مجلهٔ علوم دانشگاه تهران جلد ۱۶ شماره های ۱ و ۲ سال ۱۳۶۶ ازصفحه ۱۴ تا ۵۰

مطالعه تخمک‌زائی در پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس با میکروسکپ الکترونی*

دکتر غلامرضا نورزاد

گروه زیست‌شناسی دانشکده علوم دانشگاه مشهد

چکیده

پلاتی‌پوسیلوس‌ماکولاتوس نوعی ماهی زنده‌زا، متعلق به‌تلئوستئن ها (جنس،- پوسیلیده) می‌باشد. جریان اووژنز دراین‌جانور برحسب‌تغییرات صورت‌گرفته به‌چندمرحله‌تقسیم می‌گردد: درمرحله I اووپلاسم شفاف باارگانل کم و توسط یک لایه سلول فولیکولی پوشیده می‌شود . اولین قطرات زرده در این مرحله ظاهر می‌گردند. درمرحله II میکروویلی، وسپس بین‌آنهاقشرشعاعی‌بوجود می‌آید. لایه های‌پوشاننده نتیجهٔ فعالیت مشترك اووسیت وسلولهای فولیکولی می‌باشد . علاوه بر این ها واکوئلهای سحیطی ظاهر می‌شوند . در مرحله III تمایز وتقویت لایه های پوشاننده ادامه می‌یابد و سلولهای فولیکولی، حالتی استوانه‌ای به خود می‌گیرند . در اووپلاسم ذخایر زرده افزایش می‌یابد. درمرحله IV درون اووپلاسم‌پراز سواد زرده‌ای شده است. غشاء هسته‌پاره شده و با افزایش حجم اووسیت غشاء آن منظره‌ای صاف به خود گرفته و از طول میکروویلی ها کاسته می‌گردد. پس از خروج نوزاد از تخمدان در بین سلولهای فولیکولی دسموزوم ظاهر می‌شود ، درحالیکه در طول رشد اووسیت و جنین این ساختمانها به چشم نمی‌خورند. اووسیت رشد یافته باچهار لایه مختلف محافظت می‌گردد، که هرلایه‌نقش معین خود را ازنظرحفاظت وفیزیولوژی‌برعهده دارد .

An ultrastructural study of oogenesis in platypoecilus maculatus

Dr. Gholamreza Noorzad

Biology Dept. School of Science, Ferdowsy (Mashhad) University

Abstract

Platypoecilus maculatus is a viviparus fish belonging to subclass teleosteans (Fa. pociliidae) .Oogenesis in this Organism can be divided in to following stages. I- Clear Ooplasm with few organelles is covered with a layer of follicular cells. Appearence of the first Yolk droplets also Occured in this stage. II - microvilli forms and then a radiallayer appears between them. The development of of Covering layers is due to the activity of both; the oocyte and follicular Cells. In addition the periferal vacuols appear in this Stage. III - Diffrentiation and strengthening of covering layers, continued and the follicular cells take columnar shape. Yolk storage of ooplasm also is increased.

* برشها و عکسها در انستیتو جانورشناسی دانشگاه گیسن آلمان غربی گرفته شده‌اند.

IV - In this stage ooplasm is filled with yolk substance. The nuclear membrane is broken apart and as a result of oocyte growing, its membrane takes a smooth shape, and the microvilli length is decreased. Although in the Process of oocyte development the desmosomes do - not exist; after breading they appear in between the follicular cells. The fully grown oocyte is protected with four layers, where each layer play its specific role in physiology and protectiveness.

مقدمه

آناتومی و پیدایش اووسیت وعمل لایه‌های پوشاننده آن از مدتها پیش هدف موردمطالعه عده زیادی از محققین بوده است Beneden (1880 a , b), Regaud Dubreuil (1908) Kölliker(1898) تحقیقاتی دراین زمینه انجام داده‌اند. درسال ۱۹۰۶ Hertwig درکتابش بنام «کتاب کمک درسی تاریخ تکامل مقایسه‌ای و تجربی مهره‌داران» اووسیت‌ها را به تفصیل مورد مطالعه قرارداده است.

ازمطالعات دیگر انجام یافته روی اووسیت درجانوران‌مختلف میتوان‌ازتحقیقات Arndt(1954, 56, 60a, b) روی سیپرینوئیدها، Yamamato(1955a) روی Oryzias latipes Kemp & Allen(1956a), Riehl (1977 , 78), Götting (1966, 67, 68, 70, 76), Stricker (1985) , Tam, Roy & Makaran (1985) و غیره نام برد.

دراین کار تحقیقاتی نحوه اووژنز، ساختمان اووسیت ولایه‌های پوشاننده آن درماهی بچه‌زا[1] پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس[2] مورد بررسی قرارگرفته است.

مواد و روش کار

ازجانوران موردآزمایش. جنس ماده ماهی پلاتی‌پوسیلوس ماکولاتوس در سنین مختلف استفاده‌گردیده است. ماهیان در آکواریوم در ۲۴°C نگهداری شدند، برای مطالعات‌با میکروسکپ الکترونیک، تخمدان ازبدن ماهی‌خارج وبلافاصله در محلول‌تامپون سیوستراند[3] و یا تامپون سورنزن[4] سرد وارد و با تیغ شیشه‌ای به قطعات کوچک بریده شد.

ثابت کردن بافت‌درمرحله‌اول در محلول ثابت کننده‌سیوستراند (Sjostrand 1961) و غالباً در محلول گلوتارآلدئید ۵٪ تامپون فسفات (PH=7, 3 - 7, 4) و در مرحله دوم عمل ثابت کردن با کمک تتراکسیداسمیوم $Os\ O_4$ ۴٪ برای مدت ۳ ساعت انجام گرفت. بعداز شستشوی اساسی (دقیقه ۳×۵) درمحلول تامپون، آبگیری دراستون باغلظت‌های مختلف صورت‌گرفته ودرمرحله ۷۰٪ استون ازاستات‌اورانیل +۱٪اسیدفسفورولفرام برای دادن کنتراست استفاده شد. استون ۱۰۰٪چندبار تعویض وبالاخره‌بافت دروستوپال آغشته وخوابانیده شد. عمل پلیمریزاسیون دردرجه حرارت ۶۰°C برای‌مدت ۴۸ساعت ودر حرارت ۹۰°C برای‌مدت ۱۲-۹ ساعت انجام گرفت. مقاطع باکمک اولتراسیکروتوم Reichert تهیه گردیدند و در میکروسکپ الکترونیک Zeiss EM 96 با ۶۰KV مشاهده وعکس برداری شدند.

نتایج

تخمدان[5] نزد پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس درقسمت شکمی و زیرکیسه هوا قرارگرفته است. این اندام ساختمانی هرمی‌شکل داشته وبارشد تدریجی اووسیت‌ها ظاهری‌خوشه‌ای بخود می‌گیرد. تخمدان‌ها محتوی حدود ۶۰ اووسیت درمراحل مختلف‌رشد می‌باشند Erhardt & Gotting (1976). تخمک‌های اولیه درنتیجه تقسیمات سلولهای زاینده اولیه[6] بوجود میآیند. درطول رشد بعدی اووسیت‌ها شکل میگیرند. رگهای خونی درمرکزتخمدان‌قرارگرفته‌اند، که درآن‌قسمت‌اعظم‌اووسیت‌های جوان‌جای دارند. ازاین مجموعه هرسال تا زمان تخم‌ریزی تعداد معینی رسیده و آماده لقاح میگردند که این دوره با تغییرات سیتولوژیکی همراه می‌باشد.

اووسیت جوان بوسیله غشاء زرده‌ای احاطه میگردد که با غشاء سلول معمولی مقداری تفاوت دارد. روی این غشاء بطرف خارج یک لایه سلول پوششی بنام پوشش فولیکولی[7] قرار گرفته است. بعد از این لایه ، لایه‌ای با ساختمان غیر سلولی بنام غشاء پایه[8] وجود دارد که لایه پوششی را از بافت پیوندی اطراف آن جدا میسازد (شکل ۱). خود غشاء پایه نیز توسط یک لایه سلول‌بنام غلاف فولیکولی[9] دربرگرفته میشود که بافتی پوششی می‌باشد. برای مطالعه بهتر اووسیت ، آرندت (۱۹۵۶) وگوتینگ (۱۹۶۱ و ۱۹۶۶) دوره رشد آنرا با توجه به تغییرات بوجود آمده به چهار مرحله تقسیم نموده‌اند. تغییراتی که در اووسیت پلاتی‌پوسیلوس طی این مراحل صورت می‌پذیرند بشرح زیر است:

مرحله I

اووسیت‌های جوان درمرحله I بایک لایه فولیکول‌اپتیل در

1- Ovoviviparous 2- platypoecilusmaculatus 3- Sjostrand buffer 4- Sorensen bufier
5- Ovar 6- Oogonia 7- Follicular Epithelium 8- Basal lamina 9- Theca folliculi

برگرفته میشوند. سلولهای فولیکولی کمی ضخیم ومحتوی هسته کشیده وبزرگ می‌باشند. هسته کروی وحباب‌مانند اووسیت‌محتوی یک یادو هستک است (شکل ٤-۳). غشاء هسته در سمت‌خارج دارای موادی با تضاد زیاد می‌باشد که از منافذ غشاء بسمت سیتوپلاسم مهاجرت‌می‌نمایند. درون سیتوپلاسم بطور پراکنده شبکه اندوپلاسمی‌ومیتوکندریهائی بااندازه‌های کوچک‌وباکریستای نسبتاً کم مشاهده میگردند. بین این اورگانلها ساختمانهائی‌لیزوزوم مانند در سیتوپلاسم بچشم میخورند. دراین مرحله حتی تعدادی اجسام زرده‌ای[1] قابل رؤیت می باشند که دلیل شروع سنتز زرده درون سیتوپلاسم اووسیت جوان می‌باشد. غشاء اووسیت در این مرحله ابتدا صاف ولی‌بعداً موج‌دار میگردد.

مرحله II

درآغاز این‌مرحله امواج ظاهرشده درغشاء بصورت‌میکروویلی[2] شکل می‌گیرند که بین‌آنها تدریجاً ماده‌ای با ساختمان یکنواخت تولید میگردد . این ماده که همان قشر شعاعی[3] آینده می‌باشد ، بعداً دارای دو بخش کاملا مشخص میگردد : یک بخش و سیعتر داخلی بنام‌قشرشعاعی داخلی[4] و یک‌بخش نازکترو باتضاد زیاد خارجی که قشر شعاعی خارجی[5] نام دارد (شکل ۱) . کورتکس رادیاتوس درفضائی که درنتیجه رشدپیوسته اووسیت‌بطور فزاینده‌ای بین اووسیت ولایه فولیکولی ایجاد میگردد، بوجود میآید، این فضا ابتداء بامایعی پر میگردد. در ادامه این مرحله زیر غشاء اووسیت حبابهائی ظاهر میگردند که باجذب مایعات و پیوستن بهمدیگر بزرگتر شده وواکوئلهای محیطی را میسازند. فرم وتراکم کانالهای ER زیرغشاء اووسیت این تصور را ایجاد می‌نمایند که بایستی درساختن واکوئلهای محیطی دخالت داشته باشند (شکل ۲).

فضای بین سلولی[6] بین اووسیت و لایه فولیکولی وسیعتر میگردد . درنتیجه رابطه مستقیم بین این دو ازبین میرود. دراین مرحله عمل پینوسیتوز نیزشروع میشود .

مرحله III

این مرحله باتولید شدید زرده مشخص میگردد، بطوریکه این‌مواد را میتوان باکمک میکروسکپ نوری نیز رؤیت نمود. تمایز لایه‌های پوشاننده در انواع گوناگون ماهی ادامه‌می‌یابد. ضخامت بخش قشری درپایان این مرحله تقریباً به ۰/۸μm - ۰/۷ میرسد.حاشیه باریکی از سیتوپلاسم بدون زرده باقی می‌ماند. دراین قسمت حتی تعداد میتوکندریهانیز کمتر می‌باشد. زیرغشاءاووسیت تعداد زیادی حبابهای پینوسیتوزی‌ظاهرمیشوند. بین اجسام زرده‌ای میتوان ذخایر چربی وپروتئینی را مشخص نمود که در اندازه های گوناگونی درون سیتوپلاسم قرارگرفته‌اند. سلولهای لایه فولیکولی فرم مسطح خود راازدست داده وشکلی استوانه‌ای بخود میگیرند. زوائد سلولهای فولیکولی با میکروویلی های اووسیت درفضای باقی‌مانده‌از بخش‌قشری بهم رسیده‌وگاه‌درهم می‌پیچند. میکروویلی های اووسیت درانتها منشعب بوده واین سطح جذب را بشدت افزایش میدهد. ضمائم سلولهای فولیکولی تاسطح اووسیت میرسند. در مرحله III غالباً از سمت خارج، لایه سومی تولید میگردد.

مرحله IV

در طول تغییرات تمایزی در خارج وداخل اووسیت جوان، هسته به‌بخش خارجی سیتوپلاسم منتقل میگردد، غشاء هسته‌باز شده ودرنتیجه محتویات هسته درون سیتوپلاسم پخش میگردد. دراین‌مرحله داخل سیتوپلاسم پراز مواد زرده‌ای شده است که بصورت توده‌های ذخیره‌ای بزرگ بااندازه‌های‌متفاوت کناریکدیگر قرارگرفته‌اند، تماس غشاء این‌ساختمانها موجب ادغام آنها و ایجاد توده بزرگتری میگردد.

همراه باپرشدن سیتوپلاسم ازمواد زرده‌ای غشاء اووسیت از حالت مواج خارج شده منظره‌ای صاف بخود میگیرد. علاوه براین ازطول میکروویلی‌ها کاسته شده درنتیجه ارتباط مستقیم پوشش فولیکولی‌اووسیت ازبین میرود (شکل ٥).

Götting (1967) ترتیب مشخصی برای لایه‌های‌پوشاننده اووسیت رشدیافته در تلئوستئن های‌دریائی معرفی نموده است. این ترتیب‌بافتی درتحقیقات‌انجام‌شده روی‌پلاتی‌پوسیلوس‌ماکولاتوس[7] نیز بطورکلی معتبر است. طبق این طبقه‌بندی ، لایه‌های بافتی محافظ موجود بین لایه‌پوششی‌داخلی تخمدان وسیتوپلاسم تخمک[8] در تلئوستئن های آب شیرین عبارتنداز:

I- غلاف فولیکولی

II- غشاء پایه

III- پوشش فولیکولی[9] بامیکروویلی

IV- منطقه یالایه شفاف[10] که خود شامل:

۱- منطقه شفاف حقیقی بصورت روشن و:

۲- بخش قشری شعاعی[11]

1- Yolk bodies 2- Microvilli 3- Cortex radiatus 4- Cortex radiatus internus
5- Cortex radiatus externus 6- Intercellular space 7- Platypoecilus maculatus
8- Ooplasma 9- Follicule epithel 10- Zona pellucida 11- Cortex radiatus

بخش قشری شعاعی شامل دو بخش قشری شعاعی داخلی[1] وقشری خارجی[2] می‌باشد.

بخش قشری داخلی[3] ممکن است بشکل منطقه‌ای یکنواخت و یا باساختمانی رشته‌ای و دسته مانند ظاهرگردد.

V- غشاء اووسیت

VI- سیتوپلاسم تخمک

منطقه یکنواخت قشری داخلی نزد P.maculatus مشاهده نگردید، علاوه براین ساختمانهای رشته‌ای وجود ندارند، فقط آثاری نامتجانس شبیه مقاطع رشته‌هائی که بصورت عرضی در بخش قشری داخلی قرارگرفته‌اند میتوان تشخیص داد (شکل ٦). این اشکال احتمالا میتوانند آثار ساختمانهای دسته مانند تحلیل رفته باشند.

سیتوپلاسم اووسیت[4]

دریک اووسیت رسیده هسته مشاهده نمیشود، غشاء هسته ازبین رفته ومحتویات هسته در سیتوپلاسم پراکنده است. بجای هسته توده‌های زرده شامل ترکیبات مختلف وجود دارند مانند ذخایر چربی[5] با حاشیه شکسته، ذخایر قندی[6] باسنظره‌ای بیضوی یا کروی.

بین این ساختمانها، میتوکندریها بایک یادو جسم اسمیوفیل، حبابها وسایر ارگانلها بطور متراکم کنارهم قرار دارند.

ساختمانهای تشکیل یافته از اجسام چند لایه‌ای[7]، که احتمالا نتیجه تغییر شکل دیکتیوزوم می‌باشند نیز دیده میشوند. این ساختمانها داخل سیتوپلاسم تخمک و گاه به‌تعداد زیاد بچشم میخورند.

دربخش خارجی سیتوپلاسم تخمک، سیتوپلاسم زمینه خلوت‌تر است. توده‌های زرده کوچکتر و تدریجاً زیر غشاء ناپدیدمیشوند. بجای آن حبابهای پینوسیتوزی وواکوئلهای حاشیه‌ای به تعداد فراوان ظاهر میشوند.

در بخش زیرین غشاء، تعداد زیادی ساختمانهای غشائی کشیده به‌موازات غشاء سلولی وجوددارند که تدریجاً درآن ادغام وبدین ترتیب بروسعت آن میافزایند وبدینوسیله رشد حجمی اووسیت را ممکن میسازند.

گاه در میکروویلوس های اووسیت حرکت حبابها بچشم میخورند (شکل ٦) ولی اتصالاتی بین سلولها دیده نمیشوند. ضخامت پوشش فولیکول در پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس حتی پس ازرشد کامل از یک یادو لایه تجاوز نمی کند.

سلولهای فولیکولی باهسته درشت وحبابها، شبکه‌اندوپلاسمی وریبوزوم فراوان درون سیتوپلاسم مشخص میگردند. دسموزوم یا اتصالات نوع دیگری بین این سلولها مشاهده‌نگردیدند. فضای بین سلولی باریک وسیستم کانالی بین غشاء پایه ولایه شفاف بوجودمیآورد. بین‌سلولهای فولیکولی درپلاتی پوسیلوس‌ماکولاتوس پس از خروج نوزاد دسموزوم ظاهر میگردد، درحالیکه درماهیان تخم‌گزار[8] سلول تخمک رسیده از بافت‌تخمدان درمحل غشاء پایه جدا میگردد. بطرف خارج بعد از پوشش فولیکولی لایه غشاء پایه قرارگرفته است که در اووسیت جوان یک لایه و بتدریج با رشد اووسیت ضخامت‌آن‌افزایش یافته به‌حدود ٤٠ میکرون‌میرسد. این لایه فیلتر ظریفی بوجود میآورد و با انواع موجود در سایر اندامها تفاوت‌ساختمانی ندارد. ارتباط‌بین سلولهای غلاف برعکس سلولهای پوشش فولیکولی چندان محکم به‌نظر نمیرسد.

غلاف فولیکولی در نزد P. maculatus یک لایه نازک بافضای بین‌سلولی وسیع می‌باشد که درآن‌رشته هائی امتداد یافته‌اند.

گاهی این رشته‌ها دسته‌مانند ظاهر میشوند که باغشاء پایه در ارتباط هستند. این لایه سلولی آخرین لایه پوشاننده اطراف اووسیت می‌باشد وسلولهای استرومای تخمدان را ازاووسیت جدا میسازند. رگهای خونی در غلاف فولیکولی تاحدود غشاء پایه منتشر میگردند، ولی هیچگاه وارد غشاء پایه پوشش فولیکولی نمیگردند.

بحث

اووسیت‌پلاتی پوسیلوس ماکولاتوس شکلی کروی‌یا بیضی دارد، هسته در مقایسه با سیتوپلاسم بزرگ ودرمرکز قرارگرفته است. اولین قطرات زرده در مرحله I ظاهرمیشوند. کاریوپلاسم روشن، بطور واضح بوسیله یک غشاء خارجی وداخلی احاطه‌شده است، ازمنافذ این غشاء مضاعف ماده متراکمی وارد سیتوپلاسم میگردد، که Franz (1910) و Wheeler, (1924) آنرا گزارش داده وباتولید زرده مربوط دانسته‌اند و برخی دیگر آنرادلیل تبادل مواد بین هسته وسیتوپلاسم میدانند Müller &Sterba (1963) و Stolk (1959).

اجسام غشائی مشاهده شده دراین آزمایشات احتمالا نقشی در سنتز زرده دارند که بیشتردر بخش خارجی سیتوپلاسم بوجود میآیند. در اووسیت جوان پلاتی پوسیلوس میتوکندریها و شبکه آندوپلاسمی نزدیک یکدیگر بوجود میآیند. شبکه آندوپلاسمی، غشاء اووسیت را بابخش های مختلف سیتوپلاسمی مربوط می‌نماید. نحوه تولید واکوئلهای حاشیه‌ای یامحیطی هنوز بخوبی روشن‌نشده است ولی دراین کار تحقیقاتی ازمرحله II تبدیل عده‌ای از

1- C. radiatus internus 2- C. radiatus externus 3- Cortex radiatus internus 4- Ooplasm
5- Lipid droplet 6- Polysaccharide, Glycoprotein 7- Multilamellar bodies 8- Oviparous

میتوکندری‌ها به‌واکوئل بچشم میخورد، که بصورت واکوئلهای بزرگ به‌بخش خارجی منتقل‌میگردند. احتمالا شبکه آندوپلاسمی نیز باجمع‌آوری پروتئین در شکل‌گیری این واکوئلها نقش‌خواهند داشت.

درباره ماهیت شیمیائی و اکـــوئلهای حاشیه‌ای Arndt (1956, 60a, 60 b) مفصل به‌بحث‌پرداخته است‌وطی‌آن درون‌آنها پلی‌ساکارید وپروتئین رانشان داده است، آزمایشات دیگری نیز نظریات Arndt را تأیید می‌نمایند. این واکوئلها محل ذخیره موادی هستند که درداخل سلول ساخته شده ویااز خارج به‌داخل آن وارد میگردند. اتحاداین واکوئلها بعد از تماس غشاء آنها با یکدیگر تولید واکوئلهای بزرگتری می‌نماید، همین عمل زمانی نیزکه غشاء واکوئل باغشاء اووسیت برخورد می‌کند صورت گرفته ودرنتیجه محتویات واکوئل بخارج تخلیه میگردد.

تولید لایه‌های پوشاننده در پلاتی‌پوسیلوس درنتیجه‌انباشتگی مواد اسمیوفیل درخارج‌غشاء اووسیت انجام‌میشود. لایه‌کورتکس ضمن ترشح در اطراف میکروویلوس بصورت مشبک‌در میآید. در مورد نحوه تولید بخش قشری شعاعی نظریات مختلفی وجود دارد، برخی منشأآنرامحتویات واکوئلهای‌محیطی وعده‌ای دیگرسلولهای پوشش فولیکول راتولیدکننده این لایه میدانند. باافزایش‌ضخامت بخش قشری برطول میکروویلوس‌ها نیز افزوده‌میشود. علاوه بر این لایه‌قشری، تخم‌ها را پس از خروج از بدن مادر وانجام‌تسهیم درانواع تخمگذار محافظت می‌نماید.

فضای بین میکروویلوس‌ها بطرف خارج‌گسترش یافته وبطور نسبی از ماده‌ای بی‌شکل‌پر شده است. تراکم آن در مجاورت بخش قشری شعاعی زیادتر ودر جذب آب وهمراه آن‌تورم لایه پوشاننده وعلاوه براین در جذب کاتیونها وانتقال بین سلولی مواد اهمیت دارد. Erhardt & Götting (1970) نیز بـــه نقش آن در انتقال مواداشاره نموده‌اند.

میکروویلی

میکروویلوس‌ها درمرحله II قابل‌رؤیت‌میگردند وبعداً پس از تولید بخش قشری ـشعاعی ازاین لایه عبور می‌نمایند. این میکروویلوس‌هابه‌عقیده عده زیادی ازمحققین محل‌تبادل مواد بین سلولهای فولیکولی واووسیت می‌باشند. ظهور حباب درون‌میکرو-ویلوس‌ها میتواند دلیل شدت فعالیت متابولیسی باشد، که طی‌آن پروتئین‌ها یا ازاووسیت به‌خارج‌و یا ازسلولهای فولیکولی به‌داخل اووسیت منتقل میگردند ودر ساختن بخش قشری یادرمورد دوم برای تولید زرده مورداستفاده قرار میگیرند.

غشاء پایه

در طول تکوین‌اووسیت، غشاء پایه که‌ابتداء یک لایه‌ونازك است ضخیم وچند لایه میگردد. این لایه جداکننده در اینجا نیز ساختمانی همانند غشاء پایه درسایر ارگانها دارد، نحوه تولید. غشاء پایه روشن‌نیست ولی غالباً وجود موادی بین آن و سلولهای غلاف فولیکولی‌تصورتولیدآن‌را به‌وسیله سلولهای این‌لایه بوجود میآورد.

عکس‌های میکرسکپ الکترونی دلیل بـــر ساختمان شبکه مانند آن وهمچنین‌گویای نقش آن‌درکنترل مواد می‌باشند.

غلاف فولیکولی

این لایه سلولی درپلاتی بارشته‌های کلاژن همراه است. رگهای خونی دارای اندوتلیوم‌ساده وفضای بین سلولی نسبتاً زیاد می‌باشند. سلولهای اندوتلیوم دارای‌دسموزوم از نوع اتصالات محکم می‌باشند که انتقال‌مواد رااز طریق فضاهای بین سلولی غیر ممکن وکنترل سلول را روی مواد مورد انتقال تسهیل می‌نماید.

بطورکلی بین اووسیت‌ورگهای‌خونی، بخش‌های مختلف زیر وجود دارند:

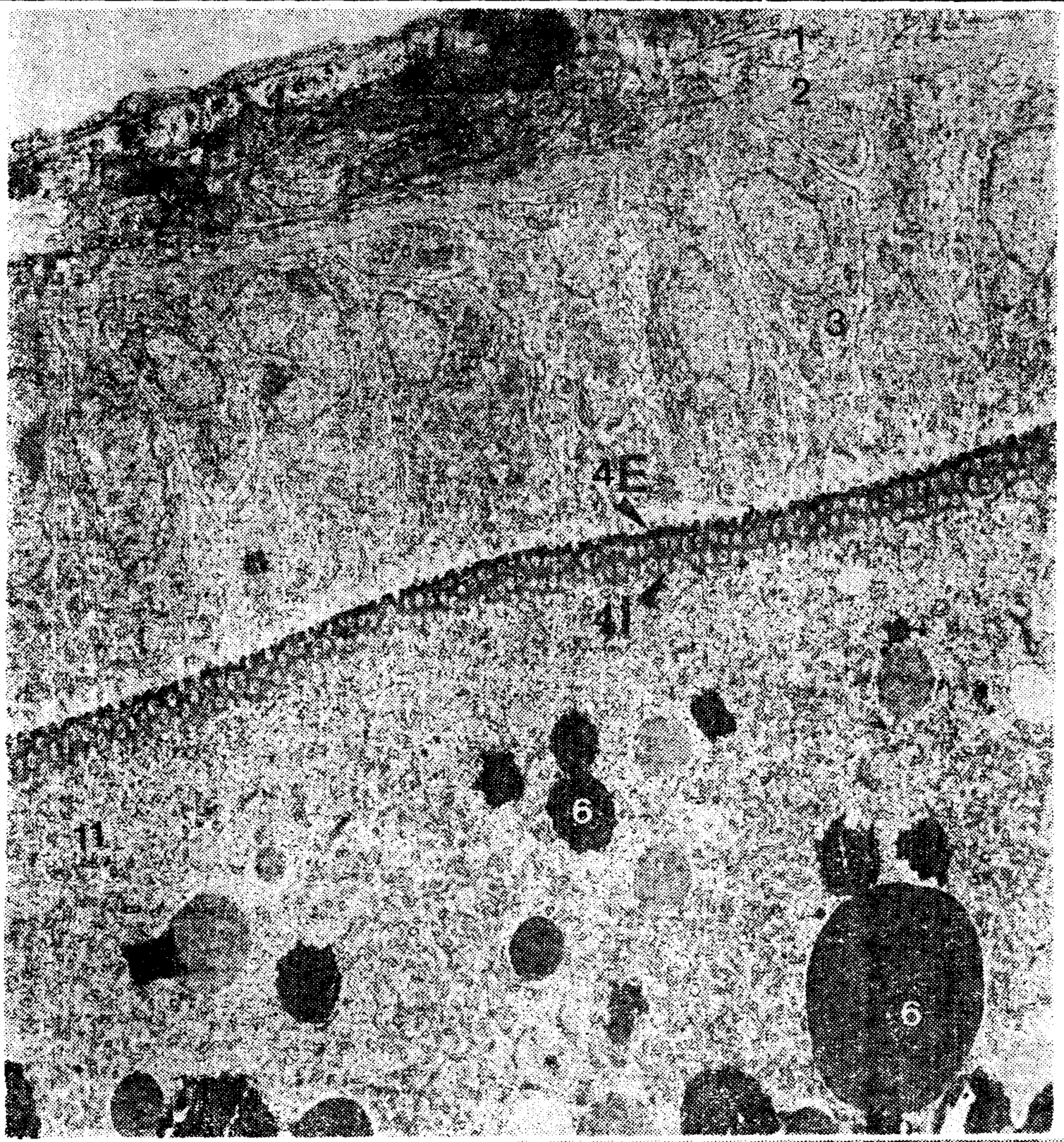
١- اندوتلیوم مویرگ خونی
٢- غلاف فولیکولی
٣- غشاء پایه
٤- پوشش فولیکولی
٥- لایه شفاف

ترتیب فوق ازنظر تعداد وضخامت لایه‌ها درگونه‌های‌مختلف Ovoviviparous Oviparous, Viviparous تفـــاوت پیدا می‌نماید. تصور میگرددکه هر لایه نقش معین خود را از نظر حفاظت و فیزیولوژی برعهده داشته و ازنظرکنترل مواد معین بطور اختصاصی‌عمل می‌نمایند، بطوریکه صرفنظرنمودن ازیکی از لایه‌ها برای جانور قابل جبران نیست.

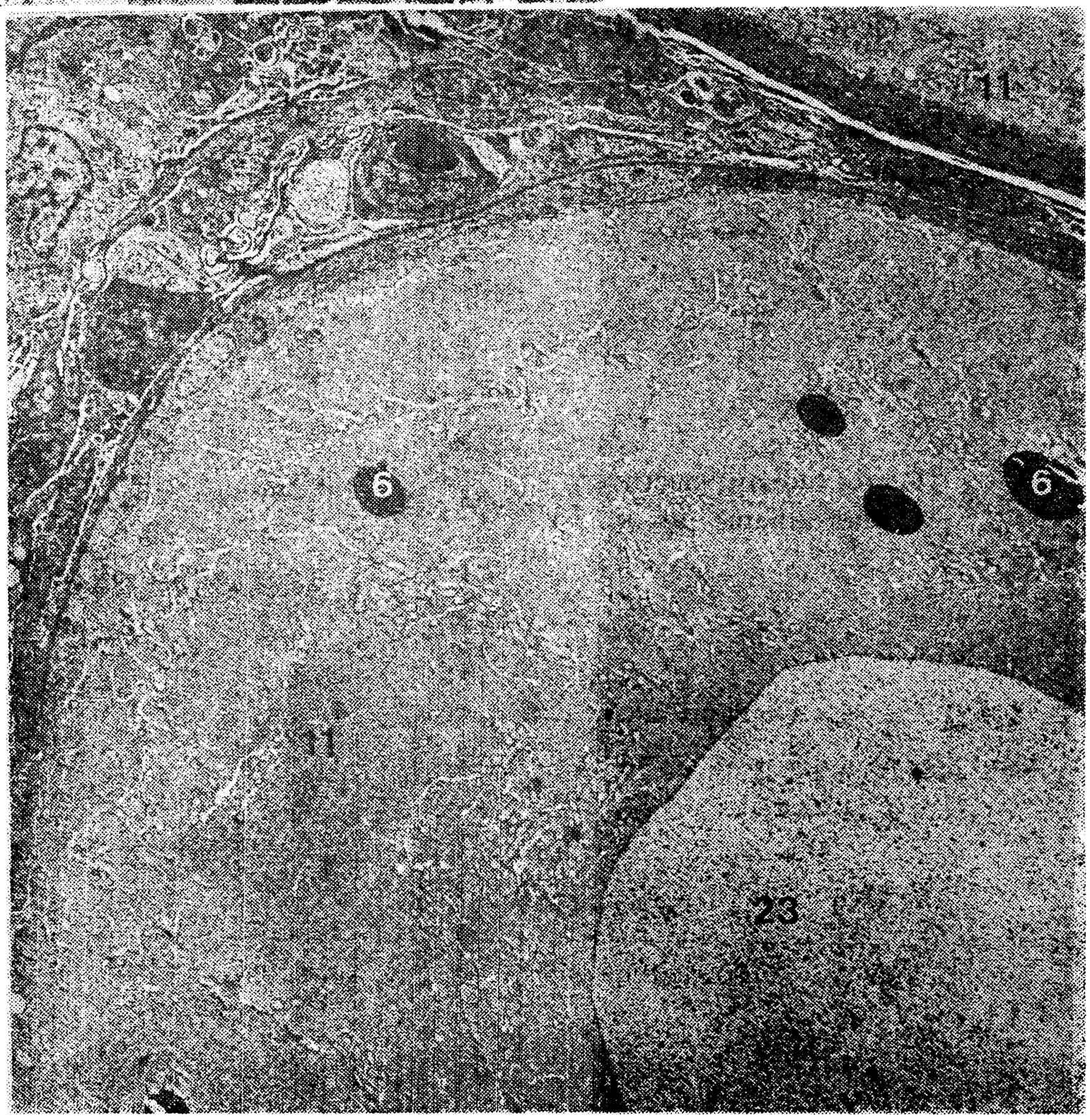
علائم توضیح

١- غلاف فولیکولی
٢- غشاء پایه
٣- پوشش فولیکولی
٤- کورتکس { Cortex radiatus externus / Cortex radiatus internus }
٦- زرده[1]
٨- غشاء هسته[2]
٩- هستک[3]
١١- سیتوپلاسم تخمک Ooplasm
١٣- سیتوزوم‌های محتوی ماده خارجی که بطور آزمایشی از خارج بداخل سلول فرستاده شده‌اند.
٢٣- شیره هسته[4]
٢١- حباب پینوسیتوزی

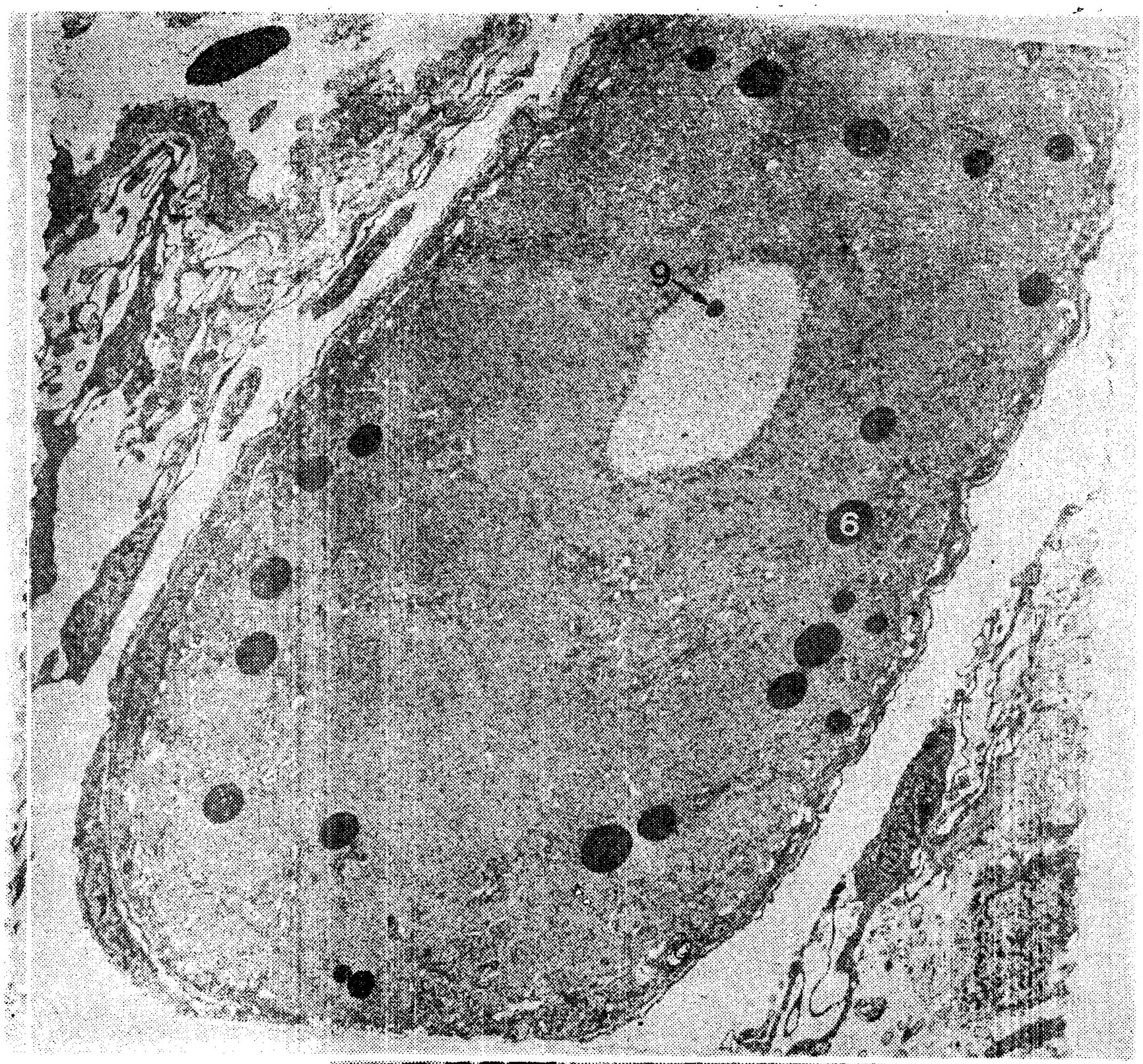
1- Yolk 2- Nucleus membrane 3- Nucleolus 4- Karyoplasma



شکل ۱ـ اووسیت رسیده باموادذخیره‌ای چربی (Lipid droplet) و اجسام زرده‌ای (yolk bodies) غشاء پایه با شماره ۲مشخص شده است، علاوه‌براین سلولهای فولیکولی منشوری جلب توجه می کنند. درشت‌نمائی× ۲۸۰۰

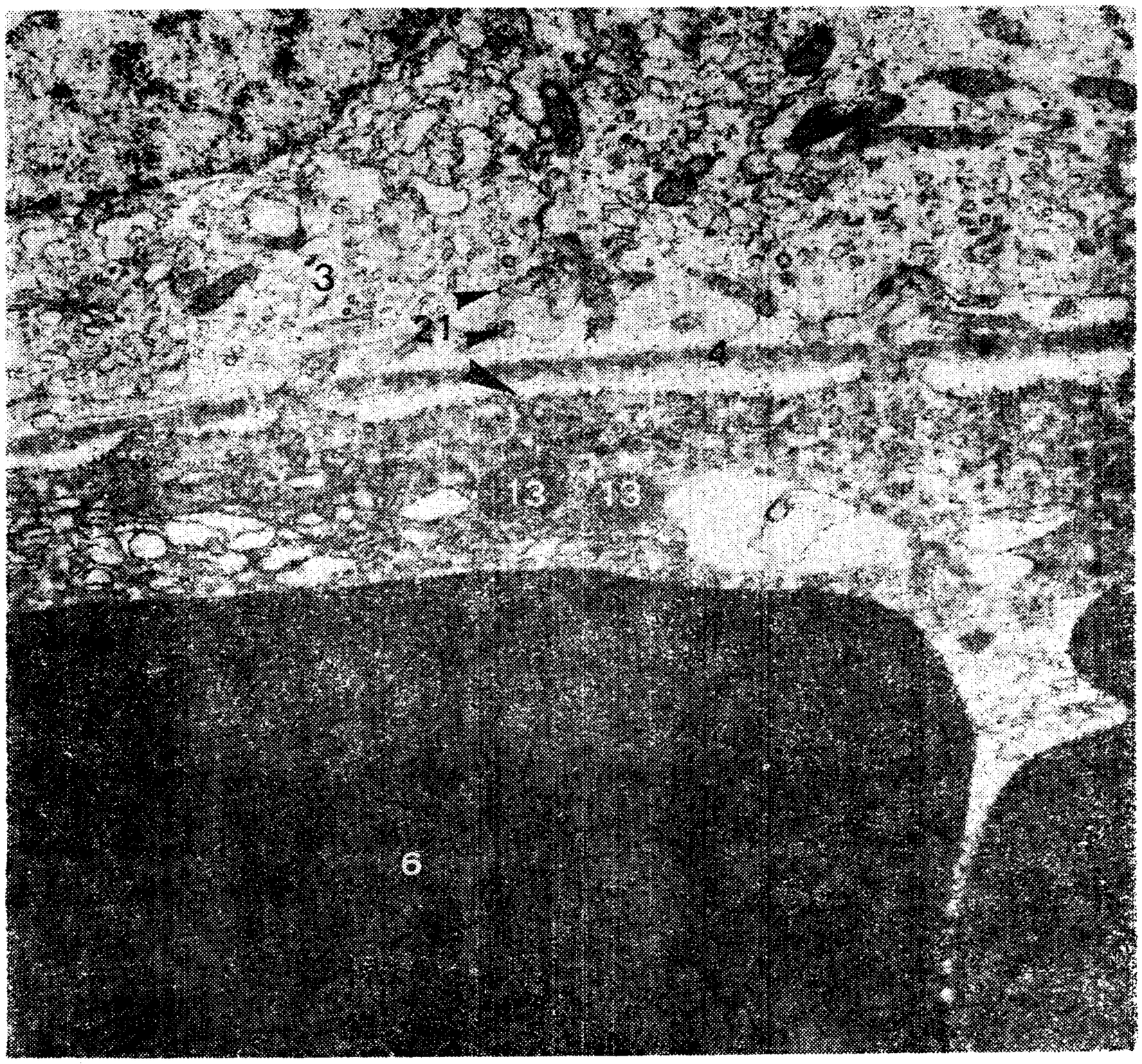


شکل ۲ـ اووسیت درمرحله I سلولهای فولیکولی و غشاء پایه نازك در این شکل دیده میشوند. درشت‌نمائی ×۲۸۰۰

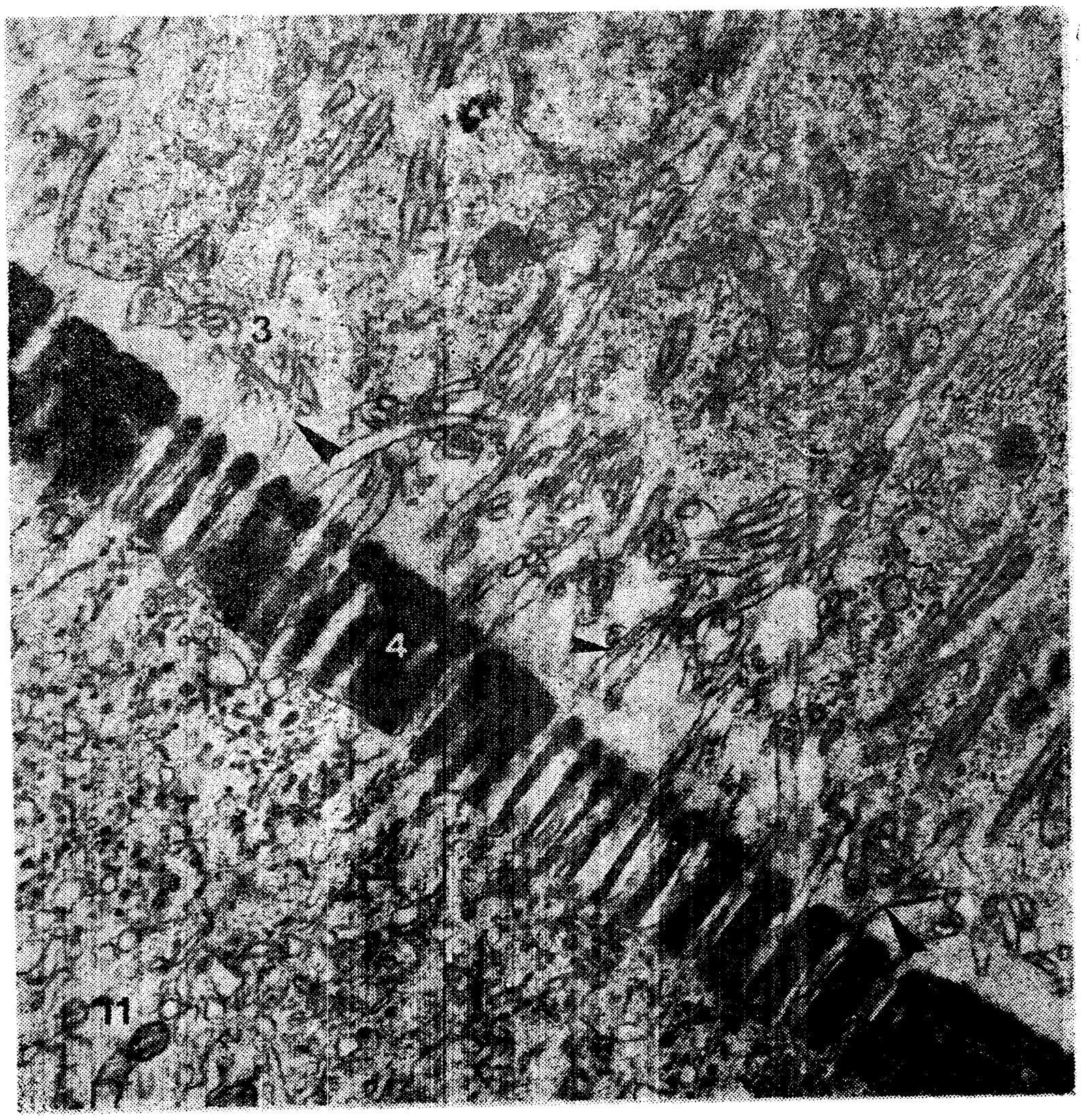


شکل ۳- برش اووسیت
دراواخر مرحله I
سوادیکه هسته را
ازطریق غشاء آن
ترك میکنند در
مجاورت غشاء
به‌چشم میخورند
درشت نمائـــی
۲۸۰۰×

شکل ٤- برش از اووسیت
در مرحله II.
درشت نمائـــی
٦۳۰۰×



شکل ۵- در این شکل بخشی ازاووسیت رشد کرده در مرحله IV باذخیره فراوان زرده و واکوئلهای محتوی مواد خارجی که بعداً جذب و ذخیره شده‌اند دیده میشود. سر فلش بزرگ حباب پینوسیتوزی را نشان میدهد. درشت نمائی ۱۹۰۰×



شکل ۶- در این شکل سلولهای فولیکولی بخش قشری شعاعی وبخشی از سیتوپلاسم تخمک دیده میشوند. سرفلش های بزرگ به انشعاب میکرو- ویلوسها و فلش - های کوچک به ساختمانهای - رشته‌ای در بخش قشری اشاره می- نمایند. سرفلش کوچک تجمع حبابها را درون میکروویلوس نشان میدهد. درشت نمائی ۱۱۹۰۰×

References

Arndt, E. A. (1954) Histologische und histochemische Untersuchungen uber die Oogenese und bipolare Differenzierung bei Susswasser - Teleosteern. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Tubingen, 94 - 98.

Arndt, E. A. (1956) Histologische und histochemische Untersuchungen uber die Oogenese und bipolare Differenzierung von Susswasser - Teleosteern. *Protoplasma* **47,** 1 - 36.

Arndt, E. A. (1960 a) Uber die Rindenvakuolen der Teleosteeroozyten *Z. Zellforsch.* **51,** 209 - 224.

Arndt, E. A. (1960 b) Untersuchungen uber die Eihullen von Cypriniden. *Z. Zellforsch.* **52,** 315 - 327.

Beneden, E. van(1880 a) Recherches sur l'embryologie des mammiferes . I. La formation des feuilles chez le lapin, *Arch. Biol. (Liege)* **1,** 1 - 88.

Beneden, E.van(1880 b) Contribution a la connaissance de l'ovaire des mammiferes. *Arch. Biol.* (*Liege*) **1,** 475 - 544.

Erhardt, H. & Götting K. J. (1970) Licht- und elekt - ronenmikroskopische Untersuchungen an den Eizellen und Eihullen von Platypoecilus maculatus. *Cytobiol,* **2,** 429 - 440.

Franz, V. (1910) Die Eiproduktion der Scholl (Pleuronectes platessa L). Wiss. Meeresunters. *Helgoland* **9,** 59 - 141.

Götting,K. J.(1965) Die Feinstruktur der Hullschichten reifender Oozyten von Agonus cataphr - actus L. *Z. Zellforsch. mikroskop. Anat.* **66,** 405 - 404.

Götting, K.J. (1966) Zur Feinstruktur der Oozyten mariner Teleosteer. *Helgolander wiss. Meeresunters.* **13,** 118 - 170.

Götting. K. J. (1967) Der Follikel und die peripheren Strukturen der Oozyten der Teleosteer und Ampibien. *Z. Zellforsch. mikroskop. Anat.* **79,** 481 - 419.

Götting,K. J.(1970) Zur Darstellung der Ultrastruktur des Teleosteer - Follikels mittels der Gefrierätz- technik *Micron* **1,** 356 - 372.

Götting. K. J. (1976) Fortpflanzung und Oozyten- Entwichlung bei der Aalmutter (Zoarces viviparus) (Pisces, Osteichthyes) . *Helgolander Wiss. Meeresunters.* **28,** 71 - 89.

Hertwig, (1906) Eireife,Befruchtung und Forschungs- prozesse.In : Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Band 1, Teil 1, Jena, Gustav Fischer.

Kemp, N. E. & Allen M. D. (1956 a) Electron microscopic observationsion the development of the chorion of Fundulus. *Biol. Bull.* **111,** 293.

Kölliker, A. V. (1898) Uber die Entwicklung der Graaf, schen Follikel und Eier. Sitzungsber. Physiol. med. Ges. Wurzburg. In: *Z. Zellforch.* **43, S.** 478.

Müller,H. &Sterba G. (1963) Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Bildung und Struktur der Eihüllen bei Knochenfischen. *Zool. Jb. Anat..* **80,** 469 - 488.

Regaud, & G. Dubreuil C, (1908) Sur les productions explastiques des cellules folliculeuses de L'euses del'ovaire chez la lapin. verh. *Anat. Ges. Berlin,* 152 - 156.

Riehl, R. (1977) Die Oozyten der Grundel Pomatosc - histus minutus. 1I. Lichtmikroskopische Untersuchungen Zur Kenntnis der Mikropyle. *Microscopica acta* **80,** 287 - 291.

Riehl, R. (1978) Feinbau, Entwicklung und Bedeutung der Eihullen bei Knochenfischen. Riv. IT. Pisci. ITTIOP. A. XIII - N. 4.

Sjostrand, F. S. (1956) In : Physical Techniques in biologicol research. 3 Acad. Press, New York.

Stolk, A. (1959) Development of yolk nucleus in the oocytes of the cyprinids Barbus evertii and Barbus fasciatus, the Ameiurid nebulosuis and the Silurid Synodontis nigriventris. *Acta morph. neert. Scand.* **2,** 365 - 378.

Stricker, S. A. (1985) An ultrastructural study of Oogenesis, and egg Laying in a nemertean ectosymbiont of crabs, Carcinonemertes epialti (Nemertea, Hoplonemertea). *Can. J. Zool.* **64,** 1256 - 1269.

Tam, W. H., Roy, & Makaran (1985) Ovarian Cycle and plasma concentrations of estrogen and vitellogenin in brook trout (Salvelinus fontinalis, Mitchill). *Can. J. Zool.* **64,** 774 -751.

Wheeler, I, F. G. (1924) the growth of the egg in the dab. Quart. *J. micr. Sci.* **68**, 641 - 660.

Yamamato, K. (1955 a) Studies on the formation of fisheggs. V.The chemical nature and the origin of the Yolk - Vesicle in the Oocyte of the hering, Clupea pallasii. *Annot. Zool. Jap.* **28,** 158 - 162.