

مطالعه میکروسکوپی تکامل نفرون‌های کلیوی در لارو و بچه ماهی قره برون^۱

محمدتقی شیبانی^۱ و مرتضی پهلوان‌یلی^۲

تاریخ پذیرش: ۹۰/۴/۲۸

تاریخ دریافت: ۸۹/۳/۱۸

خلاصه

به منظور مطالعه و بررسی نحوه پیدایش و تکامل نفرون‌ها در لارو و بچه ماهی قره برون تعداد شصت نمونه لارو و بچه ماهی از یک روزگی تا چهل روزگی به صورت تصادفی جمع‌آوری و بلافاصله در محلول بوئن ثبت شدند. پس از انجام مراحل معمول بافت‌شناسی و تهیه برش‌هایی به ضخامت ۵-۶ میکرون، نمونه‌ها به روش هماتوکسیلین و ائوزین رنگ‌آمیزی و مورد مطالعه میکروسکوپ نوری قرار گرفتند. نتایج نشان داد که در روز اول خروج لاروها از تخم، محوطه بطی لاروها مملو از مواد زردہ‌ای است که در روزهای بعد از بین رفته و پیدایش و تکامل انداخته توسعه می‌یابد. جسمکهای کلیوی نیز در هفته اول مشاهده گردیدند. جسمکهای کلیوی و همچنین لوله‌های ادراری از روز چهارم پس از تفريح بوضوح قابل مشاهده بودند. کلیه‌ها در روزهای بعد، به تدریج از قدام به سمت خلف پیشروع نموده و بر تعداد لوله‌ها و جسمکهای کلیوی افزوده گردید. در روزهای بیست و پنجم علاوه بر رشد و افزایش جسمکهای کلیوی، لوله‌های ادراری تقریباً به صورت تمایز یافته مشاهده شدند و در روزهای سی و پنجم تا چهل رشد کاملتری از مجاری ادراری و جسمکهای کلیوی مشاهده شد. در این زمان بسیاری از لوله‌های ادراری نیز تمایز رنگ سیتوپلاسمی خاص خود را نشان داده و به علاوه ظهور بافت‌های خون‌ساز کلیوی و بافت‌های لنفاوی نیز کاملاً مشهود بود.

کلمات کلیدی: بافت‌شناسی، تکامل، نفرون‌های کلیوی، لارو قره برون

مقدمه

بیشترین طیف تنوع کلیه‌ها، در ماهی‌ها یافت می‌شود. ساختمان و عمل کلیه در گونه‌های مختلف ماهیان آب شیرین و شور مطالعه گردیده و نشان داده شده که عملکرد کلیه‌ها مطابق با شرایط مختلف شوری آب متفاوت است که این امر به ویژه در ماهیان آب شیرین حائز اهمیت می‌باشد (۱۲ و ۱۴).

مهره‌داران آبزی بایستی به طور مداوم حجم زیادی از ادرار رقیق شده را برای حفظ توازن با میزان آب ورودی از طریق پوست و احشاء دفع نمایند و از آنجایی که غلظت یون‌ها در چنین محیطی پایین می‌باشد آنها بایستی انرژی زیادی را با انتقال فعال صرف کسب این یون‌ها از محیط اطراف نمایند. این عمل ترکیبی یعنی نیاز به تولید حجم زیاد ادرار و ضرورت عدم از دست دادن یون‌ها

ماهیان خاویاری دریای خزر جزو گونه‌های در معرض خطر بوده و از آنجایی که دارای ارزش اقتصادی زیادی می‌باشد، حفظ ذخایر آنها حائز اهمیت می‌باشد. تاس ماهیان یک گونه قدیمی از ماهی‌ها هستند که در طیف وسیعی از محیط‌های اکولوژیک از آب شیرین گرفته تا آب شور دریا رشد و نمو و زیست می‌کنند. اساس این روند سازگاری با محیط‌های مختلف، توانایی کلیه‌ها در کنترل تصفیه‌ای مایعات و تشکیل ادرار می‌باشد. با این حال اساس مورفولوژیک این روند سازگاری اغلب ناشناخته می‌باشد (۲۱). کلیه مهره‌داران عضو اصلی درگیر در بقای هموستاز مایعات بدنی می‌باشد. مورفولوژی و عملکرد کلیه‌ها در مراحل تکاملی آنها متناسب با نیازهای فیزیولوژیک آنها تغییر می‌باید و

۱- *Acipenser persicus*

(نویسنده مسئول)

E-mail: tsheibani@yahoo.com

^۱ استادیار گروه علوم پایه، دانشکده دامپزشکی، دانشگاه تهران

^۲ کارشناس گروه آمار و مطالعات توسعه شیلاتی، سازمان شیلات ایران

مواد و روش کار

در این مطالعه تعداد شصت نمونه از لارو و بچه تاس‌ماهی قره‌برون از زمان تفریخ یا یک روزگی تا چهل روزگی به طور تصادفی تهیه شده که نمونه‌های لاروی فوق از کارگاه تکثیر و پرورش ماهیان خاویاری سد سنگر رشت تهیه گردید. از این تعداد سی قطعه لارو و سی قطعه بچه ماهی بوده است. نمونه‌برداری در روزهای اول ۳۲، ۲۵، ۱۶، ۸، ۵ و پس از تفریخ و سپس در روزهای ۴۰ روزگی انجام گرفت بدین صورت که در مراحل اولیه، نمونه‌برداری از حوضچه‌ها به وسیله ساقچه کوچک و در استخر خاکی به وسیله تور تراک انجام گرفت. سپس نمونه‌ها در محلول پایدار کننده بوئن نگهداری گردیدند.

پس از ثبیت کامل، نمونه‌ها به دستگاه پاساژ بافت یا اوتکنیکون انتقال یافته و مراحل آبگیری، شفاف‌سازی و آغشتنگی با پارافین در آنها انجام گرفت و از نمونه‌ها بلوک‌های پارافینی تهیه گردید. برش‌های بافتی از نمونه‌ها به ضخامت ۶-۵ میکرومتر با میکروتوم دور انجام شد. نمونه‌های بافتی آماده شده پس از رنگ‌آمیزی به روش هماتوکسیلین و ائوزین توسط میکروسکوپ نوری مورد مطالعه قرار گرفتند.

نتایج

در اولین روز پس از خروج لاروهای از تخم در نمونه‌های مورد مطالعه، اثری از کلیه‌ها به طور واضح مشخص نبود بلکه قسمت اعظم حفره شکمی توسط کیسه زرد اشغال شده است.

کلیه‌ها که در ابتدا به صورت نوار باریکی در طرفین بدن از موازات پیش معده به سمت خلف بدن مشاهده می‌گردد در طی هفته اول پس از تفریخ با رشد بیشتری متمایز گردیده به طوری که تا دومین هفته کلیه‌ها به صورت اندام‌هایی کاملاً مشخص، باریک و کشیده در طرفین بدن از محاذات معده تا ناحیه دمی امتداد می‌یابند.

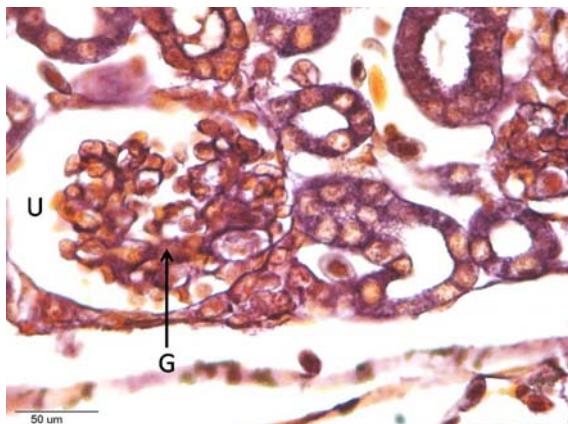
بدین معناست که کلیه‌های جنینی باقیستی کارایی زیادی برای اعمال بازجذبی داشته باشند (۱۷، ۱۸، ۲۰، ۲۴ و ۲۶). مطالعات محدودی که در رابطه با ساختارهای کلیوی تاس‌ماهیان وجود دارد و اینکه کلیه بچه ماهیان در مراحل اولیه سازگاری با آب دریا نیز نقش اصلی را در تبادلات یونی ایفا می‌نمایند ضرورت انجام چنین مطالعاتی را روشن می‌سازد.

مطالعات انجام شده بر روی تاس‌ماهیان هر چند اندک بوده ولی مطالعات خوبی تا کنون بر روی بیولوژی و تا حدی تولید مثل آنها به عمل آمده است که بیشترین مطالعات بر روی تکامل مراحل لاروی اندام‌های مختلف در گونه‌هایی از تاس‌ماهیان بوده است. از جمله مطالعات انجام شده در ایران می‌توان به مطالعات مختلف بافت‌شناسی بر روی قره‌برون، ازون‌برون، شیپ، چالباش و فیل‌ماهی دریای خزر که توسط شبیانی و همکاران صورت گرفته است، اشاره نمود (۱-۱۰ و ۲۶). از مطالعات انجام شده بر روی سایر گونه‌های ماهیان می‌توان به مطالعات اختصاصی مختلف از جمله تنظیم اسمزی در کلیه ماهی‌های استخوانی توسط Evans و همکاران (۲۰۰۸)، Donald Mc و همکاران (۲۰۰۶)، Marshal و همکاران (۲۰۰۵) و Varsamos و همکاران (۲۰۰۵) و تاس‌ماهیان توسط Ojeda و همکاران (۲۰۰۳)، Rodriguez و همکاران (۲۰۰۰-۲۰۰۶) و Krayushkina و همکاران (۲۰۰۲)، موفولوژی کلیه‌های فاقد گلومرول توسط Beyenbach (۲۰۰۴) و تکامل کلیه ماهی گورخری توسط Drummond (۲۰۰۵) اشاره نمود (۱۰، ۱۲، ۱۴، ۱۷، ۱۸، ۱۹، ۲۱، ۲۳ و ۲۷).

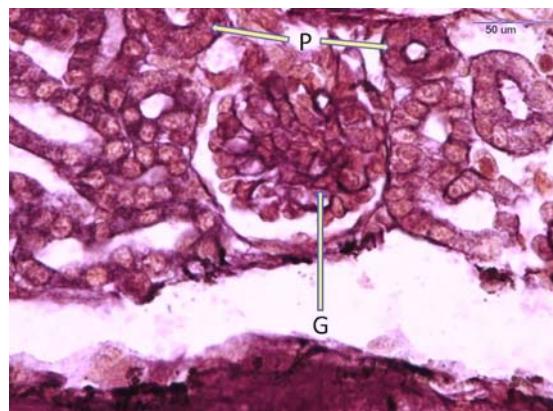
در مطالعه حاضر نیز خصوصیات بافت‌شناسی نفرون‌های کلیوی در مراحل اولیه رشد در لارو و نوزاد قره‌برون مورد بررسی قرار گرفته است که از آن در مطالعات پاتولوژیک و نیز شناخت بیماری‌های ماهی در تکثیر و پرورش ماهیان خاویاری استفاده می‌گردد.

هر سلول حاوی یک هسته کروی یوکروماتیک و درشت می‌باشد (تصاویر ۱ و ۲).

به مرور در طی هفته‌های بعد کلیه‌ها به موازات رشد سایر قسمت‌های بدن مانند طحال، کبد، معده و روده‌ها به سرعت به رشد خود ادامه داده و تکامل می‌یابند.

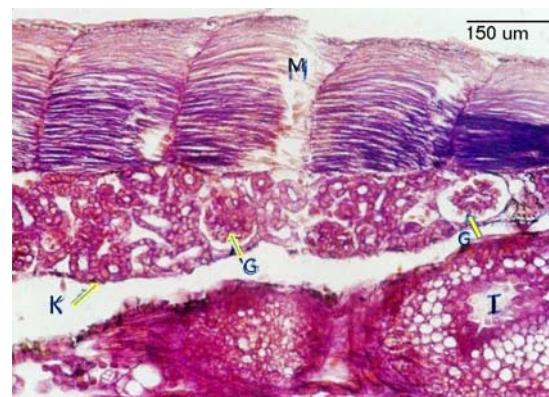


تصویر ۲: لوله‌های ادراری تمایز نیافته (در هفتۀ اول) (H&E, $\times 40$). دارای سلول‌های مکعبی با هسته‌های یوکروماتیک، همراه با یک جسمک کلیوی حاوی توده گلومرولی (G) با فضای ادراری آن (U) مشاهده می‌گردد.



تصویر ۳: در شانزده روزگی: یک جسمک کلیوی حاوی گلومرول (G) و دو لوله نزدیک (P) اسیدوفیل‌تر و تمایز یافته‌تر از سایر لوله‌های مجاور که کمتر اسیدوفیل بوده و دارای سلول‌های مکعبی با هسته‌های یوکروماتیک درشت می‌باشند (H&E, $\times 40$).

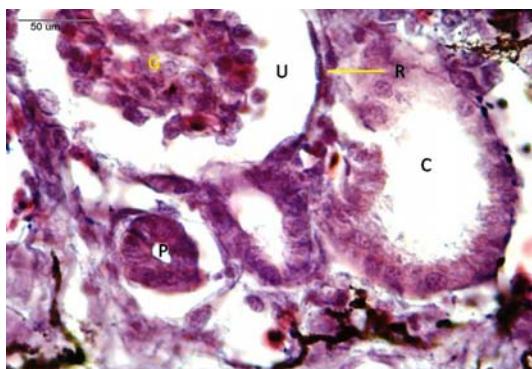
البته بخش قدامی کلیه‌ها به موازات و در مجاورت معده‌ها قرار گرفته که در قسمت‌هایی نیز با بخش‌های خلفی کبد و نیز پانکراس مجاورت می‌یابد. بنابراین مشاهده می‌گردد که کلیه‌ها از یک سو از سمت داخل یا احشایی با معده و روده‌ها قرابت داشته و از سطوح جانبی یا خارجی با عضلات مخطط دیواره‌های بدن ماهی مجاور می‌باشند.



تصویر ۱: نپرون‌های کلیوی در هفتۀ اول (H&E, $\times 10$). بافت کلیوی به صورت کامل در طول به سمت خلف کشیده شده (K) که در آن لوله‌های ادراری و جسمک‌های کلیوی (G) دیده می‌شوند. کلیه‌ها از سمت احشایی توسط روده‌ها (I) و از سمت جانبی توسط عضلات مخطط دیواره بدن (M) احاطه شده‌اند.

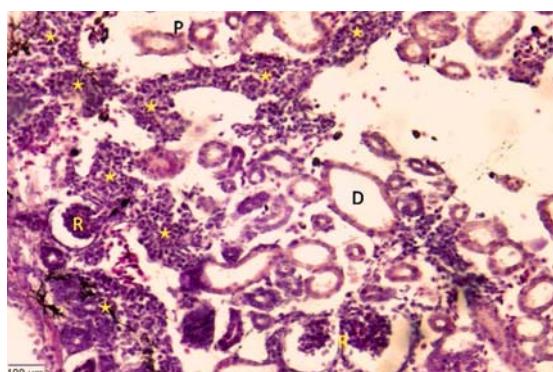
در این زمان کلیه‌ها شامل لوله‌های ادراری متعدد و کوچک همراه با تعداد محدودی جسمک کلیوی می‌باشند. جسمک‌های کلیوی در اندازه‌های مختلف و به تعداد کم مشاهده گردید که هر یک شامل یک کلافه مویرگی همراه با یک فضای ادراری مشخص در اطراف آن که توسط کپسول بومن احاطه گردیده، می‌باشد. لوله‌های ادراری در این روزها هنوز به طور کامل از یکدیگر تمایز نگردیده و همگی در ابتدا شیوه یکدیگر به نظر می‌رسند.

به طوری که در ابتدا سلول‌های تشکیل دهنده لوله‌های ادراری همگی از نوع مکعبی کوتاه یا بلند بوده که سیتوپلاسم همه سلول‌ها کمی اسیدوفیلیک رنگ گرفته و



تصویر ۴: در بیست و پنج روزگی: یک جسمک کلیوی (R) شامل کپسول بومن با لایه جداری سنتگفرشی ساده (پیکان) و دارای کلافه مویرگی (G) و فضای ادراری (U) همراه با لوله‌های نزدیک (P) با سیتوپلاسم پر رنگتر و جمع‌کننده (C) با سیتوپلاسم کمرنگ‌تر مشاهده می‌شوند ($\times 40$). *H&E*.

همچنین مشاهده می‌گردد که در اوایل ماه دوم یعنی روزهای سی و دوم تا چهلم، برخی از لوله‌های نزدیک اپتیلیوم استوانه‌ای بلندتری را نسبت لوله‌های مشابه نشان می‌دهند که می‌تواند نشانه پیدایش لوله‌های نزدیک ثانویه در کلیه باشد. در همین زمان به ویژه در بخش قدامی یا سر کلیوی وجود گستره‌ای از بافت‌های خون‌ساز کلیوی همراه با بافت لنفاوی متشر، در بین لوله‌های ادراری و جسمک‌های کلیوی مشاهده می‌گردد. علاوه بر آن در اطراف قسمت‌هایی از جسمک‌های کلیوی به ویژه در اطراف قطب عروقی آنها عموماً وسعت عروق خونی و توسعه بافت بینایی‌نیز مشهود می‌باشد (تصاویر ۵ و ۶).



تصویر ۵: ناحیه قدامی یا سر کلیه در ابتدای ماه دوم، حاوی بافت‌های لنفاوی و خون‌ساز گسترشده (ستاره‌ها) همراه با سه جسمک کلیوی (R) و لوله‌های نزدیک (P) و دور (D) در تصویر دیده می‌شوند ($\times 10$). *H&E*.

در تاس ماهیان با سن بیشتر، کلیه‌ها دارای بخش‌های قدامی، میانی و خلفی متصل و مرتبط با یکدیگر بوده که در سینین بالاتر با شکل گرفتن کامل معده و روده‌ها به ویژه روده مارپیچ، بخش‌های میانی و خلفی کلیه‌ها به طور کامل در مجاورت این قسمت از روده‌ها قرار می‌گیرند.

در طی ماه اول کلیه‌ها دارای لوله‌های ادراری در حال تمایز از یکدیگر و نسبتاً کاملی می‌باشند. با این حال رشد و توسعه جسمک‌های کلیوی از هفته سوم و چهارم فزوئی گرفته به طوری که تا روز چهلم این مطالعه جسمک‌های کلیوی تکامل محسوسی یافته‌اند.

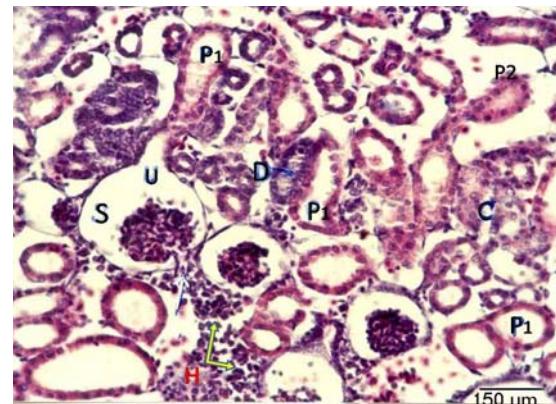
در اواخر اولین ماه زندگی لاروی یعنی روزهای بیست و پنجم تا سی ام می‌توان تمایز محسوسی از لوله‌های ادراری را به صورت لوله‌های نزدیک، شامل قطعات اولیه و ثانویه، لوله‌های دور و لوله‌های جمع‌کننده مشاهده نمود. بدین صورت که لوله‌های ادراری، به استثنای لوله‌های نزدیک که پررنگ‌تر یا اسیدوفیل رنگ می‌باشند، سایر لوله‌های ادراری کمتر اسیدوفیل رنگ گرفته و بنابراین رنگ اسیدوفیلی بیشتر، این لوله‌ها را از بقیه متمایز می‌نماید. در نتیجه لوله‌های نزدیک با سلول‌های استوانه‌ای کوتاه و یا بلندتر اسیدوفیلیک، لوله‌های دور با سلول‌های مکعبی، با اسیدوفیلی کمتر و دهانه بازتر و لوله‌های جمع‌کننده با سلول‌های استوانه‌ای کم رنگ از یکدیگر قابل تشخیص می‌باشند.

علاوه بر لوله‌های ادراری، در این زمان جسمک‌های کلیوی نیز هر یک شامل یک کلافه مویرگی توسعه یافته‌تر در وسط بوده که یک کپسول دو لایه متشکل از لایه جداری و احشایی آن را در بر گرفته است که در بین این دو لایه فضای ادراری دیده می‌شود. در برش‌های میکروسکوپی لایه جداری آن که از یک لایه بافت پوششی سنتگفرشی ساده تشکیل شده است به خوبی مشهود می‌باشد (تصاویر ۳ و ۴).

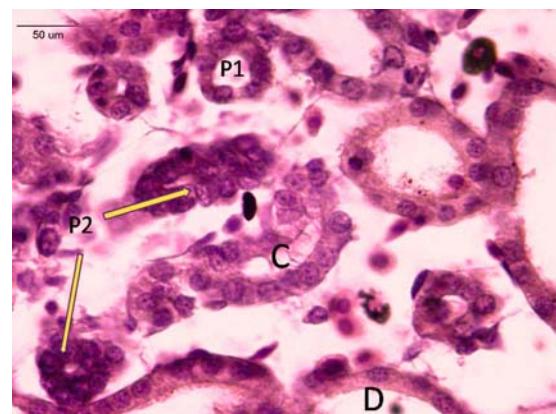
در ماهی‌ها بر خلاف مهره‌داران عالی بافت بینایی‌نی یا بافت لنفاوی بزرگترین قسمت بافت خون‌ساز بدن است. البته بافت‌های خون‌ساز در ماهی‌ها همانند مغز استخوان در پستانداران هستند و بافت‌های لنفوئیدی در کلیه ماهی‌های استخوانی حقیقی می‌باشند بنابراین دو قسمت کلیه‌ها دارای تفاوت عملی مهمی می‌باشند (۱۰ و ۲۴).

در مطالعه‌ای که بر روی ساختارهای میکروسکوپ الکترونی و عملکرد تنظیم اسمزی در بچه تاس‌ماهی ایرانی در سنین ۲۰ تا ۲۵ روزگی انجام گرفته ذکر گردیده که کلیه دارای دو قسمت سر و تن به بوده که سر کلیه که پرونفروز نامیده شده خود از دو بخش چپ و راست تشکیل گردیده است و تن کلیه که از آن با عنوان مزو نفروز نام برده شده در قدام جدا شده و به قسمت خلفی متصل گردیده است. همچنین نشان داده شده که در برش طولی، سر کلیه از لوله‌های پرونفريک و بافت خون‌ساز تشکیل شده است که لوله‌های فوق دارای سلول‌های مکعبی با هسته گرد مرکزی می‌باشند (۲۶). در انطباق با چنین یافته‌هایی در مطالعه حاضر نیز که بر روی لاروها از اولین روزهای پس از تفریخ انجام شده، وجود سر و تن به در کلیه‌ها و همچنین حضور بافت خون‌ساز البته همراه با بافت‌های لنفاوی در سر کلیه مشاهده گردیده است.

در مطالعه مذبور نشان داده شده که نفرون‌ها شامل گلومرول‌ها و لوله‌های نزدیک، دور و جمع کننده می‌باشند. لوله‌های نزدیک از نظر سلولی دو گونه مشاهده گردیده که یک نوع آنها در راس خود دارای ریز کرک‌های بلند و دیگری دارای ریز کرک‌های کوتاه ذکر شده است که این‌ها با یافته‌های حاضر در این مطالعه که دو شکل از لوله‌های نزدیک مشاهده گردیده مطابقت دارد. همچنین مطالعه فوق‌الذکر به نقش لوله‌های جمع کننده در باز جذب یونی اشاره نموده و نشان داده که با حضور این لوله‌ها در پرونفروز، این بخش از کلیه در متابولیسم تنظیم اسمزی نقش مهمی را ایفا می‌نماید. با این حال متذکر گردیده که لوله‌های دیستال و جمع کننده در مزو نفروز احتمالاً جایگاه‌های اصلی در انتقال یونی می‌باشند.



تصویر ۶: کلیه در چهل روزگی ($H&E$, $\times 10$). تمایز لوله‌های ادراری به لوله‌های نزدیک اولیه (P 1)، نزدیک ثانویه (P 2)، دور (D) و جمع کننده (C) دیده می‌شود. در تصویر سه جسمک کلیوی نیز وجود دارند که دارای قطب عروقی (پیکان)، قطب ادراری (U) و کپسول بومن با فضای ادراری (S) می‌باشند. در زیر جسمک‌ها بافت خون‌ساز کلیوی (H) نیز مشاهده می‌گردد.



تصویر ۷: لوله‌های تمایز یافته نزدیک اولیه (P1) و ثانویه (P2) در کنار لوله‌های جمع کننده (C) و دور (D) در پنجمین هفته مشاهده می‌گردند ($H&E$, $\times 40$).

بحث

ظهور بافت کلیوی در هفته اول پس از تفریخ در لارو قره‌برون دارای رشد فزاینده‌ای است که با ظهور سریع لوله‌های ادراری و جسمک‌های کلیوی به طور همزمان همراه می‌باشد. البته در روزهای اول تعداد جسمک‌های کلیوی بسیار کم و در عوض تعداد لوله‌های کلیوی و رشد آنها بسیار بیشتر و چشمگیرتر می‌باشد.

بچه تاس‌ماهی ایرانی، تا سن بیست و پنج روزگی چنین تمایزی گزارش نگردیده و تنها دو نوع سلول در لوله‌های مزبور مشاهده شده است و ذکر گردیده که این می‌تواند شروع تمایز این لوله‌ها به دو نوع اولیه و ثانویه باشد (۲۶). در حالی که در مطالعه حاضر که لاروها تا چهل روزگی مورد مطالعه قرار گرفته‌اند، در این زمان لوله‌های مزبور به صورت دو قطعه مجزا به عنوان لوله‌های نزدیک اولیه و ثانویه مشاهده می‌گردند. در خصوص وجود لوله‌های بینابینی در بین لوله‌های نزدیک و دور، که در بعضی از ماهیان استخوانی و همچنین در برخی تاس‌ماهیان گزارش گردیده‌اند (۱۵)، در مطالعه حاضر چنین لوله‌هایی مشاهده نگردیده که ممکن است در سنین بالاتر از زمان این مطالعه قابل رویت باشند. به علاوه در مطالعه بچه تاس‌ماهی ایرانی تا سن بیست و پنج روزگی نیز چنین لوله‌هایی مشاهده نگردیده‌اند (۲۶).

اگرچه شباهت‌های بسیاری بین کلیه ماهی‌ها با کلیه پستانداران وجود دارد ولی با توجه به گزارشات مطالعات مختلف در مورد عملکرد بخش‌های مختلف نفرون‌های کلیوی در برخی ماهی‌ها، می‌توان نتیجه‌گیری نمود که تفاوت‌هایی در جایگاه‌های فیزیولوژیک کلیه برای هر یک از اعمال آن از قبیل باز جذب برخی مواد و مولکول‌ها، تنظیم اسمزی و تبادلات یونی، در بین این دو گروه جانوری وجود دارد، چنانکه در برخی مطالعات هیستوشیمیایی و ایمونولوژیک ذکر گردیده که به نظر می‌رسد در ماهی‌ها لوله‌های نزدیک نقش کمتری در متابولیسم تنظیم اسمزی و باز جذب یونی داشته و در عوض لوله‌های دور و جمع کننده نقش مهمتر و بیشتری در این اعمال داشته باشند، در حالی که در کلیه پستانداران، نقش لوله‌های نزدیک در این اعمال پر رنگتر بوده به طوری که این لوله‌ها موادی را که برای متابولیسم بدن مفید هستند مانند اسیدهای آمینه، تمامی گلوکز و حدود ۸۵ درصد کلرور سدیم و آب موجود در فیلتر را باز جذب می‌کنند و بدین ترتیب هموستاز محیط داخلی را فراهم می‌سازند. از طرفی نیز محصولات زائد معینی را

بنابراین نتیجه‌گیری نموده که کلیه قره برون در دوره لاروی نیز دارای قابلیت تبادل یونی فعال بوده و در تنظیم اسمزی مشارکت دارد (۲۷). در برخی مطالعات ذکر گردیده که احتمالاً لوله‌های نزدیک عمده‌تر در باز جذب مولکول‌ها از فیلترای کلیه، شامل یون‌های آلی و غیر آلی، اسیدهای آمینه، بی‌کربنات، کربوهیدرات‌ها، و گاهی خود آب مشارکت دارند البته مشارکت لوله‌های جمع کننده در باز جذب نمک در مطالعات انجام شده بر روی بسیاری از ماهیان استخوانی بالغ مشاهده و گزارش گردیده است (۱۴، ۱۸ و ۲۰).

طی یک مطالعه ایمونوھیستوشیمیایی که بر روی بچه تاس‌ماهی ایرانی صورت گرفته در خصوص نقش کلیه‌ها در تنظیم اسمزی نشان داده شده که گلومرول‌ها و لوله‌های دور هیچ‌گونه واکنشی نسبت به آنزیم سدیم، پتاسیم-ATP آز نداشته‌اند در حالی که سلول‌های لوله‌های دور و جمع کننده یک واکنش قوی نسبت به این آنزیم از خود نشان داده‌اند که نقش حضور چنین سلول‌هایی در کلیه برای تنظیم اسمزی بسیار پر اهمیت می‌باشد (۱۶). این آنزیم به عنوان یک ناقل مولد غلظت سدیم پایین و پتاسیم بالا در اپیتلیوم کلیه، در نهایت سبب جذب مولکول‌های مفید از فیلترای کلیه می‌گردد. سطوح بالای آنزیم فوق در لوله‌های پرونفریک در ماهی گورخری و همچنین در قورباغه مشاهده و گزارش گردیده‌اند (۱۲ و ۱۳).

در کلیه‌های اغلب ماهیان آب شیرین، مژونفروز یا بخش تنه‌ای کلیه‌ها شامل گلومرول‌های توسعه یافته همراه با لوله‌های ادراری مت Shank از لوله‌های نزدیک، شامل قطعات اولیه و ثانویه، گاهی لوله‌های بینابینی، لوله‌های دور و لوله‌های جمع کننده مشاهده و ذکر گردیده‌اند (۱۰، ۱۲، ۱۵، ۱۹، ۲۰، ۲۶ و ۲۷). اگرچه در برخی مطالعات گونه‌ای، از وجود لوله‌های نزدیک بصورت دو قطعه‌ای با عنوان لوله‌های نزدیک اولیه و ثانویه نام برده شده مانند گزارش آن در بچه تاس‌ماهی ایرانی (۱۶) و برخی تاس‌ماهیان بالغ (۱۵ و ۲۲) با این حال در مطالعه‌ای بر روی

ظهور جسمک‌های کلیوی و لوله‌های ادراری در کلیه‌های لاروی از اولین هفته پس از تفریخ که در این مطالعه مشاهده گردید، می‌تواند در جهت کسب کارایی لازم برای تطابق با محیط‌های مختلف آبی بوده و به مفهوم فعال بودن نفرون‌های کلیوی از بدرو تشکیل آنها به تدریج و متناسب با نیازهای بازجذبی یون‌ها و مولکول‌های مورد نیاز لارو در محیط خود می‌باشد.

که می‌بایست با ادرار دفع شوند از خود انتقال می‌دهند. در مقابل لوله‌های دور جایگاهی برای تعویض یون‌هاست که سدیم باز جذب و پتانسیم ترشح می‌گردد. در حالی که لوله‌های جمع کننده در شرایط خاصی آب را جذب نموده و بدین ترتیب در تغییط ادرار مشارکت دارند (۱۱، ۲۳ و ۲۴).

منابع

- ۷- شیبانی محمد تقی و پهلوانی‌لی مرتضی (۱۳۸۲). مطالعه بافت‌شناسی مراحل تکامل لاروی غدد ضمیمه گوارش بچه تاس ماهی ایران از زمان تفریخ تا رهاسازی. مجله دانشکده دامپزشکی دانشگاه تهران. دوره ۵۸، شماره ۴، صفحات ۳۴۵ - ۳۴۱.
- ۸- شیبانی محمد تقی (۱۳۸۵). بررسی هیستولوژیک غدد و سلول‌های ترشحی بخش قدمی دستگاه گوارش فیل ماهی. پژوهشنامه دامپزشکی، دوره ۱، شماره ۲، صفحه ۴۱-۳۵.
- ۹- شیبانی محمد تقی و بتیار مجید (۱۳۸۹). مطالعه بافت‌شناسی روده‌ها در تاس‌ماهی شیپ. پژوهشنامه دامپزشکی، دوره ۶، شماره ۱، صفحه ۵۶-۴۹.
- 10- Beyenbach K.W. (2004). Kidneys sans glomeruli. American Journal of Physiology-Renal Physiology, 286, 811-827.
- 11- Cormack D.H. (2001). Essential Histology. 2nd ed. Lippincott Williams & Wilkins. 15, 350-360.
- 12- Drummond I.A. (2005). Kidney development and disease in the zebrafish. Journal of American Society of Nephrology 16, 299-304.
- 13- Eid S.R. and Brandli A.W. (2001). *Xenopus* Na,K-ATPase: primary sequence of the beta2 subunit and in situ localization of alpha1, beta1, and gamma expression during pronephric kidney development. Differentiation. 68: 115-125.
- 14- Evans D.H. and Claiborne J.B. (2008). Osmotic and ionic regulation in fishes. In Osmotic and Ionic Regulation: Cells and Animals (Evans, D. H., ed.), New York, NY: CRC Press. pp: 295-366.
- ۱- شیبانی محمد تقی (۱۳۷۵). بررسی میکروسکوپیک لوله گوارشی تاس ماهی ایرانی. پایان‌نامه دکترای تخصصی دانشکده دامپزشکی دانشگاه تهران. صفحات ۷۶-۷۰.
- ۲- شیبانی محمد تقی و ادب‌مرادی مسعود (۱۳۷۸). ساختمان بافت‌شناسی پیلور و سکوم پیلوری قره برون، مجله دانشکده دامپزشکی دانشگاه تهران. دوره ۵۴، شماره ۴، صفحات ۸۲- ۷۹.
- ۳- شیبانی محمد تقی و پوسنی ایرج (۱۳۷۹). بافت‌شناسی روده‌ها در ماهی قره برون. مجله پژوهش و سازندگی. شماره ۴۹، صفحات ۹۱ - ۸۹.
- ۴- شیبانی محمد تقی و ادب‌مرادی مسعود (۱۳۸۱). مطالعه بافت‌شناسی کبد و لوزالمعده و مجرای آنها در ماهی ازون برون. مجله دانشکده دامپزشکی دانشگاه تهران. دوره ۵۷، شماره ۱، صفحات ۲۳-۱۹.
- ۵- شیبانی محمد تقی (۱۳۸۲). مطالعه ماکروسکوپی و میکروسکوپی مری، معده غده‌ای، ناحیه پیلوریک و سنگدان ازون برون. مجله پژوهش و سازندگی. دوره ۵۸، شماره ۲، صفحه ۳۲-۲۸.
- ۶- شیبانی محمد تقی (۱۳۸۲). مطالعه ماکروسکوپی و میکروسکوپی بخش خلفی لوله گوارش تاس ماهی چالباش. مجله دانشکده دامپزشکی دانشگاه تهران، دوره ۵۸، شماره ۱، صفحه ۴۸-۴۵.

- 15- Gambaryan S.P. (1988). Kidney morphology in sturgeons: a microdissectional and ultrastructural study. *J Fish Biol.* 33: 383-398.
- 16- Khodabandeh S. Khoshnood Z. and Mosafer S. (2009). Immunolocalization of Na^+ , K^+ -ATPase-rich cells in the gill and urinary system of Persian sturgeon, *Acipenser persicus*, fry. *Aquaculture Research*, Vol. 40, Iss. 3, pp: 329-336.
- 17- Krayushkina L.S. and Semenova O.G. (2006). Osmotic and ion regulation in different species of Acipenserids (Acipenseriformes, Acipenseridae). *Journal of Ichthyology*, 46: 108-119.
- 18- Marshall W.S. and Grosell M. (2005). Ion transport, osmoregulation, and acid-base balance in homeostasis and reproduction. In *The Physiology of Fishes* (Evans, D.H. & Claiborne, J.B., eds), Boca Raton, FL: CRC Press. pp: 177-230.
- 19- McDonald M.D. and Grosell M. (2006). Maintaining osmotic balance with an agglomerular kidney. *Comparative Biochemistry and Physiology*, A 143: 447-458.
- 20- Nishimura H. and Fan Z. (2003). Review: regulation of water movement across vertebrate renal tubules. *Comparative Biochemistry and Physiology*, A 136: 479-498.
- 21- Ojeda J.L., Icardo J.M., Wong W.P. and Ip Y.K. (2006). Microanatomy and ultrastructure of the kidney of the African lungfish *Protopterus dolloi*. *The Anatomical Record*, A. 288: 609-625.
- 22- Ojeda J.L., Icardo J.M. and Domezain A. (2003). Renal corpuscle of the sturgeon kidney: an ultrastructural, chemical dissection, and lectin-binding study. *Anatomical Record*, A 272: 563-573.
- 23- Rodriguez A., Gallardo M.A., Gisbert E., Santilari S., Ibarz A. and Sanchez J. (2002). Osmoregulation in juvenile Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*). *Fish Physiology and Biochemistry*. 26: 345-354.
- 24- Satlin L.M., Woda C.B. and Schwartz G.J. (2003). Development of function in the metanephric kidney. Academic Press, Amsterdam. pp: 278-325.
- 25- Sheibani M.T. and Pahlavan Yali M. (2006). Histological structures of the accessory glands of the digestive system in adult Caspian Sea beluga (*Huso huso*), *Journal of Applied Ichthyology*. 22 (2): 193-195.
- 26- Taghizadeh Rahmat Abadi Z., Khodabandeh S., Abtahi B., Charmantier G. and Charmantier-Daures M. (2011). Ultrastructure and osmoregulatory function of the kidney in larvae of the Persian sturgeon *Acipenser persicus*. *Journal of Fish Biology*, p:78.
- 27- Varsamos S., Nebel C. and Charmantier G. (2005). Review: ontogeny of osmoregulation in postembryonic fish. *Comparative Biochemistry and Physiology*, A 141: 401-429.