12 ماه سال.....۴۶
نمودار 4-12- مقایسه ضریب رشد کبد در جنس ماده در 12 ماه سال.....۴۸
نمودار 4-13- مقایسه ضریب رشد کبد در جنس نر در 12 ماه سال. ۵۰

فصل اول
مقدمه و کلیات

1-1-توضیح مساله

در ماهیان استخوانی مراحل رشد گناد تحت تأثیر فعالیت هماهنگ و واکنش متقابل بین محرک‌های داخلی (هورمون‌های عصبی و غیر عصبی محور هیپوتالاموس - هیپوفیز - گناد[1]) و محرک‌های خارجی (فاکتورهای مختلف محیطی از جمله دوره روشنایی، درجه حرارت و شوری) کنترل می‌گردد که نهایتاً باعث تنظیم تخمک‌زایی در ماهیان ماده می‌شود. عوامل محرک داخلی و خارجی در روند تولیدمثل توسط گیرنده‌های خاص ماهی دریافت می‌شوند، و هر کدام به نوبه خود تأثیر مشخصی را بر روند تکامل گنادها اعمال می‌نمایند و تغییرات بارزی در برخی از اندام‌های بدن در نتیجه تأثیر این عوامل و محرک‌های خارجی و داخلی و فعالیت‌های متقابل بین آنها دیده می‌شود که از مهم‌ترین این اندام‌ها می‌توان به گناد و کبد اشاره نمود. در طی دوره رسیدگی و آمادگی ماهی برای تولید مثل به طور عمده به واسطه افزایش حجم تخمک‌های موجود در گناد، وزن آن افزایش می‌یابد و در طی دوره تکامل گناد، زرده زیادی در درون تخمک‌ها انباشته می‌شود. همچنین، افزایش فعالیت کبد و در نتیجه تغییر شاخص رشد کبد به وزن بدن نیز در این دوره زمانی خاص انتظار می‌رود به دلیل اینکه این زرده در کبد تولید شده و سپس از طریق جریان خون وارد تخمک‌ها می‌شود. از طرفی، تغییر در اندازه و تعداد سلول‌های فولیکولی که محل اصلی تولید هورمون‌های استروئیدی می‌باشند نیز قابل توجه بوده و در این میان بایستی مورد توجه قرار گیرد این عامل به دلیل کنترل فعالیت‌های فیزیولوژیک به واسطه تولید هورمون‌های مختلف استروئیدی می‌باشد (ایمانپور و زادمجید، 1388).

هیپوتالاموس تحت تأثیر سیستم عصبی مرکزی ودر پاسخ به عوامل محرک خارجی، هورمون آزادکننده گنادوتروپین (GnRH) را ترشح می‌کند. گنادوتروپین با تأثیر بر هیپوفیز موجب آزاد شدن هورمون‌های گنادوتروپین GTH-I و GTH-II که از نظر ساختاری و احتمالاً عملکرد، با همانند خودشان در بقیه مهره‌داران، مشابه هستند را تولید کرده، که نقش آنها سوق دادن غدد جنسی به سمت تولید سلول‌های جنسی است. گنادوتروپین‌ها به طور مستقیم اعمال نفوذ نمی‌کنند هر چند که اولین واسطه رشد و رسیدن نهایی تخمک هستند، بلکه این کار از طریق تولید هورمون‌های استروئیدی به وسیله فولیکول‌های تخمدان انجام می‌شود (ایمانپور و زادمجید، 1388).

گنادوتروپین‌هایی که از غده هیپوفیز ترشح می‌شوند روی سلول های لایه تکا تأثیر می‌گذارند و سبب ترشح شدن ترکیبات آندروژنی مانند هورمون تستوسترون می‌شوند. هورمون تستوسترون در لایه گرانولوزا به هورمون استروئیدی استرادیول تبدیل می‌شود و بوسیله رگ‌های خونی وارد کبد شده و آن را تحریک به تولید وتیلوژنین می‌کند. سپس وتیلوژنین توسط جریان خون و به صورت انتخابی وارد تخمک می‌شود و سبب افزایش قطر و رشد

[1] . Hypothalamus-pituitary-gonad, H-P-G

آن می‌گردد. مقدار وتیلوژنین با سطح استرادیول در پلاسما ارتباط معنی‌داری دارد. زرده‌سازی مهم‌ترین مرحله رشد تخمک ها در ماهیان است که شدیداً تحت تأثیر هورمون‌های استروئیدی 17- بتا- استرادیول قرار دارد. مقدار زرده جمع شده در تخمک که غذای جنین را در آینده تأمین می‌کند در ماهیان متفاوت است. وتیلوژنین توسط هورمون تیروئید موجود در خون و با کمک آنزیم هایی مانند کاتپسین‌ها که در داخل تخمک وجود دارند وارد تخمک می‌شود. این آنزیم ها ذخایر غذایی داخل تخمک را برای استفاده جنین بعد از لقاح تجزیه می‌کنند (ایمانپور و زادمجید، 1388).

بعد از کامل شدن دوره ی زرده سازی، تخمک رشد می‌کند و قبل از تخمک‌گذاری به مرحله رسیدگی نهایی می‌رسد. اعمال هماهنگ و پیچیده گنادوتروپین‌های غده هیپوفیز، فاکتورهای رشد ناشی از تخمدان و استروئیدهای جنسی، هماهنگ با حصول اوولاسیون و تخم‌ریزی صدها تخمک قابل حیات حاصل از تخمدان ماهی، اتفاق می‌افتد. مقاله‌های کمی با تمرکز روی جنبه‌های تولیدمثل گونه‌های سواحل مرجانی، بعلت دشواری جمع‌آوری آنها وجود دارد. فقدان دانش کافی در ارتباط با این موضوع، ظرفیت توسعه علمی برای پروژه‌های حفاظت از فون ماهی‌های مناطق مرجانی را کاهش می‌دهد. به منظور حفاظت و نگهداری ماهیان سواحل مرجانی، درک و افزایش اطلاعات موجود در مورد روند تولید مثل این ماهیان می‌تواند به طور بسیار مؤثری در این راستا کارآمد و مفید باشد. هر چند گونه‌های این خانواده اغلب برای مطالعات اکولوژیکی مرتبط با رفتار تولیدمثلی مورد استفاده قرار می‌گیرند، اما اطلاعات فیزیولوژیک و دقیق بافت‌شناسی و نیز هورمون‌سنجی در ارتباط با روند تکامل گناد در این ماهیان بندرت یافت می‌شود (بسا[1] و همکاران، 2007). توسعه تخمک و تخمدان، رشد و بلوغ در بسیاری از ماهیان گونوکوریک[2] مورد بررسی قرار گرفته است در حالیکه چنین گزارش‌هایی در ماهیان دو جنسی[3] بسیار کم است، و در این میان اطلاعات کمی در رابطه با این توسعه در ماهیان پیش نر[4] بعلت مشکل دسترسی به ماهی ماده نسبت به ماهیان پیش ماده[5] وجود دارد. ضمن این که تغییرات بافت‌شناسی در گنادهای دوجنسی(بایسکچوال) و خصوصیات گناد در طول تغییر جنسیت، روند پیچیده‌ای است ولی این اطلاعات برای درک مکانیسم تغییر جنسیت دارای اهمیت است (لی[6] و همکاران، 2008). هدف از این مطالعه، بررسی جنبه‌های فیزیولوژیک تولیدمثلی و تغییرات هورمونی مرتبط با آن در یک دوره تولیدمثلی در ماهی *A. vaigiensis* است.

---

[1] . Bessa
[2] . Gonochoric
[3] . Bisexual
[4] . Protandrous
[5] . Protogynous
[6] . Lee

1-2- اهمیت تحقیق

نظر به این که یک گروه مهم از ماهیان دریایی که مورد توجه بسیاری از مردم می‌باشند، ماهیان تزئینی از قبیل دمسل‌فیش‌ها بوده که از نظر اکولوژیکی و اقتصادی، بعلت وفور بسیاری از گونه‌ها در مرجان‌ها و جمع‌آوری برخی از آن‌ها در حجم زیاد برای تجارت آکواریوم، دارای اهمیت می‌باشند. این عوامل باعث می‌شود صیادان با توجه به این که جمعیت اصلی ممکن است قابل دسترس نباشند روش‌های مخربی را برای دست‌یابی به این ماهی‌ها به کار گیرند که تهدیدی برای حفاظت از منابع مرجان‌ها نیز می‌باشد. افزایش حجم تجارت این قبیل ماهیان برای آکواریوم‌ها و نیز جلوگیری از تخریب و از بین رفتن جمعیت جانداران ساکن صخره‌های مرجانی، و همچنین منابع مرجانی این انگیزه را در بین پرورش‌دهندگان و تکثیرکنندگان ایجاد نموده است تا بتوان با تکثیر مصنوعی این ماهیان،گامی در جهت دسترسی بیشتر به این موجودات و نیز حفظ طبیعت آنها برداشت. امروزه تنها حدود 40 گونه از ماهیان تزئینی دریایی به صورت تجاری در شرایط اسارت در حال تکثیر هستند که این میزان تنها حدود 1 تا 2 درصد از حجم کل تجارت ماهیان تزئینی را به خود اختصاص می‌دهد (هولت[1] و همکاران، 1999).

لذا در این تحقیق با شناخت روند تکامل گنادها و نحوه رسیدگی جنسی در این ماهیان یکی از مهمترین مراحل مدیریت بر تولید و حفظ این ماهیان باارزش، کمک به حفاظت از نواحی مرجانی و ایجاد منبع جدیدی برای تجارت آکواریوم‌ها ایجاد خواهد شد.

1-3- اهداف تحقیق

اهدافی که از انجام این پروژه دنبال می‌شود به شرح زیر می‌باشد:

- بررسی روند تغییرات ساختاری گنادها در طی فصول مختلف
- بررسی روند تغییرات هورمونی مؤثر در روند تکامل گنادها
- بررسی ارتباط بین شاخص‌های تولید مثلی و رسیدگی جنسی

[1] . Holt

1- 4- تولید مثل در ماهیان

1- 4- 1- اهمیت تولیدمثل در ماهیان

ماهیان بزرگترین راسته از مهره‌داران بوده و تقریباً در همه محیط‌های آبی روی زمین زندگی می‌کنند. تفاوت فراوان در این محیط‌های زندگی از جمله تفاوت در دما، شوری، اکسیژن و دیگر ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی آب باعث اعمال یک سری فشارهای تکاملی می‌شوند که نتیجه آن، تکامل تعداد زیادی ماهی و تنوع زیاد استراتژی‌های تولید مثلی آن‌ها است (کابریتا[1] و همکاران، 2008).

تولید مثل در اکثر ماهیان یک فرایند فیزیولوژیک وابسته به فصل و دوره‌ای بوده و در زمان خاصی از سال اتفاق می‌افتد که هدف اصلی آن، تولید نوزادان در زمان مناسب است تا این اطمینان حاصل شود که بیشترین بازماندگی لاروها و نوزادان تضمین گردد. در این روند فیزیولوژیک تغییرات مختلفی در بسیاری از اندام‌ها از جمله گنادها و کبد دیده می‌شود که همگی مراحل تولیدمثل موفق را تضمین می‌نمایند.
در اغلب ماهی‌ها فعالیت تولیدمثلی نر و ماده به صورت مجزا رخ می‌دهد و معمولاً لقاح خارجی است. این نوع استراتژی تولیدمثلی می‌تواند دستخوش تغییرات بسیاری شود. برخی از گونه‌ها دوجنسی[2] هستند یا در طول زندگی-شان تغییر جنسیت می‌دهند. برخی از گونه‌ها نیز لقاح داخلی داشته و معمولاً زنده زا[3] هستند. فصل و شرایط آب و هوایی همچنین می‌توانند بر رویکردهای تولیدمثلی اثرگذار باشند به عنوان مثال در نواحی گرمسیری تخم‌ریزی ممکن است در طول سال صورت بگیرد اما در بیشتر نواحی معتدله، تخم‌ریزی معمولاً فصلی و اغلب اوقات در فصل بهار اتفاق می‌افتد (مور[4]، 2008).

1-5- عوامل مؤثر بر تولید مثل ماهیان

1-5-1- عوامل اکولوژیک مؤثر بر تولید مثل ماهیان

نمو ماهی تا رسیدن به بلوغ ادامه پیدا می‌کند اما شرایط محیطی دائماً در حال تغییر هستند. شاخص‌های قابل پیش-بینی اغلب فاکتورهای مشابه محیطی هستند که تغییرات فصلی، سیستم‌های آب وهوایی و تغییرات در جریان‌های اقیانوسی که در دوره‌های دسترسی به غذا اثر دارند را تحریک می‌کنند. این ویژگی‌های قابل پیش‌بینی فاکتورهایی وابسته به فصل همانند دوره نوری، دما، دسترسی به غذا، سیکل ماه، بارندگی، جریان‌ها و فشار هستند. در این میان

[1]. Cabrita
[2]. Hermapherodite
[3]. Live bearing
[4]. Moore

ممکن است مهمترین فاکتور وابستگی دوره نوری باشد. دوره نوری، چرخه داخلی کنترل شده‌ای را برای توسعه همه جانبه بلوغ در محور هیپوفیز- مغز- گناد به دنبال دارد. دوره نوری احتمالاً نقش مهمی در تنظیم تولیدمثل اغلب گونه‌های ماهی نواحی معتدله دارد، و نشان داده شده که تنظیم بلوغ بسیاری گونه‌ها هم در نواحی معتدله همانند آزاد ماهی اقیانوس اطلس (*Salmo salar*) و هم مناطق حاره‌ای از قبیل گربه ماهی (*Heteropneustes fossilis*) را تحت تأثیر قرار داده است. به هر حال جنبه‌های توسعه رسیدگی جنسی، توسط مراحل مختلف دوره نوری و تعامل با فاکتورهای وابسته دیگر، که به استراتژی تولید مثلی هرگونه بستگی دارد، دنبال می‌شود (ایمانپور و زادمجید، 1388).

از آنجایی که اغلب ماهیان، موجوداتی خونسرد هستند، بلوغ و رشد آن‌ها تا حد زیادی وابسته به دما است. در نواحی حاره‌ای نه تنها بلوغ سریع بوده بلکه مدت تولیدمثل نیز کوتاه وتخم‌ریزی تقریباً در طول سال است (مور، 2008) دما به عنوان یک فاکتور وابسته نقش مهمی را در تولیدمثل بسیاری از گونه‌ها ایفا می‌کند، بخصوص تخم-ریزی گونه‌های حاره‌ای و نیمه‌حاره‌ای در ارتباط با تغییرات دما است (ایمانپور و زادمجید، 1388). مطالعات زیادی در خصوص ارتباط متقابل دما و بلوغ با سایر فاکتورهای مستقیم که به صورت ثابت نگهداری شده بودند در ماهیان انجام شده و مشخص شده است که اهمیت دما در فرایندهای بلوغ، غیر قابل انکار است. اغلب گونه‌های آزمایش شده، دارا ی یک دامنه مطلوب دمایی برای مراحل مختلف بلوغ هستند. دماهای پایین در این دامنه باعث تأخیر در بلوغ و دماهای بالاتر باعث تسریع آن می‌شوند. همچنین دماهای خارج از این دامنه باعث توقف گامتوژنز[1] و تحریک بازجذب[2] تخمک‌ها می‌شوند (ایمانپور و زادمجید، 1388).

پارامترهای محیطی دیگری که ارتباط آنها با جنبه‌های توسعه بلوغی تطابق اثبات شده شامل دسترسی به غذا، چرخه-های ماه یا جزر و مد، بارندگی، جریان‌ها و فشار هستند (کابریتا و همکاران، 2008) اهمیت نسبی عوامل خارجی مختلف در تحریک تولیدمثل به‌طور قابل توجهی در بین گونه‌ها متفاوت است (ایمانپور، زادمجید، 1388). این پارامترها، تنوع و پیچیدگی استراتژی‌های تولیدمثلی موجود را پررنگ‌تر می‌کند. برخی از مثال‌های جالب، شامل زمان تخم‌ریزی ماهی‌های پلاژیک منطبق با شکوفایی پلانکتون‌ها، تخم‌ریزی کپورهندی در ارتباط با بارندگی و سیلاب‌های سنگین مونسون، تنظیم تخم‌ریزی با تغییرات در جریان‌ها در ساحل کالیفرنیا، و وابستگی تخم‌ریزی ماهی شانک در اسارت با سیکل ماه است (کابریتا و همکاران، 2008).

[1]. Gametogenesis
[2]. Atresia

1-5-2- عوامل فیزیولوژیک مؤثر بر تولیدمثل در ماهیان

چرخه تولید مثل به وسیله یک سری از هورمون‌ها در محور مغز- هیپوفیز- گناد (BPG)[1] که محور تولید مثلی[2] نامیده می‌شود، تنظیم می‌گردد. گنادوتروپین‌های هیپوفیز[3]، هورمون‌های محرک فولیکولی[4] و هورمون القا کننده[5] در این محور عوامل کلیدی در کنترل درونی تولیدمثل هستند. عمل تحریک‌کنندگی هورمون آزادکننده گنادوتروپین[6] باعث کنترل ترشح دو هورمون GTH توسط مغز می‌شود. این نوروپپتید تنظیم‌کننده اولیه سیستم تولیدمثلی است، به طوری که از طریق دریافت اطلاعات محیط اطراف فعال می‌شوند و برای تنظیم محور تولیدمثلی فرایندهای اندوکرین عصبی را به مغز ارسال می‌کنند. GnRH مستقیماً روی غده هیپوفیز اثر می‌کند و باعث تحریک ترشح FSH و LH می‌شود که این ترشحات برای تأثیر روی گنادها در داخل رگ‌های خونی رها می‌شوند. در اینجا ترکیبات هورمون‌های استروئیدی گنادها تحریک می‌شوند و در نهایت توسعه گنادی را فعال می‌کنند. در مراحل اولیه GTH (به طور عمده FSH)، ترشح آندروژن‌ها (تستوسترون (T) و 11کتوتستوسترون11KT) در نر و استروژن‌ها (استرادیولE_2) در ماده را تحریک می‌کندکه به طور همزمان با FSH در کنترل گامتوژنز عمل می‌کنند. استرادیول (E_2) با تحریک سنتز وتیلوژن (VTG) درکبد نقش مهمی را در گامت‌زایی ماده‌ها ایفا می‌کند. در انتهای گامت‌زایی، ترشح LH از هیپوفیز، باعث تحریک سنتز و ترشح استروئید-های شبه پروژستین می‌شود که استروئیدهای محرک بلوغ[7] می‌باشند. اثر همزمان LH و MIS فرایند بلوغ گناد را تحریک می‌کنند. ویتلوژن پروتئین عمده اتصال‌دهنده کلسیم در ماهی‌های ماده‌ای است که زرده اووسیت در آن‌ها در حال رهاسازی است (کابریتا و همکاران، 2008). تحقیقات نشان داده‌اند که کلسیم کل پلاسما در ماهیان استخوانی نشان‌دهنده افزایش نسبی وتیلوژن پلاسما است، هرچند این همبستگی ممکن است در ابتدای مرحله زرده-سازی تخمدان نامفهوم باشد (کاسینو[8] و همکاران، 2003). زمانی که سیستم GnRH مغز، باعث تحریک جریان زیادی از ترشح LH از هیپوفیز می‌شود رسیدگی گنادها تکمیل شده که این عمل تخمک‌گذاری[9] در ماده‌ها را تحریک می‌کند، در حالیکه در نرها به طور نسبی این عمل پایدار می‌باشد. اما سطح بالای LH، اسپرم‌ریزی را تحریک می‌کند. جریان بالای LH درپلاسما برای موفقیت تخمک‌گذاری ضروری است. موفقیت بلوغ تولیدمثلی و

---

1. Brain - Pituitary - Gonad
2. Reproduction axis
3. GTHs
4. Follicle-stimulating hormone (FSH)
5. Luteinizing hormone (LH)
6. Gonadotropin- releasing hormone (GnRH)
7. MIS
8. Casenave
9. Ovulation

آزادسازی گامت‌های قابل دوام، به عملکرد صحیح همه اجزاء محور تولیدمثل در سرتاسر چرخه تولیدمثل از گامت زایی تا تخم‌ریزی بستگی دارد. برای تخم‌ریزی موفق ترشح هماهنگ GnRH، GTH ها و استروئیدها در چرخه تولیدمثل و عملکرد هماهنگ آن‌ها ضروری است (کابریتا و همکاران، 2008).

1-6- انواع توسعه گنادی

ماهی‌ها دامنه گسترده‌ای از استراتژی‌های تولید مثلی را دارا هستند و به این علت مطالعاتی در خصوص تعیین جنسیت و تمایز جنسی در آن‌ها صورت گرفته است (روچا[1] و همکاران، 2008).

تنوع بالای استراتژی‌های تولیدمثلی ماهی به علت سکونت در محیط‌های مختلف، تحت‌تأثیر تنوع بالای انواع توسعه‌های گنادی است، که اثر مهمی روی خصوصیات باروری و تخم‌ریزی هرگونه است (کابریتا و همکاران، 2008). در اکثر ماهیان استخوانی در جنس‌های مجزا اسپرم و تخمک شروع به رشد و تکامل می‌کنند و در نهایت بسته به نوع گونه به لقاح خارجی یا داخلی ختم می‌شود. توسعه گنادی در ماهیان در سه گروه طبقه بندی می‌شود، شامل: توسعه گنادی همزمان[2]، توسعه گروهی همزمان[3]، و توسعه غیر همزمان[4] (کابریتا و همکاران، 2008).

1-6-1-توسعه گنادی همزمان

این گروه ماهیانی را در بر می‌گیرد که یک بار در دوره زندگی خود تخم‌ریزی می‌کنند. که در این مورد می‌توان لامپری(Petromyzon spp)، مارماهی آب شیرین (Anguilla spp)، تعدادی از شگ ماهیان (Alosa spp) و آزاد-ماهیان اقیانوس آرام (Oncorhynchus spp) را نام برد. در این نوع تخمدان، همه تخمک‌ها همزمان از طریق همه مراحل گامت‌زایی، بلوغ نهایی فولیکول[5] و رهاسازی تخمک پیشرفت می‌کنند. بنابراین فقط یک نوع تخمک توسعه یافته در تخمدان وجود دارد.

1-6-2- توسعه گروهی همزمان

این نوع تخمدان با تخم‌ریزی فصلی همراه است، که اینگونه ماهیان در طول فصل تخم‌ریزی سالیانه یک بار یا بیشتر تخم‌ریزی می‌کنند. در این نوع تخمدان، دسته‌ای از تخمک‌های تازه دستخوش بلوغ، آزادسازی و تخم‌ریزی

---

[1] . Rocha
[2]. Synchronous
[3]. Group - synchronous
[4]. Asynchronous
[5]. FOM

خواهند شد. این نوع از توسعه تخمدانی می‌تواند در دو زیر گروه مولدین تک دسته ای[1] و چند دسته‌ای[2] تقسیم شود.

در نوع تخمدان‌های تک دسته ای گروهی همزمان تنها یک دسته از تخمک‌ها در هر فصل به بلوغ خواهند رسید و به این صورت آنها یک تخم‌ریزی در سال دارند مثل قزل‌آلای رنگین‌کمان (*Oncorhynchus mukiss*). در نوع تخمدان‌های چند دسته‌ای گروهی همزمان، ماهیان این نوع از توسعه تخمدان قادرند با از سرگیری دسته‌های متوالی از تخمک‌ها فرایند تخم‌ریزی را چندین بار در طول فصل تخم‌ریزی تکرار کنند و با این حال چندین تخم‌ریزی در سال انجام دهند. تعداد تخم‌ریزی بستگی به تعداد از سربازگیری فرایند بلوغ دارد. به عنوان مثال در ماهی هامور اروپایی (*Dicentrachus labrax*) دو تا چهار تخم‌ریزی در فصل تولیدمثل انجام می‌شود.

3-6-1 - توسعه گنادی غیر همزمان

در این نمونه توسعه تخمدان شامل گونه‌هایی است که چندین دسته تخم در طول یک دوره زمانی بسط یافته (چندین ماه)، معمولاً بر مبنای روز، تولید می‌کنند. این نمونه بارزی از برخی گونه‌های حاره‌ای است، و همچنین بسیاری از ماهی‌های مدیترانه‌ای از خانواده شانک ماهیان (Sparidae). در این نوع توسعه تخمدان، همه انواع توسعه تخمک‌ها از زرده‌زایی[3] اولیه تا بلوغ نهایی را در هر زمان از چرخه تولیدمثل در تخمدان می‌توان یافت، که نشان دهنده اوج این نوع از توسعه تخمدان است.

در رابطه با ماهی نر، توسعه بیضه بیشتر همگن می‌باشد و می‌تواند به عنوان یک توسعه غیرهمزمان برای همه گونه‌ها شرح داده شود. در هر لحظه چندین گروه از سلول‌های توسعه یافته از اسپرماتوگونیا[4] نارس تا اسپرماتوزوا[5] را می‌توان در بیضه‌ها پیدا کرد. در زمان اسپرم ریزی[6]، بیضه‌ها بیشتر توسط اسپرماتوزوا اشغال شده‌اند و مهیا برای اسپرم‌دهی می‌باشند، در حالیکه در اول فصل یک درصد بالایی از اسپرماتوسیت‌های[7] غیر بالغ موجود می‌باشد (کابریتا و همکاران، 2008).

---

1. Single - batch
2. Multiple - batch
3. Vetilogenesis
4. Spermatogonia
5. Spermatozoa
6. Spermiation
7. Spermatocyte

1-7- مراحل مختلف رشد تخمک

1) مرحله هستک‌های کروماتین[1] : هسته بزرگ و در مرکز اووسیت قرار دارد و حدود 80 درصد فضای تخمک را تشکیل می‌دهد. در این مرحله هسته دارای چند هستک کوچک و رشته های کروماتینی مرتبط با هسته است. تخمک‌ها بسیار ریز به وسیله رنگ‌آمیزی هماتوکسیلین آبی رنگ دیده می‌شوند.
2) مرحله پیش زرده[2] : در این مرحله هستک‌ها به تعداد زیاد و به اندازه کوچک در مجاورت دیواره داخلی غشا هسته قرار می‌گیرد و حجم تخمک‌ها به دلیل افزایش آب و ذخیره پروتئین، افزایش پیدا می‌کند.
3) مرحله قطرات چربی[3] : در این مرحله قطرات چربی در اطراف هسته ظاهر می‌شوند و به وسیله رنگ‌آمیزی sudden black به رنگ سیاه دیده می‌شوند.
4) مرحله کورتیکال آلوئولی[4] : هستک‌ها در نواحی مختلف هسته پراکنده شده و تعداد آنها کاهش می‌یابد. این مرحله به نام مرحله وزیکول‌های کناری نیز معروف است.
5) مرحله بلوغ: تخمکها باز هم رشد نموده و قطر آنها افزایش می‌یابد. در پایان این مرحله اووسیت‌ها از فولیکول آزاد شده و اوول می‌شوند.
6) مرحله تخم ریخته: در درون تخمدان مقدار زیادی فولیکول خالی و تخمک‌های غیرعادی مشاهده می‌گردد. تخم‌های نابالغ در این مرحله دیده می‌شوند (پراکاش[5]، 2011).

1-8- مراحل رسیدگی در ماهی نر

چرخه تغییرات بافت‌شناسی در بیضه ماهیان استخوانی می‌تواند به مراحل مختلفی تقسیم شود(پراکاش، 2011):

1-8-1- مرحله استراحت

بیضه‌ها باریک، مات و کمرنگ هستند. از نظر بافت‌شناسی توبول‌های اسپرم‌ساز[6] از نظر اندازه کوچک بوده و پر از اسپرماتوگونیا هستند.

---

[1] . Oogenesis
[2] . Previtellogenic
[3] . Chromatin nucleous stage
[4] . Prenucleaus stage
[5] . Prakash
[6] . Seminiferous

1-8-2- مرحله نابالغ

مشخصات ریخت‌شناسی مشابه فاز قبل بوده با این تفاوت که افزایش کمی در حجم و اندازه بیضه ایجاد می‌شود. از نظر بافت‌شناسی، فعالیت آرام میتوز و شروع تقسیم اسپرماتوگونیا مشاهده می‌شود.

1-8-3- مرحله در حال بلوغ

افزایش حجم و سایز در بیضه که مات و دارای عروق خونی دیده می‌شود، رخ می‌دهد. از نظر بافت‌شناسی اسپرماتوژنز در طول اواخر این فاز مشاهده می‌شود. تعداد اسپرماتوگونیا کاهش یافته، و اسپرماتوسیت‌های اولیه و ثانویه متعددی قابل رویت است.

1-8-4- مرحله بلوغ

در طول این دوره، بیضه افزایش مشخصی در وزن و حجم نشان داده، متورم و صورتی رنگ می‌شود. با فشار شکم میلت خارج می‌شود. از نظر بافت‌شناسی، توبول‌های سازنده اسپرم از نظر اندازه بزرگتر شده و پر از اسپرم می‌شوند. اسپرماتوگونیا کم بوده، و تمام مراحل اسپرماتوژنز در توبول‌های مختلف قابل دیدن است.

1-8-5- مرحله تخم ریخته

بیضه‌ها به علت تخلیه اسپرم، چروکیده می‌شوند. وزن و حجم بطور قابل ملاحظه‌ای کاهش یافته و بیضه دوباره باریک و مات می‌شود. از نظر بافت شناسی، توبول‌های اسپرم‌ساز متلاشی شده و خالی دیده می‌شوند، برخی دارای اسپرم‌های باقی مانده و خارج نشده‌اند. بعد از یک دوره استراحت مختصر، بیضه دوباره سیکل را آغاز می‌کند. اسپرماتوگونیا تنها سلول جنسی در طول فاز استراحت است، ولی با این که در دوره تخم‌ریزی از نظر تعداد کاهش می‌یابد، در طول سال وجود دارد. آنها به عنوان "سلول‌های جنسی در حال استراحت"[1] شناخته شده و اعتقاد بر این است که به نسل بعدی سلول‌های جنسی منتقل می‌شود (پراکاش، 2011).

[1]. Resting germ cells