

ΕΙΣΑΓΩΓΗ



ΒΑΣΙΚΕΣ ΕΝΝΟΙΕΣ

Οι περισσότεροι ζωικοί οργανισμοί αρχίζουν τη ζωή τους από το **ζυγωτό** (zygote) το οποίο σχηματίζεται από την ένωση ενός ωαρίου με ένα σπερματοζωάριο. Ο κλάδος της **Αναπτυξιακής Βιολογίας** (Developmental Biology) που μελετά την εξέλιξη ενός οργανισμού από το ζυγωτό μέχρι τον σχηματισμό ενός ατόμου που δύναται να κινείται ελεύθερα και να διατρέφεται ενεργητικά από το περιβάλλον χωρίς να εξαρτάται από εφεδρικά τροφικά συστατικά (π.χ. κρόκος αβγού στα πτηνά), ή από τη μητέρα (π.χ. ομφάλιος λώρος στα θηλαστικά) καλείται **Εμβρυολογία** (Embryology). Ο οργανισμός κατά αυτό το χρονικό διάστημα καλείται **έμβρυο** (embryo). Ειδικότερα, έμβρυο χαρακτηρίζεται ο οργανισμός από τη στιγμή της γονιμοποίησης του αβγού μέχρι το πέρας της ιστογένεσης. Για τα θηλαστικά, στα οποία η εξέλιξη του οργανισμού γίνεται μέσα στη μητέρα, διακρίνουμε τρία στάδια ανάπτυξης:

- α) Προέμβρυο:** από το ζυγωτό έως την περίοδο που ο αναπτυσσόμενος οργανισμός (βλαστοκύστη) εμφυτεύεται στο μιομήτριο.
- β) Έμβρυο:** από την εμφύτευση στο μιομήτριο μέχρι την απόκτηση μορφολογίας του ενήλικου (περίπου) ατόμου.

γ) Εγκύημα (fetus): από την περίοδο εμφάνισης της μορφής του ενήλικου μέχρι τη γέννηση.

Η έννοια του ζυγωτού πρέπει να τροποποιηθεί ώστε να περιλαμβάνει και την ανάπτυξη οργανισμών, των οποίων η εξέλιξη αρχίζει από ένα μη γονιμοποιημένο ωάριο. Έτσι, τον όρο "ζυγωτό" τον αντικαθιστούμε από τον όρο **ενεργοποιημένο ωάριο** (activated egg). Η δημιουργία οργανισμού από μη γονιμοποιημένο ωάριο καλείται **παρθενογένεση** (parthenogenesis). Στις περισσότερες όμως περιπτώσεις η εμβρυϊκή ανάπτυξη ενός οργανισμού ξεκινά από το ζυγωτό.

Καθορισμός γεννητικών κυττάρων

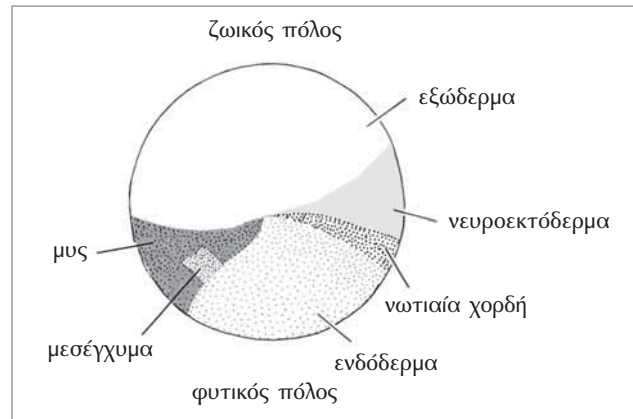
Η εμβρυϊκή ανάπτυξη των περισσότερων οργανισμών αρχίζει με την ένωση ωαρίου και σπερματοζωαρίου. Η πλήρης όμως κατανόηση των αναπτυξιακών φαινομένων που ακολουθούν αυτή την ένωση προϋποθέτει και λειτουργική γνώση ορισμένων χαρακτηριστικών διαδικασιών που προηγούνται της γονιμοποίησης και της εμβρυϊκής ανάπτυξης, όπως είναι η σπερματογένεση και η ωογένεση.

Κατά τα πρώτα στάδια της εμβρυϊκής ανάπτυξης των περισσότερων ζώων ορισμένα κύτταρα εφοδιάζονται με ειδικές πληροφορίες. Έτσι προσδιορίζεται η μελλοντική εξέλιξή τους και καθίστανται **αρχέγο-**

να ή πρωταρχικά γεννητικά κύτταρα (primordial germ cells). Αυτά μεταναστεύουν στις κατάλληλες θέσεις στον αναπτυσσόμενο οργανισμό (π.χ. όρχις στο αρσενικό, ωοθήκες στο θηλυκό άτομο), όπου (κατά την περίοδο της γεννητικής ωρίμανσης κάθε οργανισμού) ύστερα από σειρά μιτωτικών διαιρέσεων υφίστανται την τελική μειωτική διαίρεση και μετατρέπονται σε ώριμους γαμέτες. Δεν είναι ακόμη πλήρως γνωστή η φύση των παραγόντων που είναι υπεύθυνοι για τον **καθορισμό** (determination) της τύχης των αρχέγονων γεννητικών κυττάρων. Πιστεύεται ότι σε κάποια φάση της αυλάκωσης, κάποιο ή κάποια βλαστομερίδια εγκλείουν μέσα τους την απαραίτητη ποσότητα του ειδικού καθοριστικού μορίου (**κυτταροπλασματικός καθοριστής**, cytoplasmic determinant), το οποίο ενεργοποιεί μηχανισμούς διαφοροποίησης προς την κατεύθυνση του γεννητικού πλάσματος. Πράγματι, στο οπίσθιο τμήμα του αβγού της Δροσόφιλας έχει ανιχνευθεί υλικό πλούσιο σε RNA, το **πολικό πλάσμα** (polar plasm), το οποίο αν εγκλεισθεί σε οποιαδήποτε κύτταρα του εμβρύου τα προγραμματίζει ώστε να γίνουν αρχέγονα γεννητικά κύτταρα (**Εικόνα 1**).

Τέτοιες ουσίες έχουν ανιχνευθεί στα ωάρια και άλλων οργανισμών (π.χ. αμφίβια). Σε αρκετές περιπτώσεις (π.χ. χιτωνόζωο *Styela*) οι ουσίες αυτές είναι έγχρωμες (λόγω παρουσίας χρωμοφόρων ομάδων) και η κατανομή τους στο ωάριο είναι ορατή. Έτσι διαπιστώνεται αμέσως ότι δεν είναι ομοιομερώς κατανεμημένες σε όλη τη μάζα του ωαρίου, γεγονός που δείχνει ότι τα ωάρια διαθέτουν εξ αρχής δομική ασυμμετρία (**Εικόνα 2**).

Η κατανομή των κυτταροπλασματικών καθοριστών γίνεται σε διάφορα στάδια για τους διάφορους οργανισμούς. Στα αμφίβια και στη Δροσόφιλα γίνεται κατά την ωογένεση. Στα ασκίδια γίνεται μετά τη γονιμοποίηση. Στα κτενοφόρα γίνεται κατά την αυλάκωση. Στα ωοκύτταρα της Δροσόφιλας και του *Xenopus* έχουν ανιχνευθεί περίπου 20 κυτταροπλασματικοί καθοριστές. Οι καθοριστές αυτοί είναι συνήθως μητρικής προέλευσης μόρια mRNA.

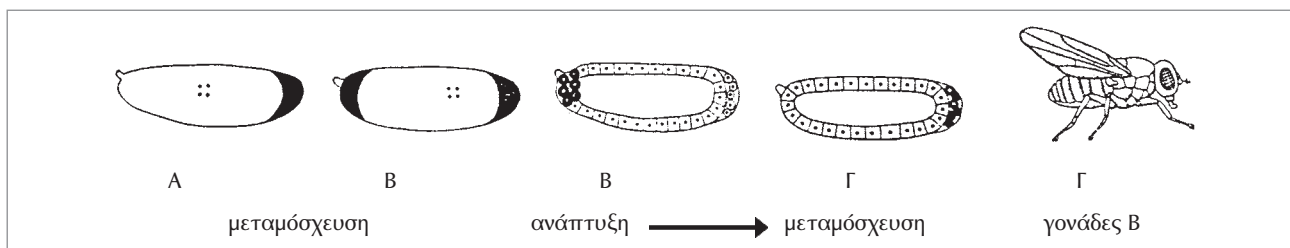


ΕΙΚΟΝΑ 2

Αμέσως μετά τη γονιμοποίηση στο χιτωνόζωο (υποφύλο των Χορδωτών) *Styela tunicata* έγχρωμοι μορφογενετικοί καθοριστές κατανέμονται σε ορισμένες περιοχές του εμβρύου και επάγουν τις δομές που αναγράφονται.

Τα ωάρια είναι τα γεννητικά κύτταρα του θηλυκού ατόμου

Τα ωάρια (των θηλαστικών) πρωτοπαράτηρησε το 1827 ο Ρώσος εμβρυολόγος (και "πατέρας" της εμβρυολογίας) Karl Ernst von Baer (1792-1876) καθώς αυτά ωρίμαζαν μέσα στις ωοθήκες, όμως, την κυτταρική φύση τους διαπίστωσε το 1839 ο Theodor Schwann (κατ άλλους, το 1861 ο Karl Gegenbauer). Συνήθως τα ωάρια όλων των οργανισμών είναι πολύ μεγαλύτερα από τα σωματικά κύτταρα του ενήλικου ατόμου (**Εικόνα 3**) διότι κατά τη φάση της ωρίμανσής τους αποθηκεύουν τεράστιες ποσότητες υλικών, όπως mRNA (το αβγό του αχινού περιέχει περίπου 11.000 διαφορετικά μόρια mRNA), tRNA, ριβοσώματα (πολλά αβγά περιέχουν περίπου 10^{12} ριβοσώματα), πάρα πολλά μιτοχόνδρια (ενώ στα συνήθη σωματικά κύτταρα το μιτοχονδριακό DNA είναι περίπου 100 φορές λιγότερο από το πυρηνικό, στα ωάρια το μιτοχονδριακό DNA μπορεί να είναι ίσο ή και περισσότερο από το πυρηνικό) και άφθονα τροφικά συστατικά.

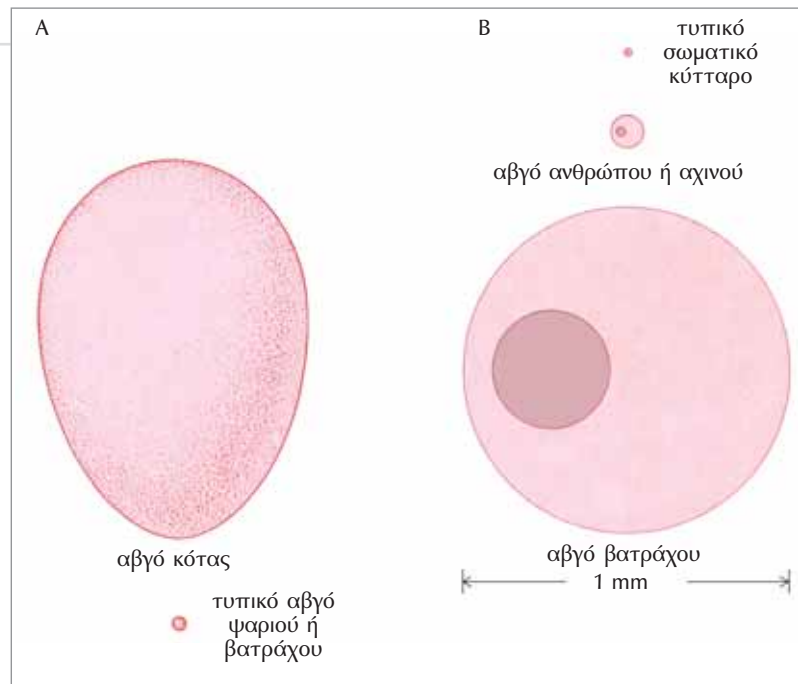


ΕΙΚΟΝΑ 1

Από το οπίσθιο μέρος αβγού Δροσόφιλας (Α), μεταφέρουμε πολικό πλάσμα (μαύρο) στο πρόσθιο μέρος εμβρύου Δροσόφιλας (Β). Τα "πρόσθια" κύτταρα αυτής της Δροσόφιλας εγκλείουν μέσα τους πολικό πλάσμα. Αυτά τα κύτταρα μεταμοσχεύουμε στο οπίσθιο τμήμα Δροσόφιλας (Γ) και παρατηρούμε ότι γίνονται αρχέγονα γεννητικά κύτταρα.

ΕΙΚΟΝΑ 3

A: Ωάριο όρνιθας και βατράχου σε (περίπου) φυσικό μέγεθος. B: Ωάρια ανθρώπου και βατράχου σε σύγκριση με ένα τυπικό σωματικό κύτταρο (μεγέθυνση περίπου 60 φορές). [Ο πρώτος που διαπίστωσε ότι τα μεγάλα αβγά των πουλιών αποτελούνται από ένα μόνο κύτταρο, ήταν ο Γερμανός ζωολόγος Karl Gegenbauer (1826-1903)].



Η σημασία του εμπλουτισμού με μεταβολικά προϊόντα είναι προφανής διότι, ύστερα από τη γονιμοποίηση του ωαρίου από το σπερματοζωάριο αρχίζει ένας συνεχής κύκλος μιτωτικών διαιρέσεων (αυλακώσεων) από τις οποίες απουσιάζουν οι φάσεις G1 και G2, οπότε δεν συντίθεται RNA και πρωτεΐνες. **[Σημείωση:** Ορισμένες πρωτεΐνες συντίθενται από μετάφραση μητρικής προέλευσης mRNA]. Πράγματι, η **αυλάκωση** (cleavage) συνεχίζεται ακόμη και παρουσία ειδικών αναστολέων της σύνθεσης του RNA, όπως είναι η ακτινομυκίνη D (συνδέεται στο DNA και παρεμποδίζει τη μεταγραφή γονιδίων διακόπτοντας τη μετακίνηση της RNA-πολυμεράσης). Τα τροφικά συστατικά είναι απαραίτητα για την επιβίωση του αναπτυσσόμενου εμβρύου, διότι εξ ορισμού κατά την περίοδο της εμβρυϊκής ανάπτυξης ο οργανισμός δεν δύναται να τραφεί ενεργητικά από το περιβάλλον. Έτσι, ζώα με μεγάλο εμβρυϊκό διάστημα (κότα, βάτραχος) έχουν ωάρια με μεγάλη ποσότητα θρεπτικών συστατικών. Αντίθετα, σε ζώα των οποίων τα ωάρια είναι πτωχά σε θρεπτικά συστατικά (αχινός), η ολοκλήρωση του εμβρύου είναι ταχεία.

Τα ωοκύτταρα του αχινού και του ανθρώπου έχουν διάμετρο 60-150μm, των αμφιβίων και των ψαριών 1.000-2.000μm, ενώ σε πτηνά και ερπετά το μέγεθος φθάνει τα 30.000μm. Συνήθως, τόσο μεγάλα κύτταρα διαθέτουν ευμεγέθη πυρήνα. Στο ωάριο των αμφιβίων (το οποίο έχει όγκο 1.000 φορές μεγαλύτερο από το ωάριο του ανθρώπου) ο πυρήνας είναι περίπου 400μm. Τέτοιες διαστάσεις, τεράστιες σε σχέση με το μέγεθος των συνήθων σωματικών κυττάρων (πε-

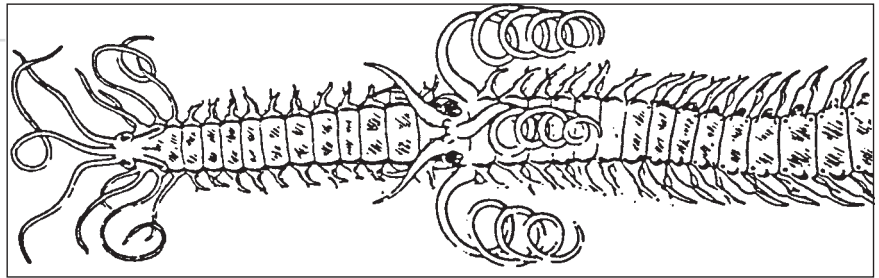
ρίπου 15μm) επιτρέπουν μικροχειρουργικές επεμβάσεις για τη μελέτη του ρόλου του πυρήνα και του κυταροπλάσματος χωριστά στην επίδρασή τους στην αναπτυξιακή πορεία. Το σημαντικότερο τροφικό συστατικό είναι η **λέκιθος** (yolk). Αποτελείται από μίγμα πρωτεϊνών και λιπιδίων το οποίο ευρίσκεται υπό μορφή λεκιθικών κόκκων. Σε αβγά που αναπτύσσονται έξω από το σώμα και ανεξάρτητα από αυτό η λέκιθος συνιστά το 95% του όγκου του αβγού (π.χ. πτηνά). Στα θηλαστικά, στα οποία η εμβρυογένεση γίνεται με διατροφή του εμβρύου από τη μητέρα, το ποσοστό της λεκίθου μόλις φτάνει το 5% του συνολικού όγκου του αβγού. Η λέκιθος σχηματίζεται στο σκύτι του θηλυκού ατόμου υπό μορφή **λεκιθογενίνης**. Στα έντομα η λεκιθογενίνη συντίθεται στο λιπαρό σώμα και στην ωοθήκη.

Τα ωάρια, ανάλογα με το ποσό της περιεχόμενης λεκίθου και την κατανομή της διακρίνονται σε:

- α) ισολεκιθικά** (isolecithal: αχινός, χιτωνόζωα, νηματώδεις σκώληκες, μη κεφαλόποδα μαλάκια, πλατυέλμινθες, λωριδοσκώληκες, δακτυλιοσκώληκες, πλακουντοφόρα θηλαστικά: μικρό ποσό λεκίθου με σχεδόν ομοιογενή κατανομή),
- β) ετερολεκιθικά** (heterolecithal: αμφίβια: μεγάλο ποσό λεκίθου με ανομοιογενή κατανομή),
- γ) τελολεκιθικά** (telolecithal: πτηνά, ιχθείς, κεφαλόποδα, ερπετά, μονοτρήματα: πολύ μεγάλο ποσό λεκίθου), και
- δ) κεντρολεκιθικά** (centrolecithal: έντομα: μεγάλο ποσό λεκίθου συγκεντρωμένο στο κέντρο του αβγού).

ΕΙΚΟΝΑ 22

Κατάτμηση σε Δακτυλιοσκόληκα. Ορισμένες φορές, στο σημείο που πρόκειται να γίνει η κατατομή, σχηματίζεται προηγουμένως με μορφάλλαξη ένας πλήρης οργανισμός (παρατομία). Άλλες φορές προηγείται η τομή και μετά γίνεται η διαφοροποίηση και η μορφογένεση (αρχιτομία).



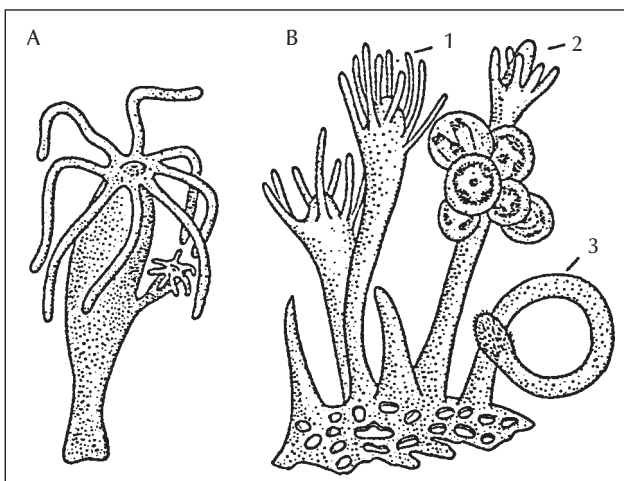
ραγωγής κατά τον οποίο ένα νέο άτομο προέρχεται από ένα **βλάστημα** (φύτρο, bud) που αναπτύσσεται συνήθως στο πλευρό ενός ατόμου (π.χ. Σπόγγοι, Βρυόζωα, Χιτωνόζωα). Το φύτρο αυτό είτε αποχωρίζεται, αυξάνει και δίνει ανεξάρτητο οργανισμό, είτε παραμένει στο μητρικό σώμα, όπου μαζί με πολλά άλλα βλαστήματα που δημιουργούνται με τον ίδιο τρόπο, σχηματίζει μια **αποικία** (Εικόνα 23).

δ) Αναγέννηση (regeneration): Ο όρος «αναγέννηση» αποδίδεται σε πολλά βιολογικά φαινόμενα (π.χ. αναπαραγωγή αιμοσφαιρίων, ανάπλαση ήπατος, αντικατάσταση επιθηλίων, αύξηση τριχών, νυχιών, κεράτων, αναγέννηση άκρων, κ.α.) τα οποία θα μπορούσαν να θεωρηθούν ότι στερούνται ομοιοτήτων. Στην προκειμένη περίπτωση της μονογονικής αναπαραγωγής η αναγέννηση περιγράφει την ικανότητα ορισμένων ζώων να ξαναδημιουργούν ένα ολόκληρο άτομο από ένα τμήμα του οργανισμού. Για παράδειγμα, ορισμένοι αστερίες «σχιζονται» σε δύο άνισα τμήματα, στα οποία ξαναδημιουργείται το κομμάτι που λείπει από το καθένα,

με μια διαδικασία (έντονος κυτταρικός πολλαπλασιασμός, διαφοροποίηση και μορφογένεση) γνωστή ως **επιμορφική αναγέννηση** ή **επιμόρφωση** (epimorphosis, **Εικόνα 24α**). Στον σκόληκα *Planaria* και στο υδρόζωο *Hydra*, πειραματική κατάτμηση σε πολλά σημεία οδηγεί σε αναδημιουργία ενός ολόκληρου οργανισμού από κάθε τμήμα, με μια διαδικασία (αναμόρφωση του υπολοίπου τμήματος χωρίς αρκετό κυτταρικό πολλαπλασιασμό) γνωστή ως **μορφάλλαξη** (morphallaxis) (**Εικόνες 23 και 24β**).

Στη διαδικασία της αγενούς αναπαραγωγής, ο μηχανισμός της κατάτμησης δείχνει να ταυτίζεται με τον μηχανισμό της αναγέννησης. Η αναγέννηση όμως συμπεριλαμβάνει και πολλά άλλα φαινόμενα, τα οποία θα περιγραφούν σε ειδικό εδάφιο.

Πολλοί συγγραφείς θεωρούν τη **σπορίωση** (gemulation) ως έναν ακόμη μηχανισμό αγενούς αναπαραγωγής. Κατά τη σπορίωση, ορισμένα κύτταρα σπόγγων των γλυκέων υδάτων εγκλείονται μέσα σε μια ανθεκτική κάψα για να περάσουν δυσμενείς περιόδους. Σε ευνοϊκές περιόδους βγαίνουν από την κάψα, πολλαπλασιάζονται και δίδουν νέο σπόγγο. Όμως, κανονικά ο τύπος αυτός αναπαραγωγής πρέπει να συμπεριλαμβάνεται στην εκβλάστηση, αφού ουσιαστικά πρόκειται για ένα εσωτερικό βλάστημα, που έχει τεθεί σε «χειμερινή διαθεσιμότητα.»

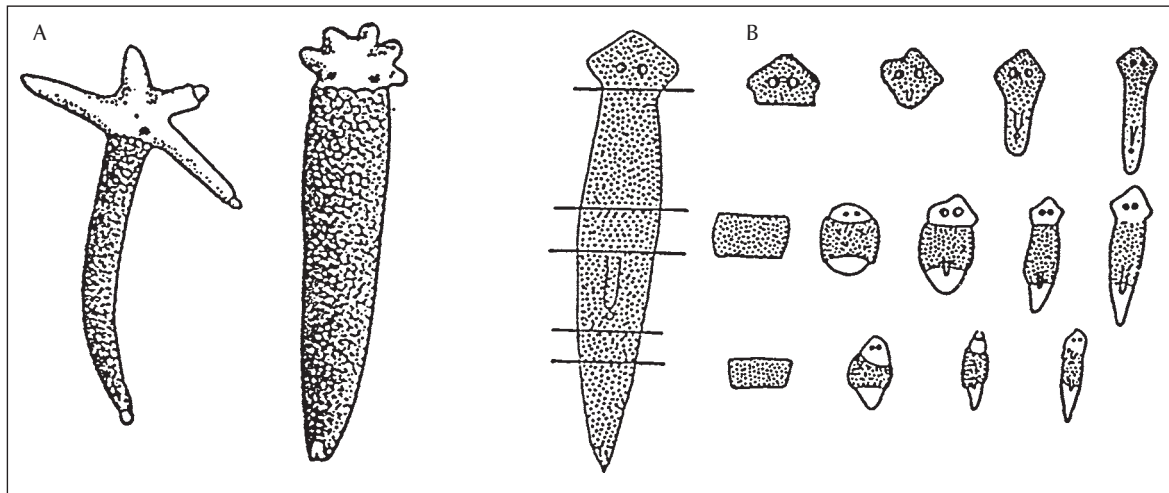


ΕΙΚΟΝΑ 23

(Α) Απλή εκβλάστηση στην Ύδρα. (Β) Εκβλάστηση σε ένα Υδρόζωο, όπου φαίνεται η διαφοροποίηση ορισμένων βλαστημάτων σε τροφικούς (1), γεννητικούς (2) και αμυντικούς πολύποδες (3).

Εγγενής αναπαραγωγή

Ενώ στη μονογονία εισήχθη ο όρος του δυναμικά αθάνατου οργανισμού, στην αμφιγονία ο μοναδικός (μόνοικος ή ερμαφρόδιτος) γονέας, ή και τα δύο (δίοικα ή γονοχωριστικά) άτομα είναι γενετικά προορισμένα να πεθάνουν, με εξαίρεση ελάχιστα από τα ειδικά διαφοροποιημένα γενετικά κύτταρα που διαθέτουν, τους **γαμέτες**. Διακρίνουμε δύο τύπους γαμετών: Τους γαμέτες του αρσενικού γεννητικού συστήματος (**σπερματοζωάρια**, spermatozoa) και τους γαμέτες του θηλυκού γεννητικού συστήματος (**ωάρια**, oocytes). Τα σπερματοζωάρια είναι πολύ μικρά, (1.5μm



ΕΙΚΟΝΑ 24

(Α) Επιμορφική αναγέννηση στον αστερία, δηλαδή, με έντονο κυτταρικό πολλαπλασιασμό αναδημιουργείται το τμήμα που λείπει. (Β) Μορφάλλαξη στην *Planaria*, δηλαδή, χωρίς κυτταρικό πολλαπλασιασμό, κάθε κομμάτι αναμορφώνεται και δημιουργεί έναν τέλειο, αλλά μικρότερο οργανισμό.

στους τερμίτες, 55μm στον άνθρωπο, 40-250μm σε άλλα θηλαστικά) ευκίνητα, απλοειδικά κύτταρα, ενώ τα ωάρια είναι πολύ μεγάλα, (75μm στον αρουραίο, 100μm στον άνθρωπο, 1.000-2.000μm στα Αμφίβια και στα ψάρια, 2.000.000-3.000.000μm στην όρνιθα, 8.000.000μm στη στρουθοκάμηλο, **Εικόνες 11** και **3**, αντίστοιχα) δυσκίνητα, πλούσια σε θρεπτικά συστατικά απλοειδικά κύτταρα. Η ύπαρξη ανισομεγέθων γαμετών σε κάποιο είδος καλείται **ανισογαμία**. Σε ορισμένα Πρωτόζωα (*Monocystis*) το μέγεθος του ωαρίου είναι ίσο με το μέγεθος του σπερματοζωαρίου (**ισογαμία**). Η ένωση του σπερματοζωαρίου με το ωάριο δημιουργεί το διπλοειδές **ζυγωτό** (zygote), το οποίο αποτελεί το αρχικό κύτταρο από το οποίο θα δημιουργηθεί το έμβρυο, και στη συνέχεια, με συνεχείς μιτώσεις, διαφοροποίηση και μορφογένεση θα δημιουργηθεί ο οργανισμός,

Ορισμένα Πρωτόζωα επιτελούν, εκτός από αγενή, και εγγενή αναπαραγωγή, με ένωση διαφορετικών γαμετών (χωρίς όμως σχηματισμό εμβρύου και διαδικασία εμβρυϊκής ανάπτυξης). Η μείωση γίνεται είτε πριν από την ένωση των γαμετών (γαμετική μείωση σε Ηλιόζωα και Βλεφαριδοφόρα), είτε μετά (ζυγωτική μείωση σε Σπορόζωα). Η ένωση δύο γαμετών από διαφορετικά άτομα καλείται **συγγαμία**. Όταν ενώνονται δύο γαμετικοί πυρήνες του ίδιου ατόμου ομιλούμε περί **αυτογαμίας**, ενώ όταν ανταλλάσσονται πυρήνες μεταξύ διαφορετικών ατόμων έχουμε **σύζευξη**.

Γαμετογένεση

Ο σχηματισμός των γαμετών (**γαμετογένεση**, game-

togenesis) γίνεται μέσα στα ειδικά αναπαραγωγικά όργανα (**γονάδες**, gonads) του αρσενικού (**δρχεις**, testes) και του θηλυκού (**ωοθήκες**, ovaries) ατόμου. Ορισμένες ομάδες (π.χ. Κυκλόστομοι ιχθύες) έχουν μόνο μία λειτουργική γονάδα (αν και φέρουν και όρχεις και ωοθήκες), η οποία άλλοτε παράγει σπερματοζωάρια, άλλοτε δε μόνον ωάρια. Όταν παράγονται πρώτα τα σπερματοζωάρια ομιλούμε περί **προτερανδρίας** (protandry). Όταν παράγονται πρώτα τα ωάρια έχουμε **προτερογονία** (protogyny). Η γαμετογένεση διακρίνεται σε **σπερματογένεση** (spermatogenesis) κατά την οποία δημιουργούνται τα σπερματοζωάρια, και σε **ωογένεση** (oogenesis) κατά την οποία δημιουργούνται τα ωάρια. Άωρα, διπλοειδή, γενναρχικά, γεννητικά κύτταρα πολλαπλασιάζονται μιτωτικά και δίδουν **σπερματογόνια** (spermatogonia) και **ωογόνια** (oogonia), που είναι προγονικά κύτταρα των αρσενικών και των θηλυκών γαμετών, αντίστοιχα. Όταν τα κύτταρα αυτά λαμβάνουν από ορμόνες εντολή προς ωρίμανση αρχίζουν την ονομαζόμενη **διαίρεση αναγωγής** (reduction), ή **ωρίμανσης** (maturation), ή **μείωσης** (meiosis). Η σπερματογένεση ξεκινά από ένα σπερματογόνιο, το οποίο διαιρείται σε δύο σπερματοκύτταρα πρώτης τάξης (μείωση I). Κάθε ένα από αυτά διαιρείται σε δύο σπερματοκύτταρα δευτέρας τάξης (μείωση II). Στη συνέχεια αυτά διαφοροποιούνται προς **σπερματίδες** και τέλος προς **σπερματοζωάρια** (sperm), οπότε από ένα σπερματογόνιο παίρνουμε τέσσερα σπερματοζωάρια. Η ωογένεση ξεκινά από ένα ωογόνιο, το οποίο διαιρείται σε ένα ωοκύτταρο πρώτης τάξης (μείωση I), (το οποίο περιέχει το σύνολο σχεδόν του κυτταροπλάσματος) και σε ένα πολύ μικρό, χωρίς σχεδόν καθόλου κυττα-

ρόπλασμα **πολικό σωματίο** (polar body). Το ωοκύτταρο διαιρείται ξανά σε ένα ωοκύτταρο δευτέρας τάξης (μείωση II) και ένα πολικό σωματίο. Άρα, στην ωογένεση παίρνουμε από ένα ωογόνο, ένα **ωάριο** (ovum) (**Εικόνα 25**). Λόγω της σημασίας που διαδραματίζει το ωάριο στις αναπτυξιακές διαδικασίες (βλέπε κεφάλαιο εμβρυϊκής ανάπτυξης), περιβάλλεται από διάφορα στρώματα. Τα στρώματα αυτά μπορεί να αποτελούνται από εξωκυτταρικά υλικά, όπως η **βιτελλινική μεμβράνη** και το **ζελατινώδες περίβλημα** του αβγού του αχινού και του βατράχου, ή να αποτελούνται από κύτταρα, όπως η **ακτινωτή στεφάνη** στα Θηλαστικά.

Γονιμοποίηση

Η γαμετογένεση είναι μια πολύπλοκη και υψίστης σημασίας βιολογική διεργασία, η οποία έχει ως **απώτερο** στόχο τη διαιώνιση του είδους, ως δε **άμεσο** τη διατήρηση του αριθμού των χρωμοσωμάτων του είδους σταθερού. Ο άμεσος στόχος επιτυγχάνεται με τη μείωση. Ο απώτερος στόχος ξεκινά από τη **γονιμοποίηση** (fertilization). Η γονιμοποίηση του ωαρίου περατούται με την ένωση του θηλυκού με τον αρσενικό προπυρήνα, και με την ενεργοποίηση του ζυγω-

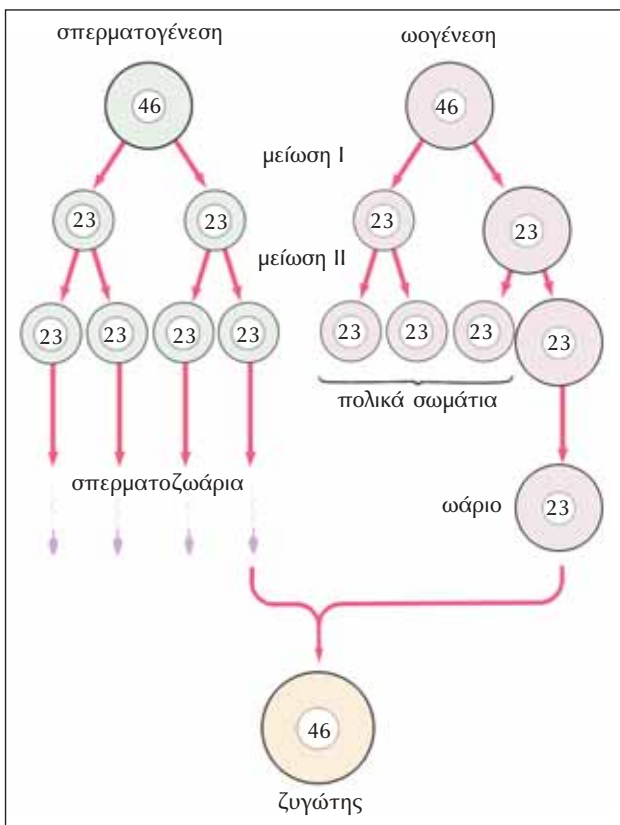
τού προς έναρξη μιτωτικών διαιρέσεων ειδικού τύπου (**αυλάκωση**). Συνήθως το σπερματοζωάριο εισέρχεται στο ωάριο από οποιοδήποτε σημείο της επιφάνειας του ωαρίου (π.χ. Θηλαστικά), ή από μια ευρύτερη περιοχή (π.χ. ζωϊκός πόλος αβγού Αμφιβίων, βλέπε επόμενο Κεφάλαιο, περί εμβρυϊκής ανάπτυξης).

Σε ορισμένα ζώα των οποίων το ωάριο περιβάλλεται από σκληρό **κέλυφος** (π.χ. Έντομα) το σπερματοζωάριο διέρχεται από ειδικό άνοιγμα του ωαρίου, τη **μικροπύλη**. Όταν το σπερματοζωάριο αγγίζει το ζελατινώδες περίβλημα του ωαρίου και εισέλθει σε αυτό, αυξάνεται η ενδοκυττάρια συγκέντρωση της cAMP. Αυτή ενεργοποιεί μια φωσφοροκινάση η οποία φωσφορυλιώνει την ιστόνη H1 του σπερματοζωαρίου. Η ιστόνη αυτή αποσυνδέεται από τη χρωματίνη του σπερματοζωαρίου, μια καινούργια ιστόνη H1 από το κυτταρόπλασμα του ωοκυττάρου συνδέεται με τη χρωματίνη του σπερματοζωαρίου, οπότε σχηματίζεται ο αρσενικός προπυρήνας. Οι δύο προπυρήνες αρχίζουν να κινούνται ο ένας προς τον άλλο (μάλλον με τη βοήθεια των μικροσωληνίσκων του αστέρα), ενώνονται και σχηματίζουν το **συγκάρυο** (syncaryon). Στα Θηλαστικά δεν δημιουργείται διπλοειδές **συγκάρυο**, αλλά με τη διαδικασία της **προσέγγισης** (approximation) οι προπυρήνες παραμένουν κοντά έως ότου αποδομηθούν οι πυρηνικές μεμβράνες κατά την πρώτη μιτωτική διαίρεση, και τα μητρικά και πατρικά χρωμοσώματα αναμειχθούν σε μια κοινή μεταφασική πλάκα. [**Σημείωση:** Η εμπειρία έχει δείξει ότι δεν είναι σε όλα τα ζωϊκά είδη απόλυτα απαραίτητη η ένωση αρσενικού και θηλυκού προπυρήνα, προκειμένου να αρχίσει η ανάπτυξη του εμβρύου. Σε αρκετές περιπτώσεις το σπερματοζωάριο διαδραματίζει το ρόλο του μηχανικού ενεργοποιητή (βλέπε «Παρθενόγνεση»)].

Από όσα αναφέρθηκαν παραπάνω δεν πρέπει να δημιουργηθεί η εντύπωση ότι το ωάριο είναι τελείως ώριμο πριν από την ένωσή του με το σπερματοζωάριο. Σε ορισμένα ζώα (Νηματώδεις, Μαλάκια) η μείωση αρχίζει μετά την είσοδο του σπερματοζωαρίου στο ωάριο. Στα Ασκίδια η μείωση σταματά στη μετάφαση I και συνεχίζεται μετά την είσοδο του σπερματοζωαρίου. Στα Σπονδυλόζωα η είσοδος του σπερματοζωαρίου βρίσκει το ωάριο στη μετάφαση II, ενώ στον αχινό η μείωση περατούται πριν από την είσοδο του σπερματοζωαρίου.

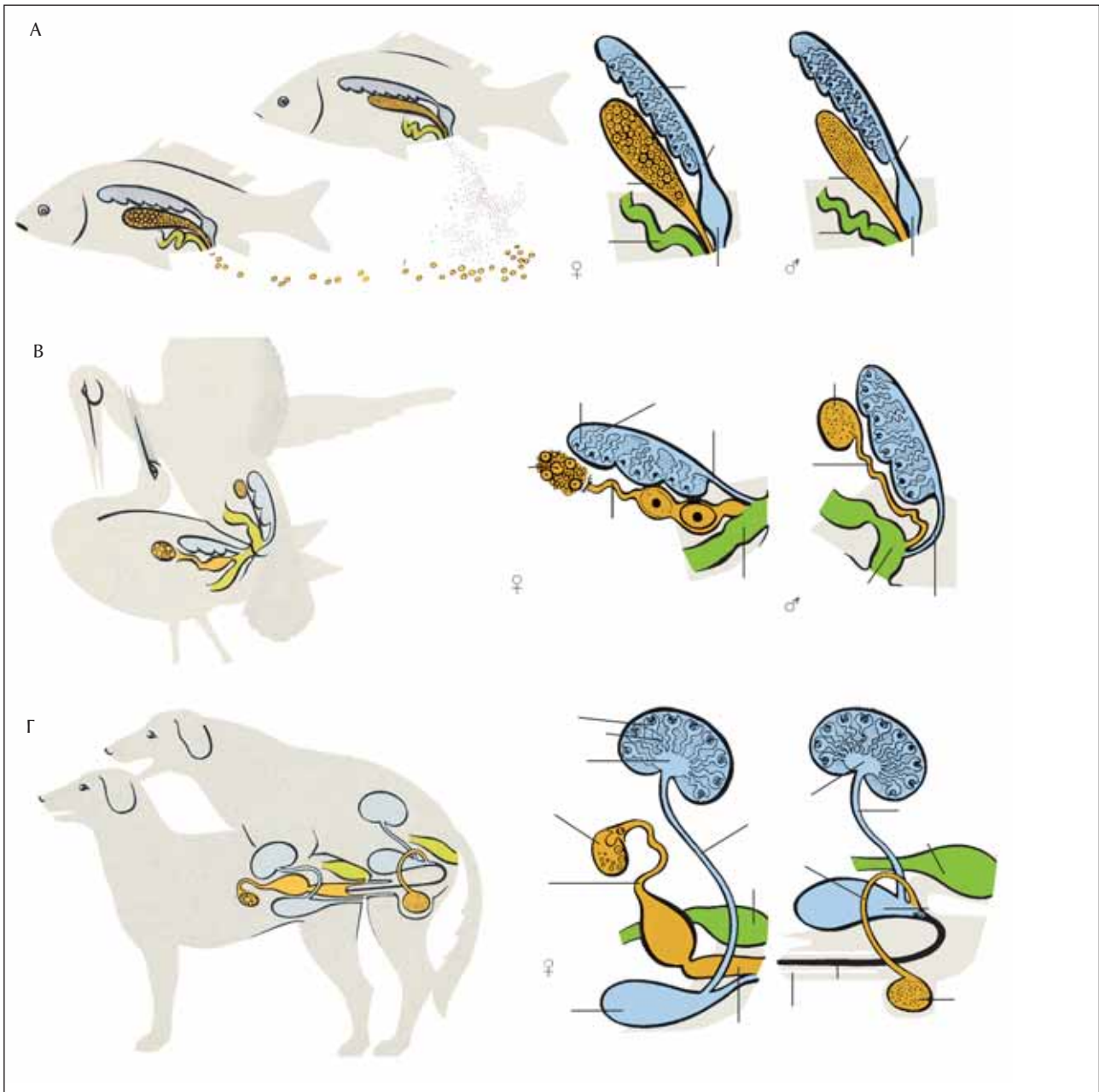
Γονική υποστήριξη του εμβρύου

Συνήθως από τη στιγμή που θα δημιουργηθεί ένα άτομο, έως ότου καταστεί γενετικά ώριμο, μεσολαβεί μια περίοδος αύξησης του μεγέθους του, και σχηματισμού και ωρίμανσης των γεννητικών οργάνων του. Σε πολλούς οργανισμούς (υδρόβια ασπόνδυλα, Έντομα,



ΕΙΚΟΝΑ 25

Σπερματογένεση, ωογένεση και γονιμοποίηση στον άνθρωπο.



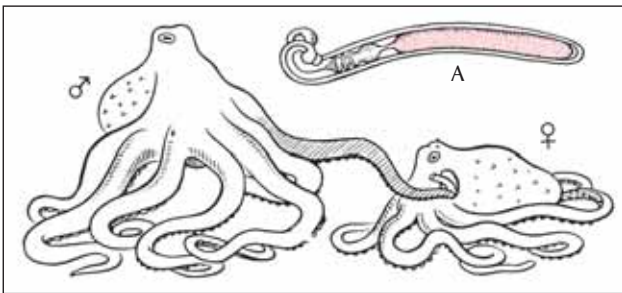
ΕΙΚΟΝΑ 26

(Α) Εξωτερική γονιμοποίηση σε ιχθείς. (Β) Εσωτερική γονιμοποίηση σε πτηνά (χωρίς συζευκτικό όργανο). (Γ) Εσωτερική γονιμοποίηση σε θηλαστικά (με συζευκτικό όργανο). Στο δεξιό τμήμα της εικόνας φαίνεται το αναπαραγωγικό σύστημα του θηλυκού (♀) και του αρσενικού (♂).

Η κύρια μέθοδος αντισύλληψης με το αντισυλληπτικό χάπι [συνήθως περιέχει τεχνητά οιστρογόνα και προγεστερόνη ώστε να παρεμποδίζει την έκκριση των LH και FSH] συνοδεύεται ορισμένες φορές από παρενέργειες (καρκίνος της μήτρας και του μαστού, καρδιακή προσβολή, συμφόρηση, κ.ά.). Μια εναλλακτική μέθοδος αντισύλληψης (ευρίσκεται ακόμη σε πειραματικό στάδιο) στηρίζεται στην παραγωγή αντισωμάτων εναντίον των μορίων του ζελατινώδους περιβλήματος των ωαρίων. Ουσίες που απομονώνονται

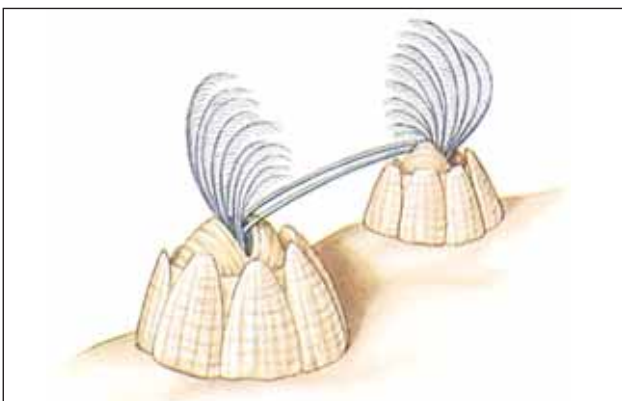
από τη διαφώτιστη ζώνη των θηλαστικών χρησιμοποιούνται ως αντιγόνα για την παρασκευή αντισωμάτων από τους οργανισμούς. Τα αντισώματα αυτά παρεμποδίζουν την ένωση ανθρώπινων ωαρίων με ανθρώπινα σπερματοζωάρια (προς το παρόν, μόνον *in vitro*).

Εάν οι ωαγωγοί μιας γυναίκας είναι κλειστοί, τότε πραγματοποιείται συνήθως τεχνητή (υποβοηθούμενη) γονιμοποίηση. Παρακολουθείται ο μηνιαίος κύκλος και λαμβάνεται με λαπαροσκόπηση ένα ωάριο. Το ωάριο



ΕΙΚΟΝΑ 27

Αρσενικό χταπόδι εισάγει έναν σπερματοφόρο σάκο [(A) σε μεγέθυνση] στο θηλυκό.

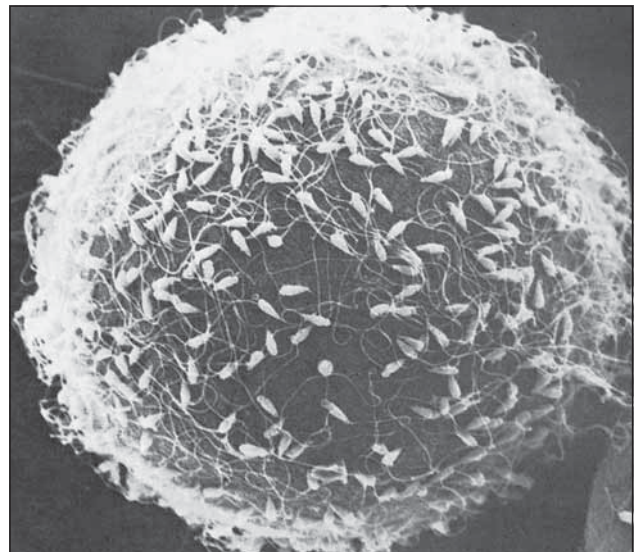


ΕΙΚΟΝΑ 28

Ορισμένα καρκινοειδή (*Barnacles*) είναι ερμαφρόδιτα ζώα και κάνουν αμοιβαία γονιμοποίηση.

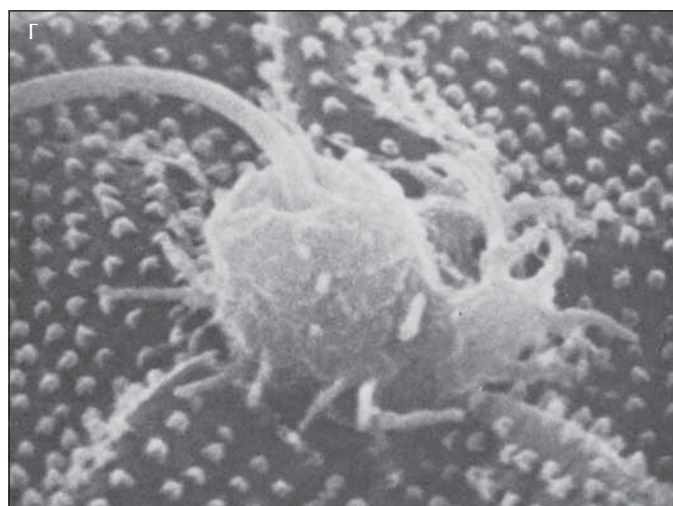
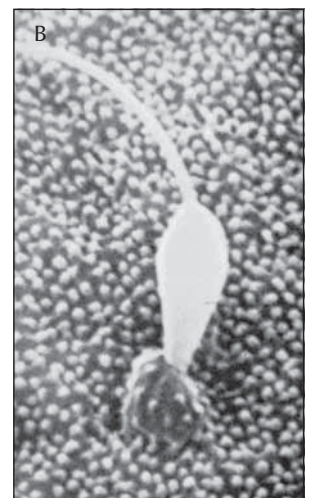
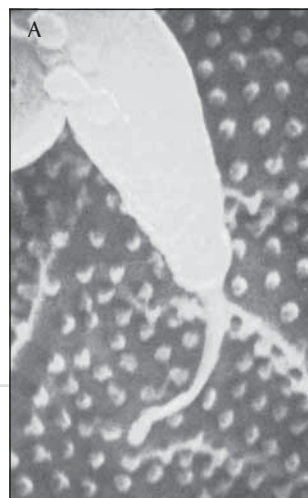
ΕΙΚΟΝΑ 30

Ηλεκτρονιογραφίες σε μικροσκόπιο σάρρωσης (A, B, Γ) και διέλευσης (Δ). A: ακροσωμική αντίδραση. B: σχηματισμός κώνου γονιμοποίησης. Γ: είσοδος σπέρματος στο ωάριο. Δ: η κεφαλή του σπερματοζωαρίου μέσα στον κώνο γονιμοποίησης.



ΕΙΚΟΝΑ 29

Ηλεκτρονιογραφία σε μικροσκόπιο σάρρωσης. Σπερματοζωάρια αχινού πολιορκούν ένα ωάριο.



δεν παρατηρείται φυλετικός διμορφισμός. Αν ανατάμει κανείς αχινούς μπορεί να ξεχωρίσει αυτούς που περιέχουν όρχεις από αυτούς που περιέχουν ωοθήκες (άλλωστε, οι γονάδες είναι το μόνο μέρος του αχινού το οποίο αποτελεί έδεσμα σε πολλούς λαούς). Μέσα στις ωοθήκες υπάρχουν πρωτογενή ωοκύτταρα με μεγάλο πυρήνα ο οποίος ονομάζεται **αναπαραγωγικό κυστίδιο**. Με ορμονικούς μηχανισμούς που περιγράφηκαν σε προηγούμενα κεφάλαια αρχίζει η ωρίμανση η οποία καταλήγει σε ωοκύτταρα που περιέχουν τον απλοειδή, θηλυκό προπυρήνα (**Εικόνα 49**).

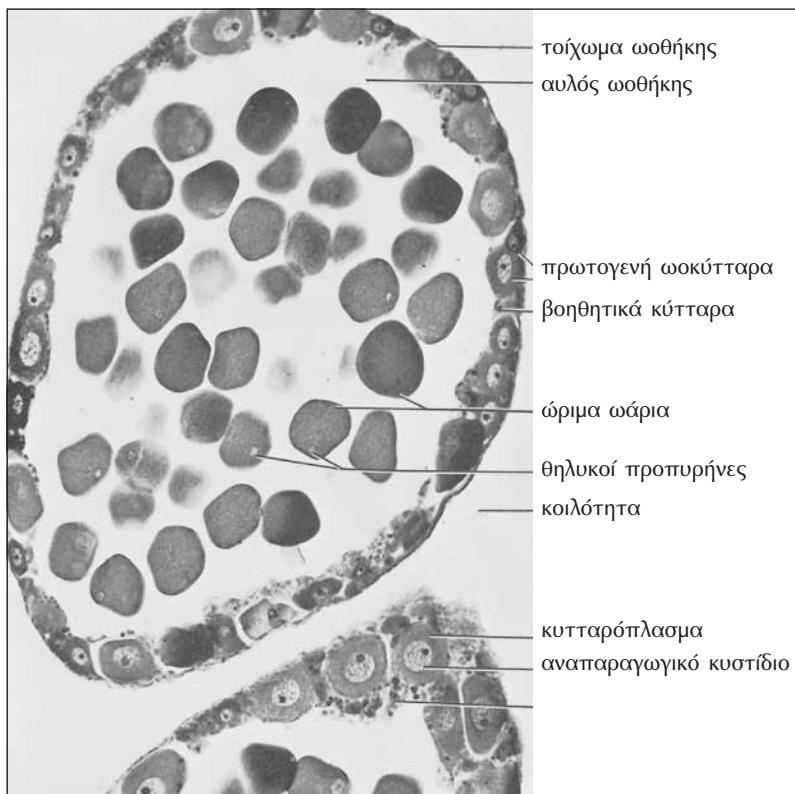
Κάθε ωοθήκη επικοινωνεί με το εξωτερικό περιβάλλον μέσω των αγωγών και των γεννητικών πόρων οι οποίοι ευρίσκονται γύρω από την έδρα. Από τους γεννητικούς πόρους εξέρχονται από κάθε θηλυκό άτομο πολλά εκατομμύρια ωάρια, ενώ συγχρόνως τα αρσενικά άτομα απελευθερώνουν δισεκατομμύρια σπερματοζωάρια. Το ωάριο του αχινού γονιμοποιείται από ένα μόνο σπερματοζωάριο, το οποίο δύναται να εισέλθει από οποιοδήποτε σημείο της επιφάνειας του ωαρίου, αλλά διευκολύνεται και επιτυγχάνει εκείνο το σπερματοζωάριο που θα τύχει να ακολουθήσει το κανάλι που έχει σχηματιστεί στη ζελατινώδη μεμβράνη κατά την έξοδο των πολικώνσωματιών. [**Σημείωση:** Το κανάλι αυτό κατά το παρελθόν θεωρήθηκε λανθασμένα ως μικροπύλη. Μικροπύλη διαθέτουν μόνον ορισμένα ωάρια (π.χ. εντόμων,

ψαριών, κ.α.) τα οποία περιβάλλονται από σκληρό κέλυφος].

Ο αχινός αποτελούσε και είναι ακόμα ένα επίλεκτο πειραματόζωο για εμβρυολογικές μελέτες διότι ο ερευνητής επιτυγχάνει πολύ εύκολα τεχνητή γονιμοποίηση στο εργαστήριο και έχει έναν τεράστιο αριθμό συγχρόνως αναπτυσσομένων εμβρύων. Η διαδικασία της τεχνητής γονιμοποίησης είναι η εξής (**Εικόνα 50**).

Φυσιολογία της γονιμοποίησης

Τη σημασία της γονιμοποίησης ως ένωσης του ωαρίου με το σπερματοζωάριο υπέθεσε το 1861 ο Ελβετός φυσιολόγος Koelliker, δηλώνοντας ότι κάθε πολυκύτταρος οργανισμός ξεκινά τη ζωή του από το γονιμοποιημένο ωάριο. Το 1879, ο Ελβετός ζωολόγος Hermann Fol παρατήρησε τη γονιμοποίηση του ωαρίου από το σπερματοζωάριο του αστερία. Τα σπερματοζωάρια του αχινού μέσα στους όρχεις του (pH 7.2) δεν είναι ικανά προς κίνηση. Όταν ευρεθούν σε θαλασσινό νερό (pH 8.0) τότε ιόντα νατρίου εισέρχονται στα σπερματοζωάρια και ανταλλάσσονται με H⁺, οπότε το ενδοκυττάριο pH ανέρχεται στο 7.6. Η άνοδος του pH ενεργοποιεί τη δυνεΐνη, οπότε η ουρά του σπερματοζωαρίου αποκτά κινητικότητα. Η όλη αυτή διαδικασία καλείται **ενεργοποίηση της σπερματι-**

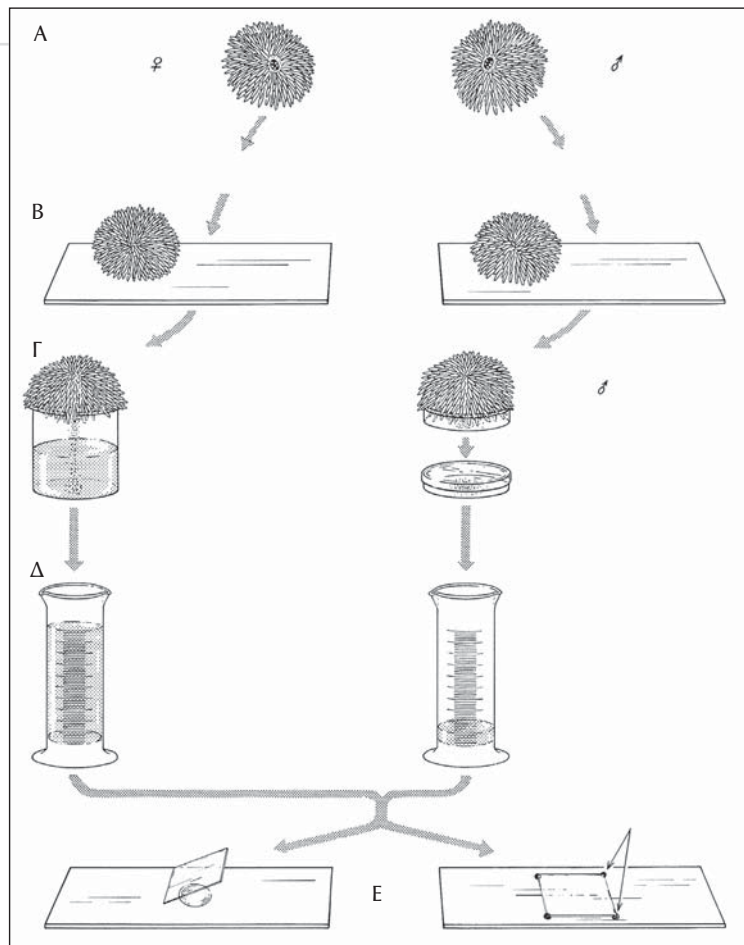


EIKONA 49

Ωοθήκη αχινού με πρωτογενή ωοκύτταρα και ώριμα ωάρια. Διακρίνονται δύο σχεδόν εγκάρσιες τομές της σωληνοειδούς ωοθήκης.

ΕΙΚΟΝΑ 50

Σε μεγάλο αριθμό αχινών (Α) ενίουμε από 2ml διαλύματος 0.5M KCl μέσω της στοματικής μεμβράνης και τους τοποθετούμε με την έδρα προς τα άνω (Β). Μόλις παρατηρήσουμε έξοδο ωαρίων και σπερματοζωαρίων, αναποδογυρίζουμε τους αρσενικούς και τους θηλυκούς αχινούς σε κατάλληλα δοχεία (Γ), λαμβάνουμε ικανή ποσότητα γαμετών (Δ) και τους αναμιγνύουμε για να γίνει η γονιμοποίηση (Ε).



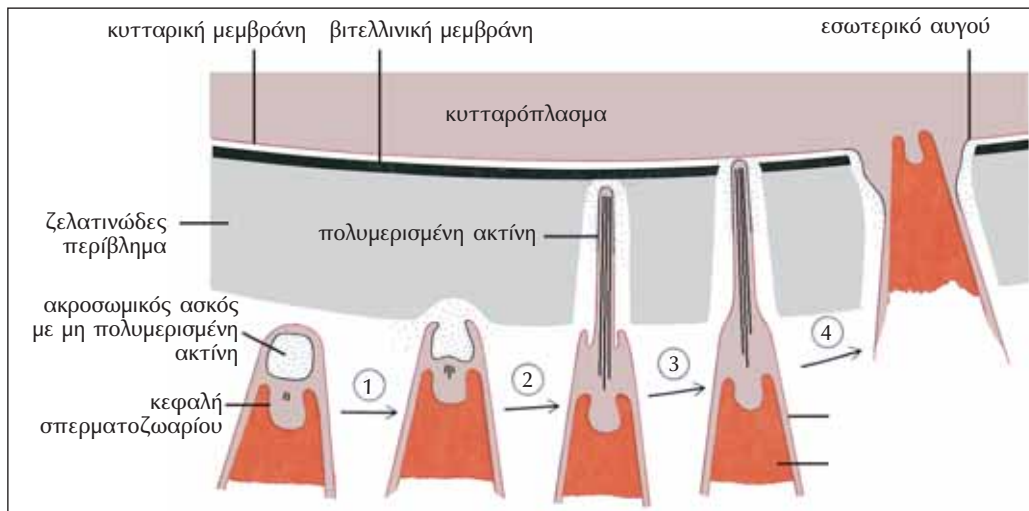
κής κινητικότητας. Δύο μικροπεπτίδια του ζελατινώδους περιβλήματος των ωαρίων ο **speract** (sperm activator) και ο **resact** διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στην παραπάνω διαδικασία.

Η αντίδραση του ωαρίου με το σπερματοζωάριο είναι πολύ ειδική. Μόνο σπέρμα του ίδιου είδους μπορεί να εισχωρήσει στο ωάριο, γεγονός που επιτυγχάνεται χάρη στην παρουσία ειδικών υποδοχέων στη βιτελλινική μεμβράνη, και αντιγόνων (συνδετίνες) στην άκρη του σπερματοζωαρίου. Ουσίες που εκκρίνονται από το ωάριο προκαλούν δομική μεταβολή στη λιπιδική σύσταση της κυτταρικής μεμβράνης των σπερματοζωαρίων, και η μεταβολή αυτή οδηγεί στην επιδεκτικότητα (**δικαιοδοσία**, ωρίμανση) του σπερματοζωαρίου (sperm capacitation). Ειδικότερα, μόρια αλβουμίνης από το γεννητικό σύστημα του θηλυκού αφαιρούν μόρια χοληστερόλης από την κυτταρική μεμβράνη του σπερματοζωαρίου η οποία κατ'αυτόν τον τρόπο αποσταθεροποιείται. Η δομική αυτή μεταβολή επιτρέπει τη σύνδεση του σπερματοζωαρίου με μια γλυκοπρωτεΐνη της ζελατινώδους μάζας του ωαρίου. Έτσι πυροδοτείται η **ακροσωμική αντίδραση**, κατά την οποία απελευθερώνονται τα υδρολυτικά ένζυμα που διατρύπουν τη ζελατινώδη μάζα και τη βι-

τελλινική μεμβράνη και έτσι το σπερματοζωάριο προσεγγίζει την πλασματική μεμβράνη του ωαρίου. Έχει παρατηρηθεί ότι το σπερματοζωάριο του αχινού προσεγγίζει το ωάριο καθέτως (λόγω του ότι τα ειδικά αναγνωριστικά μόρια ευρίσκονται στην άκρη του). Σε αντίθεση, το σπερματοζωάριο του ανδρός προσεγγίζει το ωάριο της γυναίκας πλαγίως.

Λίγα δέκατα του δευτερολέπτου μετά την επαφή ωαρίου-σπερματοζωαρίου, ένας θειούχος πολυσακχαρίτης της ζελατινώδους μάζας προκαλεί είσοδο Ca^{++} μέσα στην κεφαλή του σπερματοζωαρίου. Η αύξηση της συγκέντρωσης Ca^{++} έχει ως αποτέλεσμα την έξοδο H^+ τα οποία ανταλλάσσονται με Na^+ . Η έξοδος H^+ αυξάνει το ενδοκυττάριο pH και έτσι απελευθερώνεται δεσμευμένη ακτίνη η οποία πολυμερίζεται ταχύτατα και δημιουργεί την ακροσωμική προβολή, που μαζί με τα υδρολυτικά ένζυμα διατρύπεί το ζελατινώδες περίβλημα και τη βιτελλινική μεμβράνη, ώστε να γίνει ένωση των πλασματικών μεμβρανών και είσοδος του αρσενικού προπυρήνα στο ωάριο (**Εικόνα 51**).

Η δημιουργία της ακροσωμικής προβολής φανερώνει τα μόρια της συνδετίνης τα οποία ενώνονται με τους υποδοχείς της βιτελλινικής μεμβράνης. Στην



ΕΙΚΟΝΑ 51

Ακροσωμική αντίδραση σπερματοζωαρίου και είσοδος του αρσενικού προπυρήνα στο ωάριο. Στη μεμβράνη της ακροσωμικής προεκβολής υπάρχουν ειδικές συνδετίνες για τη σύνδεση με το ειδικό ωάριο.

πραγματικότητα, οι ειδο-ειδικοί υποδοχείς της συνδετίνης ευρίσκονται στην πλασματική μεμβράνη του αβγού, αλλά μια επικράτεια εκτείνεται και στη βιτελλινική μεμβράνη. Όταν τα ένζυμα διατρυπήσουν και τη βιτελλινική μεμβράνη και ενωθούν οι κυτταρικές μεμβράνες του ωαρίου και του σπερματοζωαρίου, η πολυμερισμένη ακτίνη αποδομείται. Η ακροσωμική αντίδραση του σπερματοζωαρίου δεν είναι ειδική. Σπερματοζωάρια ενός είδους διεγείρονται προς ακροσωμική αντίδραση από ωάρια και άλλου είδους. Η διαφορά έγκειται στην ποικιλότητα των υποδοχέων που ευρίσκονται στη βιτελλινική μεμβράνη και οι οποίοι εξασφαλίζουν την εξειδίκευση της ένωσης μόνο με το κατάλληλο σπέρμα. Αν αφαιρέσουμε τα περιβλήματα του ωοκυττάρου, τότε ξένα σπερματοζωάρια μπορούν να εισέλθουν στο ωάριο. Δεν σχηματίζεται όμως οργανισμός λόγω ασυμβατότητας μεταξύ των χρωμοσωμάτων και των περιεχομένων κωδικοποιημένων πληροφοριών.

Μέσα στο ωάριο μπαίνει συνήθως όλο το σπερματοζωάριο, αλλά η ουρά και τα μιτοχόνδρια αποδομούνται. Συνεπώς, τα μιτοχόνδρια των περισσότερων οργανισμών είναι μόνο μητρικής προέλευσης (όμως σε πολλούς οργανισμούς απαντώνται και μιτοχόνδρια πατρικής προέλευσης). Μαζί με τον αρσενικό προπυρήνα μπαίνει και το κεντροσωμάτιο, το οποίο τοποθετείται μεταξύ των δύο προπυρήνων και δημιουργεί μικροσωληνίσκους ανάμεσά τους ώστε να διευκολύνει την προσέγγιση των δύο προπυρήνων.

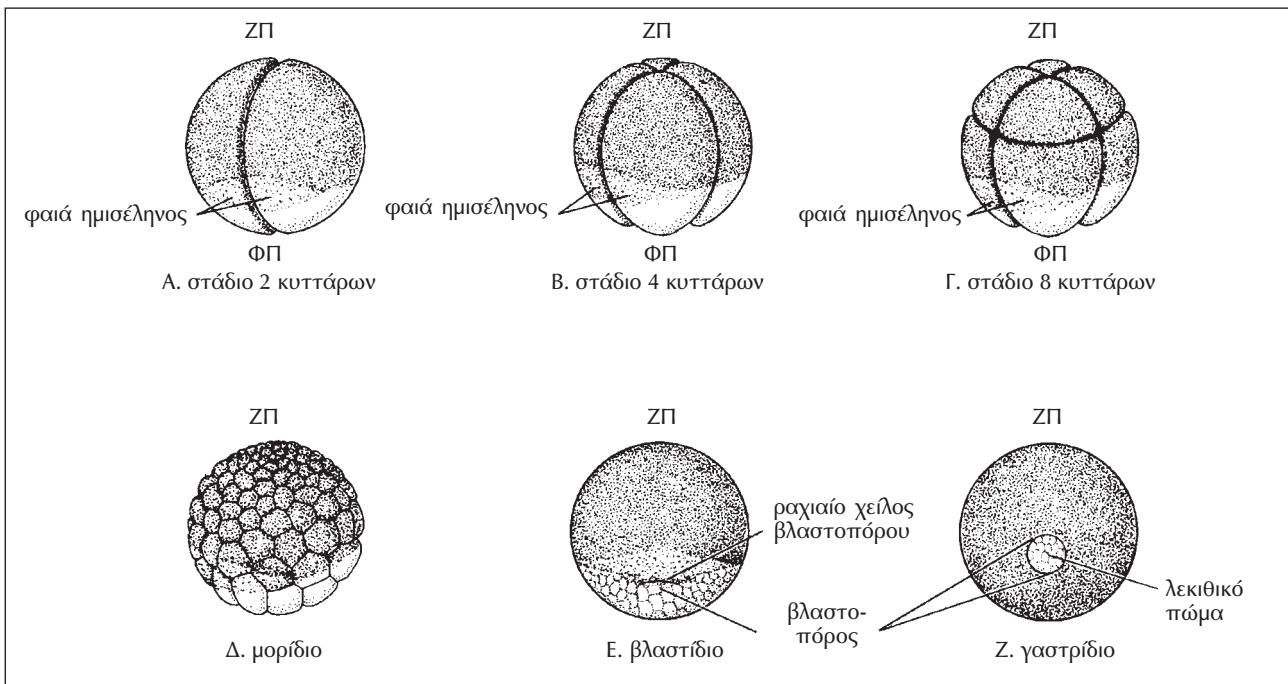
Η ένωση των μεμβρανών ωαρίου και σπερματοζωαρίου επάγει αύξηση της cAMP στο σπερματοζωάριο κατά 400 περίπου φορές, γεγονός που ρυθμίζει τη μετέπειτα συμπεριφορά της χρωματίνης του σπερματοζωαρίου. Αμέσως μετά τη σύντηξη των μεμβρανών παρατηρείται είσοδος Na^+ μέσα στο ζυγωτό και μεταβολή του μεμβρανικού δυναμικού από -60mV σε $+20\text{mV}$ [ταχύς μηχανισμός παρεμπόδισης

της πολυσπερμίας (δεν παρατηρείται στα θηλαστικά)]. Περίπου 20sec αργότερα διαπιστώνεται αύξηση του ενδοκυττάρου Ca^{++} και εξωκυττάρωση του περιεχομένου των φλοιϊκών κυστιδίων (βραδύς μηχανισμός παρεμπόδισης της πολυσπερμίας, **Εικόνα 52**).

Οι πρωτεάσες του περιεχομένου των φλοιϊκών κυστιδίων τροποποιούν τους υποδοχείς της βιτελλινικής μεμβράνης ώστε αυτοί να μην μπορούν να συνδέσουν άλλα σπερματοζωάρια. Όταν συμπληρωθεί 1min από την είσοδο του σπερματοζωαρίου, H^+ εξέρχονται, οπότε αυξάνεται το pH. Με τις διαδικασίες αυτές ενεργοποιείται αδρανές, μητρικό mRNA και παράγεται ο MPF, οπότε πυροδοτείται ο μηχανισμός της αυλάκωσης του ζυγωτού, ως εξής: Ενεργοποιείται (μάλλον) κάποιος (υποθετικός) υποδοχέας του σπερματοζωαρίου (ο οποίος ευρίσκεται στην μεμβράνη του ωαρίου). Ο ενεργοποιημένος υποδοχέας ενεργοποιεί μέσω των G-πρωτεϊνών το ένζυμο φωσφολιπάση C. Αυτό το ένζυμο διασπά την 4,5-διφωσφορική φωσφατιδυλ-ινοσιτόλη (**PIP2**) σε διακυγλυκερόλη (**DAG**) και τριφωσφορική ινοσιτόλη (**IP3**). Η DAG ενεργοποιεί την πρωτεϊνική κινάση C (PKC), η οποία ενεργοποιεί την αντλία Na^+H^+ , οπότε βγαίνουν από το κύτταρο H^+ και αυξάνεται το pH. Η IP3 απελευθερώνει Ca^{++} από το ενδοπλασματικό δίκτυο. Τα Ca^{++} διευκολύνουν τη μετάβαση της ανενεργής PKC προς την κυτταρική μεμβράνη, όπου συναντά την DAG και ενεργοποιείται. Η ενεργοποιημένη PKC φωσφορυλιώνει (και ενεργοποιεί) πρωτεΐνες-στόχους. Ακόμη, τα Ca^{++} συνδέονται με την καλμοδουλίνη, η οποία με τη σειρά της ενεργοποιεί και άλλες πρωτεϊνικές κινάσες.

Περιγραφική εμβρυολογία αχινού

Είναι σχετικά εύκολο να διακρίνουμε σε ένα παρα-



ΕΙΚΟΝΑ 71

Ανάπτυξη αμφιβίου, από το στάδιο των δύο βλαστομεριδίων μέχρι το πλήρες γαστρίδιο. ΖΠ και ΦΠ=ζωικός και φυτικός πόλος, αντίστοιχα.

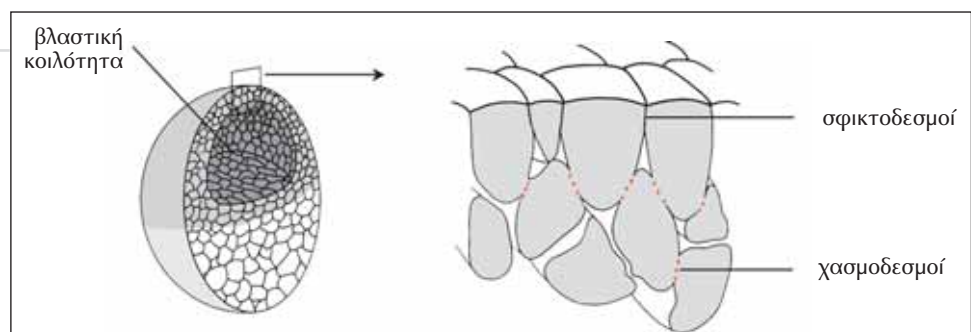
είναι πολύ μικρό σε σχέση με το πυρηνόπλασμα (αρχικά στάδια αυλάκωσης) τότε η διαίρεση είναι ταχύτατη. Αν (πειραματικά) αυξήσουμε πρώιμα τον λόγο DNA\κυτταρόπλασμα, τότε μειώνεται η ταχύτητα αυλάκωσης. Αν τα βλαστομερίδια διαχωριστούν σε κάποιο προηγούμενο στάδιο, οι κυτταρικές διαιρέσεις (αυλακώσεις) πραγματοποιούνται και πάλι ταυτόχρονα, πράγμα που σημαίνει ότι ο ρυθμιστικός της διαίρεσης μηχανισμός ή παράγων είναι παρών και δρα αυτόνομα μέσα σε κάθε κύτταρο]. Μετά τη 12η αυλάκωση αρχίζει η σύνθεση νέων τύπων RNA, γεγονός που δείχνει την ενεργοποίηση της μεταγραφής. Αυτοί οι νέοι τύποι RNA μεταγράφονται κατά πάσαν πιθανότητα από τα γονίδια των βλαστομεριδίων (**ζυγωτικά γονίδια**, zygotic genes) ενώ το mRNA που υπήρχε πριν από τη 12η αυλάκωση ήταν μητρικής προ-

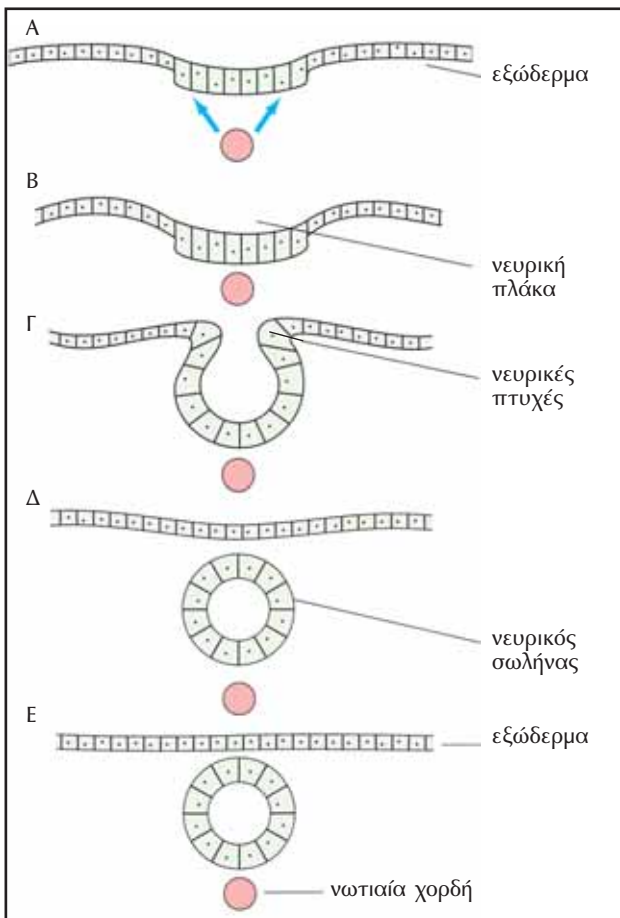
έλευσης (**μητρικά γονίδια**, maternal effect genes). Ταυτόχρονα παρουσιάζονται οι G1 και G2 φάσεις, και οι διαιρέσεις αρχίζουν να γίνονται ασύγχρονες. Παρατηρείται έντονη κυτταρική κινητικότητα και αρχίζουν οι κυτταρικές μεταναστεύσεις της **γαστρίδωσης**.

Όπως ήδη αναφέρθηκε, ο αριθμός των 12 αυλακώσεων δεν είναι απόλυτος αλλά μπορεί πειραματικά να μεταβληθεί. Οποσδήποτε όμως μόλις παύσουν οι σύγχρονες κυτταρικές διαιρέσεις αρχίζει η δράση ορισμένων γονιδίων τα οποία είναι ενεργά μόνο κατά το χρονικό διάστημα που μεσολαβεί μεταξύ μεσοβλαστίδιου και πρώιμου γαστρίδιου. Τα γονίδια αυτά (ουσιαστικά, ποιοτικώς νέα RNA) ονομάζονται **DG (Differentially expressed in Gastrula)** και δεν εκφράζονται στο ώριμο άτομο. Η ενεργότητα των DG γονιδίων

ΕΙΚΟΝΑ 72

Το τοίχωμα του βλαστίδιου του βάτραχου είναι ένα χαρακτηριστικό επιθήλιο.



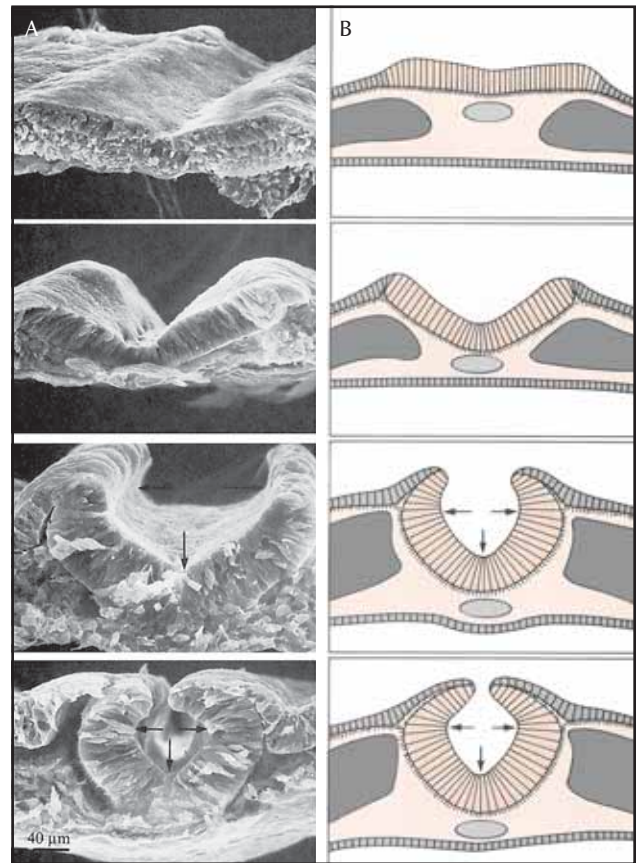


ΕΙΚΟΝΑ 75

Διαδοχικά στάδια σχηματισμού του νευρικού σωλήνα και της νευρικής ακρολοφίας, σε αμφίβιο. Ο σχηματισμός του νευρικού σωλήνα (η δομή η οποία πρόκειται να γίνει εγκέφαλος και νωτιαίος μυελός) αποτελεί ένα ακόμη παράδειγμα επαγωγής. Η νωτιαία χορδή επάγει (με μορφογόνα) πάχυνση στα υπερκείμενα εκτοδερμικά κύτταρα (νευρική πλάκα).

δίωση. Για παράδειγμα, στο έμβryo της όρνιθας, των ερπετών και των θηλαστικών, η νευριδίωση αρχίζει πρώτα από την κεφαλική περιοχή, και ενώ εκεί κεντεύει να τελειώσει, στο ουραίο τμήμα γίνεται ακόμη γαστριδίωση.

Το έμβryo, το οποίο τώρα αποτελείται από 80.000 περίπου κύτταρα, έχει επιμηκυνθεί ελαφρά κατά μήκος του κεφαλουραίου άξονα και καλείται **νευρίδιο**. Στο τέλος της νευριδίωσης όλες οι καταβολές των εξωτερικών οργάνων, (π.χ. μάτια, πόδια) και των εσωτερικών (π.χ. καρδιά, συκώτι) είτε είναι ορατές ή αόρατες, είναι οπωσδήποτε καθορισμένες. Αμέσως μετά από αυτό το στάδιο η οργανογένεση και η μορφογένεση εξελίσσονται ραγδαία ώστε να μπορέσει ο οργανισμός να βγει στο περιβάλλον και να τραφεί ενεργητικά, δηλαδή να περατώσει την εμβρυϊκή ανάπτυξή του. Ο ελεύθερος οργανισμός, ανάλογα με το είδος, υφίσταται μορφολογικές τροποποιήσεις που



ΕΙΚΟΝΑ 76

A=Ηλεκτρονιογραφία σάρωσης σε τέσσερα στάδια νευριδίωσης κοτόπουλου. (B)=Γραμμικά σχέδια αντίστοιχα του (A) για να φανούν τα σημεία (βέλη) αλλαγής σχήματος των κυττάρων και κάμψης του νευροδέρματος.

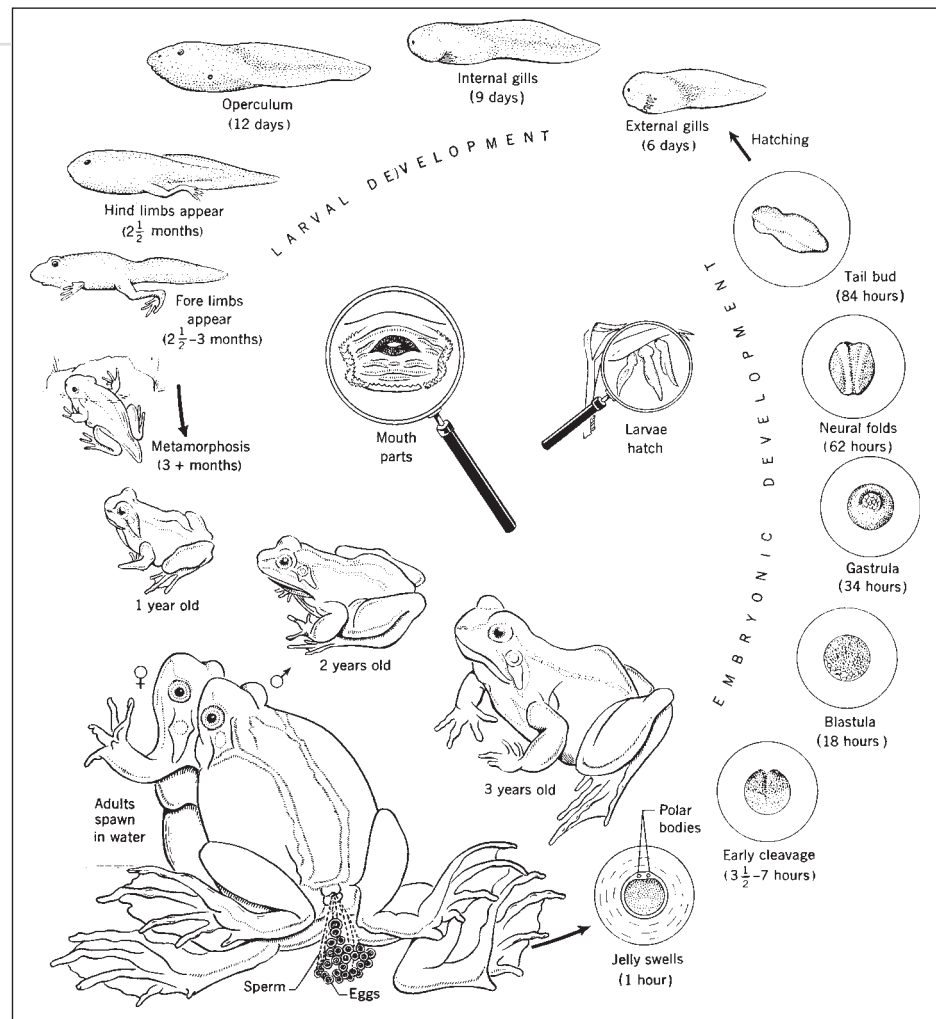
συνιστούν τη μεταμόρφωση του ατόμου. Με το πέρας αυτής ο οργανισμός έχει πλέον τη μορφή του ενήλικου ατόμου, αλλά πολύ μικρό μέγεθος (**Εικόνα 77**).

Οι χάρτες προορισμού δείχνουν το μέλλον των κυττάρων

Για να καταστεί δυνατή η παρακολούθηση των κυτταρικών κινήσεων της γαστριδίωσης στο εσωτερικό του εμβρύου καταφεύγουμε στη χρήση **βιοχρωστικών** (vital stains). Ως βιοχρωστικές χαρακτηρίζουμε χρωστικές οι οποίες είναι αδρανείς, εισέρχονται εύκολα μέσα στα κύτταρα, δεν διαχέονται γρήγορα προς άλλα σημεία, δεν μεταβολίζονται από τα κύτταρα του εμβρύου, δεν επηρεάζουν την ανάπτυξή του και προσδένονται ισχυρά στην κυτταρική μεμβράνη. Οι κυριότερες βιοχρωστικές είναι το ουδέτερο ερυθρό (neutral red) και το κυανού του Νείλου (Nile blue). Η παρακάτω μέθοδος πρωτοεφαρμόστηκε το 1925 από τον G. Vogt. **[Σημείωση:** Άρα, προηγούμενοι ερευ-

ΕΙΚΟΝΑ 77

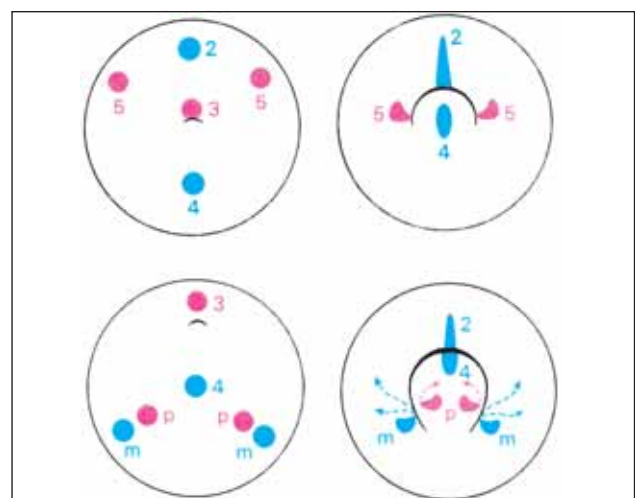
Γονιμοποίηση ωαρίων, ανάπτυξη εμβρύου και μεταμόρφωση, στον βάτραχο.



νητές (Harrison, Spemann, κ.α) δεν εγνώριζαν ακόμη τίποτα σχετικό!].

Σε ρηχά δοχεία τα οποία περιέχουν υγρό άγαρ (φυτικός πολυσακχαρίτης) διαλύουμε βιοχρωστικές σε υψηλή συγκέντρωση και αφήνουμε το άγαρ να πήξει. Κόβουμε πολύ μικρά κομμάτια από το έγχρωμο άγαρ και τα τοποθετούμε σε ορισμένες θέσεις επάνω στην επιφάνεια του γονιμοποιημένου αυγού ή του βλαστιδίου (**Εικόνα 78**).

Εξυπακούεται ότι η παραπάνω διαδικασία γίνεται σε διάφορες θέσεις μεγάλου αριθμού εμβρύων. Ύστερα από 15min αρκετή ποσότητα της χρωστικής έχει διαχυθεί προς τα εν επαφή κύτταρα, οπότε απομακρύνουμε το άγαρ από την επιφάνεια του εμβρύου. Όταν αρχίσει η γαστριδίωση μονιμοποιούμε έμβρυα σε διάφορα χρονικά διαστήματα και προβαίνουμε σε ιστολογική μελέτη. Η παρουσία των βιοχρωστικών στα διάφορα εσωτερικά σημεία του εμβρύου αποκαλύπτει την πορεία μετακίνησης των κυττάρων τα οποία ευρίσκοντο αρχικά στην επιφάνεια του οργανι-

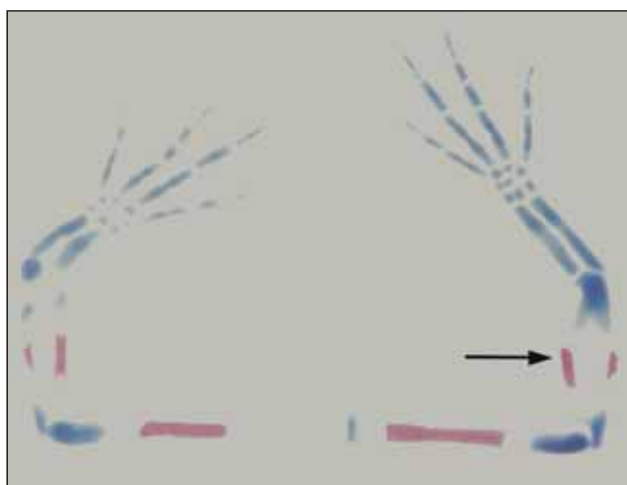
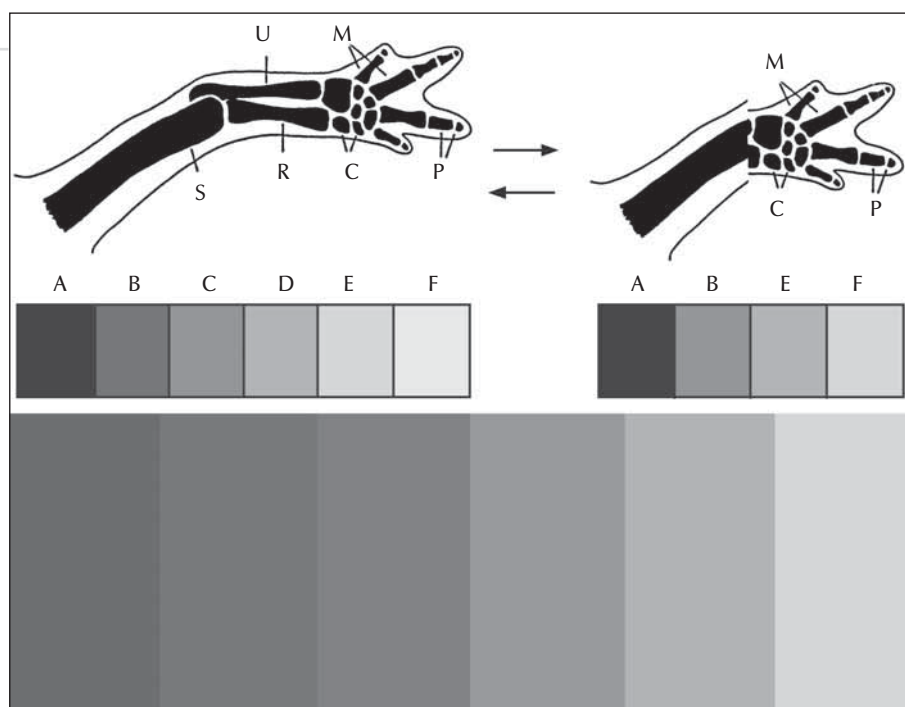


ΕΙΚΟΝΑ 78

Διαφορετικές χρωστικές, (έγχρωμοι κύκλοι), τοποθετούνται στην επιφάνεια βλαστιδίων (αριστερό μέρος εικόνας) και παρακολουθείται η κίνησή τους (δεξί μέρος εικόνας) κατά την πορεία της γαστριδίωσης.

ΕΙΚΟΝΑ 106

Κλίση συγκέντρωσης μορφογόνου (A-F) σε άκρο ουρόδηλου αμφιβίου (α), μεταβολή των συνθηκών ύστερα από ακρωτηριασμό, απομάκρυνση του μεσαίου (CD) τμήματος και συγκόλληση των ακραίων τμημάτων (β), και επαναδημιουργία της προηγούμενης κατάστασης (α) λόγω παρεμβόλιμης αναγέννησης (intercalary regeneration) [Λεπτομέρειες στο κείμενο].



ΕΙΚΟΝΑ 107

Χορήγηση βιταμίνης A σε ουρόδηλο αμφίβιο που ακρωτηριάστηκε στον καρπό (βέλος) έχει ως αποτέλεσμα την έναρξη της αναγέννησης από «εγγύτερο» προς τον ώμο σημείο, αντί να αναγεννηθεί μόνο το χέρι. Διπλή χρώση με Alcian blue (μπλε χρώμα=χόνδρος) και Alizarin red S (κόκκινο=οστίτης ιστός).

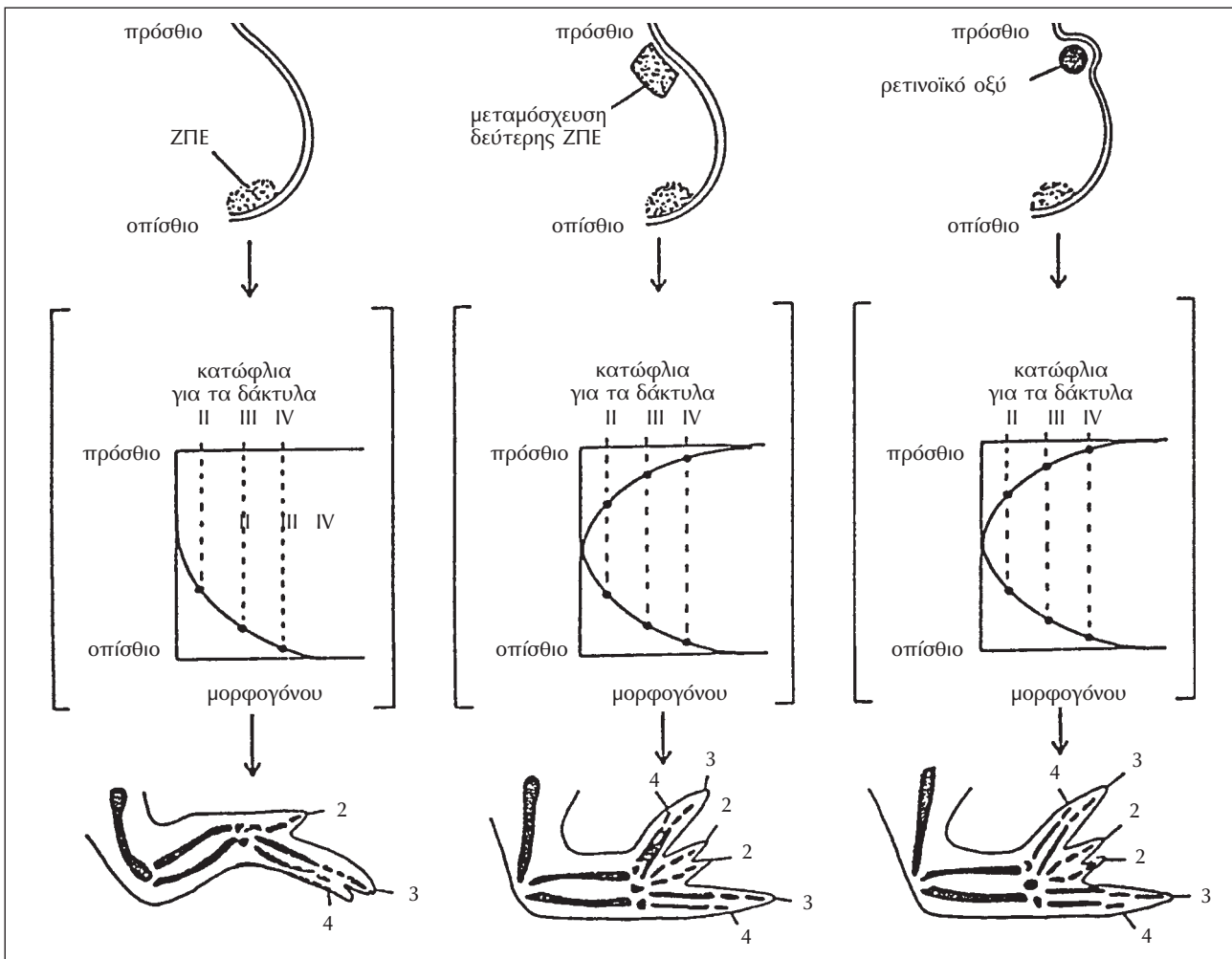
μόρια (μορφογόνα), αλλά από ειδικά μόρια, **καθλωμένα** στην επιφάνεια των κυττάρων. Έτσι, τα παραδείγματα που αναφέρθηκαν στο μοντέλο των μορφογόνων ερμηνεύονται με την παραδοχή ότι οι χειρουργικές επεμβάσεις φέρουν σε επαφή κύτταρα με ασυνεχείς τοπικές πληροφορίες, οπότε επάγεται κυτταρικός πολλαπλασιασμός και δημιουργία κυττάρων με ενδιάμεσες τοπικές πληροφορίες, έως ότου αποκα-

τασταθεί η πλήρης, φυσιολογική σειρά. Στα παραδείγματα με τη βιταμίνη A, αυτή θεωρείται ότι απλώς μεταβάλλει την τοπική πληροφορία των κυττάρων επάνω στα οποία ενεργεί. Αυτή η τελευταία περίπτωση υποστηρίζεται από πολλά και αξιόπιστα πειραματικά δεδομένα (βλέπε εικόνα 66).

Μορφογένεση

Οι περισσότεροι ανώτεροι οργανισμοί αρχίζουν τη ζωή τους από τη στιγμή της γονιμοποίησης ενός ωαρίου από ένα σπερματοζωάριο. Το ζυγωτό που σχηματίζεται διαιρείται μιτωτικά και δίδει έναν πολυκύτταρο σχηματισμό, το **βλαστίδιο**. Από το στάδιο αυτό αρχίζει μια σειρά οργανωμένων κυτταρικών μεταναστεύσεων, οι οποίες έχουν ως αποτέλεσμα τον σχηματισμό των τριών βλαστικών δερμάτων (ενδόδερμα, μεσόδερμα, εξώδερμα). Η ανάπτυξη του οργανισμού συνεχίζεται με τη χάραξη του σχεδίου, την οργανογένεση και τη διαφοροποίηση και ιστογένεση (**Εικόνα 109**).

Η διαδικασία μέσω της οποίας ένας οργανισμός ή (ένα όργανο) αποκτά την τελική μορφή του καλείται **μορφογένεση**. Δεν γνωρίζουμε όλους τους μηχανισμούς οι οποίοι διέπουν τη μορφογένεση, δηλαδή το πώς η έκφραση ορισμένων γονιδίων (κατά τεκμήριο μονοδιάστατη πληροφορία) οδηγεί στη δημιουργία συγκεκριμένων προτύπων, τοποθετημένων με μεγάλη τάξη στον χώρο (τριδιάστατη έκφραση της γραμμικής πληροφορίας). [**Σημείωση**: Αν και η άποψη περί



ΕΙΚΟΝΑ 108

Η πρώτη σειρά δείχνει το βλάστημα του άκρου κοτόπουλου με μεταμόσχευση ZPE και ρετινοϊκού οξέος στο πρόσθιο τμήμα. Η δεύτερη σειρά παριστάνει τις κλίσεις συγκέντρωσης του υποθετικού μορφογόνου της πηγής ZPE. Η τρίτη σειρά δείχνει τον φαινότυπο των σχηματιζόμενων άκρων σε φυσιολογικές συνθήκες (πρώτη στήλη) ύστερα από μεταμόσχευση και δεύτερης ZPE (δεύτερη στήλη), και ως αποτέλεσμα χορήγησης ρετινοϊκού οξέος (τρίτη στήλη).

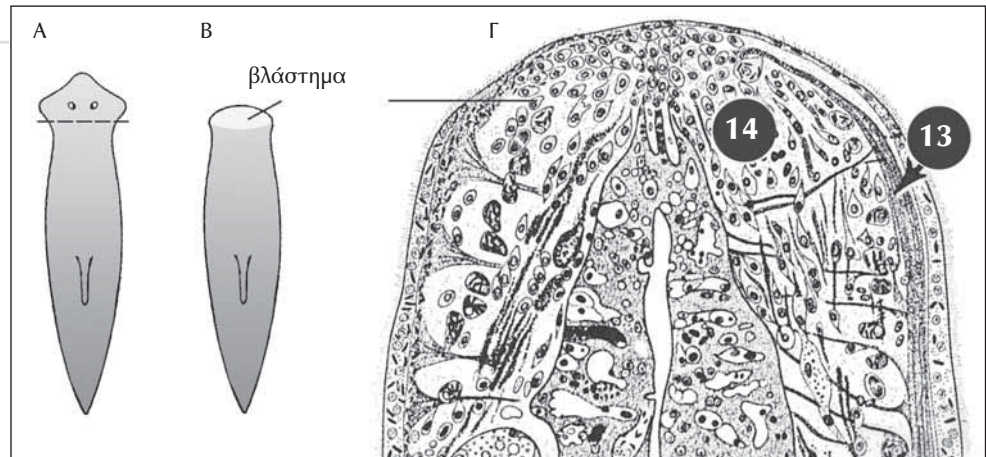
«μονοδιάστατης πληροφορίας» στο ζυγωτό φαίνεται να υποστηρίζεται από πολλούς, ίσως δεν είναι απόλυτα αιτιολογημένη. Γνωρίζουμε ότι μέσα στο ζυγωτό υπάρχουν αρκετά mRNAs μητρικής προέλευσης τοποθετημένα σε ορισμένα σημεία του χώρου, άρα έχουν τρισδιάστατη κατανομή. Ακόμη, δεν γνωρίζουμε αν τα χρωμοσώματα, επομένως και τα γονίδια ενός κυττάρου έχουν συγκεκριμένο και σταθερό προσανατολισμό ή θέση, η οποία επηρεάζει τη μεταγραφή τους]. Πρόσφατα διαπιστώθηκε ότι, ορισμένα γονίδια τα οποία περιέχουν **ομοιοακολουθίες** ίσως να διαδραματίζουν κάποιον σημαντικό ρόλο στη μορφογένεση. Οι ομοιοακολουθίες είναι αλληλουχίες μήκους 180 δεοξυριβονουκλεοτιδίων σε ορισμένα γονίδια, τα οποία ονομάζονται **ομοιωτικά**. Με τον όρο αυτό χαρακτηρίστηκαν πριν από αρκετά χρόνια ορισμένα γονίδια στη *Drosophila* τα οποία φαίνονταν να

διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στη μορφογένεση του εντόμου αυτού. Συγκεκριμένα, από το άνω, πρόσθιο σημείο του κεφαλιού αναπτύσσονται κεραιές. Υπάρχει κάποια μεταλλαγή (**κεραιιοπόδια**, *antennapedia*) κατά την οποία αντί κεραιών αναπτύσσονται στο ίδιο σημείο πόδια [**Σημείωση**: Η πρώτη ονομασία αυτής της μεταλλαγής είχε το χιουμοριστικό όνομα «**ρινοβόμων**» (κάτι που περπατάει με τη μύτη)] (**Εικόνα 110**).

Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται **ομοίωση** (*homeosis*, σε ορισμένα παλαιότερα κείμενα χαρακτηριζόταν και με τον όρο **ετερομόρφωση**, ο οποίος όμως έχει και άλλες έννοιες, όπως θα αναφερθεί και στο «περί αναγέννησης» εδάφιο). Όταν έγινε ανάλυση DNA στα σχετικά γονίδια αποκαλύφθηκε η παρουσία των παραπάνω αναφερομένων συντηρητικών αλληλουχιών (οι οποίες ονομάστηκαν ομοιοακολουθίες). Έπειτα από την ανακάλυψη αυτών των αλληλουχιών στη *Drosophila*,

ΕΙΚΟΝΑ 128

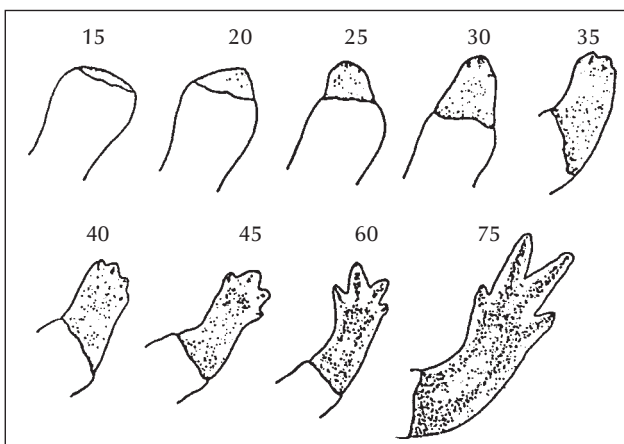
Στο σημείο (Α) που γίνεται η τομή σε *Planaria* εμφανίζεται το αναγεννητικό βλάστημα (Β), το οποίο προέρχεται από αποδιαφοροποίηση (κυρίως) μυϊκών κυττάρων (13), επιστράτευση «νεοβλαστών» (14) και περιορισμένη μιτωτική διαίρεση, (Γ, σε μεγέθυνση).



ταχύτητα αναγέννησης στο πρώτο άκρο θα είναι μεγαλύτερη, έτσι ώστε επιτυγχάνεται μορφολογική και λειτουργική αποκατάσταση και στα δύο άκρα σχεδόν ταυτόχρονα (**Εικόνα 130**).

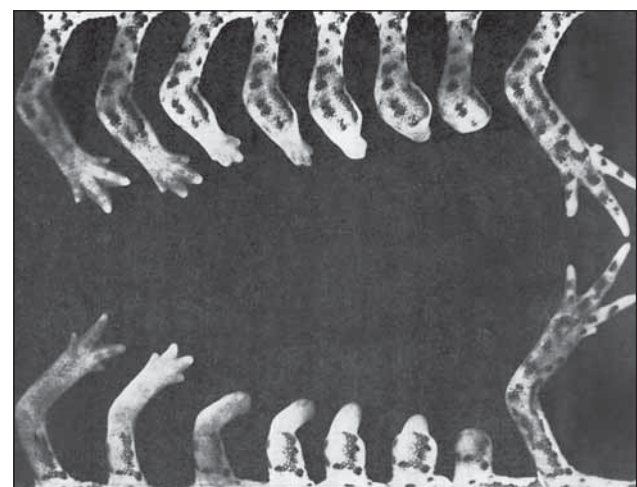
Όταν ακρωτηριάσουμε το άκρο ενός αμφιβίου, τότε κύτταρα της βλαστικής στιβάδας της περιφερικής επιδερμίδας απελευθερώνονται, μεταναστεύουν επάνω στην επιφάνεια τομής και καλύπτουν πολύ σύντομα (σε 5 έως 24 h) το τραύμα. Τα επιθηλιακά αυτά κύτταρα αρχίζουν έντονο πολλαπλασιασμό, ώστε μετά από λίγες ημέρες σχηματίζουν ένα παχύ στρώμα, το **τραυματικό επιθήλιο** (wound epithelium). Το τραυματικό επιθήλιο, (το οποίο διαφέρει από τα συνήθη επιθήλια στο ότι δεν διαθέτει βασική μεμβράνη και αδένες) είναι εντελώς απαραίτητο για την πρόοδο της αναγέννησης. Αν, π.χ., το αφαιρούμε συνέχεια, ή το εμποδίσουμε να σχηματισθεί, ή το αντικαταστήσουμε με επιθήλιο από άλλη περιοχή, τότε το άκρο δεν αναγεννάται. Στο μεταξύ χρονικό διάστημα φα-

γοκύτταρα κατατρώγουν τους νεκρωτικούς ιστούς του τραύματος ενώ διάφορες υδρολάσες από λευκοκύτταρα αποδομούν τα μεσοκυττάρια υλικά, οπότε τα κύτταρα των ιστών τα οποία ευρίσκονται σε απόσταση 1 έως 2mm από το επίπεδο ακρωτηριασμού «απελευθερώνονται» και αρχίζουν να αποδιαφοροποιούνται και αποκτούν «εμβρυϊκό» φαινότυπο. Η διαδικασία αυτή καλείται **αποδιαφοροποίηση** (dedifferentiation). Τα αποδιαφοροποιημένα πλέον κύτταρα αρχίζουν να πολλαπλασιάζονται και δημιουργούν μια μάζα μεσεγχυματικών κυττάρων, το **μεσοδερμικό βλάστημα** (mesodermal blastema). Το μεσοδερμικό βλάστημα, μαζί με το τραυματικό επιθήλιο, συνιστούν το **αναγεννητικό βλάστημα** (regeneration blastema, **Εικόνα 131**). Στη συνέχεια, με κυτταρικό πολλαπλασιασμό, επαναδιαφοροποίηση και οργανωμένη μορφογένεση δημιουργείται ξανά το άκρο.



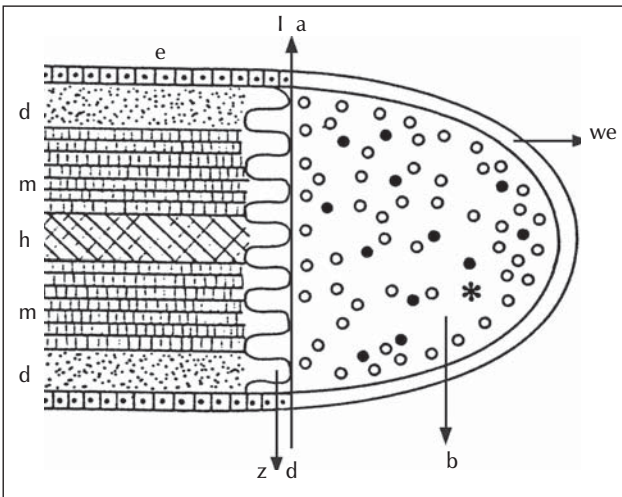
ΕΙΚΟΝΑ 129

Διαδοχικά στάδια αναγέννησης (οι αριθμοί δείχνουν τις ημέρες μετά τον ακρωτηριασμό) του δεξιού προσθίου άκρου σαλαμάνδρας.



ΕΙΚΟΝΑ 130

Αυτό το φωτομοντάζ δείχνει ότι ο χρόνος που απαιτείται για την αναγέννηση ενός άκρου είναι ανεξάρτητος της μάζας που απομακρύνθηκε. Το αριστερό χέρι (είναι στο κάτω μέρος της εικόνας) έχει κοπεί στο μέσο του βραχίονα, ενώ το δεξί (άνω) στο μέσο του πήχη.

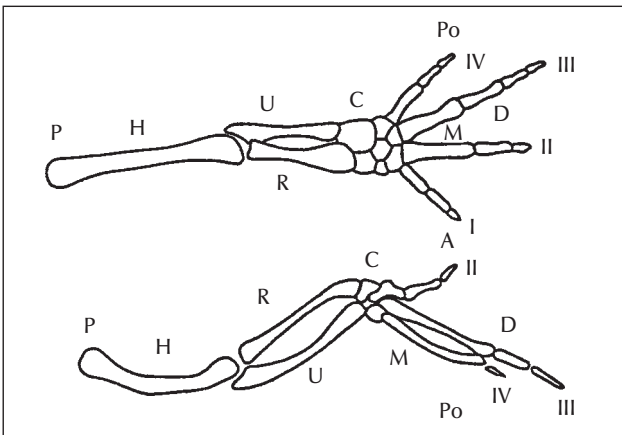


ΕΙΚΟΝΑ 131

Κολόβωμα και βλάστημα από άκρο ουρόδηλου αμφιβίου. d=δερμής, m=μυς, h=βραχιόνιο οστό, e=επιδερμής, zd=-ζώνη αποδιαφοροποίησης, la=επίπεδο ακρωτηριασμού, b=βλάστημα, we=τραυματικό επιθήλιο, αστεράκι=μίτωση, μαύροι κύκλοι=κύτταρα στην S φάση, λευκοί κύκλοι=κύτταρα στη G1 φάση.

Το άκρο των σπονδυλοζών χαρακτηρίζεται από τρεις άξονες ασυμμετρίας. Ο άξονας που ενώνει τον ώμο με τα δάκτυλα ονομάζεται **εγγύς-μακράν** (proximodistal axis). Αυτός που περνά από τον «αντίχειρα» προς το μικρό δάκτυλο καλείται **προσθιοπίσθιος** (anteroposterior), ενώ αυτός που περνά από τη ράχη του χεριού προς την παλάμη είναι ο **ραχαιοκοιλιακός** (dorsoventral, **Εικόνα 132**).

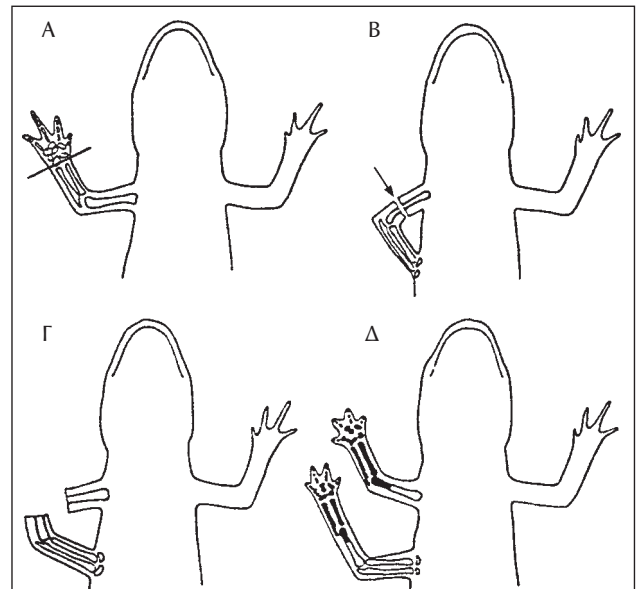
Ένα αξιοπρόσεκτο φαινόμενο που κίνησε την περιέργεια των επιστημόνων ήταν το γεγονός ότι τα κύτταρα του βλαστήματος δημιουργούν πάντοτε δο-



ΕΙΚΟΝΑ 132

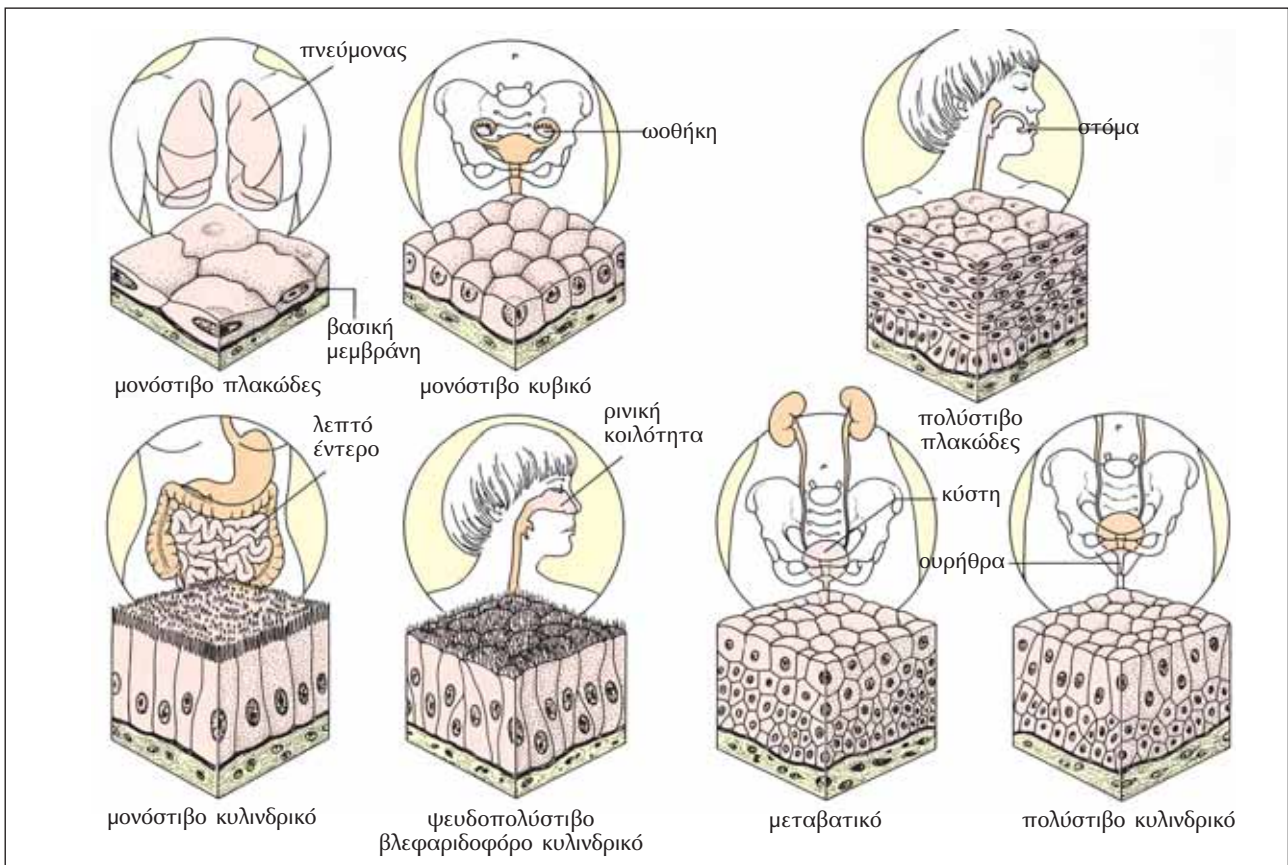
Πρόσθιο άκρο ουρόδηλου αμφιβίου (άνω) και όρνιθας (κάτω). PD=εγγύς-μακράν άξονας. APo=προσθιοπίσθιος άξονας. H=βραχιόνιο οστό. R=κερκίς, U=ωλένη, C=καρπικά, M=μετακαρπικά, I, II, III και IV=δάκτυλα.

μές που κείνται πέραν (προς την ανατομική κατεύθυνση «μακράν») της θέσης ακρωτηριασμού. Δηλαδή, αν ακρωτηριάσουμε στον πήχη, τα κύτταρα του βλαστήματος δεν κάνουν ποτέ το λάθος να αναγεννήσουν τον βραχίονα, αλλά πάντα δίδουν μορφογένεση σε πήχη, καρπικά, κλπ. Το φαινόμενο αυτό είχε τέτοια καθολική ισχύ ώστε έγινε γνωστό ως **κανόνας του ακραίου μετασχηματισμού** (rule of distal transformation). Η κυριότερη αφορμή για τη διατύπωση αυτού του κανόνα υπήρξε το κλασικό πλέον πείραμα αναστροφής του άκρου. Κατ αυτό το πείραμα γίνεται ακρωτηριασμός στον καρπό, το δε κολόβωμα εμφυτεύεται (στερεώνεται) στους πλευρικούς μύες. Αφού παραμείνει εκεί επί αρκετές ημέρες ώστε να συνδεθεί καλά και να αποκτήσει νεύρωση, κόβεται στο ύψος του βραχίονα. Τότε, τα δύο κολοβώματα (των οποίων οι τραυματικές επιφάνειες είναι κυτταρολογικά ταυτόσημες), παρ ότι έχουν αντίθετο προσανατολισμό, αναγεννούν και τα δύο το ίδιο εξάρτημα, αυτό που ανατομικά κείται **μακράν** του επιπέδου τομής (**Εικόνα 133**). Τα αποτελέσματα αυτού του πειράματος οδήγησαν στην επαναδιατύπωση του ορισμού της επιμορφικής αναγέννησης, ως εξής: «Επιμορφική αναγέννηση είναι η περίπτωση αναδημιουργίας ανατομικών δομών, οι οποίες φέρουν εν τάξει τις τοπικές πληροφορίες, που φυσιολογικά υπάρχουν



ΕΙΚΟΝΑ 133

Το δεξί πρόσθιο άκρο κόβεται στον καρπό (A, γραμμή) και εμφυτεύεται στο πλευρό (B). Αφού περάσουν ορισμένες ημέρες και ενσωματωθεί εκεί, κόβεται στον βραχίονα (B, βέλος). Τώρα το ζώο έχει δύο κολοβώματα (C). Και στα δύο κολοβώματα αναγεννώνται δομές οι οποίες κείνται «μακράν» του επιπέδου τομής. Ενώ όμως το γνήσιο κολόβωμα του δεξιού χεριού «αναγεννά» δεξί άκρο, το εκ μεταμόσχευσης κολόβωμα (λόγω της αναστροφής του εγγύς-μακράν άξονα) αναγεννά αριστερό άκρο.



ΕΙΚΟΝΑ 212

Διάφοροι τύποι καλυπτηρίων επιθηλίων, και τα όργανα στα οποία ανευρίσκονται.

- β)** υπαλείφει κοιλότητες εσωτερικών οργάνων (επιθήλιο πεπτικού συστήματος, ενδοθήλιο αιμοφόρων αγγείων) και
γ) σχηματίζει αδένες μετά από κατάλληλη μορφογένεση.

Συνεπώς τα επιθήλια, ανάλογα με τη λειτουργία τους διακρίνονται σε **καλυπτήρια** (protective, κατηγορίες **α** και **β**) και **αδενικά** (glandular, κατηγορία **γ**). Τα καλυπτήρια, ανάλογα με τον αριθμό των στιβάδων διακρίνονται σε **μονόστιβα** (simple), **πολύστιβα** (stratified), **ψευδοπολύστιβα** (pseudostratified) και **μεταβατικά** (transitional). Ανάλογα με τη μορφή των επιφανειακών κυττάρων διακρίνονται σε **πλακώδη** (squamous), **κυβικά** (cuboidal) και **κυλινδρικά** (columnar). Η **εικόνα 212** δείχνει ορισμένα χαρακτηριστικά επιθήλια, καθώς και το όργανο στο οποίο ανευρίσκονται.

Οι αδένες, ανάλογα με τον τρόπο απομάκρυνσης του παραγώγου εκκρίματος διακρίνονται σε **εξωκρινείς** (exocrine, το έκκριμα απομακρύνεται από τη θέση παραγωγής μέσω εκφορητικών αγωγών) και **ενδοκρινείς** [endocrine, το έκκριμα (ορμόνη) αποδίδεται άμεσα (χωρίς εκφορητικούς αγωγούς) στην κυκλοφορία του αίματος] (**Εικόνες 213 και 214**).

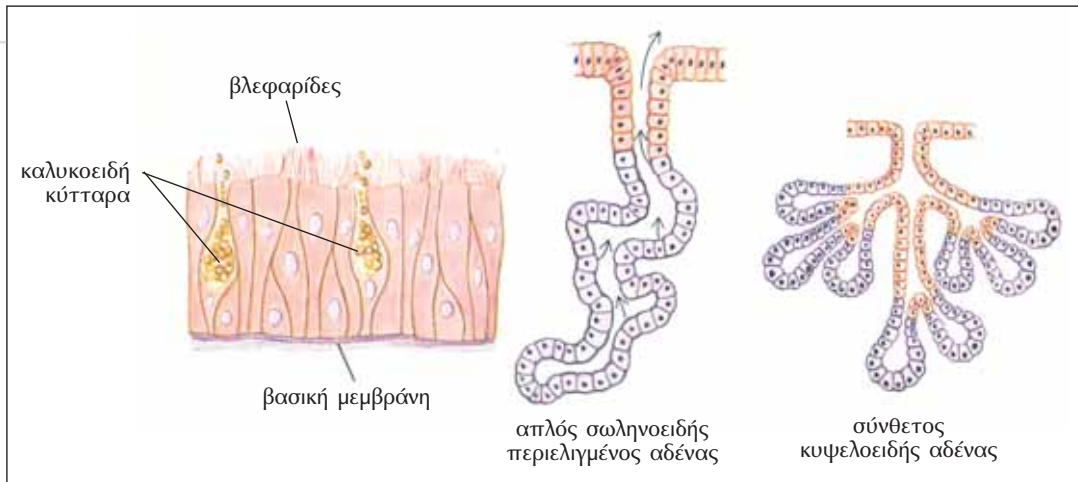
Κύρια χαρακτηριστικά των επιθηλίων είναι η στενή σύνδεση των κυττάρων μεταξύ τους (χασμοσύνδεσμοι, δεσμοσώματα, ζωνοδεσμοσώματα, σφικτοσύνδεσμοι) και η σχεδόν πλήρης απουσία μεσοκυττάριας ουσίας. Ο πυρήνας των κυττάρων είναι ευδιάκριτος, συνήθως σφαιρικός, στο κέντρο του κυτταροπλάσματος. Τα επιθηλιακά κύτταρα χαρακτηρίζονται από μορφολογική και λειτουργική πόλωση. Για παράδειγμα, στα κύτταρα των γραμμωτών αγωγών των σιελογόνων αδένων τα μιτοχόνδρια είναι συγκεντρωμένα στη βάση του κυττάρου. Σε πολλά κύτταρα η ελεύθερη επιφάνεια φέρει διαφοροποιημένα εξαρτήματα (μικροθηλές, βλεφαρίδες).

Συνδετικοί ιστοί

Συνδετικούς ιστούς (connective tissues) χαρακτηρίζουμε όλες τις περιοχές του σώματος που δεν αποτελούνται από επιθηλιακά, μυϊκά, νευρικά και νευρογλοιακά κύτταρα. Ο όρος «συνδετικός» δεν είναι απόλυτα επιτυχής, διότι δεν χαρακτηρίζει όλες τις σχετικές κατηγορίες, είναι όμως ο πλέον αποδεκτός (ο λιγότερο αντιφατικός). Η κοινή ονομασία προέρ-

ΕΙΚΟΝΑ 213

Διάφοροι τύποι εξωκρινών αδένων.



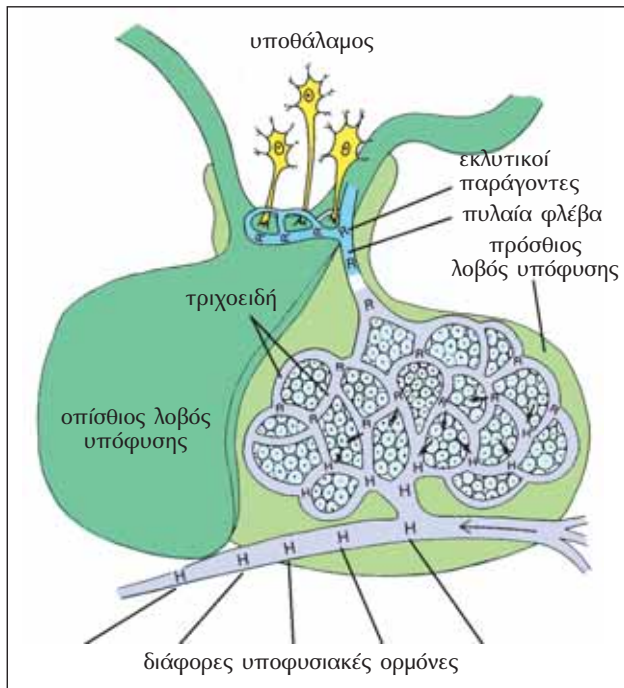
χεται απλώς από το γεγονός ότι αυτοί γεμίζουν τα «κενά» μεταξύ των άλλων ιστών και τους «συνδέουν» μεταξύ τους. Οι συνδετικοί ιστοί απαντούν σε όλα τα μέρη του σώματος και αποτελούν τη σημαντικότερη (από ποσοτικής άποψης) ομάδα ιστών. Οι κυριότερες λειτουργίες των συνδετικών ιστών είναι η **σύνδεση** διαφόρων τμημάτων και οργάνων του σώματος μεταξύ τους (π.χ. τα μυϊκά κύτταρα ενός μυός συγκρατούνται μέσα στη μάζα του μυός με συνδετικό ιστό), η **στήριξη** πολλών μαλακών μερών (π.χ. το έντερο «κρέμεται» μέσα στην κοιλιακή κοιλότητα από φύλλο συνδετικού ιστού, το περιτόναιο), η **άμυνα** (π.χ. λεμ-

φοκύτταρα, μακροφάγα) και η **διατροφή** (αίμα) του σώματος. Γενικό ιστολογικό χαρακτηριστικό των συνδετικών ιστών είναι η αφθονία της μεσοκυττάριας ουσίας (εξαίρεση αποτελεί ο λιπώδης ιστός) και η ποικιλομορφία των κυττάρων.

Τα γνωστότερα κύτταρα των συνδετικών ιστών είναι τα εξής: **Ινοβλάστες** (fibroblasts, ινοκύτταρα), **χονδροβλάστες** (chondroblasts, χονδροκύτταρα), **οστεοβλάστες** (osteoblasts, οστεοκύτταρα), **οστεοκλάστες** (osteoclasts), **λιποκύτταρα** (fat cells ή adipose tissue cells), **μαστοκύτταρα** (mast cells, σιτευτικά κύτταρα), **μεσοθηλιακά** (mesothelial), **ενδοθηλιακά** (endothelial), **λευκά αιμοσφαίρια** (white blood cells), **ερυθρά αιμοσφαίρια** (red blood cells, erythrocytes), **μεγακαρυοκύτταρα** (megacaryocytes), **λεμφοκύτταρα** (lymphocytes), **μακροφάγα** (macrophages), **περικύτταρα**. Στην **εικόνα 215** εμφανίζονται τα σημαντικότερα κύτταρα των συνδετικών ιστών.

Οι δύο κεντρικές ομάδες (που ευρίσκονται μέσα σε κύκλους) δείχνουν τα προγονικά κύτταρα, από τα οποία δημιουργούνται με διαφοροποίηση όλα τα υπόλοιπα. Τα μεσοθηλιακά και τα ενδοθηλιακά (που κλείνονται μέσα σε παραλληλόγραμμο) κατατάσσονται (από πολλούς ιστολόγους) στους επιθηλιακούς ιστούς.

Η **εικόνα 216** δείχνει τμήμα χαλαρού συνδετικού ιστού όπου διακρίνονται κολλαγόνες και ελαστικές ίνες. Οι κολλαγόνες είναι πολύ περισσότερες, παχιές, καμπυλόμορφες (κυματοειδείς) και συνίστανται από δέσμες λεπτότερων, παράλληλων ινιδίων της πρωτεΐνης κολλαγόνο. Διατάσσονται προς συγκεκριμένες κατευθύνσεις, έχουν μικρή ελαστικότητα και μεγάλη αντίσταση σε εφελκυσμό. Οι ελαστικές ίνες είναι λεπτότερες από τις κολλαγόνες, λιγότερες, βάφονται εντονότερα, διακλαδίζονται, έχουν μεγάλη ελαστικότητα, αποτελούνται από την πρωτεΐνη ελαστίνη, αφθονούν δε σε περιοχές οι οποίες υφίστανται συχνά παραμορφώσεις (π.χ. τοίχωμα αρτηριών). Οι δι-



ΕΙΚΟΝΑ 214

Υπόφυση: υποθαλαμοϋπόφυσιακή κυκλοφορία, απελευθέρωση των ορμονών (H). R=εκλυτικοί παράγοντες.