التطور المظهري وتطور العين في المراحل الجنينية والمراحل اليرقية المبكرة للبرمائي الذيلي *Neurergus crocatus crocatus Cope*

إسماعيل سلو حسن و جهان ذنون يونس

قسم علوم الحياة

كلية التربية ، جامعة الموصل كلية الصيدلة،جامعة الموصل

تاريخ الاستلام 2006/3/6

تاريخ القبول 2006/7/17

Abstract

The present study dealt with the embryological eye development, growth of its tunics and optics as well as the external morphology of the developmental embryonic stages of the urodele amphibian Neurergus crocatus crocatus Cope.

The gradual differentiation of eye layers progressed at late embryonic stages which extend between 35 – 39.At these stages the sclera and choroids differentiate from mesenchymal cells that surround optic cup. On the other hand the differentiation of neural retina layers occurred. The first layer appeared was ganglion cells at the centroventral retina toward dorsoventral retina of 36 stage. The lens fibers was also differentiate at this stage.At stage39distinct development of eye tunics and optics have been occurred, especially the neural retina layers with increased thickness of the whole retina. All retinal layers were conspicuous except the photoreceptor layer in which only the nuclei were distinct. The axons of ganglion cells bundled to form the optic nerve which penetrate the retina at the lower ventral margin. The pigment epithelial which loaded with melanosomes also completed. The lens and cornea were became more distinct.

At 40 – 47 larval stages the integration and development of eye parts have been appeared, in that the photoreceptor (cones and rods) were more conspicuous, although the outer segments of these cells were unclear, the apical processes of pigment epithelium extended toward the photoreceptor, the optic nerve path deviated toward the central region of the eye ball and penetration of that region occurred at stage 47, in this

stage the formation of ciliary body base, cornea, sclera and choroids were more conspicuous.

Histological structure of the adult eye of Neurergus crocatus crocatus resemble those of other urodele amphibians generally, in that the retina of duplex type.which consist of rods and cones.

The cones nuclei location were vitred while the rods nuclei were sclered.The photoreceptor layer consist of single cone. Single and double rods which have uncleared outer segments in contrast to other amphibians. At last the photoreceptor layer in the present study was not advanced as those in other amphibians.

الملخص

تناولت الدراسة الحالية عمليات التطور الجنيني للعين ونمو اجزائها المختلفة فضلا عن التطور المظهري للجنين واليرقات المبكرة للبرمائي الذيلي *Neurergus crocatus crocatus* Cope.

أظهرت المراحل الجنينية المتاخرة (35-39) تدرجا واضحا في تمايز طبقات العين اذ بدت ملامح تكوين الصلبة والمشيمية من الخلايا الميزنكيمية المحيطة بالكوب البصري. ومن جانب اخر تمايزت طبقات الشبكية العصبية اذ تخصصت اولا خلايا الطبقة العقدية في الجهة البطنية المركزية باتجاه المنطقة الظهرية المركزيةفي المرحلة (36) وتوضحت الالياف العدسية والقرنية. وفي المرحلة(39)حدث تطوركبيرلأجزاء العين وخاصة طبقات الشبكية العصبية مع زيادة في معدل السمك الكلي لهذه الطبقات، اذ ظهرت طبقات الشبكيةجميعا بوضوح عدا الخلايا المستقبلة للضوء فلم يتوضح منها سوى انويتها اما محاور الخلايا العقدية فقد تجمعت حزم لتكون العصب البصري الذي اخترق الشبكية من حافتها البطنية السفلى كما يلحظ تجمع الحبيبات الصباغية في الخلايا الظهارية وأصبحت العدسة والقرنية أكثر وضوحا.

ظهر في المراحل اليرقية (40-47) تكامل أجزاء العين المختلفةوتطورها فقد توضحت الخلايا المستقبلة للضوء(العصيات والمخاريط)على الرغم من عدم وضوح قطعها الخارجية ،وأمتدت البروزات القمية للخلاياالظهاريةباتجاه الخلايا المستقبلة للضوءمحملة بالحبيبات الصباغية(القتامين)،وانحرف العصب البصري من الجهة البطنية للشبكية باتجاه مركزها الى أن اخترق المركزفي المرحلة (47)وفي هذه المرحلة تكونت القزحيةوقاعدة الجسم الهدبي والقرنية والصلبة والمشيمية على نحو واضح.

يعكس التركيب النسجي لعين البالغات تشابه العين ببقيةانواع البرمائيات الذيلية بصورة عامة اذ ظهرأن الشبكية من النوع المزدوج لوجود عصيات ومخاريط ، وتكون أنويةالمخاريط نحو الداخل باتجاه السائل الزجاجي اما انوية العصيات فتقع باتجاه الصلبة.

وظهرت مخاريط مفردة وعصيات ثنائية ولكن القطع الخارجية للخلايا المستقبلة للضوء عامة غير واضحة خلافا لبقية البرمائيات.وهكذا فان الخلايا المستقبلة للضوء عامة في برمائي الدراسة الحاليةلم تكن متطورة على نحو واضح كما في بقية البرمائيات.

المقدمة Introduction

يعد الحيوان الفقري *Neurergus crocatus crocatus* Cope ، والذي يطلق عليه محلياً أسم الخجخجوك النوع الوحيد من البرمائيات الذيلية الذي يعيش في العراق وينتمي على وفق ماأ شار اليهHeying(1)الى صنف البرمائيات ورتبة الذيليات Caudata وعائلة Salamandridae وتحت عائلة Pleurodelina يعيش هذا الحيوان في منطقة كردستان العراق إذ سجل في محافظة السليمانية في منطقة سياكيوفز وجبال سوركيف(2) ، وفي محافظة نينوى قضاء عقرة(3) ، وفي محافظة اربيل منطقتي شولاك والرايات (4). كما سجل هذا النوع من السلمندر في ايران في جبال زاكروس وشمال شرق ايران (5).

ان دراسة تطور العين كغيرها من الأعضاء في الفقريات ومن ضمنها صنف البرمائيات محل اهتمام العديد من الباحثين (9,8,7,6)

تعد الشبكية من أهم طبقات العين لاحتوائها على الخلايا المستقبلة للضوء فضلاً عن أنها تمثل انموذجاً مفيدا للعديد من الدراسات لأنها مألوفة ومتخصصةفي الفقريات جميعا(10) لذا كانت وما تزال موضوع دراسة وبحث عدد من الباحثين أكثر من سواها من طبقات العين , وذلك باستخدام المجهر الضوئي والالكتروني (15, 14, 13,12,11). وكماتعد الطبقةالظهارية الصباغية كذلك من اهم طبقات شبكية العين في الفقريات لدورها في اتمام عملية الأبصار فقددرسها عدد من الباحثين(18,17,16).

وبعدالمسح الشامل للاصدارات العلمية لم نجد مايشير الى وجود دراسة خاصة بتطور العين في البرمائيات العراقية لذا أرتأينا اجراء هذه الدراسة التي تهدف الى :

متابعة تطور الأجزاء المختلفة لعين البرمائي الذيلي *Neurergus crocatus crocatus* Cope في عدد من المراحل الجنينية واليرقية المبكرة المنتخبة من الناحية المظهرية والنسجية فضلا عن البالغات. تحديد تسلسل المراحل التطوريةللعين وتتبع تكوين طبقاتها من خلال دراسة تطور الشبكية والعدسة والعصب البصري ،لتعزيز فهم الية الأبصارفي هذا البرمائي الذيلي.

المواد والطرائق Materials and Methods

تناولت الدراسة الحالية عدداً من المراحل الجنينية واليرقية المبكرة فضلاً عن البالغات للبرمائي الذيلي Cope *Neurergus crocatus crocatus* .

جمعت الحيوانات البالغة والمراحل الجنينية من ينابيع ره زي مير وشلال سيبة التابعة لقضاء عقرة ، التي تبعد ما يقرب من 70 كيلو متر شمالاً عن مدينة الموصل خلال المدة المحصورة بين (15-30) آذار لعام 2003 ، وضعت النماذج في احواض بلاستيكية بابعاد 50 سم x 30 سم x 30 سم مزودة بماء خال من الكلور ، وبواقع 10 نماذج لكل حوض، وبفصل البالغات عن المراحل الجنينية واليرقية . غذيت النماذج البالغة واليرقات بعد الفقس بقطع صغيرة من كبد الأغنام على رأس سلك دقيق حرك باستمرار قرب الحيوان.

ثبتت 5 نماذج لكل مرحلة جنينية وترك الباقي للاستمرار بالنمو للحصول على مراحل يرقية مختلفة ، ثم ثبتت 5 نماذج لكل مرحلة يرقية فضلاعن البالغات Adults. سميت المراحل إستناداً إلى مراحل النمو الجنيني التي أثبتها Hassan (19).

اعتمدت الدراسة الحالية على تحضير شرائح نسجية تتضمن مقاطع طولية وعرضية لمنطقة رأس الحيوان ، وقد حضرت هذه الشرائح الدائمية بطريقتين :

1-الطريقة الاعتيادية باستخدام مثبت بوين الكحولي Alcoholic Bouin's Fixative وتم التلوين بملون الايوسين Eosin والهيماتوكسلين Haematoxylin .

2-طريقة الطمر بالايبون Epon-812 باستخدام مثبتين :

الاول primary fixative ويتكون من الكلوترالديهايد Gluteraldehyde بنسبة 2% في محلول فوسفات الصوديوم المنظم Phosphate Buffer (0.07 Sm) والثاني Post fixative ويتكون من 1% رابع اوكسيد الاوزميوم Osmium Tetroxide في محلول فوسفات الصوديوم المنظم.

تم قطع المقاطع بوساطة المشراح الفوقي من نوع LKB2088-Ultrome لغرض الحصول على مقاطع رقيقة بسمك (1-2) مايكروميتر. صبغت المقاطع بملون ازرق التولودين التي حضرت بأذابة 1 غرام من ازرق التولودين مذاب في1%من بوراكس والمذيب ماء مقطر ، أنظر Abd(8).

جرى الفحص المظهري باستخدام مجهر التشريح Disecting Microscope من نوع Wild Heebrugy M7A وفحصت المقاطع النسجية باستخدام المجهر الضوئي المركب Compound light microscope من نوع Reichert Neovar .

بعد فحص النماذج أختيرت الشرائح المجهرية ذات المقاطع النسجية الجيدة ثم صورت باستخدام مجهر مركب من نوع Biolabline Taiwan ، Altay1007.

وقيس سمك كل طبقة من طبقات الشبكية في مناطق مختلفة من المقطع النسجي وباستخدام العدسة المدرجة ذات قوة تكبير 7X. بعد معايرتها مع المصغر المسرحي الدقيق.

النتائج Results

المراحل الجنينية المتأخرةLate Embryonic Stages

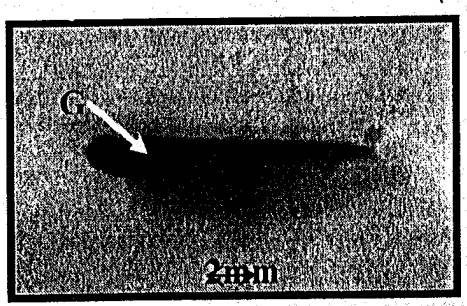
وتتضمن المراحل (31-39) وهي مازالت محاطة بغشاء محي فضلا عن الغشاء المخاطي الجيلاتيني الذي يليه خارجيا وقد أنتخبت المراحل 35و36و39 لدراسة المقاطع العرضية المتسلسلة للرأس والمارة بالعين لمتابعة تكوين وتطور الأجزاء المختلفة للعين.

لمرحلةالجنينية Embryonic Stage (35)

ويبلغ عمر الجنين فيها 12 يوماً و5 ساعات، وطوله 10.6مليمتر. يوضح المظهر الخارجي لجنين هذه المرحلة زيادة واضحة في الطول مصحوبةباستطالة الجهة البطنية وبذلك يكون الجنين مضغوطا من الجهتين الظهرية والبطنية مع ظهور برعم الطرف الامامي الشكل(1).

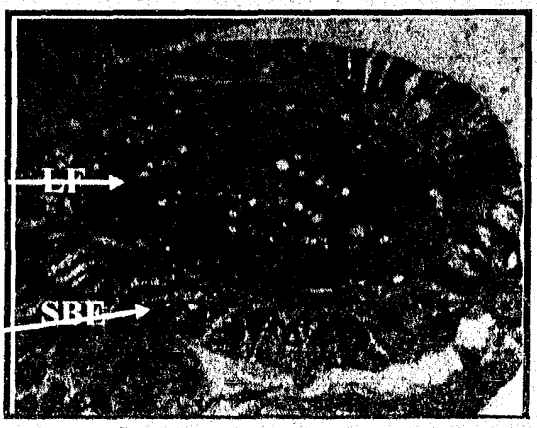
يبين المقطع العرضي للمنطقة الراسية المار من خلال العين تطور الكوب البصري وزيادة عدد طبقاته الخلوية غير المتخصصة ولاسيما المنطقة المركزية من الشبكية الحسية (الشكل 2).مازال تركيز الميلانين(القتامين) الىْ الداخل من الطبقة الظهارية الصبغية قليلاً تبقى خلايا الساق البصرية دليلاً لألياف العصب البصري نحو سرير الدماغ في المراحل الجنينية اللاحقة.

والعدسة كروية الشكل ، مستقرة في فراغ الكوب البصري وتتكون من صف من الخلايا الظهارية العمودية تحت المحفظة Sub capsular epithelial layer وتكون الخلايا العمودية التي تليها نحو الداخل قد تطاولت وترتبت بشكل دوائر متحدة المركز لتشكل الالياف العدسية Lens fibers (الشكل3).



الشكل (1) المظهر الخارجي لجنين في المرحلة (35)تتضح فيه إستقامة الجنين ووضوح الغلاصم G-Gills

الشكل (2) صورة بالمجهر الضوئي لمقطع عرضي لمنطقة الرأس لجنين في المرحلة (35)، يتوضح فيها خلايا الشبكية وهي مازالت غير متخصصة (الطمر بالايبون-ملون ازرق التولودين)160X



الشكل (3) صورة بالمجهر الضوئي لمنطقة العدسة في عين الجنين في المرحلة(35) تلاحظ فيها الالياف العدسية LF-Lens fibers ، وطبقة تحت المحفظة SBE- Sub capsular epithelial
(الطمر بالايبون-ملون ازرق التولودين) 640X

المرحلة الجنينية (36) Embryonic Stage

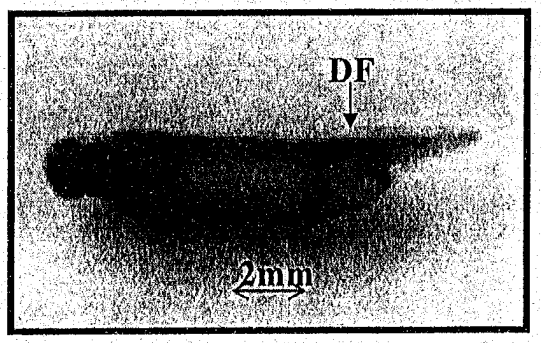
ويبلغ عمر الجنين فيها 13 يوماً و5 ساعات، وطوله 10.7 مليمتر ، تشهد هذه المرحلة توسعا" في كرة العين واستطالةفي الغلاصم وبرعمي الطرفين الأمامين وانحرافهما نحو الخلف و تكاملا" في الزعنفة الظهريةو زيادة في عدد الخلايا الصبغية في الجلد (الشكل4).

يوضح المقطع العرضي للرأس المار من خلال العين ، استطالة الشبكية في الوقت الذي خطت فيه اولى خطواتها نحو التمايز الطبقي الخلوي في الجهة البطنية للشبكية المركزية، إذ شمل التمايز طبقة الخلايا العقدية فقط وهي بسمك 3-4 طبقات خلوية، ولم يشمل هذا التمايز الشبكية الحافية الظهرية Dorsal peripheral (ciliary) retina

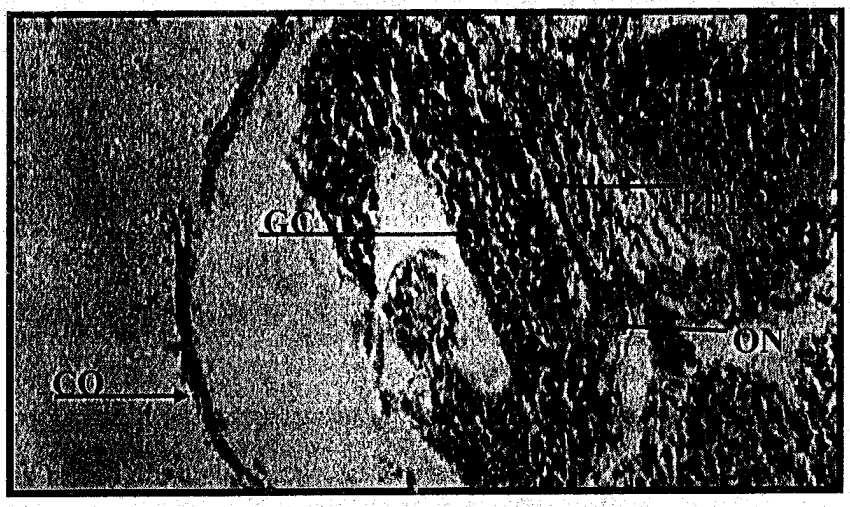
والشبكية الحافية البطنية Ventral peripheral (ciliary) retina ، كما هو موضح في (الشكل 5).

تعاني أنوية الألياف العدسيةمن الاضمحلال ، ووضوح طبقة الخلايا الظهارية العمودية تحت المحفظة مع قصر في اطوال هذه الخلايا لتميل الى الشكل المكعبي.

وتبدو القرنية Cornea في هذه المرحلة على شكل صف من الخلايا المكعبة القصيرة تقابل عدسة العين وتوجد تحت طبقة الخلايا المكعبة مجموعة من بدايات الالياف الغراوية وهي امتداد للطبقة الصلبة Sclera التي هي طبقة ليفية وقائية وتوجد الىالداخل منها الطبقة المشيمية Choroid التي تكون وعائيةالشكل(5).



الشكل (4) المظهر الخارجي لجنين في المرحلة36، وتتضح فيه الزعنفة الظهريةDF- Dorsa fin



الشكل (5) صورة بالمجهر الضوئي لمقطع عرضي لمنطقة الرأس للجنين في المرحلة (36)، يلاحظ فيها تمايز الخلايا العقدية GC-Ganglion cells ، ووضوح القرنية CO- Cornea والعصب البصري ON-optic nerve (ملون الهيماتوكسلين-الايوسين) 160X

المرحلة الجنينية (39) Embryonic Stage

يبلغ عمر الجنين فيها 17 يوماً و 5 ساعات ، وطوله 11.8 مليمتراً ، تعد هذه المرحلة مرحلة جنينية اخيرة لذا تبدو عليها علامات مظهرية جديدة تؤهل الحيوان لمواجهة البيئة التي يعيش فيها بعد ان يتحرر من الاغلفة البيضية أو ما يسمى بعملية الفقس Hatching ومن هذه التغيرات المظهرية : استطالة الغلاصم وتفرعها بشكل أولي وتسطح قمة برعم الطرف الامامي ليكون الصفيحة اليدوية Hand plate (Autopodium) . وزيادة تركيز حاملات الاصباغ في مناطق الجسم المختلفة (الشكل 6).

اما من الجانب التشريحي فقد بينت المقاطع النسجية المستعرضة لعين المرحلة تقدماً واضحاً في التمايز مقارنة بالمراحل الجنينية السابقة استعداداً لمواجهة الحياة اليرقية التي يعتمد فيها على نفسه في التغذية ، لذا نستدل من دراسة المقاطع النسجية المختلفة للعين في هذه المرحلةعلى تقدم كبير في التمايز الخلويّ لمختلف طبقات العين وخاصة في الشبكية المركزية وعلى مدى امتدادها من الجهة البطنية باتجاه الجهة الظهرية ، فضلاً عن امتداد هذا التخصص نحو الحافتين الظهرية والبطنية للشبكية الحسية ولكن التقوس الشبكي في هاتين الحافتين مازال ذا خلايا غير متخصصة.وتشهدهذه المرحلة زيادة في معدل السمك الكلي للشبكية عن المراحل السابقة، انظر الجدول (1).

يشمل التركيب النسجي للشبكية الحسية لمقطع مستعرض في عين هذه المرحلة ، باستثناء قوس الحافتين الظهرية والبطنية ، الطبقات الآتية ابتداء من الجهة الداخلية مروراًبالسائل الزجاجي نحو الجهة الخارجية باتجاه الصلبة (الشكل 7):

1-طبقة الالياف العصبية Nerve fibers layer وتتكون من تجمعات لمحاورالخلايا العقدية.

2- طبقة الخلايا العقدية Ganglion cells layer يتكون سمكها من 4 طبقات خلوية.

3-الطبقة الظفيرية الداخلية Inner plexiform layer وهي منطقة تشابك عصبي بين البروزات التشجرية للخلايا العقدية وخلايا الطبقة التي تليها.

4-الطبقة النووية الداخلية Inner nuclear layer وهي الطبقةالأكثر سمكا" من طبقات الشبكية الحسية، ولايمكن تمييز الانواع المختلفة من خلاياها في هذه المرحلة.

5 -الطبقة الظفيرية الخارجية Outer plexiform layer وتتكون هذه الطبقة من تشابك نهايات الخلايا البصرية (العصيات والمخاريط) مع الاستطالات والتشجرات لخلايا الطبقة النووية الداخلية ، وتكون هذه الطبقة رقيقة جداً وتبدوكأنها خط فاتح الصبغة.

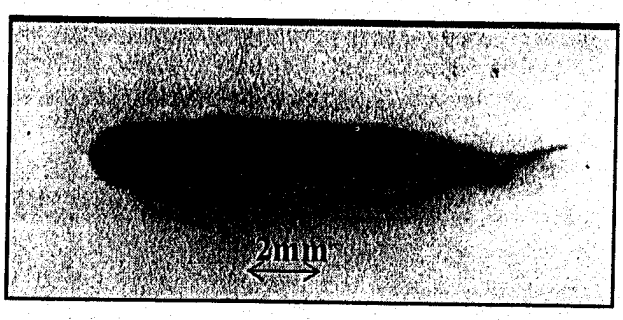
6-الطبقة النووية الخارجية Outer nuclear layer وتضم أنوية الخلايا البصرية (العصيات والمخاريط) ومازالت هذه الخلايا غير متميزة.

تميزت هذه المرحلة باستمرار العصب البصري Optic nerve نتيجة تجمع حزم من محاور الخلايا العقدية ، وهذا العصب يخترق شبكية العين نحو سرير الدماغ كما هو مبين في الشكلين (7) و (8). ومن الجدير بالذكر والملاحظة ان العصب البصري في طريقه الى حرف مساره نحو مركز الشبكيةفي أثناء اختراقه لطبقاتها بعد أن كان دليله وهو الساق البصري نحو الدماغ متصلاً بالحافة البطنية للشبكية.

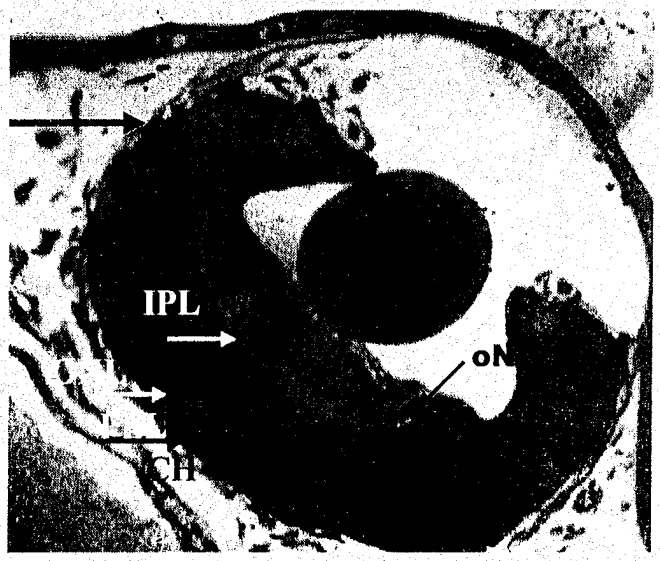
تجمعت الحبيبات الصباغية الميلانية (القتامية)على نحو مركز في طبقة الخلايا الظهارية الصباغية والأخيرة تبدو على شكل صف من الخلايا الحرشفية.

تظهر العدسة في هذه المرحلة كروية الشكل ذات منظر بلوري شفاف تحاط بصف من الخلايا المكعبة وهي الخلايا الظهارية تحت المحفظة وبذلك تكون مهيئة لاستقبال الضوء الذي يمر من خلالها نحو الشبكية.

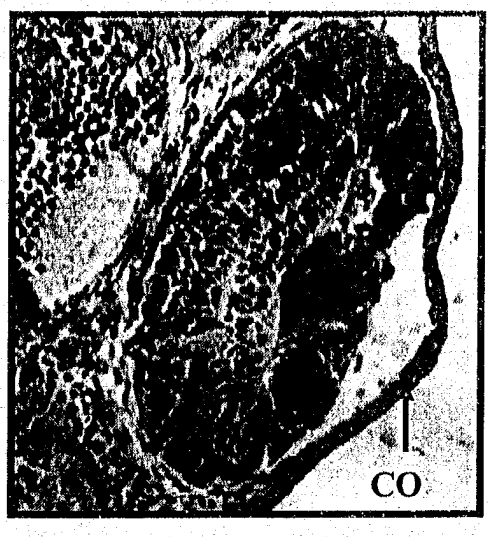
تتكون القرنية من طبقتين الخارجية تكونت بوصفهاامتدادا" للطبقة الظهارية لبشرة الجلد وتكون خلاياها مكعبة الشكل ، اما الداخلية فهي صفوف الالياف الغراويةو تسمى بالطبقة الاساسية Substantia propria (الشكل 8) اشتقت من الخلايا الميزنكيمية التي تأخذطريقها بين العدسة والنسيج الطلائي القرني.



الشكل (6) المظهر الخارجي لجنين في المرحلة (39)



الشكل (7) صورة بالمجهر الضوئي لمقطع عرضي في منطقة رأس الجنين في المرحلة (39) موضحاً فيها العصب البصري ON-Optic nerve ، والطبقة الظفيرية الداخلية IPL-Inner plexiform layer والطبقة النووية الداخلية INL-Inner nuclear layer والطبقة النووية الخارجية ONL-Outer nuclear layer والطبقة الظهارية الصباغية PEL-Pigment epithelial layer والمشيمية CH-Choroid layer والصلبة SC-Sclera (الطمر بالايبون-ملون ازرق التولوين) 160X



الشكل (8) صورة بالمجهر الضوئي لمقطع عرضي في رأس الجنين في مرحلة (39) موضحاً فيه طبقات الشبكية، و القرنية CO- Cornea بطبقتيها (ملون الهيماتوكسلين-الايوسين)160X

المراحل اليرقية المبكرةEarly larval Stages

وتتضمن المراحل (40-49)وتكون اليرقات خلالها حرة الحركة والسباحة وتعيش في بيئتها الطبيعية بين الصخور وأشنات المياه الضحلة بطيئة الجريان،والمجتمعة في جوانب ومنعطفات المجرى الرئيس للعيون الجبلية.وتتغذى هذه اليرقات على كل ماهو متحرك في الماء من صغار الحشرات ويرقاتها.

أنتخبت المرحلتان(40)و(47) لدراسة المقاطع العرضية المتسلسلة للرأس والمارة بالعين لمتابعة التطور الحاصل في أجزاء العين التي تتناسب ومتطلبات المرحلة والتكييف مع البيئة التي تعيش فيها .

المرحلة اليرقية(40) Larval Stage

ويبلغ عمر اليرقةفيها 21 يوماو5ساعات،وطولها 13.4 مليمتروتحدث عملية الفقس Hatching في هذه المرحلة،ويسمى الكائن الحي بعد الفقس باليرقة Larvaلاختلافها مظهريا عن الابوين بوجود الغلاصم الخارجية External gillsالمتفرعة،واليرقات اقرب الى شكل السمكة منها الى البرمائيات.

تمتاز اليرقة بلونها المائل الى السمرة لزيادة تركيز الصبغة الميلانية في حاملات الميلانين فضلا عن تفرعاتها وسعة كرة العين وشدة سوادها ووجود فتحة الفم والمجمع. وانشقاق الصفيحة اليدوية لتكوين أصبعين من أصابع الطرف الأمامي (الشكل 9).

يمثل التركيب النسجي للعين في هذه المرحلة انموذجاواضح المعالم والطبقات بما يمكن مقارنته وبلا شك بتركيب العين في الفقريات الأخرى مع الاخذ بالحسبان الأختلافات الجزئية الدقيقة التي تخص الظروف البيئية والحالات الضوئية التي يعيش فيها الحيوان.

يوضح الشكل (10) المقطع العرضي المار بالعين كلها ،اذتمثل القرنية التي يليهافراغ الردهة الأمامية Anterior chamber،وخلفها العدسة البلورية.

تبدوكرة العين واضحة وتتكون من الغلالة الداخلية التي تتكون من الشبكية الحسية داخليا والخلايا الظهارية الصباغية خارجيا.ظهرت الشبكية المركزية كاملة التكوين توضحت فيها الطبقات العصبيةجميعا".أما الشبكية المحيطية او حافتا الكوب البصري فقد بدت غير متخصصة اذ تتكون من كتلة من الخلايا تحيط بها من الخارج طبقة رقيقة جدا من الخلايا الظهارية الصباغية.ويمكن تشخيص طبقات الشبكية المركزية من الداخل نحو الخارج كما يأتي: طبقة الالياف العصبية ، طبقة الخلايا العقدية ، الطبقة الظفيرية الداخلية ، الطبقة النووية الداخلية ، الطبقة الظفيرية الخارجية بشكل خط رقيق ، الطبقة النووية الخارجية ، وطبقة الخلايا المستقبلة للضوء التي تكون رقيقة أيضاً.

يحيد العصب البصري مع تقدم المراحل في النمو عن مساره نحو منتصف الشبكية ولكنه لايزال يمثل موقعاً تحت مركز الشبكية باتجاه الجهة البطنية في هذه المنطقة. وقد أخترق العصب البصري الشبكية وطبقتي العين الاخرى التي هي الصلبة والمشيمية وأستمر في امتداده متصلاً بالدماغ ، لذا فإن قوة شد العصب البصري على الشبكية جعلها تميل إلى التكور (الشكل 10). تكون المنطقة التي يخترقها العصب البصري من الشبكية خاليةمن الطبقات الحسيةلذا تسمى بالقرص البصري Optic disc او الحليمة البصرية Optic papilla ونظرا لعدم وجود خلايا حسية في هذه المنطقة فأنهاتسمى من الناحية الفسلجية بالبقعة العمياء Blind spot.ترسبت الصبغة الميلانية (القتامية) في الخلايا الظهارية الصباغية للشبكية مع استطالاتها القميةApical processes التي تكون مليئة بالميلانين كذلك التي تمتدباتجاه طبقة الخلايا المستقبلة للضوء(الشكل11).

ومن ناحية أخرى ظهرت زيادة واضحة في السمك الكلي للشبكية اذ يبلغ سمكها في هذه المرحلة0.17 مايكروميتر فضلا عن زيادة واضحة في سمك الطبقات العصبية الاخرى كما هو موضح في الجدول(1)، والطبقات السائدة من حيث السمك في هذه المرحلةهي :الطبقة النووية الداخليةبسمك 6 طبقات خلوية ،وطبقة الخلايا العقدية بسمك 5-6 طبقات خلوية والطبقة الظفيرية الداخلية (الشكل11).

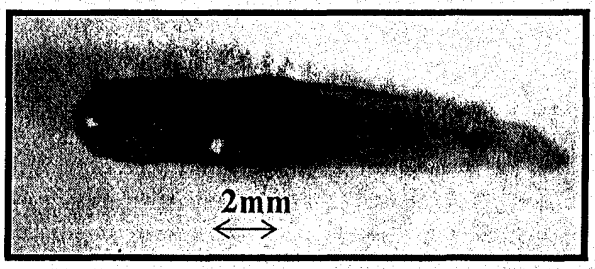
ومن الملاحظات المهمة التي يمكن تشخيصها من خلال دراسة تركيب الخلايا المستقبلة للضوء، من اجزاء قطعها الخارجية والداخلية ثم انويتها في الشكلين (11) و (12).

1-وضوح جزء يسير وقصيرفقط من القطع الخارجية Outer segments للعصيات والمخاريط.

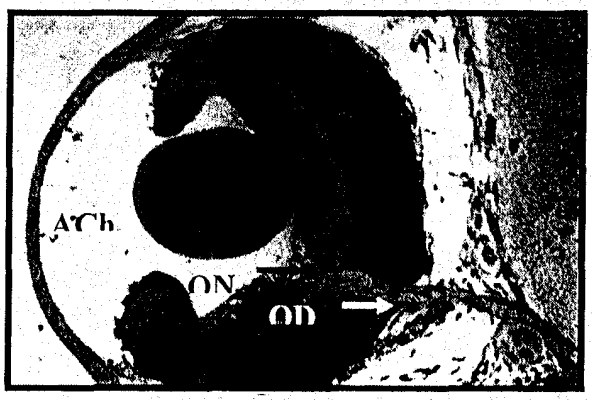
2-عدم تمييز الجزء نظير العضلة وأنوية العصيات والمخاريط ، وقد يكون هذان الجزءان مندمجين مع الجزء الاهليلجي ، فضلا عن عدم وضوح الغشاء المحدد الخارجي. تبدو هناك طبقة نووية خارجية واضحةعلى شكل صف واحد من أنوية متطاولة وتترتب عمودياً على الطبقة الظفيرية الخارجية.

تكثر الاجسام الملتهمة (البلعمية) Phagosomes تحت طبقة الخلايا الظهارية الصباغية للشبكية نتيجة انفصال الاجزاء القمية للقطع الخارجية للعصيات والمخاريط.

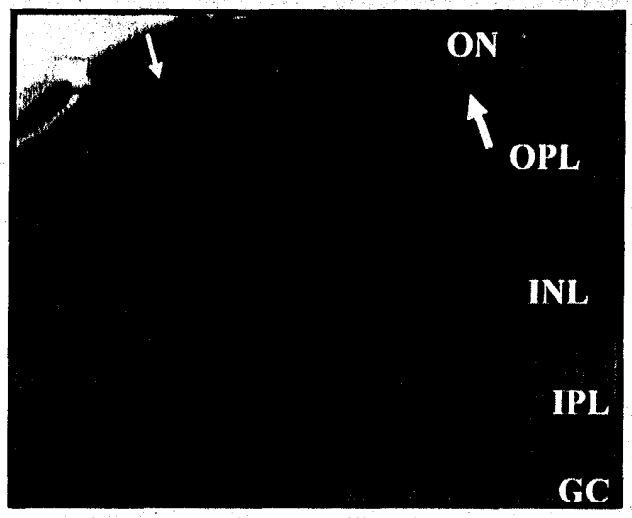
تحيط المشيمية Choroid بالشبكية وتمثل الغلالة الوسطي للعين وتكون ليفية ووعائية ولايزال تركيز الصبغات فيها قليلا" في هذه المرحلة وتستمر هذه الطبقة في الجهة الامامية للعين حتى قاعدة القرنية حيث تكون القزحية Iris. تلي المشيمية الطبقة الصلبة وهي طبقة ليفية غضروفية وقائية ، الشكل (13).



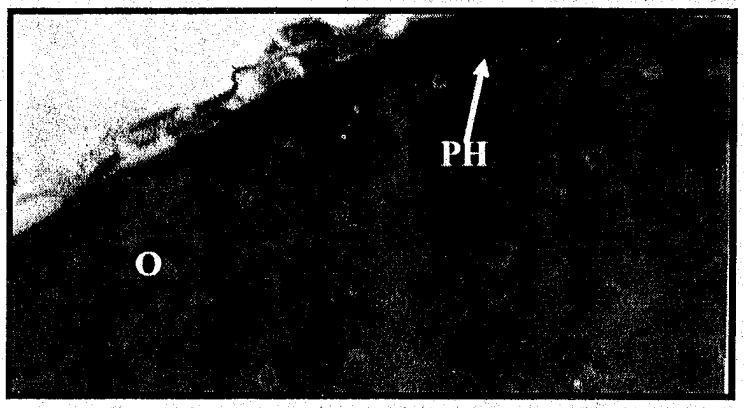
الشكل (9) مظهر خارجي ليرقة في المرحلة (40)



الشكل (10) صورة بالمجهر الضوئي لمقطع عرضي لرأس اليرقة في مرحلة (40) موضحاً فيها مدى انتظام وترتيب الطبقات العصبية للعين مع وضوح اختراق العصب البصري لهذه الطبقات ،فضلا عن وضوح القرص البصري OD-Optic disc والردهة الأمامية Ach-Anterior chamber (الطمر بالايبون-ملون ازرق التولودين) 160X



الشكل (11) صورة بالمجهر الضوئي لمقطع عرضي لمنطقة العين ليرقة في المرحلة (40) موضحاً فيها ترتيب الطبقات (الطمر بالايبون-صبغة ازرق التولودين) 640X



الشكل (12) صورة بالمجهر الضوئي لمنطقة العين في يرقة المرحلة (40) موضحاًفيها االقطع الخارجية OS-Outer segment لهذه الخلايا والخلايا البلعميـــة PH-Phagosomes (الطمر بالايبون-صبغة ازرق التولودين) 640X

الشكل13) صورة بـالمجهر الـضوئي لعـين اليرقـة فـي مرحلـة (40) تتـضحفيهـا القزحيـة I-Iris والغضروفcartilage_ Crضمن الطبقة الصلبة (ملون الهيماتوكسلين-الايوسين) 160X

المرحلة اليرقية Larval Stage(47)

يتمثل التقدم الحاصل في هذه المرحلة مظهريـاً بزيادة في حجم اليرقة وطولها البالغ 20 مليمتراً وزيادة في اسـتطالة الخياشـيم وعدد تفرعاتهـا ، فضـلاً عـن زيـادة في طول الأطراف الأمامية و الخلفية ، وتكامـل في عـدد اصـابع الأطـراف الأماميـة وعددها اربعة ، وظهور اربعة اصابع في الطرفين الخلفيين (الشكل 14).

بمقارنة التركيب النسجي للمقاطع العرضية للعين في هذه المرحلـة بنظيراتهـا فـي المرحلة اليرقية السابقة (مرحلة 40) نستنتج ما يأتي:

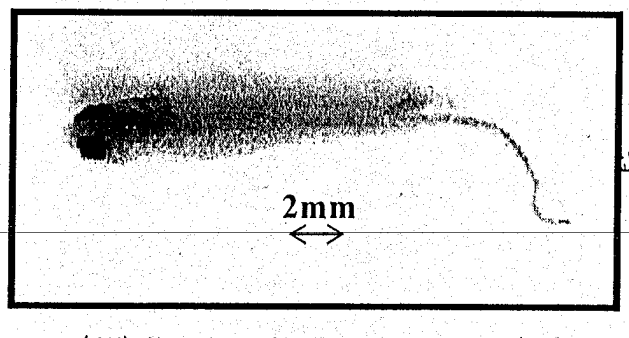
1-تصل العين في هذه المرحلةالى الذروة من حيث وضوح طبقات الخلايا والأنوية العصبية والظفائر العصبية الشكل (15) ، والتي تمايزت في معدلات سمكها انظر الجدول (1) وانحصرت الخلايا غير المتخصصة في قمتي الحافتين الظهرية والبطنية للشبكية(الشبكية المحيطية).

2-تمتاز العين بشكلها البيضوي مع انحناء في وسط كرة العين نتيجةلحيود العصب البصري واختراقه مركز كرة العين .

3-وضوح القزحية الناجمة عن تحور الطبقة المشيمية الغنية بالصبغات ويعزى اليها لون العين وتعمل بوصفهاستارة تحتوي على فتحة مركزية تدعى الحدقة (البؤبؤ) Pupil.

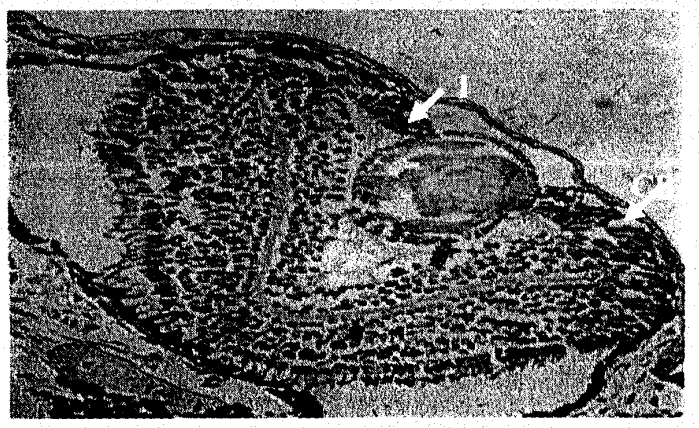
4-وضوح الجسم الهدبي Ciliary body عند قاعدة القزحية ، الذي توجد فيه ألياف عضلية ملساء (الشكل 16)

5-وجود قطع غضروفية ضمن الطبقة الصلبة.



الشكل (14) المظهر الخارجي ليرقة في المرحلة (47)

الشكل (15) صورة بالمجهر الضوئي لمنطقة العين ليرقة المرحلة (47) يتضح فيها العصب البصري ON- Optic Nerve وخروجه من منتصف كرة العين وارتباطه بمنطقة الدماغ (ملون الهيماتوكسين – الايوسين) 160X



الشكل (16) صورة بالمجهر الضوئي لمقطع عرضي لعين اليرقة في المرحلة(47)يتضح فيها الجسم الهدبي CB- Ciliary body والقزحية I-Iris (ملون الهيماتوكسلين–الايوسين) 160x

التركيب النسجي لشبكية عين البالغ

Histological Structure of the Eye Retina of the Adult

يبلغ الطول الكلي للحيوان البالغ 15 سنتمتراً بواقع 8 سم للجسم و7 سم للذنب وعمر هذه الاباء الناضجة غير معروف لأنها جمعت من بيئتها الطبيعية.ولون الأجزاء الظاهرة من جسم الحيوان كما هو مبين في الشكل (17) أبقع اذالسواد المزخرف ببقع صفراء شاحبة أما الأجزاء البطنية من مناطق الجسم المختلفة فتكون صفراء شاحبة.

والعينان كبيرتان وبارزتان على جانبي الرأس ،ولايمتلك الحيوان غلاصم لاعتماده على الرئتين والجلد المخاطي في عملية التنفس.

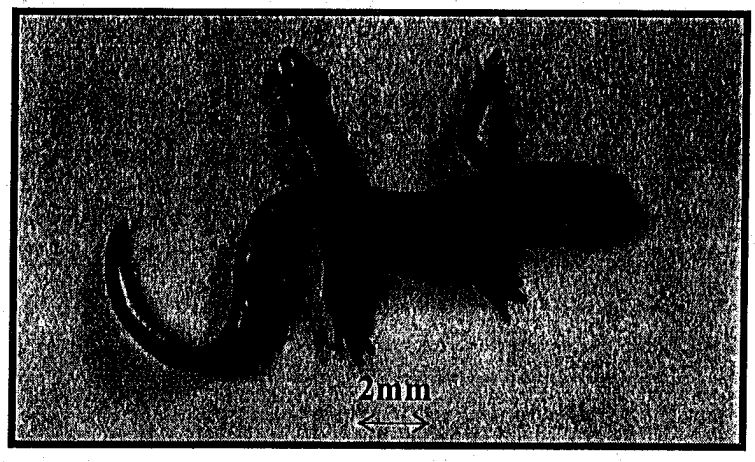
تشير نتائج قياسات سمك الطبقات العصبية للشبكيةالى انخفاض معدلاتها وعلى نحوواضح مقارنة بالمراحل اليرقية المتأخرة أنظر الجدول (1).وقد نجم هذا الانخفاض في قياس سمك الطبقات العصبية عن تراص في عدد صفوف الخلايا في هذه الطبقات وخاصة الخلايا العقدية المتكونة من صفين فقط من الخلايا في هذه المرحلة والطبقة النووية الداخلية التي اختزلت عدد صفوف خلايا الى (5) صفوف ، فضلاً عن التراص الشديد لصفوف خلايا هاتين الطبقتين، ويرافق ذلك تراص مكونات الطبقات الظفيرية العصبية وخاصة طبقة الألياف العصبية التي تبدو على شكل خط سميك وهي مصبوغة بصبغة داكنة بعد ان كانت تتألف من حزم متوازية من الالياف العصبية وبسمك واضح وهكذا شأن الظفيرية العصبية الخارجية التي تبدو خطا" متعرجا" نحيفا" فاتح الصبغة لذا تكاد تبدو أنوية الخلايا المستقبلة للضوء متماسة مع الخلايا الأفقية للطبقة النووية الداخلية (الشكل 18).

تعد الطبقة النووية الداخلية الطبقة العصبية السائدة في سمكها وعدد صفوف خلاياها طوال مراحل تكوين الشبكية وتطورها مع تطور يرقات هذا البرمائي انتهاءً بطور البلـوغ والنضوج ، وتتكون بعد تمايزها كما هو موضح في هذه المرحلة كذلك من ثلاثة أنواع من الخلايا العصبية وهي الخلايا الأفقية نحو الخارج وخلايا أماكرين نحو الـداخل وتنحـصر بينهما خلايا عصبية ثنائية القطب ، وهناك نوع رابع من الخلايا التي هي الخلايـا الدبقيـة السائدة (خلايا مولر). الشكل (18) و (19).

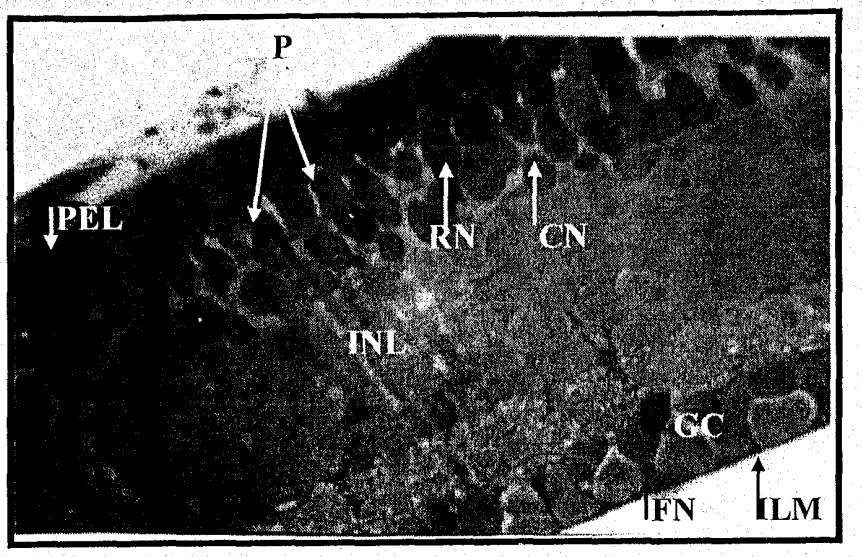
تبدوطبقة الخلايا المستقبلة للضوء واضحة نوعاً ما في هذه المرحلة ويعزى ذلك الى استعمال طريقة الطمر بالايبون ومن ثم القطع بسمك أرق و يبدو في هذه الطبقة نوعان من الخلايا التي هي العصيات والمخاريط أي ان الشبكية من النوع المزدوج وتعد هذه الطبقـة العصبية الخارجية للشبكية .

تتميز المخاريط عن العصيات نسجياً كون قطعها الخارجية مخروطية الشكل. وتشير مقاطع هذه الدراسة كذلك الى أن انوية المخاريط تكون أبعد فـي الموقـع باتجـاه الطبقـة الظفيرية الخارجية منها عن انوية العصيات المحاذية للغشاء المحدد الخارجي وتوجـد فـي النوعين تجمعات كثيفة تمثل ما يسمى بالبارابلويد Paraboloid الـذي يقـع فـي الجـزء الأهليجي وهو عبارة عن تجمع لجزيئات الكلايكوجين (الشكل 18).

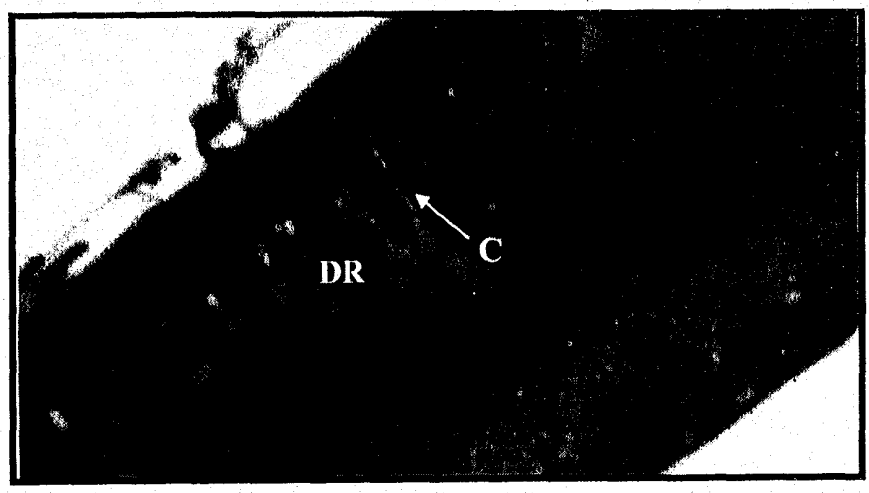
بينت نتائج الدراسة الحالية وجود نوعين من العصيات ،مفردة Single rods وثنائية Double rods ، ونوعين من المخاريط قصيرة Short cones وطويلة Long cones كما هو موضح في الشكل (19). وتكون القطع الخارجية للعصيات والمخاريط بصورة عامـة غير متميزة .



الشكل(17)المظهر الخارجي لحيوان بالغ



الشكل (18) صورة بالمجهر الضوئي لمقطع عرضي للعين في الحيوان البالغ يتضح فيها ترتيب الطبقات ومواقع أنوية العصيات والمخاريط CN-Cone nuclei و RN-Rod nuclei و-P Paraboloid (الطمر بالايبون – ملون ازرق التولودين)640X



الشكل (19) صورة بالمجهر الضوئي لمقطع عرضي للعين في الحيوان البالغ حيث تتضح االعصيات الثنائية DR-Double rods والمخاريط C-Cones (الطمر بالايبون – ملون ازرق التولودين)640X

الجدول(1): يبين سمك طبقات شبكية العين بالمايكروميتربحسب المراحل الجنينية واليرقية المبكرة والبالغة

Stage المرحلة	Whole retina الشبكية الكلية	Ganglion layer طبقة الخلايا العقدية	Inner plexiform layer الطبقة الظفيرية الداخلية	Inner nuclear layer الطبقة النووية الداخلية	Outer nuclear layer الطبقة النووية الخارجية
36	0.12	0.020	0.008	0.004	
39	0.14	0.05	0.012	0.054	0.016
40	0.17	0.04	0.013	0.06	0.025
47	0.22	0.04	0.021	0.07	0.028
Adult	0.15	0.02	0.01	0.03	0.021

المناقشة Discussion

تطور العين في المراحل الجنينية المتأخرة

Development of the eye in the late embryonic stages

أوضحت الدراسة الحاليةأن الشبكية الحسيةتحتوي حتىالمرحلة الجنينية (35) للدراسة الحالية على خلايا جنينية غير متخصصة فقط. وقد أشار Young (20) إلى تاريخ تطور الشبكية في الفقريات وسمّى هذه المرحلة بمرحلة التضاعف Stage of multiplication، وتميزت هذه المرحلة ، مرحلة (35) ،كذلك بزيادة عدد الخلايا أو الألياف العدسيةفي العدسة بشكلها العمودي المتطاول ، وتجمعت على شكل صفوف متحدة المركز وأحيطت بصف من الخلايا الظهارية العمودية الشكل نوعاً ما.

يبدأ التمايز الطبقي في خلايا شبكية عين الفقريات على نحوعام من الداخل ابتداءً من طبقة الخلايا العقدية وانتهاءً بطبقة الخلايا المستقبلة للضوء (21).

بينت دراسة Cuny و Malacinski (22) تطور الشبكية والعدسة في عين السلمندر *Ambystoma mexicanum*تخصص الطبقة العقدية بسمك خليتين والطبقة النووية الداخلية بسمك ثلاث طبقات في المرحلة (41) إذيبلغ عمر الجنين 200-230 ساعة وهي تسبق مرحلة الفقس المتمثلةبالمرحلة (43) ، فضلاً عن تخصص الخلايا أو الألياف العدسية.

شهدت المقاطع العرضية لجنين المرحلة (36) بعمر 13 يوماً و 5 ساعات لبرمائي الدراسة الحالية بداية التخصص في الشبكية المركزية إذ تمايزت طبقة الخلايا العقدية فقط بسمك 3-4 طبقات ، ولم يشمل هذا التمايز الشبكية المحيطية، وتكون بداية التمايز الشبكي الحسي في هذا البرمائي بذلك أسرع مما في غيره من البرمائيات لحدوث التمايز في مرحلة سابقةلمرحلة الفقس والتي هي المرحلة (40).

يتفق الباحثون على القول بأن تمايز الشبكية في الفقريات عامة يحدث ضمن الشبكية المركزية وتنتشر فيما بعد الى الشبكية المحيطية (26, 25,24,23) .

بمقارنة المقاطع العرضية في عين جنين السلمندر Axolotl *Ambystoma mexicanum* في المرحلة الجنينية الأخيرة المتمثلة في المرحلة (42) وبعمر 220-260 ساعة بنظيراتها من المقاطع العرضية في عين سلمندر الدراسة الحاليةفي المرحلة الجنينية الأخيرة المتمثلة بالمرحلة (39) نلاحظ ما سجله Cuny و Malaciski (22) عن تطور عين السلمندرالأول من ملاحظات تطابق ما توصلنا اليه في الدراسة الحالية وقبل مرحلة الفقس ، ومن هذه الملاحظات المتوافقة:

1-وضوح طبقة الخلايا العقدية،2-وضوح الطبقة الظفيرية الداخلية،3-تميز الطبقة النووية الداخلية4-الطبقة الظفيرية الخارجية رقيقة وغير منتظمة،5-وضوح الطبقة المشيمية والصلبة ، وتكوين القرنية بطبقتيها،6-تجمعات لمحاور الخلايا العقدية التي كونت العصب البصري الذي إخترق الشبكية الحسية ، تمهيداً للإمتداد نحو سرير الدماغ ودليله في هذا الاتجاه بقايا خلايا الساق البصرية المضمحلة وآثارها ، ويخترق العصب البصري الشبكية الحسية من حافتها السفلى حيث الموقع الأصل للساق البصرية.

7-شهدت الألياف العدسية لعدسةسلمندر الدراسة الحالية إضمحلالاً تاماً لأنويتها وعضيات سايتوبلازمها ، في حين شهدت عدسة العين في السلمندر *Ambystoma mexicanum* شهدت بدايات اضمحلال هذه الألياف العدسية في المرحلتين 42 و 43.

ولكن نقطة الاختلاف بين هاتين المرحلتين في السلمندرين تتمثل بوضوح الخلايا المستقبلة للضوء والمتمثلة بالعصيات والمخاريط في عين جنين السلمندر *Ambystoma mexicanum* ، في حين كان من الصعب تمييز العصيات والمخاريط في المرحلة (39) لسلمندر الدراسة الحالية وماتمكن ملاحظته يتمثل بأنوية هذه الخلايا التي تمثل الطبقة النووية الداخلية.

ذكر El-Mekkawy وآخرون (9) من خلال دراسة مجهرية ضوئية لعين العلجوم *Bufo regularis* عدم حدوث أية علاقة تمايز في الشبكية الحسية الى الطبقات

العصبيةالىحد مرحلة النمو (37) إذيبلغ عمر الجنين يومين و 6 ساعات ، وتمثل هذه المرحلة مرحلة الفقس وأولى المراحل اليرقية.

وخلاصة ما ذكر أن التمايز يحدث على نحوواضح في طبقات الشبكية الحسية في البرمائيات الذيلية قبل مرحلة الفقس وضمن المراحل الجنينية المتأخرة ولايحدث ذلك في البرمائيات اللاذيلية الا بعد الفقس.

تطور العين في المراحل اليرقية المبكرة

Eye development in the early larval stages

على الرغم من التمايز الطبقي الذي يحدث في شبكية عين المراحل الجنينية المتأخرة لبرمائي الدراسة الحالية والسلمندر *Ambystoma mexicanum* (22)،فإن البرمائيات اللاذيلية (القافزات) لاتشهد مثل هذا التمايز الا بعد الفقس ، وبذلك تشبه القافزات والاسماك العظمية في تمايز الطبقات العصبية لشبكيتها ، إذ ذكر Raymond (10) أن تطور شبكية العين يعد من الدراسات المثلى التي تتناسب مع وقت الفقس.

حدد Chung وآخرون (28) في دراسة عن التركيبين التكويني والوظيفي لشبكية العين في العلجوم *Xenopus laevis* ، المرحلة (35) ، وهي مرحلة الفقس ،أنها بداية التخصص الطبقي العصبي للشبكية الحسية ، وتسلسل هذا التمايز الطبقي ، وبحسب الاسبقية والاقتران بمراحل النمو ، وتكون كالآتي:

1-في المرحلة (35) من الحياة اليرقية تميزت وبوضوح خلايا الطبقة العقدية ، وفي الوقت نفسه تميزت الطبقة النووية الخارجية (نوى العصيات والمخاريط) التي تقع مباشرة الى الداخل من الظهارية الصباغية.

2-تميزت الطبقة الظفيرية الداخلية وبسمك 8-10 مايكرومتر في المرحلة(37) وعلى طول الثلث الوسطي من الشبكية ، وفي الوقت نفسه ظهرت بدايات تميز الطبقة الظفيرية الخارجية لتفصل الخلايا المستقبلة للضوء عن الطبقة النووية الداخلية.

3-في المدة الواقعة بين المراحل 37 و 42 امتدت الطبقة الظفيرية الداخلية الى سمك 15 مايكرومتر.

4-وصلت العدسة الى مرحلة التكامل من حيث التركيب البلوري في نهاية المرحلة (42)

وبمقارنة هذه المراحل وما يتميز من خلالها من طبقات عصبية للشبكية الحسية بما يحدث من تطور في شبكية عين برمائي الدراسة الحالية نرى أن تطور الشبكية في الدراسة الحالية أسرع مما هو عليه في العلجوم *Xenopus laevis*وتقارن مراحله اليرقية مع المراحل الجنينية المتأخرة لبرمائي الدراسة الحالية في عمليات تطور وتمايز طبقات الشبكيةوتمايزها.

ويكون العصب البصري الذي يتكون من حزم من محاور الخلايا العقدية قد أكمل اختراقه لطبقات الشبكية ممتداً نحو الجهة الظهرية ومخترقاً الطبقة المشيمية ليتصل بسرير الدماغ وهذا ما تم في المرحلة (40) أولى المراحل اليرقية في الدراسة الحالية، ويتفق ذلك مع ما سجله El-Mekkawy وآخرون (9)في اختراق العصب البصري لطبقات الشبكية واتصاله بالدماغ في المرحلة (37) وهي كذلك تمثل اولى المراحل اليرقية للضفدع *Bufo regularis* ، وهكذا الحال مع العصب البصري في السلمندر *Ambystoma mexicanum* (22) إذ يخترق الشبكية متصلاً بالدماغ في المرحلة (42) وتمثل كذلك اولى مراحل الفقس. ولكن الفارق بين الذيليات والقافزات هو أن العصب البصري في القافزات لا يحيد باتجاه مركز الشبكيةفي اثناء الاختراق بل يخترق الشبكية من الجهة البطنية وفي الموقع نفسه. أما في الذيليات فإن العصب في مراحل الفقس يحيد في اختراقه للشبكية نحو مركزها إذ يستقر في المرحلة الأولى من الفقس تحت مركز الشبكية بقليل باتجاه الحافة البطنية ، ويخترق الشبكية من مركزها في المرحلة اليرقية المتأخرةالمرحلة (47) من الدراسة الحالية.

وتبدوظاهرة تغيير مسار العصب البصري وانحرافه التدريجي في اثناء اختراقه للشبكية نحو مركزها بوضوح في الاسماك وخاصة سمكتي *Cambusia affinis* و *Xiphophorus maculates* (15).

ومن الملاحظات الجديرة بالذكر لعين المراحل اليرقية، في الدراسة الحالية بوصفهاحالات مكملة للمراحل السابقة :

1-وجود البقعة العمياء المتمثلة بمنطقة خروج العصب البصري في الشبكية والتي ينعدم فيها وجود الخلايا المستقبلية للضوء.

2-تكون الشبكية تكون مزدوجة إذفي الامكان تمييز عدد من العصيات والمخاريط على الرغم من ان صورة الطبقة المستقبلة للضوء تكون غير تامة الوضوح نتيجة تلف في القطع الخارجية وربما حتى الداخلية للعصيات والمخاريط خلافاً لبقية البرمائيات. وقد يستند الحيوان في مراحله اليرقية والبالغة الىالخط الجانبي والبراعم الذوقية وحاسة الشم في تحديد مواقع الاشياء. 3-الشبكية لا وعائية.

وتأتي هذه الميزات متوافقة مع ما لاحظه الباحثون في البرمائيات اللاذيلية (22) وفي البرمائيات الذيلية (9) وفي الأسماك (15).

التركيب النسجي لشبكية عين البالغ

Histological structure of the eye retina of the adult

سجل Dickson و Hollenberg (16) ثلاثة انواع من الخلايا المستقبلة للضوء في شبكية السلمندر *Triturus viridescens dorsalis* وهي العصيات والمخاريط المفردة

والثنائية ، وسجل Linke وآخرون (28) في دراسة مقارنة لعين سبعة انواع من السلمندرات اللارئوية الانواع المذكورة من المستقبلات الضوئية في شبكية عيون هذه السلمندرات.

أشار Cuny و Malacinski (22) كذلك في دراسة أخرى على تركيب العين في السلمندر *Ambystoma mexicanum* الىامتلاكها العصيات والمخاريط المفردة والثنائية ، وتمثل المخاريط بنوعيها موقعاً داخليا مقارنة بمواقع العصيات وتكون انويتها ابعد من مواقع انوية العصيات نحو الداخل ، خلافا لما سجل في البرمائيات اللاذيلية (14) وفي الاسماك (29,15).

تتفق الدراسة الحالية للتركيب النسجي لعين البالغات مع ما توصل اليه الباحثون السابقون في دراساتهم على عين البرمائيات الذيلية من حيث امتلاكها للعصيات والمخاريط ولكن بفارق امتلاك سلمندر الدراسه الحالية عصيات ثنائية في حين امتازت الاخرى عنها بامتلاكها مخاريط ثنائية ، وسجل في كلتا الحالتين وقوع انوية المخاريط في موقع اعمق باتجاه الجهة الداخلية للشبكية ، مقارنة بأنوية العصيات

References المصادر

1- Heying, H. The University of Michigan Meuseum of Zoology. Animal Diversity.(2004).
2- Nestrov P.V. Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. St. pterograd, 21:1-30.(1916).
3- Schmidt K.P. Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser. 24(7):49-92.(1939).
4- Kalaf, K.T. Bull Iraq Nat His, 1(6) :1-2.(1961).
5- Nasrullah, R.P FROGLOG. No.(56). 2pp.(2003).
6- Lopashov, G.V. and Stroeva, O.G. Morphogen., 1 :331-377.(1961).
7- MacDonald, E.L. J. Morph., 129 :445-472.(1969).
8-Abd,A.A.M.Sc.Thesis,college of Science,Unversity of Mosul(1986)(In Arabic).
9- El-Mekkawy, D.A., Michael, M.I. and Rizke T.A Ress. Bol. Soc. Port. Scien. Nat. :55-64.(1985).
10- Raymond, P.A. Development and organization of photoreceptor in Djamgoz MBA Archer S.N. Vallerga, S. editors. Neurobiology and Clinical Aspects of the Outer Retina. London: Chapman and Hill, pp:1-23(1995).
11- Kunz, Y.W. and Wise, C Rev. Suiss. Zool., 81. pp.:697-701.(1974).
12-Yacob, A. Ph. D. Thesis, Nat. Univ. Ireland. (1978).
13- Kunz, Y.W., Ennis, S. and Wise, C. Cell Tissue Res., 230 :469(1983).
14-Mostufa,K.N.M.Sc.Thesis,college of Science,Unversity of Mosul (1997)(InArabic).

15-Al-Mudaris,S.S.M.Sc.Thesis,college of Education, Unversity of Mosul (2003)(In Arabic).
16- Dickson, D.H. and Hollenberg, M.J. J. Morphol. 135(4) :389-397.(1971).
17- Hollyfield, J.G., Besharsc, C. and Raybory, M.E. Experimental Eye Research, 23 :623-635.(1976).
18- Braekevelt, C.R. Anat. Histol. Embryol. 15:205-241.(1986).
19- Hassan, I.S. MSc. Thesis, Mosul University, Iraq. (1978).
20- Young, R.W.. Am. Opthal. Soc., LXXXI, p.:163-228.(1983).
21- Balinsky, B.I. An introduction to embryology 5th ed., Holt Sannders Japan, Tokyo, pp.:768. (1981).
22-Cuny, R. and Malacinski, G. Exp. Morphol., 96 :151-7(1986).
23- Grant, P., Rubin, E. and Cima, C. J. Comp. Neurol., 189, pp.:593-613.(1980).
24-Grun, G.G.A comparative. Adv. Anat. Embryol. Cell. Biol., 78 :1-84(1982).
25- Young, R.W. Anat. Res., 21 :199-205.(1985).
26- Van Driel, D., Provis, J.M. and Billson, F. (J. Comp. Neurosci., 5:741-750(1990).
27- Chung, S.H., Victoria, R.S. and Gaze, R.M. Embryol. Exp. Morph., 33: 915-940 (1975).
28- Linke, R., Roth, G. and Rottluff, B. J. Morphol., 189 :131-143.(1986).
29-Al-Fackchi,T.H.M.Sc.Thesis,college of Education, Unversity of Mosul(2003)(In Arabic).