

ص ۱۸۷-۱۹۷

## بررسی تغییرات شیمی بافتی دستگاه گوارش تاس‌ماهی ایرانی (*Acipenser persicus*) از مرحله هچ تا زمان رهاسازی

- ❖ مریم باطیبی نوایی: دانشجوی کارشناسی ارشد گروه شیلات، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران
- ❖ باقر مجازی امیری\*: استاد گروه شیلات، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران
- ❖ رجب محمد نظری: کارشناس مجمع‌تمکث و پرورش ماهیان خاویاری شهید رجایی، ساری
- ❖ محمدعلی نعمت‌الهی: دانشیار گروه شیلات، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران
- ❖ مصطفی کرمی‌نسب: دانشجوی کارشناسی ارشد گروه شیلات، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران

### چکیده

در این بررسی چگونگی تکامل هیستوشیمی دستگاه گوارش لارو ماهی قره‌برون (*Acipenser persicus*) از مرحله یک‌روزگی تا ۳۵ روزگی (زمان انگشت‌قد) با استفاده از میکروسکوپ نوری انجام گرفت. لوله گوارش لارو تازه‌تفریخ شده به صورت لوله‌ای مستقیم و تمایز نیافته است که از دهان به سمت مخرج کشیده شده است. هفت روز پس از تفریخ لوله گوارش کمی تمایز یافته و ترشحات اندکی به علت حضور سلول‌های جامی‌شکل در اپیتلیوم دهان، حلق و مری دیده شد. در این مرحله لایه نازکی از ترکیبات موکوپلی‌ساکاریدی خنثی سطح اپیتلیوم لوله گوارشی را پوشاند. با شروع تعزیه فعال (نه روز پس از تفریخ) دستگاه گوارش مانند بالغان به دهان، حلق، مری، معده (غده‌ای و غیر غده‌ای)، روده ابتدایی، میانی و انتهایی تمایز یافت. ترکیبات پروتئینی بهویژه در چین‌های مخاطی مری و معده دیده شد که با گذشت زمان همراه با افزایش فعالیت آنزیمی معده و روده این حالت ناپدید شد. نتایج این بررسی نشان داد که تکامل آنتوژنی دستگاه گوارش ماهی قره‌برون مشابه با دیگر گونه‌های ماهیان خاویاری است.

**واژگان کلیدی:** ماهی قره‌برون، لوله گوارشی، تکامل دستگاه گوارش، شیمی بافتی.

از آن است که تاکنون در داخل و خارج از کشور هیچ گونه مطالعاتی در خصوص شیمی بافتی دستگاه گوارش تاس ماهی ایرانی (بررسی شیمیایی لایه اپیتلیوم دستگاه گوارش از لحاظ ترشحات پروتئین، کربوھیدرات و چربی) در مراحل اولیه زندگی اش انجام نشده است. بنابراین، با توجه به این موارد و این که اطلاعاتی درباره شناخت تقدم و تأخیر فعالیت‌های آنزیماتیکی دستگاه گوارش لارو قره‌برون در مراحل اولیه زندگی اش در دسترس نیست، هدف از این مطالعه توصیفی از روند تکامل دستگاه گوارش با به کارگیری روش هیستوشیمیایی به منظور دستیابی به دانش بهتر در بهبود کارایی مدیریت تغذیه در پرورش لارو همچنین، مقایسه آن با دیگر گونه‌های خاویاری و ماهیان استخوانی بوده است.

## ۲. مواد و روش کار

لاروهای ماهی قره‌برون (*A. persicus*) استفاده شده در این بررسی از تخم‌های شش مولد القاشده به تخم‌ریزی (Dettlaff *et al.*, 1993) در مجتمع تکثیر و پرورش ماهیان شهید رجایی ساری به دست آمدند. تخم‌های این مولدان در دمای ۲۱-۲۲ درجه سانتی گراد پس از گذشت چهار روز تفريخ سپس، لاروها به تانک‌های فایبرگلاس با حجم دو متر مکعب با جریانی از آب شیرین منتقل شدند.

طی دوره پرورش لارو، دمای آب و اکسیژن محلول به ترتیب در حدود ۲۱-۲۲ درجه سانتی گراد و ۹ میلی گرم در لیتر بوده است. در هر روز ده عدد نمونه نرمال به طور کاملاً تصادفی از لارو یک‌روزه تا ۳۵ روزه به منظور مطالعه بافت‌شناسی دستگاه گوارش از طریق هیستوشیمی نمونه‌برداری شدند. این نمونه‌ها

## ۱. مقدمه

تاس ماهی ایرانی (قره‌برون، *Acipenser persicus* Secor *et al.*, 2000) که در حوضه جنوبی دریای خزر زندگی می‌کند. همه ساله سازمان شیلات ایران تکثیر مصنوعی و پرورش این ماهی تا مرحله انگشت‌قد را به منظور بازسازی ذخایر دریای خزر انجام می‌دهد. همانند اکثر گونه‌های ماهیان، دستگاه گوارش لارو ماهی خاویاری نیز در مرحله تفریخ تکامل یافته نیست و باید قبل از شروع تغذیه خارجی، دستخوش تغییراتی به منظور هضم و جذب غذا شود (Buddington, 1991).

لاروها پس از تفريخ از نظر تغذیه‌ای وابسته به کیسه زرداند و با تمام‌شدن زرده لارو ماهی خاویاری همانند گونه‌های دیگر ماهیان باید برای تأمین انرژی بیشتر رشد، تغذیه خارجی را شروع کند.

زمانی که ماهیان خاویاری شروع به تغذیه خارجی می‌کنند، لوله گوارش نسبتاً تکامل یافته‌ای دارند (Buddington and Doroshov, 1986a ;

Dettlaff *et al.*, 1993 ; Gawlicka *et al.*, 1995

آگاهی از چگونگی تکامل دستگاه گوارش در تغذیه لارو ماهیان به منظور بهینه‌سازی جیره‌های غذایی لازم است (Segner *et al.*, 1993). اگرچه مطالعاتی درباره تکامل دستگاه گوارش بعضی گونه‌های ماهیان خاویاری مانند ماهی خاویاری سیبری (Williot *et al.*, 1991)، ماهی خاویاری سفید (Conet *et al.*, 1998) و نیز قره‌برون از زمان تفريخ تا زمان رهاسازی از نظر بافت‌شناسی معمولی (Pahlavan, 2001) انجام گرفته، اما بررسی‌ها حاکی

کمتری پلی‌ساکارید است. حفره‌های خالی در کیسه زرده بیان‌گر حضور چربی به صورت پراکنده در زرده است که طی عمل پارافینه‌کردن ایجاد شده است.

### ۲.۳. حفره دهانی و حلقی

در لارو تازه‌تفریخ شده دهان واضح نیست (شکل ۳) و ۵-۷ روز بعد از تفریخ دهان کامل‌تر می‌شود؛ در لارو هفت‌روزه با ظهور سلول‌های جامی‌شکل در اپیتلیوم ناحیه دهانی - حلقی، ترشحات موکوپلی‌ساکاریدی خشی آغاز می‌شود که سبب می‌شود به رنگ‌آمیزی PAS پاسخ مثبت نشان دهنند. در این مرحله آثاری از ترکیبات پروتئینی نیست. با شروع تغذیه فعال (نه روز بعد از تفریخ) تعداد سلول‌های جامی‌شکل افزایش می‌یابد و این سلول‌ها نیز حاوی مقداری ترشحات آبی‌رنگ‌اند.

حلق در این زمان دارای چین‌خوردگی است که با افزایش سن، بر میزان آن افزوده می‌شود (شکل ۶). سیزده روز بعد از تفریخ، تعدادی جوانه چشایی دیده می‌شود که با افزایش سن، بر تعداد و اندازه آن‌ها افزوده می‌شود (شکل ۸). الگوی شیمیایی لایه موکوسی دهانی - حلقی به جز افزایش میزان ترشحات گلیکوپروتئینی سلول‌های جامی‌شکل تا زمان رهاسازی تغییری نکردند (شکل ۱۰).

### ۳.۳. مری

لارو یک‌روزه مری نداشت و ۴-۵ روز بعد از تفریخ مری شکل گرفت. ۵-۷ روز بعد از تفریخ، اولین جوانه‌های چشایی در قسمت ابتدایی مری مشاهده شد. علاوه بر این، تعداد کمی سلول‌های جامی‌شکل در بخش قدامی مری مشاهده شد که الگوی

در فرمالین ۱۰٪ (بافر فسفات) تثیت شدند سپس، به منظور آزمایش‌های هیستوشیمی به آزمایشگاه فیزیولوژی دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تهران منتقل شدند و در آن‌جا پس از عمل آبگیری در اتانول‌های درجه‌بندی شده و قالب‌گیری در پارافین، از هر نمونه ده برش طولی به ضخامت چهار میکرون تهیه شد. سپس، BpB (Periodic Acid Schiff) PAS و Hematoxilin- (H & E) (Bromphenol Blue) (Eosin) به منظور بررسی دستگاه گوارش از لحاظ پروتئین، کربوهیدرات و لیپید طبق روش مرسوم رنگ‌آمیزی شدند (Drury & Wallington, 1980).

### ۳. نتایج

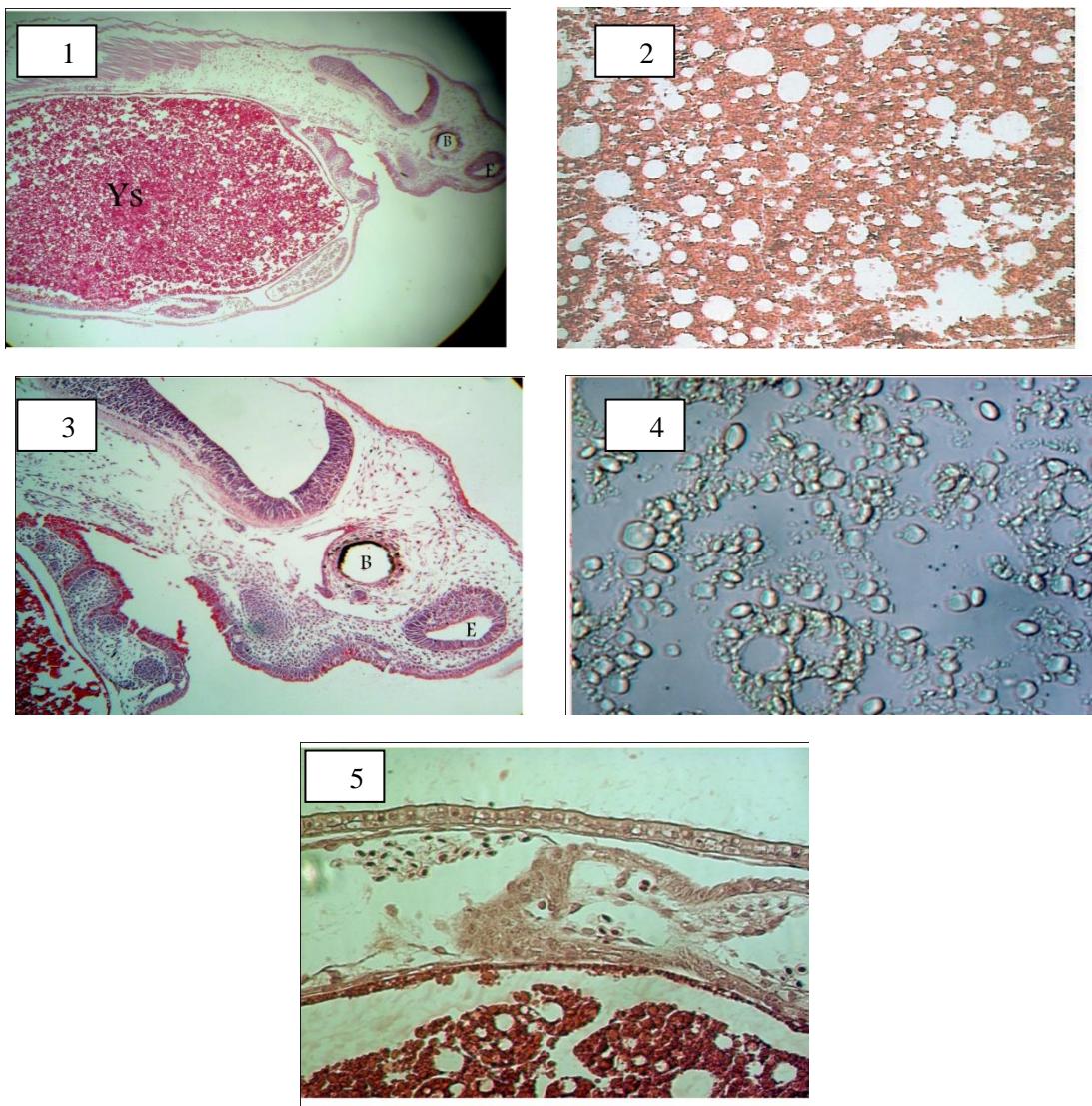
زمانی که لارو ماهی قره‌برون تفریخ می‌شود، لوله گوارش ابتدایی و تمایزینیافته‌ای دارد که از دهان به سمت مخرج امتداد یافته و دارای دهان بسته است که فقط آثاری از آن پیداست. در قسمت انتهایی لوله گوارش، روده خلفی وجود دارد که در این مرحله دارای مخرج بسته است. تمایز و تکامل دستگاه گوارش هم‌زمان با شروع تغذیه فعال (exogenous feeding) است.

### ۱.۳. زرده و کیسه زرده

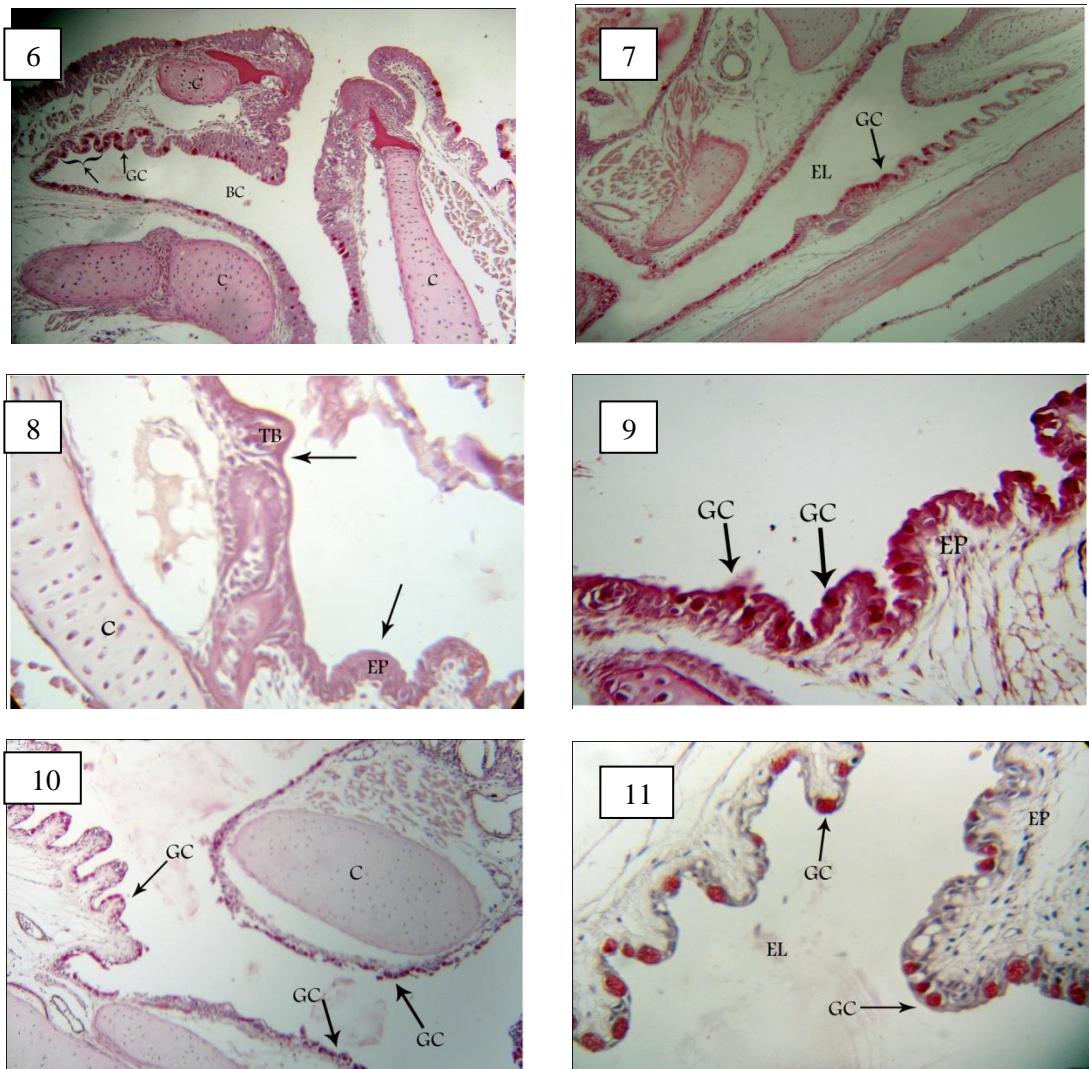
لارو تازه‌تفریخ شده دارای کیسه زرده‌ای است که تقریباً همه حفره بدن را اشغال کرده (شکل ۱) و نیز دارای دیواره‌ای از چند لایه سلول سنگ‌فرشی مطبق است. میزان پاسخ‌دهی زرده به رنگ‌آمیزی PAS اندک است (شکل ۲)، در حالی که در مقابل BPB به شدت آبی می‌شود (شکل ۴) که نشان می‌دهد ترکیبات زرده عمده‌تاً از جنس پروتئین و به میزان

قدامی مری در سطح سلول‌های لایه پوششی به صورت اندک به BPB پاسخ مثبت نشان داد در صورتی که سلول‌های استوانه‌ای انتهای مری به خصوص در سطح چین خورده‌گی‌ها شدیداً پاسخ مثبت نشان دادند که نشانه وجود ترکیبات پروتئینی در ویزیکول‌های سیتوپلاسمی است.

پاسخ‌دهی آن‌ها به رنگ‌آمیزی PAS و BPB نشان‌دهنده مقادیر بیشتری از ترکیبات پلی‌ساکارید خشی و مقدار ناچیزی ترکیبات پروتئینی است. بعد از تغذیه فعال با رشد مری و شکل‌گیری مری خلفی و ایجاد چین‌های طویل در این قسمت، میزان رنگ‌پذیری به PAS افزایش یافت که این امر در مری خلفی بیشتر هویدا بود (اشکال ۷، ۹ و ۱۱). قسمت



شکل ۱. برش طولی از لارو یک‌روزه (H&E)، شکل ۲. برش طولی از کیسه زرد در لارو دوروزه X400(PAS)  
شکل ۳. برش طولی از ناحیه سر در لارو یک‌روزه (H&E)، شکل ۴. برش طولی از کیسه زرد در لارو دوروزه X400(BPB)  
شکل ۵. نمایی از دیواره کیسه زرد در لارو دوروزه X400(H&E)  
B: مغز، E: چشم، YS: کیسه زرد



شکل ۶. برش طولی از ناحیه دهان - حلق در لارو چهارده روزه، شکل ۷. نمایی از جوانه چشایی در لارو چهارده روزه، شکل ۸. نمایی از سلول‌های جامی شکل در می خلفی در لارو بیست روزه، شکل ۹. برش طولی از ناحیه حلق و آبشش در لارو ۲۵ روزه، شکل ۱۰. نمایی از سلول‌های جامی شکل در می خلفی در لارو ۲۵ روزه BC: غرفة دهان، C: سلول جامی شکل، EP: فضای داخل می، TB: جوانه چشایی، EL: غضروف، GC: بافت پوششی،

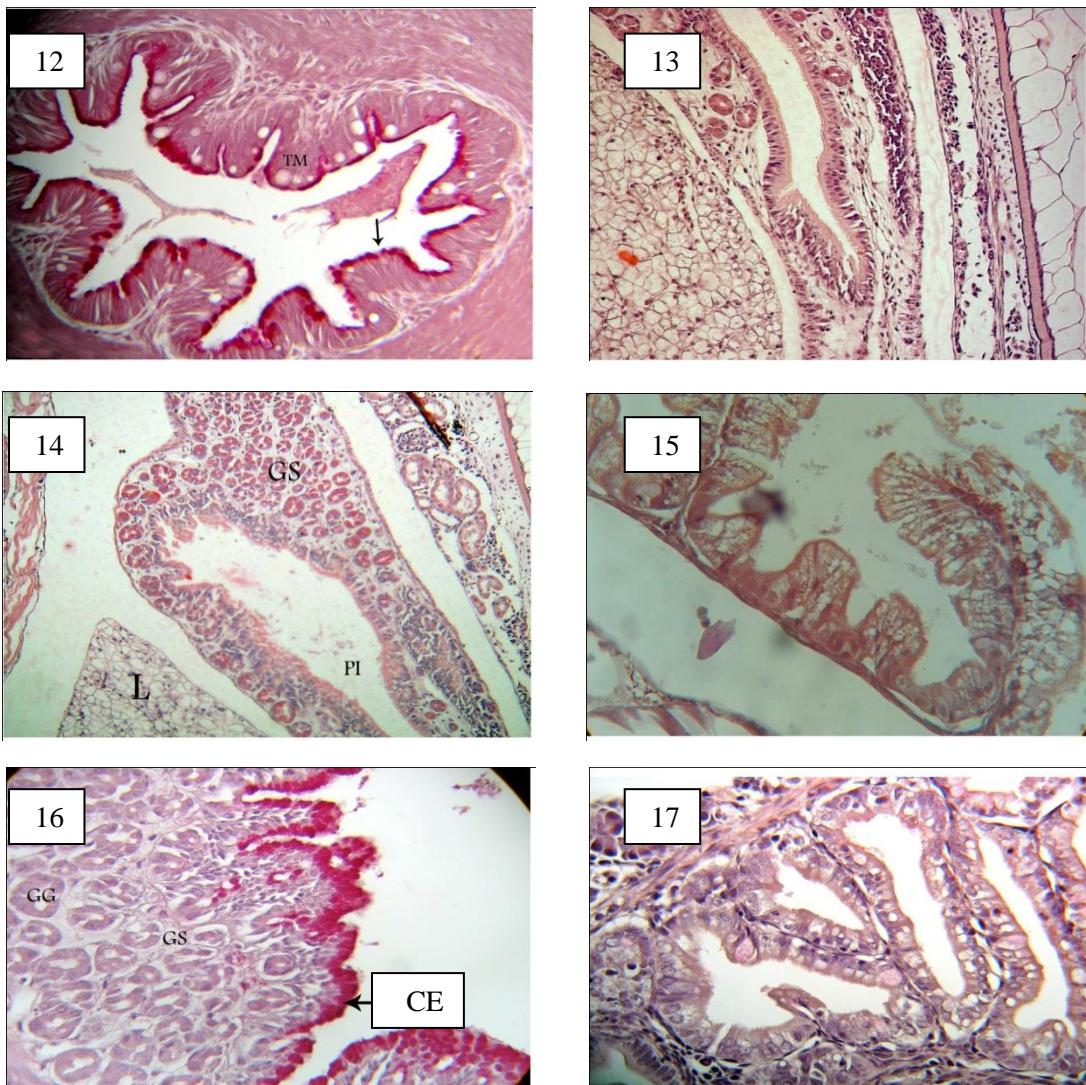
مواد زرد به میزان زیادی وجود داشت. در معده سلول‌های ترشحی جامی شکل وجود ندارد و این امر مختص به ویزیکول‌های سیتوپلاسمی و سلول‌های ترشحی در لایه اپیتیلیوم و سلول‌های مکعبی شکل غدد در معده غدهای است. الگوی شیمیایی معده به این صورت است که ۵-۸ روز بعد از تفریخ در معده

#### ۴.۳. معده

در لارو یک روزه آثاری از وجود معده نیست. پنج روز بعد از تفریخ، ساختار ابتدایی معده دیده شد که در ۸-۹ روزگی واضح‌تر شد. نخست معده غیر غدهای سپس، معده غدهای شکل گرفت (این غدد در هشت روزگی بهوضوح دیده شدند) که در داخل آن

شد (شکل ۱۲). با افزایش سن بر شدت رنگ پذیری لایه اپیتیلیوم در مقابل PAS افزوده شد. حتی در بین فضای بین غدد معدی نیز مشاهده شد (شکل ۱۶) که این روند تا ۳۵ روزگی ادامه داشت.

فقط ترشحات کمی در سطح سلول‌های استوانه‌ای به PAS پاسخ مثبت نشان دادند که پس از تغذیه فعال (نه روز پس از تغذیه)، میزان پاسخ‌دهی به PAS و نیز BPB افزایش یافت. در چهارده روزگی، ترشحات قرمز رنگ مختص  $\frac{1}{2}$  بالای سلول‌های استوانه‌ای



شکل ۱۲. برش عرضی از ناحیه معده در لارو پانزده روزه (PAS) X400.

شکل ۱۳. برش طولی از ناحیه روده در لارو ده روزه (H&E) X400.

شکل ۱۴. برش طولی از ناحیه معده در لارو نهم روزه (PAS) X400.

شکل ۱۵. نمایی از کرک روده میانی در لارو بیست روزه (H&E).

شکل ۱۶. برش طولی از ناحیه معده غده‌ای در لارو ۳۰ روزه (PAS).

شکل ۱۷. نمایی از اسپیرال والو در لارو ۳۰ روزه (H&E) X1000.

GS: معده غده‌ای، TM: لایه عضلانی صاف، L: کبد، PI: روده قدامی، GG: غدد معدی، CE: سلول‌های استوانه‌ای

## ۴. بحث و نتیجه‌گیری

در زمان تغريخ، لوله گوارش ابتدائي مشاهده می‌شود که از دهان به سمت مخرج امتداد دارد و در اين مرحله دهان و مخرج بسته است. بر خلاف گونه‌های دیگر ماهیان خاوياری (Williot *et al.*, 1991; Conte *et al.*, 1988; Bloglion, 1999 ; Gisbert *et al.*, 1999)، ماهی سولا (Sarasquete, 1996) و کفشك ماهی (Bugbole *et al.*, 1997)، که در يکروزگی دهان در آن‌ها نامشخص است، در قسمت قدامی سر لارو يکروزه ماهی قره‌برون آثاری از دهان دیده می‌شود. کيسه زرده بزرگی در قسمت شکمی دیده می‌شود. از آنجا که ماهیان خاوياری تکامل هولوپلاستیک دارند، این ذخایر زرده‌ای مستقیماً در شکل‌گیری لوله گوارش نقش دارند (Dettlaff *et al.*, 1993). قسمت اعظم کيسه زرده حاوی پروتئین و پلی‌ساکارید خنثی و به میزان کمتری چربی است که طی تغذیه داخلی جذب زرده از طریق فرایندهای پینوستیوز و آندوسیتوژ سلول‌های اپیتیلیومی کيسه زرده، به دلیل کمبودن فعالیت آنزیمی صورت می‌گیرد و مشابه مطالعات هیستوشیمیایی انجام شده در ماهی خاوياری سیری و کفشك دمزرد است. در این مرحله چربی‌های ایجادشده در نتیجه هضم زرده در اپیتیلیوم روده ذخیره شدنده که این مطلب مشابه نتیجه Dettlaf و همکارانش در سال ۱۹۹۳ است. این واکوئل‌های چربی در سیتوپلاسم سلول‌های اپیتیلیومی روده لارو ماهی قره‌برون ۹-۸ روزه دیده شد که چند روز پس از تغذیه خارجی (۱۶-۱۴ روزگی) محو شدند، در صورتی که این واکوئل‌ها در ماهی خاوياری سیری در روز چهارم پس از تغريخ دیده شد و در ماهی آزاد در لارو در روزه مشاهده شد که

## ۵. روده

لارو يکروزه دارای روده ابتدائي است که با اپیتیلیوم استوانه‌ای پوشیده شده و فقط قسمت انتهایی آن وجود دارد. ۵-۸ روز بعد از تغريخ سلول‌های استوانه‌ای روده تعداد کمی سلول‌های جامی شکل داشت که به PAS پاسخ مثبت اندکی نشان داد. در ۸-۹ روزگی، لکه ملانین پروپکا در بخش انتهایی روده مشاهده شدنی است و در این زمان دریچه ماربیچی (شکل ۱۷) و چین‌های مخاطی بیشتر و بلندتری، به خصوص در بخش میانی و انتهایی، شکل گرفت. در بخش قدامی و میانی به همراه سلول‌های جامی شکل تعدادی واکوئل مشاهده شد که احتمالاً چربی بودند که در زمان ۱۶-۱۴ روزگی ناپدید شدند. در لارو ۱۱-۱۲ روزه، ساختار روده به طور کامل مشخص شد و پیچ خورده‌گی S شکلی در انتهای روده قدامی دیده شد. با افزایش سن، بر تعداد سلول‌های جامی شکل و میزان رنگ پذیری آن‌ها افزوده شد. در بخش انتهایی روده چین‌ها کوچک‌تر و ضخیم‌تر و سلول‌های جامی شکل کمتر شدند و دریچه ماربیچی کامل‌تر شد. رکتوم در این مرحله فاقد سلول‌های جامی است و به PAS پاسخ مثبتی نشان نداد. با افزایش سن بر تعداد سلول‌های جامی به طرف انتهای روده افزوده شد به طوری که، ترشحات موکوسی PAS مثبت تقریباً منحصر به این سلول‌ها شد. به عبارتی، از میزان ترشحات سلول‌های استوانه‌ای، که در سنین پایین‌تر نقش داشتند، کاسته و بر نقش ترشحی سلول‌های جامی شکل افزوده شد. در این زمان، در رکتوم نیز ترشحات در این سلول‌ها همچنین در رأس سلول‌های استوانه‌ای دیده شد.

حضور جوانه‌های چشایی در لارو ماهی قره‌برون چهار روز بعد از تفریخ مشاهده شد در صورتی که *A. naccarri* (Gisbert *et al.*, 1999) *A. baeri* (Bloglion, 1999) سه روز بعد از تفریخ اتفاق افتاد؛ به نظر می‌رسد ظهور این جوانه‌ها در ارتباط با حس چشایی در یافتن غذاست. ظهور این جوانه‌های چشایی در گونه‌های ماهیان خاویاری بسیار سریع تر از گونه‌های استخوانی (teleost species) مانند (Buglole *et al.*, 1997) *Pleuronectes ferruginea* و (Sarasquete, 1996) *Sola senegalensis* روی می‌دهد که به ترتیب در ۴۶ روز و ۱۶ روز بعد از تفریخ اتفاق افتاد. این نتایج می‌تواند بیان‌گر این مطلب باشد که ماهیان استخوانی وابستگی بیشتری به حس بینایی نسبت به حس چشایی در یافتن غذا دارند. مری به صورت کانالی کوتاه و باریک در لارو ۷-۵ روزه دیده شد و این در صورتی است که در ماهی سولا (*Sola senegalensis*) مری در روز دوم تفریخ ظاهر شد که به نظر می‌رسد با توجه به فیزیولوژی تغذیه، ماهی سولا زودتر به تغذیه خارجی می‌رسد. شروع تغذیه خارجی باعث تمایز مری به دو بخش مری قدامی و خلفی شد و در این زمان تعداد سلول‌های جامی شکل در مری قدامی افزایش یافت (همانند لارو تاس‌ماهی سیبری) که همراه با افزایش و تولید ترکیبات گلیکوپروتئینی خشی بود. این امر می‌تواند سبب تسهیل در انتقال ذرات غذایی و محافظت از این بخش در برابر صدمات فیزیکی ناشی از مصرف ذرات غذایی درشت و سفت شود. (Bahrkazemi, 2005; Pahlavan *et al.*, 2001) مری خلفی دارای چین‌خوردگی‌های طویل است که نسبت به BPB پاسخ مثبت نشان دادند. این ویژگی

در روزهای اولیه شروع تغذیه خارجی محو شدند. این می‌تواند میبن این مطلب باشد که ابتدا پروتئین و پلی‌ساقارید جذب می‌شوند؛ در حالی که چربی به صورت واکوئل در روده ذخیره می‌شود (Heming, 1982 ; Watanabe and Sawada, 1985 Buddington, 1995 ; Heming and Buddington, 1988) که می‌تواند به علت نبود آنزیم لیپاز در زمان Buddington, 1985; (Kgorsvik *et al.*, 1991). بنابراین، در این مراحل اولیه امکان هضم چربی وجود ندارد که این مطلب درباره ماهی خاویاری سیبری (Gisbert *et al.*, 1999) و ماهی آزاد (Bahrkazemi, 2005) نیز گزارش شده است. در این مرحله قبل از پایان تغذیه داخلی همان طوری که در خاویار سیبری (Conte *et al.*, 1988) و خاویار سفید (Williot *et al.*, 1991) نیز توصیه شد، نباید از تغذیه خارجی استفاده شود، زیرا ماهی توانایی هضم ذرات غذایی را ندارد (Gisbert *et al.*, 2003). در ناحیه دهانی - حلقی، سلول‌های جامی شکل دو روز قبل از تغذیه خارجی ظاهر شدند که بعد از تغذیه فعال بر تعداد آنها افزوده شد و علاوه بر ترکیبات پلی‌ساقاریدی، ترکیبات پروتئینی نیز به آنها اضافه شد، که نشان‌دهنده قابلیت گوارشی این گونه (قره‌برون) است. وجود این سلول‌های جامی شکل به میزان فراوان در ناحیه دهانی - حلقی و ترشح موکوس زیاد آنها در ایجاد لغزندگی و تسهیل در انتقال ذرات غذایی (Bahrkazemi, 2005) نقش بزرگ را در ماهیان بر عهده دارد همچنین، این نواحی را در برابر آسیب ذرات غذایی سفت و سخت محافظت می‌کند. (pousti & marvasti, 2000 ; Bahrkazemi, 2005)

خروج ملانین پرپوکا می‌تواند مشخص شود. با شروع تغذیه خارجی بر تعداد سلول‌های جامی‌شکل مشاهده شده در لارو ۸-۵ روزه افزوده شد که به همراه سلول‌های استوانه‌ای به PAS پاسخ مثبت نشان می‌دهند. این الگویی است که تا مرحله انگشت‌قد حفظ می‌شود و به نظر می‌رسد مواد موکوسی خشی در روده در تسهیل دفع ضایعات از بدن نقش داشته باشد (Bahrekazemi et al., 2005). همچنین، این موکوس در روده قدامی نقش خشی‌کردن اسید معده را نیز دارد (Gisbert et al., 2003). با افزایش سن، بر طول روده افزوده شد و دریچه مارپیچی (Spiral valve) نیز کامل‌تر شد که با توجه به این مطلب که روده بخش مهمی از اعمال گوارشی، هضم و جذب را انجام می‌دهد، روده در ماهیان خاویاری با داشتن دریچه‌های مارپیچی سطح جذب وسیع و گستردگی را ایجاد می‌کند.

### تشکر و قدردانی

نویسنده‌گان این مقاله کمال تشکر را از مسئولان مجتمع تکثیر و پرورش ماهیان خاویاری شهید رجایی ساری دارند.

می‌تواند بیان‌گر نقش احتمالی این قسمت در گوارش باشد. به نظر می‌رسد مری خلفی در ابتدای تغذیه خارجی دارای فعالیت هضمی است، قبل از این‌که Gisbert این کار را عمدتاً معده و روده انجام دهد (Williot et al., 2003) در لارو تاس‌ماهی سیبری (1991) در لارو تاس‌ماهی ایرانی نیز در ساختار ابتدایی معده پنج روز بعد از تفریخ با آغاز تغذیه خارجی (نه روز بعد از تفریخ) دو بخش آن کامل‌تر شد. در معده سلول‌های جامی‌شکل وجود ندارد و نقش ترشحی بر عهده سلول‌های بافت پوششی است. به طوری که در لارو تازه به تغذیه افتاده در رأس سلول‌های استوانه‌ای شکل در چین‌های معده پاسخ مثبت به PAS و BPB مشهود بود. از آن‌جا که تغییر از مرحله تغذیه داخلی به تغذیه خارجی همراه با افزایش اسید کلریدریک و فعالیت آنزیمی (پیسینوژن) است (Gisbert et al., 2009)، بنابراین این ترشحات نقش محافظت از جداره معده را در برابر فعالیت هضمی دارند. یکی از جنبه‌های مهم در پرورش لارو تعیین زمان شروع تغذیه خارجی است که به منزله یکی از مراحل بحرانی لارو محسوب می‌شود و می‌تواند در رشد و بقای لارو تأثیرگذار باشد (Gisbert et al., 2006) و در ماهی خاویاری با

## References

- [1]. Bahrkazemi, M., Mojazi Amiri, B., Pousti, I., Vilaki, A.S., 2005. A histological study on the development of the digestive tract of Caspian salmon, *Salmo trutta caspius* (Kessler), from hatching to parr stage. Iranian Journal of Fisheries Sciences. 5, 63-84.
- [2]. Boglione, C., Bronzi, P., Cataldi, E., Serra, S., Gagliordi, F., Cataudella, S., 1999. Aspects of early development in the Adriatic sturgeon *Acipenser naccarii*. Journal of Applied Ichthyology 15, 207–213.
- [3]. Buddington, R.K., 1991. Ontogenetic development of sturgeon: selected physiological examples. In: Williot, P. (Ed.), Proceedings of the First International Symposium on the Sturgeon, CEMAGREF-DICOVA, Bordeaux, pp. 53-63.
- [4]. Buddington, R.K., Christofferson, J.P., 1985. Digestive and feeding characteristics of the chondrosteans. Env. Biol. Fishes. 14, 31-41.
- [5]. Buddington, R.K., Doroshov, S.I., 1986a. Structural and functional relations of the white sturgeon alimentary canal (*Acipenser transmontanus*). J. Morph. 190, 201-213.
- [6]. Buddington, R.K., Doroshov, S.I., 1986c. Development of digestive secretions in white sturgeon juveniles (*Acipenser transmontanus*). Comp. Biochem. Physiol. 83A, 233-238.
- [7]. Buglule, C.J., Murray, H.M., Goff, G.P., Weight G.M., 1997. Ontogeny of the digestive tract during larval development of yellow tail flounder: a light microscopic and mucous histochemical study. Journal of fish Biology. 51, 120-134.
- [8]. Cataldi, E., Albano, C., Boglione, C., Dini, L., Monaco, G., Bronzi, P., Cataudella, S., 2002. *Acipenser naccarii*: fine structure of the alimentary canal with references to its ontogenesis. Journal of Applied Ichthyology 18, 329–337.
- [9] Chen, B., G. Qin, J., S. Kumar,M, Hutchinson, W., Clarke, S. 2006. Ontogenetic development of the digestive system in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* larvae. Aquaculture 256 (2006) 489–501.
- [10]. Conte, F.S., Doroshov, S.I., Lutes, P.B., Strange, E.M., 1988. Hatchery manual for white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) with application to other North American Acipenseridae. Div. Agric. Nat. Res., University of California, Oakland, 104 pp.
- [11]. Deng, X., Van Eenennaam, J.P., Doroshov, S.I., 2002. Comparison of early life stages and growth of green and white sturgeon. Am. Fish. Soc. Symp. 28, 237–247.
- [12]. Dettlaff, T.A., Ginsburg, A.S., Schmalhausen, O.I., 1993. Sturgeon Fishes. Developmental Biology and Aquaculture. Springer-Verlag, Berlin.
- [13]. Drury, R.A.B., Wallington, E.A., 1980. Carleton s Histological Technique, Oxford Univ. Press, Oxford.
- [14]. Elbal, M.T., Garcí'a Hernández, M.P., Lozano,M.T., Agulleiro, B. 2004. Development of the digestive tract of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). Light and electron microscopic studies. Aquaculture 234, 215–238.
- [15]. Gawlicka, A., Teh, S.J., Hung, S.S.O., Hinton, D.E., de la Noue, J., 1995. Histological and Histochemical changes in the digestive tract of white sturgeon larvae during ontogeny. Fish Physiol. Biochem. 14,357-371.
- [16]. Gisbert, E., Doroshov, S., 2003. Histology of the developing digestive system and the effect of

- food deprivation in larval green sturgeon (*Acipenser medirostris*). Aquatic Living Resources 16, 77–89.
- [17]. Gisbert, E., Doroshov, S.I., 2006. Allometric growth in green sturgeon larvae. J. Appl. Ichthyol. 22, 202–207.
- [18]. Gisbert, E., Gimenez, G., Fernandez, I., Kotzamanis, Y., Estevez, A., 2009. Development of digestive enzymes in common dentex Dentex dentex during early ontogeny. Aquaculture 287, 381–387.
- [19]. Gisbert, E., Sarasquete, M.C., Williot, P., Castello-Orvay, F., 1999. Histochemistry of the development of the digestive system of Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*, Brandt) during early ontogeny. J. Fish Biol. 55, 596–616.
- [20]. Gisbert, E., Rodríguez, A., Williot, P., Castelló-Orvay, F., 1998. A histological study of the development of the digestive tract of Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) during early ontogeny. Aquaculture 167, 195–209.
- [21]. Heming, T.A., 1982. Effects of temperature on utilization of yolk by Chinook salmon (*oncorhynchus tsawytscha*) eggs and alevins. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39, 184–190.
- [22]. Pahlavan, M., Mojazi Amiri, B., Pousti, I., Bahmani, M., 2001. A histological study of the development of the digestive system of Persian sturgeon (*A. persicus*) from hatching to fingerling stage. pp.45-57.
- [23]. Pousti, I., Marvasti, S., 2000. Fish histological Atlas. Tehran University Publishing. pp. 200-240.
- [24]. Sarasquete, C., Gonzalez De Canals, M.L., Arellano, J. M., Munoz-Cueto, J. A., Ribeiro, L., Dinis, M. T., 1996. Histochemical aspects of the yolk-sac and digestive tract of larvae of the Senegal sole, *Solea senegalensis* (Kaup, 1858). Histol. Histopathol. 11, 881–888.
- [25]. Secor, D.H., Arefjev, V., Nikolaev, A., Sharov, A., 2000. Restoration of sturgeons: lessons from the Caspian Sea sturgeon ranching programme. Fish Fish. 1, 215–230.
- [26]. Segner, H., Rosch, R., Verreth, J., Witt, U., 1993. Larval nutritional physiology: studies with *Clarias gariepinus*, *Coregonus lavaretus* and *Scophthalmus maximus*. J. World Aquacult. Soc. 24, 121–134.
- [27]. Watanabe, Y., Sawada, N., 1985. Larval development of digestive organs and intestinal absorptive functions in the fresh water goby (*Chaenogobius annularis*). Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 50, 805–814.
- [28] Williot, P., Brun, R., Rouault, T., Rooryck, O., 1991. Management of female spawner of Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) Brandt: first results. In: Williot, P. (Ed.), Proceedings of the First International Symposium on the Sturgeon, CEMAGREF-DICOVA, Bordeaux, pp. 365–379.
- [29]. Yang, R., Xie, C., Fan, Q., Gao, C., Fang, L. 2010. Ontogeny of the digestive tract in yellow catfish *Pelteobagrus fulvidraco* larvae. Aquaculture 302, 112–123.
- [30]. Zambonino-Infante, J., Gisbert, E., Sarasquete, C., Navarro, I., Gutiérrez, J., Cahu, C.L., 2009. Ontogeny and physiology of the digestive system of marine fish larvae. In: Cyrino, J.E.O., Bureau, D., Kapoor, B.G. (Eds.), Feeding and Digestive Functions of Fish. Science Publishers, Inc, Enfield, USA, pp. 277–344.