ایمنی موکوسی و اهمیت آن در ماهیان زینتی

حسن خدادادیان زو[۱*]، سید حسین حسینی‌فر[۱]

[۱] گروه تکثیر و پرورش آبزیان، دانشکده شیلات و محیط زیست، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان

* hassanck89@gmail.com

تاریخ دریافت: بهمن ۱۳۹۳ تاریخ پذیرش: شهریور ۱۳۹۴

چکیده

تکثیر و پرورش ماهیان زینتی یکی از بخش‌های مهم صنعت آبزی پروری تجاری است که در طی دهه اخیر رشد و توسعه چشمگیری داشته است. در کنار این رشد و توسعه، یکی از مهم‌ترین چالش‌های پیش روی این صنعت ظهور و بروز بیماری‌ها می‌باشد. به دلیل ایجاد مخاطرات زیست‌محیطی و ظهور باکتری‌های مقاوم نمی‌توان جهت حل این معضل به آنتی‌بیوتیک تکیه کرد. بنابراین استفاده از محرک‌های ایمنی در جیره غذایی جهت بهبود وضعیت ایمنی در ماهیان مورد توجه قرارگرفته است. ایمنی موکوسی یکی از بخش‌های مهم سیستم ایمنی در ماهی‌ها می‌باشد. با توجه به اینکه بخش زیادی از بیماری‌های ماهیان زینتی بیماری‌های پوستی هستند، شناخت اجزاء دخیل در ایمنی موکوس پوست به‌عنوان مهم‌ترین و اولین خط دفاعی و نیز روش‌ها بهبود و تقویت آن در ماهیان زینتی حائز اهمیت می‌باشد. در این مقاله اجزا دخیل در ایمنی موکوس پوست و نیز عوامل موثر بر آن در ماهی‌های زینتی بررسی شده است، پرداخته شده است.

کلمات کلیدی: ایمنی موکوسی، ماهیان تزئینی، موکوس پوست، پروبیوتیک.

[Downloaded from ornamentalaquatics.ir on 2026-11-08]

[DOR: 20.1001.1.24234575.1394.2.4.2.0]

مقدمه

صنعت آبزی‌پروری در دهه‌های اخیر رشد و توسعه فراوانی داشته به‌طوری که نرخ رشد سالانه آن بیشتر از سایر صنایع بوده است (FAO, 2014). تکثیر و پرورش ماهیان زینتی از اهمیت اقتصادی بالای برخوردار است و به همین دلیل توسعه چشمگیری داشته است. در این راستا تعداد گونه‌های آبزی که به‌منظور آبزی‌پروری تجاری و یا زینتی مورد پرورش قرارگرفته‌اند به سرعت رو به افزایش است (Firouzbakhsh *at el*., 2011). موفقیت در آبزی‌پروری مدرن بر اساس کنترل تولیدمثل، شناخت درست از بیولوژی مزارع پرورش ماهی، نوآوری در تکنیک و بهبود کیفیت جیره‌های غذایی می‌باشد. از این‌رو انجام تحقیقات کاربردی در زمینه جنبه‌های مختلف تکثیر و پرورش ماهیان آکواریومی از جمله کارایی رشد، افزایش مقاومت و پاسخ ایمنی ضروری به نظر می‌رسد (Hoseinifar *et al*., 2015). ایمنی در ماهیان استخوانی شامل ایمنی ذاتی و اکتسابی است. سیستم ایمنی اولیه در ماهیان وابسته به ایمنی غدد لنفاوی می‌باشد که این غدد لنفاوی روی سطح پوست، آبشش‌ها و دستگاه گوارش قرار دارند. غدد لنفاوی در ماهیان استخوانی بر اساس جایگاه، به غدد لنفاوی وابسته به روده، غدد لنفاوی وابسته به پوست و غدد لنفاوی وابسته به آبشش تقسیم‌بندی می‌شوند (Salinas *et al*., 2011). موکوس ترشح شده از غدد لنفاویی اولین خط دفاعی بدن در عوامل بیماری‌زا می‌باشد موکوس نقش مهمی در برابر عوامل بیماری‌زا ایفا می‌کند به دلیل این که عامل پاتوژن در مرحله اول روی سطح قرار می‌گیرد (McNeilly *et al*., 2008). با توجه به اینکه بسیاری از بیماری‌های ماهیان زینتی بیماری‌های پوستی می‌باشند که در سطح ظاهر می‌شوند، به نظر می‌رسد که با شناخت هر چه بیشتر مکانیسم دفاعی موکوس در برابر عوامل بیماری‌زا، می‌توان از ریسک بروز بیماری و تلفات احتمالی جلوگیری کرد (Sansonetti, 2011).

در ارگانسیم‌های چند سلولی لایه اپیتلیال در سطح بدن به‌عنوان مرز فیزیکی بین محیط داخلی و خارجی عمل می کند. پوست ساختاری است که سطح بدن را پوشانده و علاوه بر محافظت بدن در برابر ورود عوامل بیماری‌زا، از ورود آب، نمک‌ها یا مواد معدنی به داخل بدن جلوگیری می‌کند. روی سطح پوست ماهیان از موکوس پوشیده شده است که این موکوس در ایمنی نقش دارد (Salinas *et al*., 2011). وجود این لایه موکوسی در سطح بدن ماهیان به این دلیل است که انبوهی از عوامل بیماری‌زا و عوامل فرصت طلب در داخل آب وجود دارد (Magnadottir, 2010). پوست در ماهیان استخوانی شامل دولایه درم و اپیدرم می‌باشد که سلول‌های ترشح کنند موکوس در لایه درم واقع‌شده‌اند که به این سلول‌ها گابلت سل گفته می‌شود (Akinbowale *et al*., 2006). هیپو درم شامل فیبرهای کلاژن سست و رگ‌های خونی فراوان، مانند لایه میانی و ماهیچه‌های مخطط در زیرپوست می‌باشد.

اطراف سلول‌های اپیتلیال در اپیدرم ماهیان شامل انواع مختلفی از غدد تک سلولی می‌باشد (Mittal *et al*., 1994). بیشتر مطالعات در مورد سلول‌های گابلت پاسخگوی تولید لایه‌های موکوس می‌باشد (Harris and Hunt., 1975). باتوجه به اینکه وظیفه اصلی سلول‌های موکوسی ترشح موکوس روی پوست می‌باشد، تراکم سلول‌های موکوسی در پوست می‌تواند به‌عنوان یک شاخص ایمنی مطرح باشد (Olafsdottir and Buchmann 2004). ترکیبات ترشح‌شده از سلول‌های گابلت بیشتر شامل ترکیبات پروتئینی و به نسبت کمتری کربوهیدراتی می‌باشد. اگرچه هنوز وظیفه این ترکیبات به خوبی مشخص نشده است؛ اما برای برخی از آن‌ها نقش حفاظتی بیان گردیده است (Al-Hassan *et al*., 1985). تعداد سلول‌های موکوسی در ماهیان تحت تأثیر استرس‌های زیاد می‌باشد و مشخص شده است که تعداد سلول‌های موکوسی در پوست ماهیان می‌تواند به‌عنوان شاخص استرس مدنظر قرار گیرد (Vatsos *et al*., 2010). روستا و حسینی فر (۲۰۱۴) آزمایشی را با استفاده از افزایش جمعیت ماهی تایگر بارب (*Pentius tetrazona*) در هر آکواریوم طراحی کردند و بعد از چهار هفته از هر آکواریوم نمونه‌برداری کردند و فعالیت ضد میکروبی موکوس را در ماهی‌های نگهداری شده در تراکم‌های مختلف مورد ارزیابی قراردادند. این بررسی نشان داد که در تیمار اول که شامل ۴۰ ماهی و تیمارهای بعدی به ترتیب ۶۰ و ۸۰ عدد ماهی بودند فعالیت ضد میکروبی کمتری نسبت به دیگر تیمارها داشته است. در این آزمایش فسفاتاز قلیایی و همچنین سطوح پروتئین موکوس در تیمار سوم نسبت به دیگر تیمارها افزایش پیداکرده بود.

لایه موکوس پوست

موکوس نقش مهمی را در مکانیسم دفاعی در ماهیان بازی می‌کند. موکوس پوست با داشتن مکانیسم‌های قوی می‌تواند قبل از آن‌که عوامل بیماری‌زا بتوانند با سطح پوست تماس پیدا کنند آن‌ها را به دام انداخته و جمع‌آوری کند (Cone, 2009). اتفاقی که در لایه موکوس رخ می‌دهد به این شکل است که ذرات ریز، باکتری‌ها یا ویروس‌ها به دام می‌افتند و به وسیله موکوس به آب‌های اطراف بازگردانده می‌شود (Mayer, 2003). بنابراین، موکوس در بیشتر ماهیان ترشح و جایگزین می‌شود که از مستقر شدن میکروارگانیسم‌های که بالقوه بیماری‌زااند جلوگیری کند (Nagashima *et al*., 2003). ضخامت موکوس توسط تعادل بین

[Downloaded from ornamentalaquatics.ir on 2026-11-08]

[DOR: 20.1001.1.24234575.1394.2.4.2.0]

نسبت موکوس ترشحی و نسبت موکوس از بین رفته و رها شده مشخص می‌شود. برخی از مواد مثل سموم می‌توانند به شدت ترشح موکوس را تحریک کنند و ضخامت موکوس محافظتی را افزایش دهند ماهیت ضد باکتریایی موکوس پوست علیه عوامل بیماری‌زای عفونی (باکتریایی و ویروسی) در ماهیان مختلف اثبات شده است (Nagashima *et al*., 2003). بالغ بر ۸۵٪ وزن خشک ژل ترشح شده را پروتیئن، ۱۳/۴٪ چربی و فقط میزان کمی را کربوهیدرات‌ها و اسیدهای نوکلیئک تشکیل می‌دهد.

همان‌طور که قبلا به آن اشاره، پوست حیوانات آبزی راهی برای ورود عوامل بیماری‌زا به داخل است. بنابراین، موکوس پوست ماهیان دارای مولکول‌های زیست فعال (شامل مولکول‌های دفاعی) می‌باشد. مواد بسیاری با فعالیت بیو استاتیک و بیوسیدال (برای مثال همولایزین، پروتئین‌های واکنشی C، پروتئازها، لکتین‌ها، لیزوزیم‌ها، همولایزین، اگلوتنین، آنزیم‌های پروتولایزین، پپتیدهای ضد میکروبی، آنتی‌بادی‌ها، ایمونوگلوبولین‌ها) در اپیدرم ماهی و/ یا موکوس پوست شناسایی شده‌اند (Fast *et al*., 2002). در ذیل برخی از مهم‌ترین اجزای دخیل در ایمنی موکوس پوست به‌طور اختصار بیان شده است.

آنزیم‌ها

در حال حاضر شاید بیشترین آنزیم مطالعه شده در موکوس ماهیان آنزیم لیزوزیم باشد. لیزوزیم (ان- استیل مورامید گلوکوهیدرولاز یا مورامیداز) یک آنزیم باکتریایی است که در بیشتر ارگانیسم ها از جمله ماهی‌ها شناسایی شده است. لیزوزیم در موکوس، بافت لینفوئید و سرم بیشتر گونه‌های ماهی وجود دارد، اگرچه در همه گونه‌های ماهی مشاهده نمی‌شود (Magnadóttir *et al*., 2005). فعالیت باکتری کشی لیزوزیم در موکوس پوست ماهی و سایر بافت‌ها به‌عنوان یک مکانسیم دفاعی مهم در برابر باکتری‌های بیماریز تلقی می‌شود. تفاوت چشمگیری در سطوح آنزیم لیزوزیم در موکوس پوست ماهی‌های مختلف مشاهده گردیده است که وابسته به گونه ماهی مورد مطالعه و همچنین شرایط محیطی می‌باشد (Ogawa *et al*., 1999).

فسفاتازهای اسیدی و قلیایی که جزو آنزیم‌های مهم لیزوزومی و مرتبط با سیستم ایمنی ذاتی در ماهیان هستند نیز در موکوس پوست ماهی ها شناسایی شده است. همان‌طور که در خصوص آنزیم لیزوزیم بیان شد، بسته به نوع گونه تفاوت قابل توجهی در میزان فعالیت این آنزیم‌ها مشاهده می‌شود. افزایش فعالیت‌های فسفاتاز در سلول‌های اپیدرم در حین ترمیم پوست و معالجه زخم‌های پوست در گربه ماهی (*Heteropenustes fossilis*) و نیز در ماهی اتلانتیک سامون در زمان عفونت‌های انگلی یا استرس مشاهده شده است. هچنین بیان شده است که این آنزیم در مراحل اولیه ترمیم زخم در ماهی کپور نقش حافظتی بازی می‌کند (Iger and Abraham 1990) و به‌عنوان یک شاخص بالقوه استرس است در موکوس پوست اتلانتیک سالمون مطرح است (Ross *et al*., 2000).

پروتئاز

براساس مکانیسم کاتالیکی پروتئازها به انواع مختلفی از جمله سرین، سیستین، اسپارتیک و متالوپروتئازها دسته‌بندی می‌شوند. سرین پروتئاز بالغ بر ۲۵٪ از سیستم عامل کمپلمان را شامل می‌شود (Nonaka and Miyazawa 2002) و همان‌طور که گزارش داده شده است یکی از مهم‌ترین پروتئازهای موجود در موکوس پوست گونه‌های مختلف ماهی می‌باشد. همچنین پروتئازهایی مانند ترپسین، کاتپسین بی ال (سیستین پروتئاز)، کاتپسین دی (اسپارتیک پروتئاز) و متالوپروتئازها در موکوس پوست ماهیان شناسایی شده است. پروتئاز موکوس پوست در مقاومت‌های طبیعی در برابر عوامل بیماری‌زا نقش دارند. ترشح پروتئازها در پوست پوست مستقیماً بر عامل بیماری‌زا عمل می‌کند (باکتری‌ها را توسط شکستن پروتئین‌های آن‌ها از بین می‌برد) یا ممکن است به‌طور غیرمستقیم از تهاجم پاتوژن‌ها به‌واسطه تغییر غلظت موکوس و افزایش جدا شدن موکوس از پوست عمل کرده که در نتیجه آن پاتوژن‌ها از سطح بدن جدا می‌شوند (Aranishi *et al*., 1998). پروتئازها همچنین در فعال‌سازی و یا افزایش تولید دیگر اجزاء سیستم ایمنی ذاتی موکوس پوست ماهی‌ها مانند کمپلمان[1]، ایمنوگلوبولین‌ها یا پپتیدهای ضد باکتریایی نقش دارند.

پپتیدهای ضد باکتریایی

شواهد فزاینده‌ای مبنی بر اهمیت پپتیدهای ضد باکتریایی به‌عنوان یک جز حیاتی در دفاع میزبان در برابر عوامل بیماری‌زا وجود دارد. پپتیدهای ضد باکتریایی، آنتی‌بیوتیک‌هایی هتند که در رنج وسیعی از ارگانیسم‌های از میکروب‌ها تا گونه‌های گیاهی و جانوری جدا شده‌اند. تا به امروز بیشتر از هزار پپتید ضد باکتریایی شناسایی شده است. اگرچه پپتیدهای ضد باکتریایی از نظر خصوصیات بیوشیمیایی مانند توالی آمینواسیدها، طول و ساختار با هم متفاوت

[1] complement

[Downloaded from ornamentalaquatics.ir on 2026-11-08]

[DOR: 20.1001.1.24234575.1394.2.4.2.0]

بوده اما با این وجود در خصوصیات بسیاری با هم مشترک هستند. آن‌ها طیف وسیعی از فعالیت‌ها را علیه شمار زیادی از عوامل بیماری‌زا شامل باکتری‌های گرم-مثبت و گرم-منفی، مخمر، قارچ، ویروس‌ها نشان می‌دهند. هم‌چنین آن‌ها از سنتز پروتیئن، DNA، RNA جلوگیری می‌کنند (Patrzykat *et al.*, 2002). این پپتیدهای ضد باکتریایی در بافت‌ها در معرض میکروارگانیسم‌ها مانند سطوح موکوس و پوست و سلول‌های سیستم ایمنی مانند ماست سل‌ها حضور دارد. اگرچه ماست[1] سلول‌های ماهیان استخوانی در اطراف رگ‌های خونی و سطح ارتباطی جانور با محیط مانند پوست، آبشش‌ها و مجرای گوارشی فراوان است، عملکرد آنان در سیستم ایمنی به وضوح مشخص نشده است.

لکتین‌ها

هماگلوتینین‌ها یا لکتین‌ها و مولکول‌های لکتین شکل نیز در موکوس پوست ماهی‌ها مشاهده شده‌اند که می‌توانند در سیستم ایمنی ذاتی و یا اکتسابی نقش داشته باشند. لکتین‌ها بخشی از سیستم ایمنی ذاتی هستند که نسبت به کربوهیدارت‌ها و نیز آگلوتیناسیون سلول‌ها و یا رسوب گلیکوکونژوگیت وابستگی دارند. به دلیل همین ویژگی آن‌ها در موکوس پوست فعالیت آنتی‌میکروبی دارند. کنش لکتین‌ها با ساختارهای سطح عوامل بیماری‌زا منتج به اپسونیزاسیون، افزایش فعالیت فاگوسیتوزی و یا فعال‌سازی سیستم عامل کمپلمان می‌شود.

ایمونوگلوبین‌ها

ایمونوگلوبولین‌های ترشحی عمدتاً توسط پلاسمابلاست‌ها و پلاسما سل تولید می‌شود و نقش کلیدی را در تامین هموستازی موکوس ایفا می‌کند. بررسی نمونه‌های موکوس به‌دست آمده از نمونه‌های مختلف جانوری موید حضور ایمینوگلوبین‌ها بوده است (Harris and Hunt, 1973). در اکثریت گروه مهره‌داران آروارده‌دار، شامل ماهیان، سیستم ایمنی اکتسابی مبتنی بر مولکول‌های کلیدی مانند ایمونوگلوبین‌ها، رسپتورهای سلول‌های T (TCR) و MCH می‌باشد. پیشنهاد شده است که در مشابه با پستانداران، ایمونوگلوبولین‌ها مختلف و یا برعکس آن‌ها تنها یک ایمونوگلوبین در ماهی‌های مرتبط با ایمنی موکوسی داست (Saha *et al.*, 2004). تا سالیان اخیر تصور می‌شد که در سلول‌های B ماهیان استخوانی تنها دو کلاس از ایمینوگلوبولین‌های IgM و IgD بیان می‌شود (Hordvik *et al.*, 1999) که در بین این دو گمان می‌رفت که IgM وظیفه پاسخ‌دهی به عوامل بیماری‌زا را در ایمنی سیستمی و موکوسی برعهده دارد. اگرچه یک کلاس سوم از ایمینوگلوبولین (IgT، IgZ) در ماهیان استخوانی کشف شده و مشخص گردید در پاسخ‌های ایمنی موکوسی روده ایمینوگلوبولین غالب است (Salinas *et al.*, 2011). سلول‌های B ماهیان استخوانی سه نوع مختلف از ایزوتایپ‌های ایمینوگلوبولین IgM، gD و IgT را تولید می‌کنند. در حالی که IgM نقش اصلی را در ایمنی سیستمیک بازی می‌کند، IgT در کلاس ایمینوگلوبولین ماهیان استخوانی، اختصاصا در پاسخ ایمنی موکوسی ظاهر می‌شود (Sunyer, 2012).

ایمونولوژی موکوس پوست ماهی

اگرچه تاکنون مطالعات محدودی درخصوص رابطه بین اجزاء ایمنی موکوسی پوست و فصل‌های گوناگون انجام شده است، مشخص شده است که یکی از فاکتورهای مهم که بر پاسخ ایمنی تاثیر گذار، فصل است. ترکیبات ایمنی در کفشک ماهی در طول ماه‌های مختلف سال مورد مطالعه قرار گرفته است. نتایج نشان داد رابطه معنی‌داری بین آنتی‌بادی‌ها، هماگلوتینات و فعالیت پروتئاز موکوس با تغییرات فصلی دمای آب وجود دارد (Jung *et al.*, 2012). از دیگر تحقیقات مهم که در این مورد صورت گرفته است تاثیر رژیم غذایی بر روی ایمنی موکوسی می‌باشد. نتایج مطالعات محدود انجام شده حاکی از افزایش ایمنی موکوسی پس از استفاده از محرک‌های ایمنی در جیره غذایی بوده است (Adamek *et al.*, 2012). یکی از انواع محرک‌های ایمنی که در سالیان اخیر بسیار مورد توجه بوده است پروبیوتیک‌ها هستند که استفاده از آن‌ها به‌عنوان استراتژی کنترل بیماری‌های باکتریایی در مزارع پرورش ماهی پیشنهاد گردیده است (Verschuere *et al.*, 2000). طبق تعریف پروبیوتیک برای آبزی‌پروری شامل باکتری‌های زنده، مرده یا ترکیبات تولیدی آن‌ها می‌باشد که زمانی که توسط غذا تهیه گردد یا به آب افزوده شود دارای فواید برای میزبان از جمله بهبود مقاومت در برابر بیماری‌ها، وضعیت بهداشت و سلامت، عملکرد رشد، بهره‌برداری غذایی، پاسخ‌های استرسی و قدرت عمومی نمایان می‌باشد. در خصوص اثرات پروبیوتیک بر ایمنی موکوسی ماهیان زینتی یک مطالعه انجام شده است. اثرات افزودن پروبیوتیک لاکتو باسیلوس اسیدوفیلوس به جیره غذایی بر شاخص‌های ایمنی موکوسی ماهی دم شمشیری سیاه (*Xiphophorus helleri*) توسط حسینی‌فر و همکاران (۲۰۱۵) بررسی شد. نتایج این مطالعه نشان داد تغذیه با جیره‌های حاوی لاکتوباسیلوس به‌طور معنی‌داری سبب افزایش فعالیت ضدباکتریایی موکوس پوست آن‌ها نسبت به گروه شاهد شد.

[1] mast cells

[Downloaded from ornamentalaquatics.ir on 2026-11-08]

[DOR: 20.1001.1.24234575.1394.2.4.2.0]

همچنین در ماهی‌های تغذیه شده با پروبیوتیک افـزایش چشـمگیر سطوح پروتئین موکوس و فعالیت فسفاتاز قلیایی مشاهده گردید.

جمع‌بندی و چشم‌انداز آینده

با وجود اینکه مطالعات بسیاری در مورد شـناخت ایمنـی موکوسـی ماهیان و روش‌های تقویت آن صورت پذیرفته اسـت، امـا اطلاعـات کمـی در مـورد ایمنـی موکوسـی در ماهیـان زینتـی در دسـترس می‌باشد. با توجه به خلا تحقیقاتی موجود و اهمیت صنعت تکثیـر و پرورش ماهیان به نظر می‌رسـد مـی‌بایسـت مطالعـات بیشـتری در زمینه شناخت بهتر اجزاء سیستم ایمنـی موکـوس مـاهی‌هـا و نیـز بررسی امکان تقویت آن با استفاده از اجزاء جیره صورت پذیرد.

منابع

Adamek, M., Gonzalez, S. F., Frost, P., Rombout, J. H. W. M., Wiegertjes, G. F., Savelkoul, H. F. J., and Steinhagen, D. 2012. Molecular cloning and expression of two B-defensin and two mucin genes in common carp (*Cyprinus carpio* L.) and their up-regulation after B-glucan feeding. Fish and Shellfish Immunology, 32, 494-501.

Akinbowale, O. L., Peng, H., and Barton, M. D. 2006. Antimicrobial resistance in bacteria isolated from aquaculture sources in Australia. Journal of Applied Microbiology, 100, 1103-1113.

Al-Hassan, J. M., Thomson, M., Criddle, K. R., Summers, B. and Criddle, R. S. 1985. Catfish epidermal secretions in response to threat or injury. Marine Biology, 88, 117-123.

Aranishi, F., Mano, N. and Hirose, H. 1998. Fluorescence localization of epidermal cathepsins L and B in the Japanese eel. Fish Physiology and Biochemistry, 19, 205-209.

Cone, R. A. 2009. Barrier properties of mucus. Advanced drug delivery reviews, 61, 75-85.

FAO, 2014. Aquaculture Department (2014) The state of world fisheries and aquaculture 2014. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 243 p.

Fast, M. D., Sims, D. E., Burka, J. F., Mustafa, A. and Ross, N. W. 2002. Skin morphology and humoral non-specific defence parameters of mucus and plasma in rainbow trout, coho and Atlantic salmon. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 132, 645-657.

Firouzbakhsh, F., Noori, F., Khalesi, M.K. and Jani-Khalili, K. 2011. Effects of a probiotic, protexin, on the growth performance and hematological parameters in the Oscar (*Astronotus ocellatus*) fingerlings. Fish physiology and biochemistry, **37,** 833-842.

Harris, J. E. and Hunt, S. 1973. The fine structure of iridophores in the skin of the Atlantic salmon (*Salmo salar L.*). Tissue and Cell, 5, 479-488.

Harris, J. E. and Hunt, S. 1975. The fine structure of the epidermis of two species of salmonid fish, the atlantic salmon (*Salmo solar L.*) and the brown trout (*Salmo trutta L.*). Cell and tissue research, 157, 553-565.

Hordvik, I., Thevarajan, J., Samdal, I., Bastani, N. and Krossoy, B. 1999. Molecular cloning and phylogenetic analysis of the Atlantic salmon immunoglobulin D gene. Scandinavian journal of immunology, 50, 202-210.

Hoseinifar, S. H., Roosta, Z., Hajimoradloo, A. and Vakili, F. 2015. The effects of Lactobacillus acidophilus as feed supplement on skin mucosal immune parameters, intestinal microbiota, stress resistance and growth performance of black swordtail (*Xiphophorus helleri*). Fish & shellfish immunology, 42, 533-538.

Iger, Y., Abraham, M., 1990. The process of skin healing in experimentally wounded carp. Journal of Fish Biology, 36, 421-437.

Jung, T. S., del Castillo, C. S., Javaregowda, P. K., Dalvi, R. S., Nho, S. W., Park, S. B., ... and Aoki, T. 2012. Seasonal variation and comparative analysis of non-specific humoral immune substances in the skin mucus of olive flounder (*Paralichthys olivaceus*). Developmental & Comparative Immunology, 38, 295-301.

Magnadottir, B. 2010. Immunological control of fish diseases. Marine biotechnology, 12, 361-379.

Magnadóttir, B., Lange, S., Gudmundsdottir, S., Bøgwald, J. and Dalmo, R. A. 2005. Ontogeny of humoral immune parameters in fish. Fish & Shellfish Immunology, 19, 429-439.

Mayer L., 2003. Mucosal immunity, Pediatrics, 111, 1595–1600.

McNeilly, T. N., Naylor, S. W., Mahajan, A., Mitchell, M. C., McAteer, S., Deane, D., ... and Huntley, J. F. 2008. Escherichia coli O157: H7 colonization in cattle following systemic and mucosal immunization with purified H7 flagellin. Infection and immunity, 76, 2594-2602.

Mittal, A. K., Ueda, T., Fujimori, O. and Yamada, K. 1994. Histochemical analysis of glycoproteins in the unicellular glands in the epidermis of an Indian freshwater *fish Mastacembelus pancalus* (Hamilton). The Histochemical Journal, 26, 666-677.

Mittal, S. and Mittal, A. K. 2008. Glycoproteins in the epithelium of lips and associated structures of a hill stream fish Garra lamta *(Cyprinidae, Cypriniformes*): a histochemical

[Downloaded from ornamentalaquatics.ir on 2026-11-08]
[DOR: 20.1001.1.24234575.1394.2.4.2.0]

survival rate of tiger barb (*Pentius tetrazona*). Aquaculture Research.

Ross, N. W., Firth, K. J., Wang, A. N. P. I. N. G., Burka, J. F. and Johnson, S. C. 2000. Changes in hydrolytic enzyme activities of naive Atlantic salmon (*Salmo salar*)skin mucus due to infection with the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis* and cortisol implantation. Diseases of Aquatic Organisms, 41, 43.

Saha, N. R., Suetake, H. and Suzuki, Y. 2004. Characterization and expression of the immunoglobulin light chain in the fugu: evidence of a solitaire type Immunogenetics, 56, 47-55.

Salinas, I., Zhang, Y. A. and Sunyer, J. O. 2011. Mucosal immunoglobulins and B cells of teleost fish. Developmental & Comparative Immunology, 35, 1346-1365.

Sansonetti, P. J. 2011. To be or not to be a pathogen: that is the mucosally relevant question. Mucosal immunology, 4, 8-14.

Sunyer, J. O. 2012. Evolutionary and functional relationships of B cells from fish and mammals: insights into their novel roles in phagocytosis and presentation of particulate antigen. Infectious disorders drug targets, 12, 200.

Vatsos, I. N., Kotzamanis, Y., Henry, M., Angelidis, P. and Alexis, M. N. 2010. Monitoring stress in fish by applying image analysis to their skin mucous cells. European journal of histochemistry: EJH, 54.

Verschuere, L., Rombaut, G., Sorgeloos, P. and Verstraete, W. 2000. Probiotic bacteria as biological control agents in aquaculture. Microbiology and molecular biology reviews, 64, 655-671.

Zou, J., Mercier, C., Koussounadis, A. and Secombes, C. 2007. Discovery of multiple beta-defensin like homologues in teleost fish. Molecular immunology, 44, 638-647.

investigation. Anatomia, histologia, embryologia, 37, 101-113.

Nagashima, Y., Kikuchi, N., Shimakura, K. and Shiomi, K. 2003. Purification and characterization of an antibacterial protein in the skin secretion of rockfish *Sebastes schlegeli*. Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology, 136, 63-71.

Nam, B. H., Moon, J. Y., Kim, Y. O., Kong, H. J., Kim, W. J., Lee, S. J. and Kim, K. K. 2010. Multiple β-defensin isoforms identified in early developmental stages of the teleost *Paralichthys olivaceus*. Fish & shellfish immunology, 28, 267-274.

Nonaka, M., Miyazawa, S., 2002. Evolution of the initiating enzymes of the complement system. Genome Biol, 3, 1001.

Ogawa, T., Ishii, C., Kagawa, D., Muramoto, K. and Kamiya, H. 1999. Accelerated evolution in the protein-coding region of galectin cDNAs, congerin I and congerin II, from skin mucus of conger eel (*Conger myriaster*). Bioscience, biotechnology, and biochemistry, 63, 1203-1208.

Olafsdottir, S. H. and Buchmann, K. 2004. Dexamethasone treatment affects skin mucous cell density in Gyrodactylus derjavini infected *Salmo salar*. Journal of helminthology, 78(01), 87-90.

Patrzykat, A., Friedrich, C. L., Zhang, L., Mendoza, V. and Hancock, R. E. 2002. Sublethal concentrations of pleurocidin-derived antimicrobial peptides inhibit macromolecular synthesis in Escherichia coli. Antimicrobial agents and chemotherapy, 46, 605-614.

Roosta, Z., and Hoseinifar, S. H. 2014. The effects of crowding stress on some epidermal mucus immune parameters, growth performance and

[Downloaded from ornamentalaquatics.ir on 2026-11-08]

[DOR: 20.1001.1.24234575.1394.2.4.2.0]