گیرنده‌های حسی رطوبتی گرمایی و مکانیکی بندپایان

غلامرضا مقدسی
کارشناس ارشد فیزیولوژی جانوری
دبیر زیست‌شناسی شیروان
Ghr.mogjaddasi@gmail.com

اشاره

بندپایان قدیمی‌ترین و غالب‌ترین موجودات زندهٔ کرهٔ زمین‌اند که از نظر کثرت، تنوع‌گونه‌ای و تنوع ساختاری مقام اول را در فرمانروی جانوری دارند. شاخهٔ بندپایان بیش از ۸۰ درصد گونه‌های شناخته شدهٔ بی‌مهره و۷۵ درصد گونه‌های جانوری را در خود جای داده است. مبدأ پیدایش بندپایان احتمالاً مربوط به پیش از دورهٔ کامبرین و بیش از یک بیلیون سال پیش است. بندپایان اسکلت خارجی، بدن و ضمایم بندبند دارند و علاوه بر گیرنده‌های بینائی، دارای گیرنده‌های شیمیایی، مکانیکی و گرمایی متعدد نیز هستند.

مقدمه

بندپایان، نسبت به دیگر بی‌مهرگان، کنام‌های اکولوژیک زمین را با موفقیت بیشتری مورد استفاده قرار داده‌اند. بی‌تردید، یکی از دلایل این موفقیت بزرگ، رشد و تکامل کوتیکول آن‌هاست که محافظت جانور را در برابر آسیب‌های مکانیکی عهده‌دار است. کوتیکول همچنین مانع هدر رفتن آب بدن جانور می‌شود. علت دیگر موفقیت بندپایان، وجود «اندام‌های حسی حیرت‌انگیز» آن‌هاست. این اندام‌ها ساختارهایی کاملاً جدید هستند که با اسکلت خارجی[۱] سخت و محکم که همانند سدی بین محیط خارج و محیط داخلی بدن جانور[۲] قرار دارد، مطابقت دارند. اندام‌های حسی بندپایان با وجود تنوع زیاد از لحاظ ریخت‌شناسی، اساس ساختاری یکسان دارند و به‌طور کلی از سه گروه سلول اکتودرمی تشکیل شده‌اند:

* گروه اول شامل یک یا چند سلول حساس است که توسط سلول‌های روپوستی ویژه‌ای احاطه شده‌اند. ساختار آن‌ها برای دریافت تحریکات حسی اختصاص یافته است. به علاوه، یک رشتهٔ عصبی از مراکز عصبی به آن‌ها متصل می‌شود. این سلول‌ها نقطهٔ آغاز یک مدار انعکاسی عصبی را به وجود می‌آورند که حداقل شامل یک سلول عصبی رابط و یک سلول عصبی حرکتی[۳] است.

* گروه دوم شامل اندام‌های کوتیکولی متعدد است که بر حسب گونهٔ جانور و نقشی که از لحاظ انتقال تحریکات خارجی به سلول حساس دارند، شکل‌های بسیار متفاوتی دارند.

* گروه سوم عناصر ضمیمهٔ اندام‌های حسی‌اند که از اجتماع یک یا چندین سلول هیپودرمی تشکیل شده‌اند. این سلول‌ها که نقش اصلی آن‌ها محافظت از سلول‌های حسی است، معمولاً مواد کوتیکولی ترشح و تشکیلات ویژه‌ای را برای این منظور پدید می‌آورند. مجموعهٔ این اجسام به طور کلی یک عضو یا ساختار حسی[۴] را به وجود می‌آورند که تحریکات بیرونی و درونی را دریافت می‌کند.

مهم‌ترین اندام‌های حسی بندپایان عبارت‌اند از: موهای حسی، اسکولوپوفورم، اندام حسی شنوائی، کوردوتونال، اندام حسی جونستون، اندام حسی گنبدی یا کامپانیفرم، اندام حسی زیرزانوئی، گیرنده‌های شیمیایی و اندام حسی بینایی. در این مقاله به بررسی گیرنده‌های حسی رطوبتی و گرمایی بندپایان[۵] به همراه دو نمونه از گیرنده‌های مکانیکی[۶]، یعنی موهای رشته‌ای[۷] و آشکارسازهای کوتیکولی فشار یا گیرنده‌های فشار[۸] می‌پردازیم.

* گیرنده‌های گرمایی و رطوبتی: اگرچه امروزه توانایی برخی از بندپایان در تشخیص تغییرات اندک ما و رطوبت ثابت شده است (ویگل ورث۹ ۱۹۴۱)، ولی ساختار و عملکرد گیرنده‌های حسی مربوطه هنوز با میکروسکوپ الکترونی و روش‌های الکتروفیزیولوژیک به طور دقیق شناسائی نشده است.

کلیدواژه‌ها: گیرنده‌های حسی بندپایان، گیرنده‌های رطوبتی، گیرنده‌های گرمایی، گیرنده‌های مکانیکی.

گیرنده‌های رطوبتی و گرمایی سوسک حمام

یوکوهاری[۱۰] و همکارانش (۱۹۷۵) برای اولین بار ساختار مژه‌های حساس به رطوبت و گرما را در سوسک حمام آمریکایی[۱۱] تشریح کردند. یوکوهاری و تومونا۱۲ (۱۹۸۲) جزئیات بیشتر این گیرنده‌ها را چنین توضیح دادند:

یک دیوارهٔ محافظ بخش داخلی قارچ

مانند این گیرنده را احاطه کرده است، به طوری که فقط کلاهک پهن تنهٔ داخلی[۱۳] از بیرون دیده می‌شود. کوتیکول به جز یک شکاف طولی در دیوارهٔ محافظ و یک منفذ مسدود پوستاندازی در رأس، کاملاً بدون منفذ است. چهار سلول گیرنده، یک سلول گلیایی، چهار سلول پوششی و دو سلول غده‌ای در این گیرنده مشاهده می‌شوند. قطعات خارجی دندریت سلول‌های حسی، قطر متفاوت دارند. باریک‌ترین آن‌ها تقریباً در زیر کوتیکول قرار می‌گیرد. سه سلول باقی مانده که بزرگ‌ترین آن‌ها شاخه‌دار است، روزن تنهٔ داخلی را هدف قرار می‌دهند. غلاف دندریت که دندریت را محکم احاطه می‌کند، با دیوارهٔ کوتیکولی تنهٔ داخلی ممزوج می‌شود و هیچ‌گونه فضای لنف رسپتوری در اطراف دندریت‌ها باقی نمی‌گذارد. با این حال، در قاعدهٔ رسپتور حفرهٔ بزرگ لنفی وجود دارد که محتوی قطرات بزرگ چربی است. چندین ساختار کوچک شبیه اندام‌های کوردوتونال[۱۴] نیز در آن مشاهده می‌شوند.

یوکوهاری و تاتدا[۱۵] با مطالعات الکتروفیزیولوژیک سه واحد عملی در اندام حسی سوسک حمام مشاهده کرده‌اند:

* یک گیرندهٔ رطوبتی که با افزایش رطوبت تحریک می‌شود[۱۶]،
* گیرنده رطوبتی دیگری که با کاهش رطوبت تحریک می‌شود[۱۷]
* گیرندهٔ گرمایی[۱۸] که با کاهش دما تحریک می‌شود.

این سه گیرنده (یعنی واحدهای سه گانهٔ سرما، خشکی و رطوبت در سوسک حمام) قبلاً توسط آلتنر[۱۹] (۱۹۷۳) به شکل دیگری توصیف شده بودند.

یوکوهای و تاتدا نوعی ارتباط متقابل بین رطوبت و دما در گیرنده‌های رطوبت و خشکی مشاهده کردند. با وجود این، منحنی‌های تغییرات رطوبتی در دماهای مختلف، وقتی منحنی پراکنش با رطوبت مطلق رسم می‌شود، منطبق نمی‌شوند. البته مشروط بر این که فقط محرک‌ها به‌طور مستقل از دمای اتاق تغییر کنند. آزمایش‌های بیشتر نشان داده‌اند که پاسخ به رطوبت از جریان محرک مستقل است و گیرنده‌های رطوبت و خشکی به طور متضاد به تغییر شکل‌های مکانیکی پاسخ می‌دهند. پاسخ سلول‌های حساس به رطوبت نسبت به آب، در صورت تحریک به وسیلهٔ رطوبت نسبی ۱۰۰ درصد با محلول کلرید کلسیم متوقف نمی‌شود. گلیسرول اثرهای متضادی در مقایسه با آب بر هر دو نوع گیرندهٔ رطوبتی دارد که احتمالاً با دهیدراسیون عضو حسی باعث این کار می‌شود.

نتایج به دست آمده توسط یوکوهاری به صورت فرضیه‌ای بیان می‌شود:

۱) مکانیسم واکنش اولیه گیرندهٔ رطوبتی در سوسک حمام شیمیایی نیست.

۲) گیرنده‌ها تغییرات رطوبت را به وسیلهٔ فشارهای مکانیکی اعمال شده بر اجزای گیرنده‌های رطوبتی توسط رطوبت نسبی، به پتانسیل‌های الکتریکی تبدیل می‌کند. بنابراین، تصور می‌شود که سلول‌های گیرندهٔ رطوبتی خودبه‌خود گیرنده‌های مکانیکی تغییر یافته باشند.

سازوکار اولیهٔ گیرندهٔ سرما که یوکوهاری آن را به عنوان سلول گیرنده با بزرگ‌ترین شاخهٔ دندریتی توصیف کرده، هنوز روشن نیست. لوفتوس[۲۰] اشاره کرده است که این گیرنده یک دماسنج کوچک است که به تغییرات دمایی بسیار حساس است. حساسیت تشخیص دمایی آن حتی از گیرنده‌های معروف دمایی در اندام پیت[۲۱] مارهای زنگی هم بیشتر است.

*** یک علت موفقیت بندپایان، وجود «اندام‌های حسی حیرت‌انگیز» آن‌هاست. این اندام‌ها ساختارهایی کاملاً جدید هستند که با اسکلت خارجی سخت و محکم که همانند سدی بین محیط خارج و محیط داخلی بدن جانور قرار دارد، مطابقت دارند**

مقایسهٔ گیرنده‌های رطوبتی و گرمایی در بندپایان

این تصور که گیرنده‌های رطوبتی و گرمایی در ساختارهایی حسی با دیوارهٔ منفذدار قرار گرفته‌اند، با مطالعات دقیق رد شده است. گاهی فقط یک واحد دریافت‌کنندهٔ سرما در گیرنده‌های بویایی وجود دارد. گیرنده‌های گرمایی و رطوبتی که تاکنون شناسایی شده‌اند، در گروه‌های سه‌گانه به صورت دو گیرندهٔ رطوبتی متضاد و یک گیرندهٔ گرمایی مخصوص سرما قرار می‌گیرند. علاوه بر این، گیرنده‌های متضاد سرما/ گرما هم وجود دارند. با وجود تنوع راسته‌های مختلف حشرات، ساختارهای حسی شباهت قابل ملاحظه‌ای را نشان می‌دهند:

* اغلب به صورت بدون منفذ، کوچک و به تعداد خیلی کم مشاهده می‌شوند. این گیرنده‌ها، اغلب در حفره‌ها یا در بین تارهای بلندتر دیگر ساختارهای حسی پنهان‌اند.
* دو یا سه دندریت، تار را عصب‌دهی و روزن آن‌ها را کاملاً پر می‌کنند، در نتیجه هیچ‌گونه لنف رسپتوری در اطراف آن‌ها مشاهده نمی‌شود.
* انتهای یکی از دندریت‌ها اغلب زیر قاعدهٔ تار قرار دارد. این وضعیت خیلی متفاوت است. ممکن است منشعب یا بدون انشعاب و در چند گونه لایه‌بندی وسیعی را نشان می‌دهد.

*** گیرنده‌های گرمایی و رطوبتی که تاکنون شناسایی شده‌اند، در گروه‌های سه‌گانه به صورت دو گیرندهٔ رطوبتی متضاد و یک گیرندهٔ گرمایی مخصوص سرما قرار می‌گیرند**

* دندریت‌ها، داخلی‌ترین سلول پوشاننده و اتصالات بین دندریت‌ها و سلول پوشاننده در ساختار میکروسکوپی به اندام‌های کوردوتونال[۲۲] شبیه هستند. با این حال، فرایند دریافت محرک و انتقال تحریکات هنوز نامعلوم است.

آیا همان‌طور که یوکوهاری و بیکر تصور

می‌کردند، دریافت محرک نتیجهٔ تغییر شکل هیگروسکوپیک است؟ کدام یک ساختارهای متورم یا چروکیده اندام حسی هستند؟ چه دلیل برای تجمع واحدهای حساس به گرما و رطوبت با دو عمل متفاوت به عنوان یک جفتِ پادکردار در یک ساختار حسی وجود دارد؟ آیا این وضعیت ابهام پیام‌های واحدهای

*** در رده‌های دیگر بندپایان، به جز حشرات، ساختارهای حسی تنوع زیادی دارند، ولی اطلاعات فیزیولوژیک در مورد فعالیت آن‌ها بسیار اندک است**

گیرنده‌ای منفرد را کاهش می‌دهد؟ به نظر می‌رسد بررسی فعالیت پردازشی مرکزی گیرنده‌های رطوبت و گرما به این سؤال‌ها پاسخ خواهد داد. امروزه حتی روشن نیست کدام یک از دندریت‌ها گیرندهٔ گرما و کدام یک گیرنده رطوبت است.

در رده‌های دیگر بندپایان، به جز حشرات، ساختارهای حسی تنوع زیادی دارند، ولی اطلاعات فیزیولوژیک در مورد

*** یک نمونه از گیرنده‌های لمسی، به صورت موهای ستبر با مفصل‌بندی نسبتاً محکم، در ناحیهٔ ران سوسک حمام به فراوانی یافت شده است. در نقطهٔ مقابل، بعضی موها بسیار نرم‌اند و با جریان ملایم هوا به آسانی خم می‌شوند**

فعالیت آن‌ها بسیار اندک است. طرح‌های موفولوژیک مشاهده شده در بندپایان (غیر از حشرات) به عنوان ساختارهای ابتدایی نام برده می‌شوند و عبارت‌اند از:

* وجود دو یا چند ساختار حسی در ارتباط با یک دندریت داخلی.

* تعداد زیاد سلول‌های غلاف.

* زواید سلول غلاف که متمایل به درون موی کوتیکولی[۲۳] هستند.

برجسته‌ترین ساختار حسی در ساقهٔ چشم مالاکوستراکا[۲۴] دیده می‌شود که شامل سه بخش است:

* اندام حسی اصلی منفذدار

* اندام حسی جانبی منفذدار

* اندام بلونچی[۲۵] یا اندام حسی جانبی x

اندام بلونچی نوعی ساختار عصبی ترشحی است. مطالعات نشان می‌دهند که در ساختار این اندام همانند اندام‌های حسی منفذدار اصلی و فرعی، سلول‌های حسی دوقطبی وجود دارد؛ ولی ساختار شبه‌مویی ندارد و آرایش سلولی آن تفاوت بسیار دارد. اندام حسی مرکب دیگر مخروط حسی راسی[۲۶] جور پایان است که در چند گونه از جور پایان خاکزی بررسی شده است. این اندام به صورت یک ساختار متراکم، از حدود ۵۰ تار تشکیل شده است که هر یک به نوبه خود دارای منفذ انتهایی است.

* گیرنده‌های مکانیکی

گیرنده‌هایی مکانیکی در همهٔ جانوران از تک‌سلولی‌ها تا پستانداران عالی یافت می‌شوند. این گیرنده‌ها وظیفهٔ درک محرک‌های مکانیکی محیط بیرون و محیط داخلی بدن جانور را بر عهده دارند. بعضی از این گیرنده‌ها با مقدار زیادی انرژی مکانیکی تحریک می‌شوند. در حالی که دیگر گیرنده‌های مکانیکی، مانند اندام‌های شنوایی به امواج صوتی که حتی کیلومترها دورتر تولید شده‌اند، حساسیت کافی دارند. موهای رشته‌ای و دریافت‌کننده‌های کوتیکولی فشار[۲۷] دو نمونهٔ مهم از گیرنده‌های مکانیکی هستند

ساختار حسی مویی[۲۸]: این گیرنده‌ها بیشترین نوع ساختارهای حسی در اسکلت خارجی بندپایان هستند، ولی همهٔ آن‌ها به محرک‌های مکانیکی حساس نیستند. موهای حسی ممکن است به محرک‌های شیمیایی، گرمایی و رطوبتی نیز حساس باشند. ساختارهای حسی چندکاره علاوه بر محرک‌های مکانیکی به انواع دیگر انرژی نیز حساس‌اند. در موهایی که عمل دریافت محرک‌های مکانیکی را بر عهده دارند، ابعاد و ساختار میکروسکوپی میله، استحکام و ساختار مفصل‌بندی آن اثر مهمی بر حساسیت و جهت‌یابی آن‌ها دارد. یک نمونه از گیرنده‌های لمسی، به صورت موهای ستبر با مفصل‌بندی نسبتاً محکم، در ناحیهٔ ران سوسک حمام به فراوانی یافت شده است. در نقطهٔ مقابل، بعضی موها بسیار نرم‌اند و با جریان ملایم هوا به آسانی خم می‌شوند.

نوع دوم در حشرات به عنوان ساختار رشته‌مانند یا نخ‌مانند[۲۹] و در عنکبوت‌مانندها به تریکوبوتریوم[۳۰] معروف‌اند. به نظر می‌رسد، تریکوبوتریوم‌ها ساده‌ترین گیرنده‌های مکانیکی باشند. این گیرنده‌ها موهای حساسی هستند که با یک نورون حسی عصب‌دهی می‌شوند. همهٔ سلول‌هایی که با موهای دارای حساسیت مکانیکی مرتبط‌اند طی هستی‌زایی از یک سلول مادر اپیدرمی[۳۱] منشأ می‌گیرند.

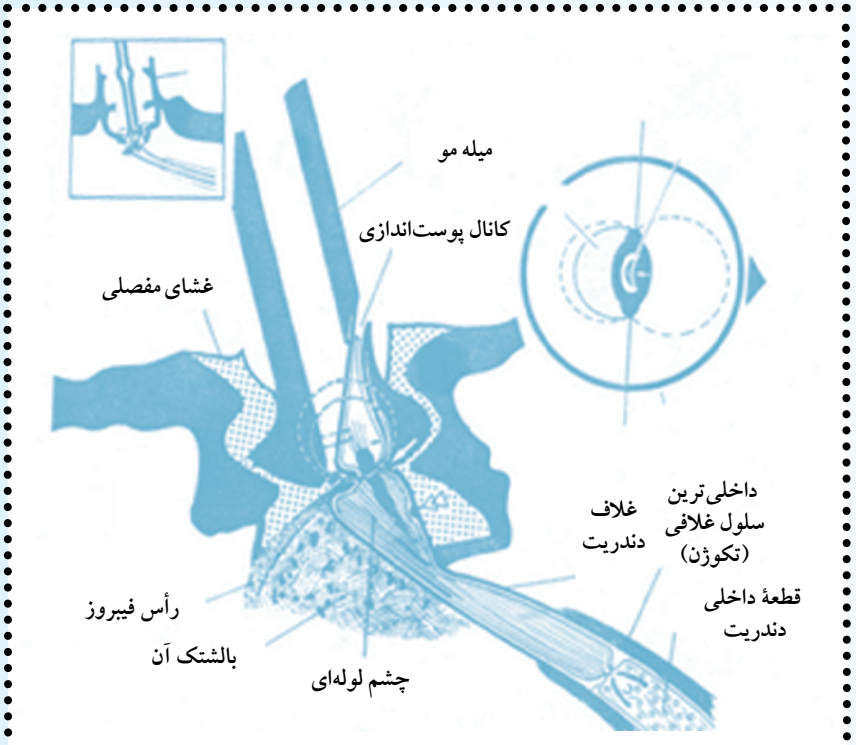
در حالی که گیرنده‌های مویی حشرات فقط با سلول حسی دو قطبی عصب‌دهی می‌شود، در عنکبوت‌ها دو یا چند سلول در ارتباط با آن وجود دارند. علاوه بر آن معمولاً سه سلول غلافی[۳۲] وجود دارند:

* یک سلول نرولمایی داخلی[۳۳] که غلاف کوتیکولی را اطراف دندریت ترشح می‌کند.

* یک سلول تریکوژن که میلهٔ مو را ترشح می‌کند.

* یک سلول ترموژن که غشای حفرهٔ موکوتیکول آن را ترشح می‌کند.

سلول‌های تریکوژن و ترموژن در جهت کسب نقش مرفوژنتیک اعطایی خود در طی رشد و نمو، از کوتیکول مشتق می‌شوند. در ضمن رشد یک فضای خارج سلولی لنف رسپتوری در اطراف قاعدهٔ بخش دوردست دندریت‌های مو تشکیل می‌شود. فضای لنف رسپتوری و سلول‌های غلافی، به ویژه سلول ترموژن، نقش مهمی در تولید جریان رسپتوری بازی می‌کنند. این سلول‌ها در موهای حسی حشرات و ساختار حسی زنگوله‌ای شکل دارای ریزپرزهای رأسی است که به داخل فضای لنف رسپتوری جوانه می‌زنند. غشای رأسی ریزپرز جایگاه یک پمپ الکترونیک است که به عنوان منبع



شکل ۱: موهای رشته‌ای – ساختار دقیق قاعده موی رشته‌ای جیرجیرک.

مهم محرک انرژی جریان گیرنده، شبیه چشم مهره‌داران، تعبیر می‌شود. دندریت‌های سلول‌های حسی دو قطبی به دو بخش داخلی و خارجی تقسیم می‌شوند که در بین آن‌ها یک ناحیهٔ مژکی قرار دارد. جسم لوله‌ای آنها، طرح اختصاصی گیرنده‌های مکانیکی بندپایان است. جسم لوله‌ای قطعهٔ انتهایی دندریت است. جسم لوله‌ای محتوی میکروتوبول‌های متراکمی است که در یک ماده اسموفیل با ترکیب شیمیایی ناشناخته، احاطه می‌شوند. دلایل قانع‌کننده‌ای وجود دارد که احتمالاً جایگاه انتقال حسی است. مطالعات اخیر نشان می‌دهند که مخروط‌ها یا رشته‌ها همان‌طور که نقش مهمی در جذب انرژی محرک دارند، به عنوان مولکول‌های گیرنده نیز عمل می‌کنند (شکل ۱).

* موهای رشته‌ای [۳۴]: موهای رشته‌ای حشرات و عنکبوتیان کامل‌ترین نوع ساختارهای حسی مومانند می‌باشند. معروف‌ترین آن‌ها در بخش دمی سوسک حمام و جیرجیرک، بخش سینه‌ای صدپایان و تریکوبوتریاهای عقرب قرار دارند. موهای رشته‌ای و تریکوبوتریاها به حرکات خفیف پاسخ می‌دهند و با جریان خفیف پاسخ می‌دهند و با جریان ملایم هوا خم می‌شوند. حساسیت آن‌ها چنان است که فقط به جریان هوایی بدون جهت پاسخ نمی‌دهند، بلکه به جریان خفیف منظم هوا در حوزه نزدیک شنوایی پاسخ می‌دهند. طول موهای رشته‌ای *Barathra caterpillar* ۶۵۰- ۴۵۰ میکرومتر است. تریکوبوتریاها در نوعی عنکبوت ۱۳۰۰ *(cupiennius)* - ۱۰۰ میکرومتر و در عنکبوت پرنده بیش از ۲۵۰۰ میکرومتر طول دارند. طول تریکوبوتریاهای عقرب بین ۵۰۰ تا ۱۰۵۰ میکرومتر است.

* گیرنده‌های فشار [۳۵] اسکلت خارجی بندپایان روزنه‌های حسی مربوط به حواس مختلف را دارند. اسکلت ساختار معینی هم برای گیرنده‌های کوتیکولی فشار دارد. این گیرنده‌ها به صورت حفراتی در اسکلت خارجی هستند.

نوک دندریت یک سلول حسی به غشای کوتیکولی پوشاننده حفره می‌رسد. دگریختی برآمدگی‌های گودال باعث تغییر شکل این غشا و سپس دندریت می‌شود که بعد از آن پاسخ سلول عصبی جلوه می‌کند.

این گیرنده‌ها در اسکلت خارجی حشرات عنکبوتیان و به تعداد کمتر در سخت‌پوستان وجود دارند. در حشرات شکل حفره گرد یا بیضی است. نام ساختار حسی زنگوله‌ای شکل از این واقعیت ناشی می‌شود که غشای احاطه‌کننده معمولاً به طرف خارج برآمده می‌شود و دندریت شبیه زبانهٔ زنگ به آن متصل می‌شود. در سوراخ ساختار حسی عنکبوتیان حفرهٔ کوتیکولی قدری طویل می‌شود و غشای پوشاننده به طرف داخل برآمده می‌شود. ابعاد حفرات گیرنده فشار متغیرند. در ساختار حسی زنگوله‌ای حشرات نسبت طول به سطح به ندرت از ۱: ۳ بیشتر است و اندازهٔ محور طولی از ۱۳ µm است. منفذ ساختار حسی ممکن است µm ۲۰ طول داشته باشد، ولی فقط µm ۲-۱ مساحت دارد.

غشای پوشاننده در ساختار حسی منفذدار در حدود µm ۰/۲۵ ضخامت دارد و عمدتاً از لایه متراکم اپی‌کوتیکول تشکیل می‌شود. در ساختار حسی زنگوله‌ای حشرات، چند لایه‌ای است و یک میکرون ضخامت دارد. برآمدگی رو به داخل ساختار حسی منفذدار و رو به خارج ساختار حسی نمونه‌هایی از غشای پوشاننده‌اند. اجزای سلولی گیرنده‌های فشار بندپایان شبیه موهای رشته‌ای است. هومولوژی این دو عضو حسی ای این نتیجه‌گیری شده است. برخلاف شباهت کلی، تفاوت‌هایی در جزئیات ساختاری، تولید جریان گیرنده و محل شروع نیز در منحنی پتانسیل عمل وجود دارد.

به نظر می‌رسد، تریکوبوتریوم، ساده‌ترین گیرنده مکانیکی باشد. این گیرنده‌ها، موهای حساسی هستند که با یک نورون حسی عصب‌دهی می‌شوند. اندام‌های کوردوتونال، شامل چندین گیرنده‌ی مکانیکی است که توسط تعدادی نورون دو قطبی سطوح داخلی اسکلت خارجی را به یکدیگر مرتبط می‌کنند. از معروف‌ترین اندام‌های کوردوتونال می‌توان اندام‌های صماخی [۳۶]، عضو جانستون [۳۷] را نام برد.

تولیدمثل ماهیان

سیدمرتضی ابراهیم‌زاده
مدرس مرکز آموزش جهاد کشاورزی بابلسر

چکیده

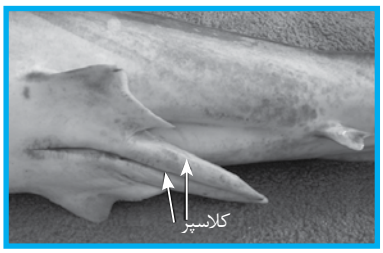
اولین ماهیان در حدود ۴۷۰ میلیون سال قبل در دریاها ظاهر شدند. در حال حاضر، نزدیک به ۳۰۰۰۰ گونه ماهی از کوسه وال عظیم‌الجثه تا ماهی گوپی کوچک شناسایی شده‌اند. ماهیان در آب رودخانه‌ها، نهرها، دریاچه‌ها و آب شور دریا و اقیانوس به سر می‌برند. تفاوت در نوع ماهیان سبب ایجاد تنوع در نوع تولیدمثل آن‌ها شده است. برخی از آن‌ها لقاح خارجی دارند و سلول‌های جنسی خود را داخل آب رها می‌کنند یا برخی از آن‌ها تخم‌ها را در دهان خود حمل می‌کنند و یا برخی دیگر لقاح داخلی دارند. با آن که اکثر ماهیان بعد از تولیدمثل تخم‌های خود را ترک می‌کنند، ولی برخی از آن‌ها از تخم‌های لقاح‌یافته خود محافظت می‌کنند.

کلیدواژه‌ها: ماهی، تولیدمثل، تخمک، اسپرم.

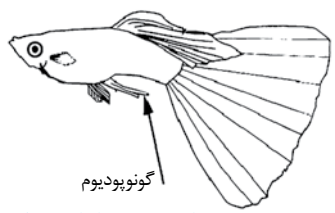
تنوع تولیدمثل

گوناگونی سیستماتیک قابل توجه در ماهیان و تنوع مکان‌های زیستی آن‌ها در ایجاد تنوع زیاد استراتژی‌های تولیدمثلی که در مورفولوژی دستگاه‌های تولیدمثلی آن‌ها انعکاس یافته، مؤثر بوده است. اکثر ماهیان سلول‌های جنسی خود را به داخل آب رها می‌کنند اما برخی از آن‌ها زنده‌زا هستند. ماهیان زنده‌زا ممکن است تخمگذار زنده‌زا[1] باشند که تخم‌ها در بدن ماهی ماده تفریخ می‌یابد یا ممکن است زنده‌زا[2] باشند که جنین از طریق بافت مادر تغذیه می‌شود. در برخی از ماهیان تخمگذار زنده‌زا جنین در داخل تخمی که هنوز در فولیکول قرار دارد، تکامل می‌یابد و اوولاسیون (یا آزادسازی تخم) و تولد هم‌زمان اتفاق می‌افتد. در دیگر ماهیان تخمگذار زنده‌زا تخم از فولیکول خارج می‌شود و در حفرهٔ تخمدان به رشد خود ادامه می‌دهد. در برخی از ماهیان زنده‌زا دیوارهٔ فولیکول تخم در تماس نزدیک با جنین قرار دارد و به این طریق تغذیه آن‌ها انجام می‌گیرد. در کوسه‌های زنده‌زا، بخشی از اویدوکت یا مجرای تخم بر تبدیل به رحم می‌شود.

برخی دیگر از ماهیان تخم‌ها را با خود حمل می‌کنند، بیشتر آن‌ها تخم‌ها را در دهان خود حمل می‌کنند و برخی دیگر در حفرهٔ آبششی یا در کیسه‌های ویژه در روی بدن خود تخم‌ها را حمل می‌کنند



شکل ۱- تغییر شکل بالهٔ شکمی به اندام جفت‌گیری (کلاسپر) در کوسه



شکل ۲- تغییر شکل بالهٔ مخرجی به اندام جفت‌گیری (کلاسپر) در ماهی گوپی

پی‌نوشت

1. Exoskeleton
2. milieu interior
3. motoneurone
4. sensillium
5. Hygro- and thermoreceprtor
6. Mechanaoreceptors
7. thread hairs
8. cuticular strain – detectors
9. wigglesworth
10. Yokohari
11. Periplantea Americana
12. Tominaga
13. sesillum caoitulum
14. chordotonal organ
15. Tateda
16. moist unit
17. dry unit
18. cold unit
19. Altner
20. Loftous
21. pit organ
22. chordotonal organ
23. cuticular hair
24. Malacostraca
25. Bellonci
26. apical sensory cone
27. cutialar strain detectors
28. Hair sensilla
29. filiform
30. Trichobothrium
31. Epidermal mother cell- stammzelle
32. sheath cell
33. neurolemma
34. Thread hairs
35. strain detectors
36. tympany
37. jounston

منابع

1. Champan, R., F. (1999) The Insects structure and function, The English univeysity pressltd. London.
2. Bereiter- Hahn, t. and Mtolisty, A. G, (2004). Biology of integument inyertebrate. Springer- verlage company. Berlin.
3. John R. MEYER. ENTOMOLOGY. Department of Entomology. NC State University. 2006.

۴. باقری‌زنوز، ابراهیم. اصول مرفولوژی و فیزیولوژی حشرات. انتشارات دانشگاه تهران. تهران، ۱۳۸۲.
۵. شجاعی، محمود. حشره‌شناسی (جلد ۱ و ۲). انتشارات دانشگاه تهران. تهران، ۱۳۸۵.

انواع لقاح

در ماهیـان زنـده‌زا و برخـی از ماهیان تخمگـذار، لقـاح داخلی اسـت و روش‌های مختلفی برای انتقال اسپرم به بدن جنس ماده وجود دارد. در کوسه‌ها باله‌های شکمی ماهی نر به اندام انتقال دهنده اسپرم به بدن جنس ماده به نام «کلاسپر» تغییر می‌یابد (شکل ۱). در ماهی گوپی باله مخرجی به اندامی مشابه کلاسپر کوسـه‌ها به نام «گونوپودیوم» تغییر می‌یابد (شکل ۲).

*** در برخـی از ماهیان تخمگذار زنـده‌زا جنین در داخل تخمی که هنـوز در فولیکول قـرار دارد، تکامل می‌یابد و اوولاسـیون (یا آزادسـازی تخم) و تولد هم‌زمان اتفاق می‌افتد**

انواع الگوهای تولیدمثلی

حداقل سـه نوع تولیدمثل جداجنسی، هرمافرودیت و بکرزایی در ماهیان دیده شده اسـت. در اکثر ماهیان، تولیدمثل از نوع جداجنسـی اسـت که در آن‌ها ماهی نر و ماده از هم جدا هسـتند، با وجود ایـن در این حالت نیز تنوع زیادی وجود دارد. در برخی از ماهیان زنـده‌زا ماهیان ماده قـادر به ذخیرهٔ اسـپرم برای ۸ تا ۱۰ ماه هستند. در برخی موارد ماهی ماده قادر به حمل اسپرم چند ماهی نر به طور هم‌زمان است.

در تولید مثـل هرمافرودیت یک ماهی دارای هر دو جنسـیت نر و ماده اسـت و هر دو سلول اسـپرم و تخمک (به طور هم‌زمان یا در زمان‌ها مختلـف) را تولید می‌کند. این ماهیان می‌توانند با سایر ماهیان هرمافرودیت جفت‌گیـری داشـته باشـند. در یک ماهی هرمافرودیت در زمانی که تخمک و اسـپرم خود را هم‌زمـان رها می‌کنـد، خودلقاحی خارجی اتفاق می‌افتد. در برخـی دیگر از این ماهیان ممکن اسـت خـود لقاحـی داخلی اتفاق بیافتد. در برخی از ماهیـان یک تناوب زمانی در هرمافرودیتی دیده می‌شود. در این ماهیان، ماهیان جوان با ادامه رشد جنسیت خود را تغییر می‌دهند.

در برخـی از ماهیان زنده‌زا ماهیان مـاده قادر به ذخیرهٔ اسپرم برای ۸ تا ۱۰ ماه هستند. در برخی موارد ماهی ماده قادر به حمل اسپرم چند ماهی نر به طور هم‌زمان است

در تولیدمثل به صورت بکرزایی، تخم‌های لقاح نیافته به جنین تبدیل می‌شوند. این حالت در تعداد معدودی از ماهیان دیده شده است. به عنـوان مثـال در *Poecilia Formosa* بکرزایی طبیعی دیده شـده است (شکل ۳). در این ماهی گرچه فرایند تکامل جنین بدون لقـاح انجام می‌گیرد امـا جفت‌گیری با یک ماهی نر برای تحریک تخم لازم است.

شکل ۳- ماهی *Poecilia Formosa* که دارای بکرزایی است

مراقبت‌والدینی

مراقبـت والدینـی نیز در بیـن ماهیان دارای تنـوع بالایـی است. برخی از ماهیان مانند هرینگ اقیانوس آتلانتیـک، گروه‌هـا و دسـتجات بزرگـی از نـر و ماده تشـکیل می‌دهند و به طور آزاد تخمک و اسپرم خود را رها و سـپس آن‌ها را ترک می‌کنند. دیگر ماهیان آشیانه می‌سازند و از تخم و لاروهای تازه بیـرون آمده از تخـم مراقبت می‌کنند. برخی دیگر از ماهیان تخم‌ها را با خود حمل می‌کنند، بیشتر آن‌ها تخم‌ها را در دهان خود

شکل ۴- نگهداری تخم در دهان ماهی تا زمان تخم‌گشایی

حمل می‌کنند و برخی دیگر در حفرهٔ آبششی یا در کیسه‌های ویژه در روی بدن خود تخم‌ها را حمل می‌کنند.

پی‌نوشت

1. Ovoviviparous
2. Viviparous

منابع

درافشـان، سالار و ابراهیم‌زاده، سـیدمرتضی (۱۳۸۹). زیست‌شناسـی تولیدمثل ماهی، انتشارات دانشگاه صنعتی اصفهان، صفحات ۵۰-۶۳.

Coward K. Bromage N.R. Hibbitt O. Parrington J. (2002). Gamete physiology, fertilization and egg activation in teleost fish, Reviews in fish biology and fisheries, 12: 33- 58.

Helfman G.S. Collette B.B. Facey D.E. (1997). The Diversity of fishes. Blackwell Science, Inc. pp. 47-48.

Hoar W.s. (1982) Reproduction. In. Hoar, W.S. and Randall, D.J. (eds), Fish Physiology Volume III Reproduction and Growth, Bioluminescence, Pigments and Poisons. Academic Press, New York/ London, pp. 1-72.

Jalabert B. (2005). Particularities of reproduction and oogenesis in teleost fish compard to mammals. Reprod. Nutr. Dev. 45: 261- 279.

McMillan D.B. (2007). Fish Histology: Female Rproductive Systems. Springer. Pp. 1-5.