

مجموعه تکوین جانوری شامل دروس بافت‌شناسی و جنین‌شناسی می‌باشد. بافت‌شناسی که به صورت جدا در خدمت دانشجویان و داوطلبان گرامی قرار گرفته است و در این جزوه فقط به مباحث مهم درس جنین‌شناسی پرداخته شده‌است. مجموعه تکوین جانوری یکی از دروس مهم در کنکور کارشناسی ارشد زیست‌شناسی علوم جانوری می‌باشد و چون در گرایش زیست‌شناسی سلولی-تکوینی، این درس دارای ضریب 4 می‌باشد، لذا پاسخ دادن به تست‌های این درس می‌تواند داوطلبان را در کسب رتبه عالی یاری کند.

در این جزوه سعی شده است مطالب کتب جنین‌شناسی دکتر کاظم پریور و جلد 1 و 2 زیست‌شناسی تکوینی اسکات گیلبرت، به صورت خلاصه، منسجم و مفید جمع‌آوری شود. با توجه به زمان محدود داوطلبان در مطالعه، جمع‌آوری و خلاصه‌نویسی این کتب حجیم، این جزوه می‌تواند کمک شایان و تضمینی برایشان باشد. مباحث مهم به صورت موردی در قالب جدول، گنجانده شده است.

علاوه بر داوطلبان کنکور ارشد، دانشجویان دوره کارشناسی نیز می‌توانند از این جزوه جنین‌شناسی استفاده کنند.

رتبه برترها

فهرست مطالب

1. کالبدشناسی تکوینی و ارتباطات بین سلولی
2. تعهد سلولی و تخصصی شدن
3. لقاح
4. سلسله مراحل رشد و نمو جنینی و اصطلاحات مورد استفاده در جنین شناسی
5. تکوین ابتدایی در توتیای دریایی
6. تکوین ابتدایی در آمفیوکسوس و دروزوفیلا
7. تکوین ابتدایی در دوزیستان
8. تکوین ابتدایی در پرندگان
9. تکوین ابتدایی در پستانداران
10. اکتودرم (دستگاه عصبی مرکزی، اپیدرم و سلول‌های تاج عصبی)
11. مزودرم
12. تکوین اندام‌های حرکتی در چهارپایان
13. اندودرم
14. افسانه دودمان زایا

فصل 1

کالبدشناسی تکوینی و ارتباطات بین سلولی

موجودات زنده توسط تغییرات مستمر تکوینی که با ایجاد سلول تخم یا زیگوت همراه است، تشکیل می‌شوند. علم مطالعه تکوین جانوران، جنین‌شناسی است که مطالعه بین مراحل لقاح تا تولد است. البته تکوین به این مراحل محدود نمی‌شود و پدیده‌هایی همچون ترمیم و دگردیسی بعد از تولد نیز جزو مراحل تکوینی به حساب می‌آیند. تفاوت در الگوهای جنین‌شناسی موجب تفاوت در فرایندهای اصلی همچون لقاح، تسهیم، بلاستولاسیون، گاسترولاسیون، اندام‌زایی، دگردیسی (در برخی موجودات) و گامت‌زایی می‌شود.

جنین، واسطه ژنوتیپ و فنوتیپ است. علم زیست‌شناسی تکوینی نیز بیشتر به پیدایش و تشکیل موجودات زنده می‌پردازد. شاخه‌های گوناگون جنین‌شناسی و زیست‌شناسی تکوینی عبارتند از: جنین‌شناسی توصیفی، تجربی، مقایسه‌ای، کاربردی، تحلیلی، ناهنجاری‌شناسی، جنین‌شناسی فیزیولوژیک، جنین‌شناسی انسان و پزشکی، جنین‌شناسی مولکولی، زیست‌شناسی تکوینی، ژنتیک تکوینی و زیست‌شناسی سلول‌های بنیادی. از مسائل مورد بررسی در علم تکوین، تمایز، ریخت‌شناسی، رشد، تولیدمثل، تکامل و اختلاط محیطی است. تمایز عبارت است از تغییر وضعیت سلول یا مجموعه‌ای از سلول‌ها جهت ایجاد سلول‌های متفاوت از نظر فیزیولوژیک و مورفولوژیک است.

نظریه‌های اپی‌ژنز و پیش‌تشکیلی

طبق **نظریه اپی‌ژنز**، اندام‌های جنین به صورت از نو و از سر خط (*de novo*) تشکیل می‌شود بدین صورت که ساختارهای جنینی از بافت‌هایی نمو می‌یابند که همانند آن در موجود بالغ وجود ندارد. طبق **نظریه پیش‌تشکیلی**، اندام‌ها از همان ابتدا به صورت کوچک (مینیاتور) درون تخم وجود دارد و موجود زنده ساخته نمی‌شود بلکه از هم باز می‌شود. طبق نظریه پیش‌تشکیلی، ساختارهای جنینی فقط رشد می‌کنند و نیازمند شکل‌گیری جدید نیستند.

طبق نظریه تبار نژادی (racial descent)، نظریه‌ای مابین دو نظریه قبلی است و طبق آن یک نیروی سازماندهی شده به نام نیروی تکوینی، که از خصوصیات خود موجود زنده است و از طریق سلول‌های زایا به ارث برده می‌شود، وجود دارد. تکوین توسط این نیروی از پیش تعیین شده‌ای که در بدن جنین است، به ارث می‌رسد.

لایه‌های زاینده اولیه و اندام‌های ابتدایی

با مطالعات انجام شده روی جنین جوجه، به سه لایه مجزا که هر کدام یک سری سلول‌های تمایز یافته خاصی را ایجاد می‌کنند، پی بردند.

این سه لایه عبارتند از اکتودرم، مزودرم، اندودرم است. اکتودرم، لایه لایه بیرونی جنین است که به دو بخش اپی‌درم و اکتودرم عصبی تقسیم می‌شوند. مزودرم، لایه میانی است که از آن ساختارهای خونی، قلبی، عضله، استخوان، غدد جنسی و بافت‌های پیوندی تشکیل می‌شوند. اندودرم، درونی‌ترین لایه است که منشاء دستگاه گوارش و غدد ضمیمه آن است.

این سه نوع ساختار در جانوران تریپلوبلاستیک (3 لایه‌ای) یافت می‌شود، اما برخی جانوران مانند شانه‌داران و اسفنج‌ها دیپلوبلاستیک (2 لایه‌ای) هستند و فاقد مزودرم واقعی هستند.

دانشمندی به نام pander، نشان داد که لایه‌های زاینده به طور مستقل از هم نمی‌توانند سلول‌های خاص خود را بسازند و باید با یکدیگر برهمکنش داشته باشد به طور اصطلاح از طریق القای هم، عمل می‌کنند.

چهار اصل von baer

وون بر، به یک بخش به نام نوتوکورد از مزودرم پشتی پی برد که نیمه راست و چپ جنین را از هم جدا کند، همچنین نوتوکورد می‌تواند اکتودرم پوشاننده خود را برای ایجاد صفحه عصبی القا کند. طبق نظر این شخص، جنین تمام مهره‌داران، همگی یک ساختار ابتدایی مشابه دارند و بر این اساس، 4 قانون را تعریف کرد:

1. صفات عمومی یک گروه بزرگ جانوری قبل از صفات اختصاصی گروه کوچکتر، در طی تکوین جنینی ظاهر می‌شود. تمام مهره‌داران در حال نمو، کمی پس از گاسترولاسیون، بسیار شبیه هم هستند و تنها در مراحل بعدی تکوین به صورت اشکال‌های متنوع راسته، رده و گونه از هم متمایز می‌شوند. به طور مثال، همه جنین‌های مهره‌داران، قوس‌های آبششی، نوتوکورد، طناب عصبی و کلیه ابتدایی دارند.
2. ویژگی‌های با عمومیت کمتر از ویژگی‌های عمومی‌تر منشاء می‌گیرند و در نهایت ویژگی‌های اختصاصی‌تر آشکار می‌شوند. به طور مثال، همه مهره‌داران در ابتدا یک نوع پوست دارند و در مراحل بعدی، در بین

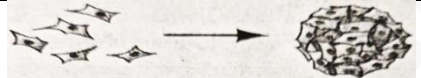
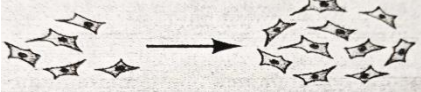
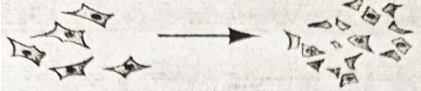
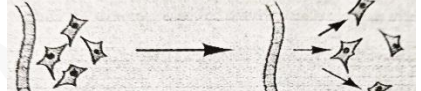
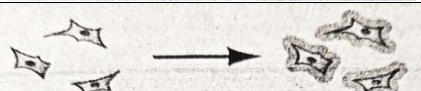
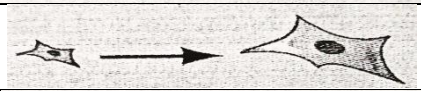

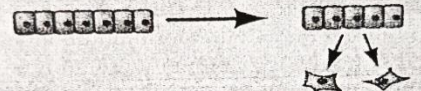
مهرداران مختلف به شکل فلس، ناخن و مو و چنگال نمو می‌یابد. یا اندام حرکتی در تمام مهرداران مشابه است و بعدها تفاوت بین بال، پا و بازو مشخص می‌شود.

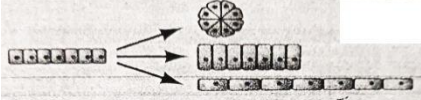
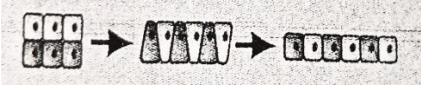
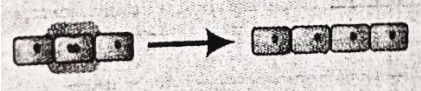


3. جنین یک گونه به جای گذر از مراحل بلوغ جانوران پست‌تر، از آنها فاصله می‌گیرند. به طور مثال، شکاف احشایی جنین پرندگان و پستانداران با شکاف آبششی یک ماهی بالغ متفاوت است اما در عوض به شکاف‌های احشایی جنین ماهی شبیه است.

4. جنین ابتدایی یک جانور عالی‌تر، هرگز مشابه یک جانور پست‌تر نیستند بلکه مشابه جنین ابتدایی آن جانور پست است. مثلاً جنین انسان در مراحل ابتدایی تکوین دارای خصوصیات مشترک با جنین پرنده و ماهی است اما بعداً مراحل تکوینی فرق کرده و جنین پستانداران از سایر مهرداران، متمایز می‌شود.

Von baer، دریافت که الگوی مشترکی در تکوین تمام مهرداران وجود دارد بدین شکل که از هر سه لایه زاینده، اندام‌های یکسانی ایجاد می‌شود؛ خواه آن موجود ماهی باشد یا قورباغه با جوجه.

سلول‌های جنینی همیشه در یک مکان ثابت باقی نمی‌مانند. در جنین دو نوع سلول وجود دارد: سلول اپیتلیالی و سلول مزانشیمی. سلول اپیتلیالی به شکل صفحه‌ای در کنار هم محکم قرار گرفته‌اند و سلول‌های مزانشیمی از هم جدا و به شکل واحدهای مستقلی عمل می‌کنند. فرایندهای ریختزایی انجام شده در این دو نوع سلول:

مثال	مورفولوژی	عمل	فرایند
مزانشیم غضروفی		مزانشیم، اپیتلیوم می‌شود.	متراکم شدن
مزانشیم جوانه حرکتی		میتوز، تعداد سلول‌های زیادی را ایجاد می‌کند(هایپرپلازی)	تقسیم سلولی
مزانشیم مابین انگشتان		سلول‌ها می‌میرند	مرگ سلولی
مزانشیم قلبی		سلول‌ها در زمان و مکان خاصی حرکت می‌کنند.	مهاجرت
مزانشیم غضروفی		سنتز و برداشت لایه خارج سلولی	ترشح و تجزیه ماتریکس
سلول چربی		سلول‌ها بزرگ‌تر می‌شوند(هایپرتروفی)	رشد
تجزیه مجرای مولر		اپی‌تلیوم، مزانشیم می‌شود(کل ساختار)	پراکنده شدن
هیپوبلاست جوجه		اپی‌تلیوم، مزانشیم می‌شود(بخشی از ساختار)	دولایه‌ای شدن

نورولاسیون		سلول‌ها به هم متصل باقی مانده در حالیکه مورفولوژی تغییر می‌کند.	رشد و تغییر شکل
گاسترولاسیون مهره‌داران		ردیف‌هایی از سلول‌های اپی‌تلیال برای ایجاد ردیف‌های کمتر، مهاجرت می‌کنند.	مهاجرت سلولی (آمیختن)
گاسترولاسیون مهره‌داران		میتوز در ردیف یا ستون	تقسیم سلولی
تشکیل اندام مهره‌داران		سنتز و برداشت ماتریکس خارج سلولی	ترشح و تجزیه ماتریکس
اکتودرم جوجه		ایجاد لبه‌های آزاد	مهاجرت

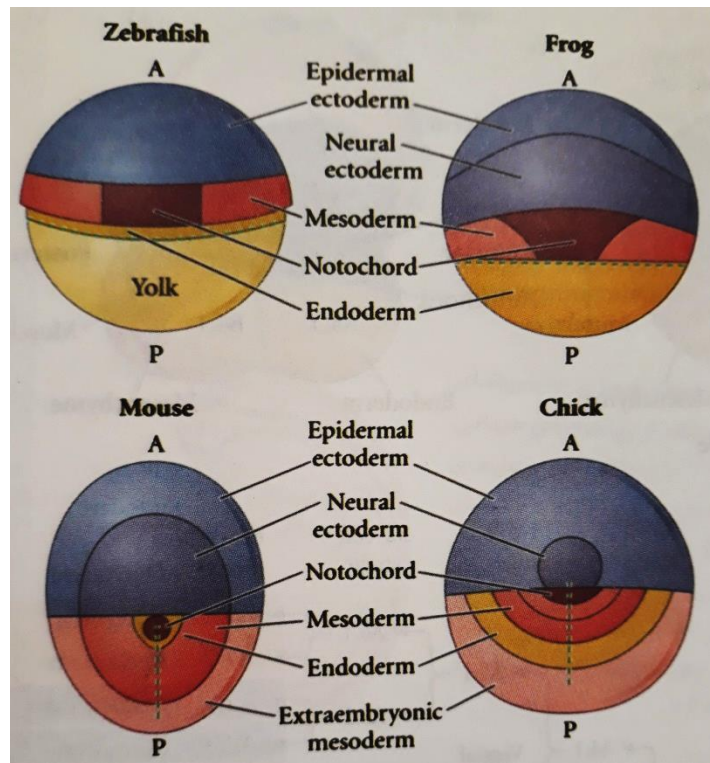
به طور کلی، همه این فرایندها توسط تغییر آرایش‌های سلولی از جمله، جهت و تعداد تقسیمات سلولی، تغییر شکل سلولی، حرکات سلولی، رشد سلولی، مرگ سلولی و تغییرات در ترکیبات غشاء یا ترشحات سلولی انجام می‌پذیرد.

نقشه سرنوشت (Fate map)

هر سلولی، دودمان یا رده سلولی خاص خود را دارد که در نهایت به یک سمت خاصی کشیده شده و ساختارهای خاصی از بدن جنین را تشکیل می‌دهند. به طور مثال سلول‌های زایا به غده جنسی در حال تکوین حرکت می‌کنند یا سلول‌های ستیغ عصبی به مکان‌های مختلف مخصوص به خود کشیده می‌شوند.

یکی از مباحث جنین‌شناسی تجربی، نقشه سرنوشت می‌باشد یعنی سلول یا گروه‌های سلولی را توسط نشانه‌گذاری دنبال می‌کنند تا ساختارهای حاصله از آنها را بدست آورند و دریابند که سلول‌ها کدام ناحیه از بدن جنین را ایجاد می‌کنند. با روی هم گذاشتن اطلاعات حاصله، می‌توانند نقشه سرنوشت را ترسیم کنند.

نقشه سرنوشت موش و زبرافیش در مراحل
ابتدایی گاسترولاسیون



نقشه‌های سرنوشت را میتوان از طرق زیریدست آورد:

1. **مشاهده مستقیم جنین زنده:** این روش برای جنین‌هایی که دارای تعداد سلولی کمی هستند که سیتوپلاسم بلاستومرهای اولیه شان نیز دارای رنگ‌های مختلفی است، مناسب است. به طور مثال با مطالعه جنین نوعی تونیکات به نام *styela partita*، پی بردند که سلول‌های تشکیل دهنده عضلاتشان رنگ زردی دارند که این رنگ در سیتوپلاسم بلاستومر شماره B4.1 آنها نیز دیده می‌شود. با آزمایش حذف بلاستومر B4.1، لارو بدون عضله تشکیل شد.
2. **نشانه‌گذاری با رنگ‌ها:** برای جنین‌هایی که سلول‌های با رنگهای مختلفی ندارند، این نوع روش میتواند مناسب باشد. دانشمندی، با درست کردن رنگ مخلوط شده با آگار و پخش کردن آن روی جنین قورباغه توانست حرکات سلول‌های رنگ‌آمیزی شده ی جنین را دنبال کند. اما مشکلی که در کار کردن با رنگ‌های حیاتی است، رقیق شدن رنگ در طی تقسیم‌های سلولی است؛ برای حل این مشکل از **رنگ-های فلوروسانت و رادیواکتیو** است. به عنوان مثال دکستران کونژوگه شده با فلوروسین، در زیر نور ماوراءبنفش در طی تقسیمات سلولی، تغییری نمی‌کند.
3. **نشانه‌گذاری ژنتیکی:** یکی از راههای نشانه‌گذاری دائمی می‌باشد که اساس آن محتوای ژنتیکی متفاوت سلول‌ها است. منگولد و اسپمان کسانی بودند که با بوجود آوردن جنین‌های کایمر، این نشانه‌گذاری را انجام دهند. یکی از این جنین‌ها، جنین‌های کایمری بود که در آن بخشی از سلول‌های بلدرچین به جنین جوجه پیوند زده شده‌اند. ابتدا به تفاوت‌های این دو جانور بپردازیم از جمله اینکه، هسته سلول بلدرچین DNA متراکمی دارد که حول هستک متمرکز است و دیگر اینکه آنتی‌ژن‌های اختصاصی

سلول‌های بلدرچین از سلول‌های جوجه، مجزا است. پس با توجه به این تفاوت‌ها، میتوان با پیوند سلول‌های بلدرچین به جنین جوجه، دودمان سلولی را دنبال کرد. با جایگزین کردن ناحیه خاصی از بدن جنین جوجه توسط سلول‌های همان ناحیه از یک جنین بلدرچین هم سن، و با استفاده از آنتی-بادی متفاوت جنین بلدرچین، می‌توانند سلول‌های مشتق شده از آن ناحیه جنین بلدرچین را تشخیص دهند.

سلول‌های تاج عصبی، نوار سلولی موقتی هستند که لوله عصبی را به اپی‌درم متصل می‌کنند، زمانی که بافت حاوی تاج عصبی را از نژادی از جوجه‌های حاوی رنگدانه جدا کردند و به مکان مشابهی از جنین فاقد رنگدانه پیوند زدند، مشاهده کردند که سلول‌های رنگدانه‌دار مهاجر وارد اپی‌درم و پر می‌شوند. با روش مشابه به نتیجه دیگری نیز رسیدند؛ اینکه، رنگدانه‌های اپی‌درمی سطح بدن جنین از سلول‌های تاج عصبی بوجود می‌آیند در حالیکه رنگدانه شبکیه از خود شبکیه ایجاد می‌شوند.

هومولوژی‌های جنینی

ساختارهای هومولوژی، ساختارهایی هستند که دارای نیای مشترکی هستند، به عنوان مثال، دست انسان و بال پرنده هومولوگ هم محسوب می‌شوند.

ساختارهای آنالوژی، ساختارهایی هستند بیشتر تشابه عملکردی دارند تا تشابه اجدادی. مثلاً بال پرنده با بال حشره، جد مشترک ندارند اما تشابه عملکردی دارند.

ارتباط بین سلولی در تکوین

سلول‌های جنینی در اجزای غشای سلولی خود تفاوت‌هایی دارند که به واسطه این تفاوت‌ها، تفاوت عملکردی دارند؛ این عوامل غشایی، مولکول‌هایی هستند که سلول‌های جنینی توسط آنها به یکدیگر متصل شده و به مقصد خود مهاجرت و یک سری آبشارهای بیان ژنی در سلول‌های مجاور را به راه می‌اندازند تا اندام‌های متفاوتی را ایجاد کنند. بنابراین هر سلولی باید دارای ارتباط سلولی با اطراف خود و اطلاعات حاصله از هسته خود را داشته باشد.

سه نوع رفتاری که سلول‌ها بواسطه آنها باهم در ارتباط‌اند عبارتند از: **چسبندگی سلولی - مهاجرت سلولی -**

مسیرهای پیام‌رسانی

✓ چسبندگی سلولی

هر سلول دارای ترکیب متفاوتی از پروتئین‌ها جهت شکل‌دهی بافت و اندام‌های متفاوتی هستند. در یک آزمایشی، بافت‌های بدن یک دوزیست که حاوی سه لایه زایای جنینی بود را توسط یک محلول نمکی از هم

جدا کردند به صورتیکه از این عمل، سلول‌های منفردی تشکیل می‌شود. در صورت pH مناسب، سلول‌ها به هم متصل و تجمعات سلولی را ایجاد می‌کنند؛ نتایج حاصله از این آزمایش سه نتیجه کلی را بدست داد:

1. بعد از تجمع مجدد سلول‌ها، هر نوع سلول در مکان خاص خود قرار می‌گیرد به شکلی که سلول‌های مربوط به اپی‌درم (اکتودرم) در حاشیه بیرونی و سلول‌های مربوط به مزودرم در قسمت درون قرار می‌گیرند.

2. موقعیت نهایی سلول‌هایی که دوباره دور هم جمع می‌شوند، نشان دهنده موقعیت جنینی آنهاست. به طوریکه اندودرم روده به قسمت درونی کشیده می‌شود و از بیرون توسط مزودرم و اکتودرم پوشیده می‌شود. و یا سلول‌های مزودرم محوری (نوتوکورد) در بین لایه اپیدرمی خارجی و بافت‌های عصبی مرکزی قرار می‌گیرند.

موضوعی که در مورد چسبندگی سلول‌ها مطرح است، تمایل انتخابی سلول‌ها است. بعد از تجمع مجدد، سلول‌های هر سه لایه نسبت به سلول‌های هم لایه خود تمایل مثبت دارند به طوریکه سلول‌های اکتودرمی در خارج، مزودرمی در وسط و اندودرمی در قسمت داخلی قرار می‌گیرند. همچنین لایه‌ها نیز نسبت به هم تمایل انتخابی منفی و مثبت دارند. مثلاً سطح داخلی اکتودرم، تمایل مثبت به سلول‌های مزودرم و تمایل منفی به سلول‌های اندودرمی دارند.

3. تمایلات انتخابی سلول‌ها در حین تکوین و در طول زمان تغییر می‌کنند. به طور مثال، سلول‌های تاج عصبی که در ابتدا تمایل به لوله عصبی دارند و در نزدیک آن هستند در طول تکوین، تمایل انتخابی شان تغییر یافته و به سمت ناحیه‌های هدف خود مهاجرت می‌کنند.

نکته: سلول‌هایی که چسبندگی سطحی بیشتری دارند در مقایسه با سلول‌هایی که کشش سطحی کمتری دارند، به سمت مرکز مهاجرت می‌کنند.

کادهرین‌ها و چسبندگی سلولی

کادهرین‌ها انواعی از مولکول‌های چسبندگی سلولی وابسته به کلسیم هستند که در حفظ و نگهداری ارتباطات بین سلولی، جداسازی انواع سلولی و شکل‌دهی سلولی اثر دارند. جهت تشکیل بافت، سلول‌های اپیتلیالی باید در کنار هم قرار بگیرند که این عمل توسط کمپلکس چسبندگی کادهرین - کاتنین - اکترین تسهیل می‌شود به طوریکه با استفاده از آنتی‌بادی‌های ضد کادهرین می‌توان سلول‌های بافتی را از هم جدا کرد. مولکول‌های کادهرین در قسمت خارج سلولی با هم اتصال هموفیلیک دارند و توسط کاتنین به اکترین داخل سلولی متصل می‌شوند.

در جنین مهره‌داران، انواع مختلفی از کادهرین‌ها شناسایی شده است از جمله: **E کادهرین در مراحل اولیه تکوین جنین پستانداران و در مرحله تخم، P کادهرین در جفت، N کادهرین در سیستم عصبی، R کادهرین در شبکه و B کادهرین در بیشتر ساختارهای عصبی.** بنابراین با توجه به انواع مختلف کادهرین-ها، به طور مثال لوله عصبی که N کادهرین را بیان می‌کند از اپیدرم که N کادهرین را بیان نمی‌کند، جدا می‌شود.

نکته: تفاوت در کشش سطحی و تمایل سلول‌ها در اتصال به یکدیگر به نیروی برهمکنش کادهرین‌ها بستگی دارد؛ و سلول‌هایی که کادهرین بیشتری بیان می‌کنند و چسبندگی سطحی بیشتری دارند در قسمت درونی‌تر قرار می‌گیرند.

نکته: تعداد و نوع کادهرین‌های بیان شده در نوع اتصالات سلولی و تشکیل بافت مهم هستند.

علاوه بر تعداد و نوع، زمان وقایع خاص تکوینی نیز وابسته به بیان کادهرین‌ها است، مثلاً N کادهرین در سلول‌های مزانشیمی پاهای جنین جوجه‌ی در حال تکوین درست قبل از متراکم شدن و شکل‌گیری گره‌های غضروفی بیان می‌شوند اما در حین فرایند متراکم شدن یا بعد از آن دیده نمی‌شود.

مثال دیگری از اهمیت چسبندگی سلولی وابسته به کادهرین‌ها، در هنگام لانه‌گزینی جنین در دیواره رحم است به طوریکه سلول‌های تروفوبلاستی که مسئول چسبیدن به رحم هستند دارای کادهرین‌های مشابه رحمی بوده و دارای E و P کادهرین هستند.

مهاجرت سلولی

مهاجرت هم در سلول‌های اپیتلیالی و هم سلول‌های مهاجر صورت می‌گیرد. در نوع سلول‌های اپیتلیالی، نیروی حرکتی لازم برای مهاجرت توسط سلول‌های موجود در لبه‌ی صفحه‌ی تامین می‌شود و سلول‌های دیگر به شکل غیرفعال به دنبال آنها کشیده می‌شوند. در مورد سلول‌های مزانشیمی نیز هر سلول به طور مجزا این نیروی حرکتی را دارند.

مراحل اصلی مهاجرت سلولی

- (1) **قطبی شدن:** سیگنال‌هایی از طرف پروتئین‌های کموتاکتیک و پیام‌هایی از ماده زمینه‌ای برون سلولی، قسمت جلو و عقب سلول را برای مهاجرت مشخص می‌کند.
- (2) **بیرون‌زدگی لبه‌ی پیشروی سلول،** که این نیروی مکانیکی از پلیمریزه شدن میکروفیلان‌های اکتین تامین می‌شود.
- (3) **چسبیدن سلول به ماده زمینه‌ای برون سلولی موجود در مسیر حرکت.** مولکول‌های دخیل در این فرایند، پروتئین‌های اینتگرین هستند.

4) رهاسازی چسبندگی در بخش عقبی سلول به منظور مهاجرت سلول به جلو. پروتئازها، این چسبندگی را از بین میبرند.

پیام‌رسانی سلولی

القاء و شایستگی

برای تشکیل بافت یا اندامی در بدن جنین، برهمکنش یا القائاتی بین سلول‌ها باید صورت گیرد. این القاها می‌تواند به شکل پیام‌هایی از سلولی به سلول دیگر منتقل شود. آرایش منظم بافتی بر عملکرد مناسب بافتی تاثیر دارد که این هماهنگی‌ها توسط گروهی از سلول‌ها شکل می‌گیرد که رفتار سایر سلول‌های مجاور خود را تغییر می‌دهند این تغییرات ممکن است تغییر در شکل، سرعت میتوز یا سرنوشت آن سلول‌ها باشد. به این هماهنگی بین سلول‌ها و بافت‌ها با منشاء و خصوصیات متفاوت، القاء یا induction گویند. بافت یا سلولی که این پیام‌ها را جهت تغییر رفتار سلول دیگر تولید می‌کند به نام القاگر است و بافت یا سلولی که تحت القا قرار می‌گیرد به نام جزء پاسخ دهنده است. این پیام‌های ارسالی از جزء القاگر جزو عوامل پاراکرین هستند که می‌توانند مسافتی را طی کنند.

نکته: سلول‌های بافت پاسخ دهنده هم باید پروتئین گیرنده عامل القاکننده را داشته باشد و هم توانایی پاسخ گویی به آن پیام را داشته باشند؛ که به این توانایی پاسخ به یک پیام القایی خاص، شایستگی یا competence گویند.

به طور مثال، وزیکول بینایی به عنوان یک جزء القاگر اکتودرم سری (پاسخ دهنده) را برای ایجاد عدسی، القا می‌کند. با عمل القای متقابل، عدسی نیز، وزیکول بینایی را برای تشکیل جام بینایی القا می‌کند. جام بینایی به دو لایه رنگدانه‌دار و عصبی شبکه تبدیل می‌شود.

نکته: در این القائات متقابل، یک ساختار برای اینکه بتواند عملکرد القایی داشته باشد، لازم نیست که به طور کامل تمایز یافته باشد. مثلا وزیکول بینایی قبل از آنکه به شبکه تمایز یابد، پلاکود عدسی را القا میکند.

انواع برهمکنش‌های القایی

1) برهمکنش اجباری یا دستوری یا آموزش دهنده (instructive interaction)

حتما باید یک پیام القایی به بافت پاسخ دهنده برسد تا بتواند به هدف خود تمایز یابد. بنابراین، سلول پاسخ دهنده بدون سلول القاگر، قابلیت تمایز در مسیر ویژه خود را ندارد. مثال: رشد و نمو لوله عصبی در مهره‌داران - القای اکتودرم سری توسط وزیکول بینایی

2) برهمکنش اختیاری یا اجازه دهنده (permissive interaction)

در این نوع برهمکنش، بافت پاسخ دهنده از قبل تخصص یافته و تنها به محیطی نیاز دارد که امکان بروز این تخصص یافتگی را به آن بدهد. به طور مثال فیبرونکتین و لامینین، بستر را برای تمایز بافتی فراهم می-کنند. مثال: تکوین لوزالمعده- اندام حرکتی و پوستی

در ابتدای تکوین هر بافتی، اول القای اجباری رخ میدهد سپس القای اختیاری برای تکمیل تمایز بافتی صورت می‌گیرد.

برهمکنش‌های اپیتلیالی- مزانشیمی

همانطور که قبلاً اشاره شده است، سلول‌های اپیتلیالی به شکل صفحه یا لوله‌ای متصل به هم هستند اما سلول‌های مزانشیمی، سلول‌های مهاجر آزاد غیر متصل هستند. همه اندام‌ها از یک اپیتلیوم و یک مزانشیم وابسته به آن تشکیل شده‌اند بنابراین برهمکنش‌های اپیتلیالی- مزانشیمی از مهم‌ترین فرایندها هستند.

ویژگی موضعی پدیده القاء

مثال بارز برای فهم این ویژگی، القای بین اپیدرم بیرونی جوجه و درم درونی آن است. (اپیدرم یک بافت اپیتلیالی و درم یک بافت مزانشیمی است). اپیدرم بیرونی به شکل موضعی، توسط ترشح عواملی موجب متراکم شدن درم جهت تشکیل ضمام پوستی می‌شود و در سمت مقابل، درم با ترشح عواملی بر اپیدرم تاثیر گذاشته و موجب ایجاد ضمام پره‌ای بزرگ بال، پره‌ای ظریف ران، فلس و ناخن می‌شود.

ویژگی ژنتیکی پدیده القا

محققان طی یک آزمایشی، توانستند این پدیده را توجیه کنند. در طول این آزمایش، قسمتی از اکتودرم کناری گاسترولاهی ابتدایی قورباغه را به ناحیه ای از گاسترولاهی سمندر که ساختارهای دهانی را ایجاد می-کند، پیوند زدند و مشاهده کردند ناحیه دهانی ایجاد شده در جنین سمندر شبیه ساختاردهانی قورباغه است.

گذر اپیتلیالی- مزانشیمی یا EMT (Epithelial- Mesenchymal Transition)

عوامل پاراکرینی موجب تغییراتی در سلول‌های اپیتلیالی می‌شوند بدین صورت که **سبب کاهش بیان کادهرین‌ها، ره‌ایش اتصال با لامینین تیغه پایه و بازآرایی مجدد اکتین اسکلت سلولی** می‌شوند و باعث می‌شود که سلول‌ها از حالت اپیتلیالی به حالت مزانشیم تغییر حالت دهند. مثال‌هایی از این مورد عبارتند از: 1) تشکیل سلول‌های ستیغ عصبی از پشتی‌ترین ناحیه لوله عصبی. 2) تشکیل سلول‌های پیش‌ساز مهره از

سومیت‌ها که در طی آن، این سلول‌ها از سومیت‌ها جدا شده و به اطراف طناب نخاعی در حال نمو مهاجرت می‌کنند.

عوامل پاراکرین: مولکول‌های القاگر

عوامل القایی به طور خلاصه شامل 4 نوع پاراکرین، جاکستاکرین، اتوکرین و اندوکرین است.

پاراکرین یا عامل القاکننده: پروتئین‌های ساخته شده توسط یک سلول در فواصل کوتاه منتشر شده و سلول‌های مجاور را القا می‌کند.

اتوکرین: به عامل پاراکرین منتشره از خود پاسخ می‌دهد. مانند سلول‌های سیتوتروفوبلاستی که به عامل رشد مشتق از پلاکت نترشحه از خود پاسخ می‌دهد.

اندوکرین: هورمون‌ها برای القای اثر خود در خون حرکت می‌کند.

جاکستاکرین: پروتئین‌های غشایی یک سلول با گیرنده‌های پروتئینی واقع بر سطح سلول مجاور برهمکنش می‌کنند.

آبشارهای انتقال پیام یا مسیرهای پیام‌رسانی

این عوامل جزو عوامل پاراکرینی هستند که اثر القایی خود را بر بسیاری از اندام‌ها اعمال می‌کنند و به طور کلی بیشتر فرایندهای بدنی هم در دوران تکوینی و هم در دوران زندگی تحت تاثیر مسیرهای سیگنالینگ می‌باشد. عوامل پاراکرینی بر اساس ساختارشان و تنوع آبشارهای بیان ژنی که به راه می‌اندازند، به چند خانواده تقسیم می‌شوند: 1) خانواده عامل رشد فیبروبلاستی (FGF)، 2) خانواده (Hedgehog)، 3) خانواده Wnt یا Wingless، 4) خانواده $TGF-\beta$ ، 5) پروتئین‌های ریختزای استخوان یا BMP، 6) Vg1

ماده زمینه‌ای برون سلولی

ماده زمینه‌ای شاما اجزای غیر محلول و غیر سلولی است که در فواصل بین سلولی قرار می‌گیرد.

چسبندگی سلولی، مهاجرت سلولی و تشکیل صفحات و مجراهای اپیتلیالی همه به توانایی سلول‌ها در ایجاد اتصال با ماده زمینه‌ای برون سلولی بستگی دارد.

ماده زمینه‌ای خارج سلولی، دارای کلاژن، پروتئوگلیکان، گلیکوپروتئین‌هایی همچون فیبرونکتین و لامینین و گلیکوزآمینوگلیکان‌ها هستند.

✓ فیبرونکتین، باعث ارتباط سلول‌ها با یکدیگر و با سایر مواد موجود در بستر مثل کلاژن می‌شود.

کلیه حقوق مادی و معنوی این اثر متعلق به سایت رتبه برترها میباشد و هر نوع کپی برداری شرعا و قانونن مجاز نمیباشد

✓ نکته: **فیبرونکتین در مهاجرت و چسبندگی سلولی نقش مهمی دارد.** در مهاجرت نقش دارد چون سلول-ها در مسیرهایی که حرکت می‌کنند، به فیبرونکتین متصل و جدا می‌شوند. این مسیرهای فیبرونکتینی، سلول‌های زایا را به سمت غدد جنسی و سلول‌های قلبی را به سمت محور میانی بدن چنین هدایت می‌کنند.

✓ لامینین و کلاژن نوع IV از اجزای تیغه پایه بوده که این تیغه پایه، در اطراف سلول‌های اپیتلیال هستند. لامینین و فیبرونکتین، در تشکیل ماده زمینه‌ای برون سلولی، اتصال، رشد سلولی، تغییر شکل و مهاجرت سلولی نقش دارند.

نکته: ماده زمینه‌ای برون سلولی با ارسال پیام‌هایی به داخل هسته، سبب بیان‌های ژنی می‌شود.

اینترگرین‌ها

کمپلکس اتصال سلولی در سطح خارجی غشا دارای فیبرونکتین و در سطح داخلی نیز به پروتئین‌های اسکلت سلولی اکتین متصل می‌شود. اینترگرین‌ها، داربست‌های درون و برون سلولی را به هم وصل کرده و امکان هماهنگی بین خارج و داخل را فراهم می‌کند.

اینترگرین‌ها در سطح سیتوپلاسمی به دو پروتئین به نام‌های **تالین و α -اکتینین** که خود در ارتباط با اکتین هستند، متصل می‌شود.

تعهد سلولی و تخصصی شدن

فصل 2

تمایز و تعهد سلولی

به روند ایجاد انواع سلول‌های خاص، **تمایز** گفته می‌شود اما قبل از تمایز نهایی، سلول‌ها نسبت به سرنوشت خاصی که دارند **متعهد** می‌شوند و دچار تغییرات بیوشیمیایی و عملکردی می‌شوند.

فرایند متعهد شدن به دو مرحله تقسیم می‌شود:

مرحله 1: مرحله تغییر پذیر غیر قابل برگشت به نام تخصصی شدن (specification)

مرحله 2: مرحله غیر قابل برگشت قطعی شدن (determination)

سه روش اصلی برای متعهد شدن وجود دارد که در جنین‌های متفاوت اتفاق می‌افتد اما هیچ جنینی پیدا نمی‌شود که فقط از یکی از این روش‌ها استفاده نماید و حداقل از دو روش به طور همزمان استفاده میکند. این روش‌ها عبارتند از: تخصصی شدن خودبخودی - سین‌سیشیال - شرطی

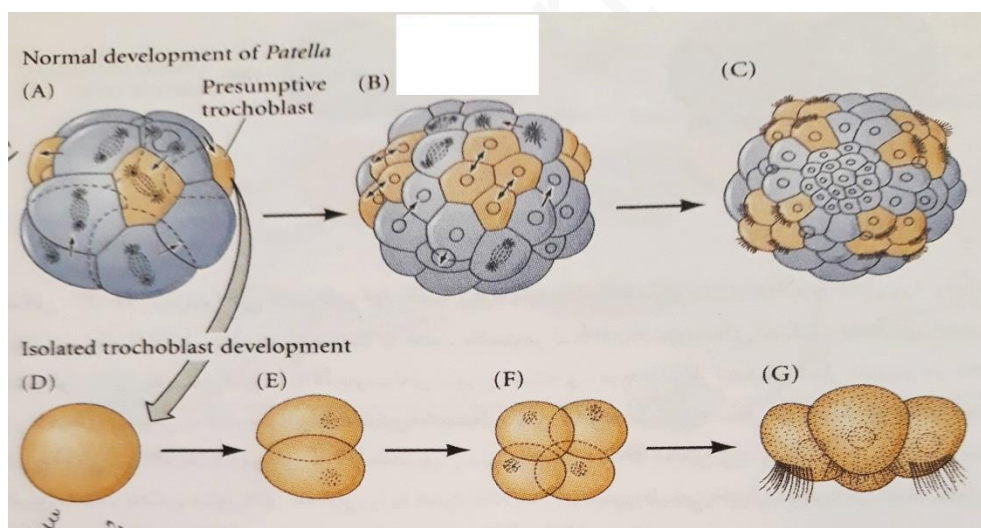
تخصصی شدن خودبخودی (Autonomous specification)

در این نوع تخصصی شدن، سلول‌ها بدون اینکه با هم برهمکنش داشته باشند و به صورت خودبخودی می‌توانند به سرنوشت خاص خود برسند. به صورتیکه اگر بلاستومر معینی از جنین برداشته شود، بلاستومر جدا شده همان نوع سلولی را تولید می‌کند که اگر در جای خود قرار داشت. جنینی هم که فاقد این بلاستومر است، سلول‌های مشتق از آن بلاستومر خاص را نخواهند داشت.

چنین جنین‌هایی که توسط تخصصی شدن خودبخودی ایجاد می‌شوند را به عنوان **جنین‌های موزائیک** می‌نامند زیرا اجزا و سلول‌های آن دارای عوامل ریختزای متفاوت از هم هستند و به طور مستقل و بدون برهمکنش با هم، عمل می‌کنند.

تخصصی شدن خودبخودی بیشتر در جنین‌های بی‌مهرگان به خصوص در **نرم‌تنان، کرم‌های حلقوی و تونیکات‌ها** رخ می‌دهد.

تخصصی شدن خودبخودی



تخصصی شدن شرطی (Conditional specification)

در این نوع تخصصی شدن برای اینکه یک سلول به سرنوشت نهایی خود برسد باید با عوامل پاراکرین مترشحه از سلول‌های اطراف خود برهمکنش داشته باشد. در این مدل اگر گروهی از بلاستومرها در مرحله دو، 4 و 8 سلولی تخریب شوند و از هم جدا شوند، هر یک از بلاستومرها می‌تواند به لارو کاملی تبدیل شوند.

در تخصصی شدن شرطی، سرنوشت هر سلول به به سلول‌های همسایه‌اش وابسته است و این برهمکنش‌های بین سلولی است که سرنوشت آنها را تعیین می‌کند.

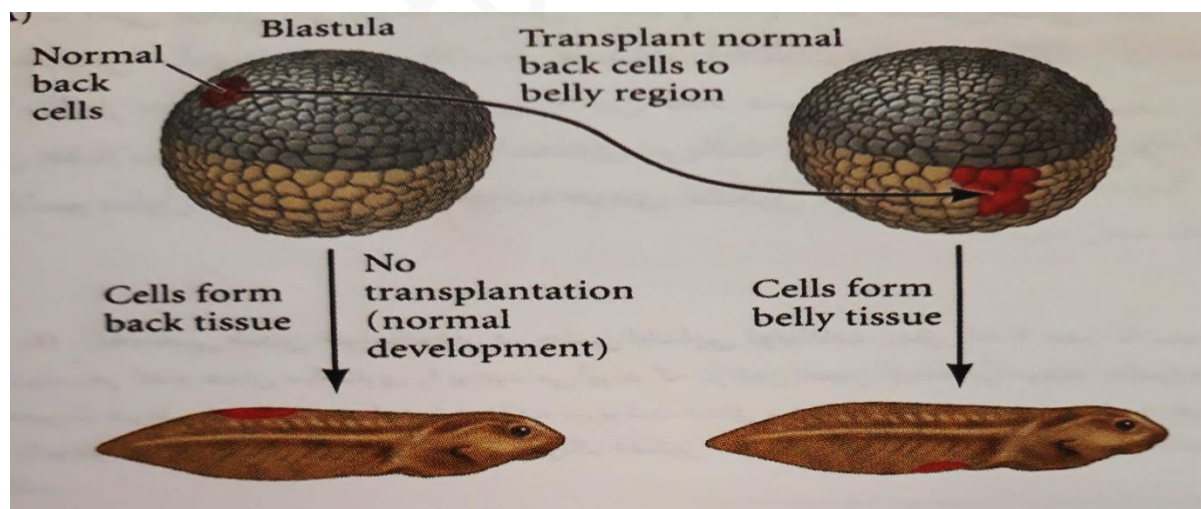
نکته: موقعیت نسبی یک بلاستومر در کل جنین، تعیین کننده هویت آن است.

جنین‌های توتیای دریایی و قورباغه، از هر دو روش تخصصی شدن شرطی و خودبخودی استفاده می‌کنند. در مورد توتیا، گروهی از سلول‌ها به نام میکرومر ابتدا به شکل خودبخودی به اسکلت لارو تبدیل می‌شوند سپس با ترشح عوامل پاراکرینی، سلول‌های اطراف میکرومر به شکل شرطی تخصصی می‌شوند. در مورد قورباغه نیز، یک سری از سلول‌های موجود در قطب مخالف محل ورود اسپرم به شکل خودبخودی به اندودرم سری تبدیل شده و سلول‌های اطراف آن به صورت شرطی به مغز تبدیل می‌شوند.

جنین‌های حاصله از تخصصی شدن شرطی را **جنین‌های تنظیمی** گویند، بدین معنی که وقتی بلاستومری را از جنین جدا می‌کنیم، بلاستومرهای باقی مانده می‌توانند با جبران آن قسمت حذف شده، جنین کامل را ایجاد کنند.

❖ جنین‌های موزائیک عوامل تخصصی کننده را در حین مراحل تسهیم، از سیتوپلاسم سلول تخم دریافت می‌کنند در حالیکه هسته‌های جنین‌های تنظیمی توسط سلول‌های دیگر تحریک می‌شوند تا این عوامل را در مراحل بعدی تکوین تولید کنند.

تخصصی شدن شرطی



تخصصی شدن سین سیشیال (Syncytial specification)

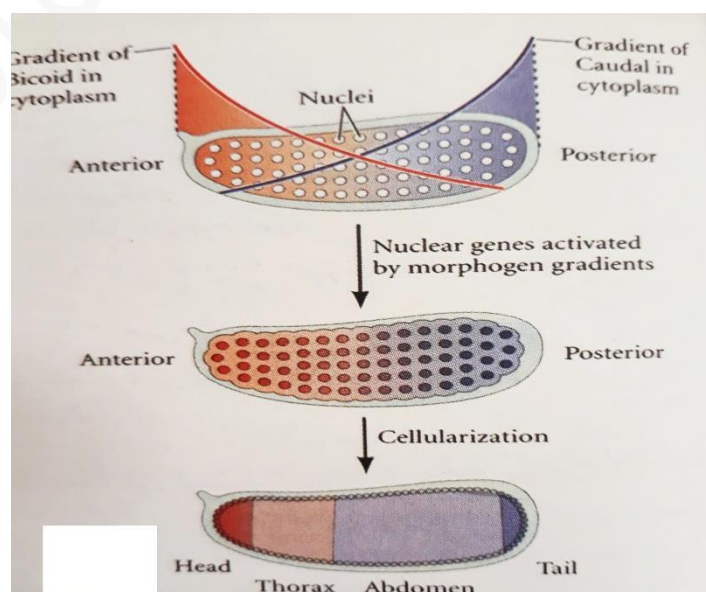
این نوع تخصصی شدن در بسیاری از **حشرات** اتفاق می‌افتد. در حشرات، هسته‌ها بدون تقسیم سلول، تقسیم می‌شوند و تعداد زیادی هسته درون یک سیتوپلاسم مشترک ایجاد می‌شود به چنین جنینی، سین سیشیوم گفته می‌شود و فرایند تخصصی شدن آن نیز سین سیشال است.

سیتوپلاسم سلول تخم حشرات مانند سیتوپلاسم سایر سلول‌های تخم، همگن نیست و عوامل رونویسی موجود در هسته‌هایی که در قدام هستند متفاوت از قسمت خلفی هستند.

در دروزوفیلا که نوعی حشره است، هر هسته اطلاعاتی را از طریق عوامل رونویسی به نام عوامل ریخت‌زا (morphogen) دریافت می‌کنند که غلظت این عوامل در نقطه تولید زیاد است سپس با دور شدن از مرکز به شکل شیبی، کمتر می‌شود. در هسته‌های قسمت قدامی، عامل ریخت‌زایی به نام Bicoid قرار دارد که به سمت خلف از غلظت آن کاسته می‌شود؛ در بخش خلفی نیز عامل دیگری به نام Caudal قرار دارد که به سمت قدام از غلظت آن کاسته می‌شود. بنابراین در بخش‌هایی که دارای Bicoid بالا و Caudal پایین هستند بخش‌های سری را تشکیل می‌دهند و قسمتی که دارای Bicoid پایین و Caudal بالا هستند قسمت‌های خلفی شکمی را تشکیل می‌دهند.

سرنوشت عمومی سلول‌ها، با وارد شدن هسته‌ها به داخل یک سیتوپلاسم مشترک به صورت سین سیشیال مشخص می‌شود و سرنوشت اختصاصی آنها نیز، بعدها توسط تخصصی شدن خودبخودی و شرطی تعیین می‌شود.

تخصصی شدن سین سیشیال



شیب‌های غلظت عوامل ریخت‌زا و تخصصی شدن سلولی

یک عامل ریخت‌زا، یک مولکول بیوشیمیایی قابل انتشار است که می‌تواند سرنوشت یک سلول را بر اساس میزان غلظت خود تعیین کند. عامل ریخت‌زا می‌تواند همان عامل رونویسی تولید شده در هسته سلول باشد یا عامل پاراکرینی مترشحه از سلول‌ها باشد که بر اساس غلظت خود، سلول‌های هدف را تخصصی کنند.

✓ وجود شیب‌های غلظتی عوامل ریخت‌زا به عنوان عامل موثری در تکوین و ترمیم است.

✓ از خصوصیات یک عامل ریخت‌زا می‌توان به دو مورد اشاره کرد: 1) سلول مستقیماً به آن مولکول پاسخ دهد. 2) تمایز سلول‌ها به غلظت آن مولکول بستگی دارد.

خلاصه فرایندهای تخصصی شدن

<p>- در اغلب بی‌مهرگان</p> <p>- تخصصی شدن توسط جایگیری مولکول‌های ویژه در نواحی خاص از سیتوپلاسم سلول تخم صورت می‌گیرد.</p> <p>- تسهیم‌های ثابت باعث شکل‌گیری دودمانی مشابه در هر یک از جنین این گونه‌ها می‌شود. به طور کلی سرنوشت سلول‌ها ثابت است.</p> <p>- قبل از هر گونه مهاجرت سلول‌های جنینی در مقیاس وسیع، تخصصی شدن انواع سلولی انجام می‌گیرد.</p> <p>- تکوین جنین از نوع موزائیک است یعنی اگر بلاستومری از بین برود، امکان تغییر سرنوشت سلول‌ها وجود ندارد.</p>	<p>تخصصی شدن خودبخودی</p>
<p>- در تمامی مهره‌داران و برخی از بی‌مهرگان</p> <p>- تخصصی شدن از طریق برهمکنش بین سلول‌هاست و جایگاه نسبی سلول‌ها حتمی اهمیت است.</p> <p>- به دلیل تسهیم‌های متغیر، هیچ سلولی مجبور به دارا بودن سرنوشت ثابت نیست.</p> <p>- آرایش و مهاجرت گسترده سلولی قبل از تخصصی شدن یا همزمان با آن انجام می‌گیرد.</p> <p>- قابلیت تکوین تنظیمی دارند. به عبارتی سلول‌ها این اجازه را پیدا می‌کنند تا عملکردهای مختلفی کسب نمایند.</p>	<p>تخصصی شدن شرطی</p>
<p>- در حشرات</p> <p>- تخصصی شدن نواحی بدن از طریق برهمکنش بین نواحی مختلف سیتوپلاسمی حین سلولی شدن بلاستودرم روی می‌دهد.</p> <p>- تسهیم متغیر باعث ایجاد سرنوشت ثابت سلولی برای هسته‌های خاص نمی‌شود.</p>	<p>تخصصی شدن سین‌سیشیال</p>

فصل 3

لقاح

لقاح یا گشن‌گیری (Fecondation-Fertilization) شامل دو جنبه است: ادغام مواد ژنتیکی اسپرم و تخمک - خلق موجود جدید.

مراحل عمومی لقاح در بین جانوران عبارتند از:

- تماس تخمک و اسپرم و شناسایی آنها توسط یکدیگر
- تنظیم ورود اسپرم به درون تخمک (که فقط یک اسپرم اجازه ورود به تخمک را دارد)
- الحاق ماده ژنتیکی اسپرم و تخمک
- فعال شدن متابولیسم تخمک به منظور شروع تکوین

اسپرم

اسپرم در 135 سال اخیر شناخته شده است. در ابتدا معتقد بودند که جانوران انگلی در مایع منی زندگی می‌کنند و بعدها به وجود جنین از قبل تشکیل شده در هر اسپرم اعتقاد پیدا کردند. اولین نظریه قابل قبول در مورد اهمیت اسپرم در تولید مثل توسط اسپلانزانی ارائه شد. وی مایع منی وزغ نر تحریک شده را از فیلتر گذراند و نشان داد که مایع منی نمی‌تواند تخمک را بارور سازد، اما با اینحال او نیز معتقد بود که جانوران اسپرم مانند مایع منی، عوامل انگلی هستند و همچنین عنوان کرد که موجود کاملی درون تخمک قرار دارد که مایع حاوی اسپرم برای فعال شدن آن لازم است.

با افزایش کیفیت میکروسکوپ‌ها بدین نتیجه دست یافتند که اسپرم‌ها موجودات انگلی نیستند و اجزایی هستند که به عنوان فعال کننده لقاح عمل می‌کنند و در موجودات نر بالغ دیده می‌شوند. بعدها با مطالعه اسپرم و لقاح نوعی از توتیا، مشاهداتی بر مبنای ورود یک اسپرم به داخل یک تخمک و ایجاد هسته‌های سلول‌های جنینی در اثر تقسیمات میتوزی داشتند.

❖ هر سلول اسپرم، دارای یک هسته هاپلوئید، سیستم حرکت هسته و کیسه‌ی حاوی آنزیم است. در اغلب گونه‌ها، بخش اعظم اسپرم و اندامک‌های آن در حین تمایز از بین رفته و فقط اندامک‌هایی که برای لقاح لازم است باقی می‌مانند. طی بلوغ اسپرم، هسته‌ی هاپلوئید آن کشیده شده و DNA ی آن متراکم می‌شود. در مقابل هسته، **وزیکول آکروزومی** قرار می‌گیرد که این وزیکول ترشحی حاوی آنزیم‌هایی برای هضم پروتئین‌ها و قندها می‌باشد.

بین هسته و کیسه‌ی آکروزومی، پروتئین‌های کروی اکتین قرار دارند این ساختارهای اکتینی در مراحل اولیه لقاح، زائده آکروزومی را ایجاد می‌کنند. بنابراین سر اسپرم از هسته و آکروزوم تشکیل می‌شود.

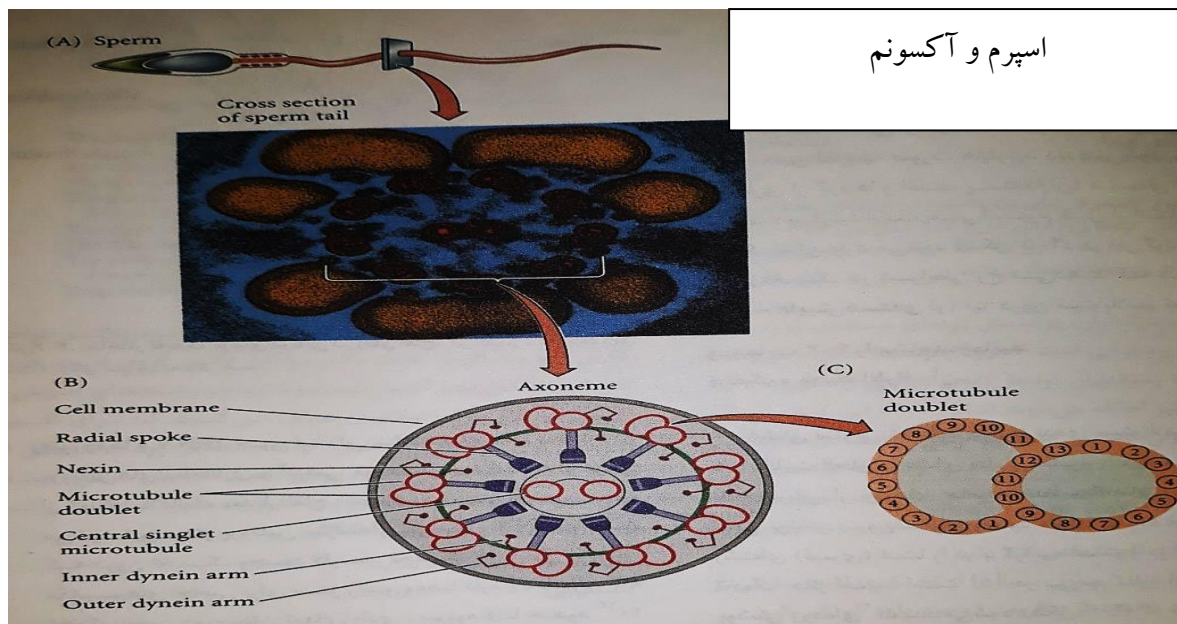
در اغلب گونه‌ها، اسپرم توسط تاژک خود حرکت می‌کند. تاژک، آکسونمی است با ساختار میکروتوبولی در قاعده هسته که توسط سانتریول ایجاد می‌شود. مرکز آکسونم از دو میکروتوبول مرکزی و 9 دسته 2 تایی میکروتوبول محیطی تشکیل شده است. هر کدام از این دسته‌های دوتایی دارای یک میکروتوبول کامل (13 پروتوفیلامنت) و یک میکروتوبول C شکل (11 پروتوفیلامنت) است. واحد ساختاری این پروتوفیلامنت‌ها، توبولین است.

❖ نیروی حرکتی لازم برای جلو راندن اسپرم، توسط داینین فراهم می‌شود که با صرف ATP نیروی شیمیایی را به نیروی مکانیکی تبدیل می‌کند. در افراد مبتلا به کارتازنر، داینین نمی‌تواند عمل کند. داینین به شکل بازوهای داخلی و خارجی روی میکروتوبول‌ها قرار دارند. بازوهای نکسین (nexin) رابط بین میکروتوبول‌های مرکزی و محیطی است.

میتوکندری‌های حلقه‌ای شکل در بخش میانی اسپرم قرار دارند و انرژی لازم برای حرکت اسپرم از آن تامین می‌شود. در اغلب گونه‌ها به خصوص در پستانداران، لایه‌ای از رشته‌های متراکم بین غلاف میتوکندری و آکسونم قرار دارد. مراحل نهایی بلوغ اسپرم که ظرفیت‌پذیری نام دارد در دستگاه تناسلی ماده صورت می‌گیرد.

نکته: در مورد انسان، غده وزیکول سمینال، غنی از فروکتوز است و منبع غذایی برای اسپرم تلقی می‌شود. 60 درصد مایع منی از وزیکول سمینال و 30 درصد از پروستات تامین می‌شود.

در 6 میلی‌لیتر مایع منی، 250 میلیون اسپرم وجود دارد و حداقل تعداد برای باروری، 25 میلیون اسپرم است.



اسپرم و آکسونم

تخمک

مواد مورد نیاز برای رشد و نمو در تخمک بالغ یا اووم ذخیره می‌شود. **اوسیت در مرحله متافاز میوز II لقاح را انجام می‌دهد و میوز را کامل می‌کند.** این اوسیت نه تنها سیتوپلاسمش را حفظ می‌کند بلکه به موادش هم افزوده می‌شود و پروتئین‌هایی نظیر زرده به عنوان ذخیره غذایی را جذب می‌کند. بنابراین تخمک پرندگان، بسیار بزرگ و زرده فراوان دارند. ذخایر سیتوپلاسمی تخمک عبارت است از: پروتئین‌های مغذی، ریزوم و mRNA، tRNA، عوامل مورفوژن (پاراکین و رونویسی) و مواد شیمیایی محافظ. بسیاری از تخمک‌ها فیلترهای ماورای بنفش و آنزیم‌های ترمیم کننده DNA دارند که آنها را در مقابل نور خورشید محافظت می‌کند.

✓ در مورد توتیا، پیش هسته تخمک حین لقاح، هاپلوئید است اما در مورد پستانداران پیشه هسته تخمک حین لقاح دیپلوئید بوده و بعد از ورود اسپرم میوز را کامل کرده و هاپلوئید می‌شود.

غشای سلولی تخمک: باید قابلیت الحاق با غشای اسپرم و خاصیت تنظیم یون‌ها را داشته باشد. در بیرون غشای سلولی، پوشش برون سلولی قرار دارد که در توتیا و سایر بی مهرگان به نام **پوشش زرده‌ای (viteline envelope)** است. پوشش زرده‌ای دارای گلیکوپروتئین‌هاست که در اتصال خاص گونه‌ای هم تاثیر دارد. در بیرون پوشش زرده‌ای، **پوشش ژله‌ای تخمک (egg jelly)** که در جذب و فعال کردن اسپرم نقش دارد، وجود دارد.

✓ در تخمک پستانداران، پوشش زرده‌ای به نام زونا پلوسیدا (zona pellucida) قرار دارد. بیرون زونا پلوسیدا سلول‌های فولیکولی به نام **کومولوس** قرار دارند که داخلی‌ترین و نزدیک‌ترین لایه به

زوناپلوسیدا، لایه **تاجی شعاعی (corona radiata)** وجود دارد. این سلول‌های کومولوسی نقش محافظت از تخمک را بر عهده دارند.

✓ بلافاصله زیر غشای تخمک، کورتکس قرار دارد که حاوی غلظت بالای مولکول اکتین است. حین لقاح، این مولکول‌ها پلیمریزه شده و میکروفیلان‌ها را که برای تقسیم سلولی ضروری هستند، ایجاد می‌کنند، همچنین با تشکیل میکروویلی باعث افزایش سطح تخمک جهت تسهیل ورود اسپرم می‌شوند. درون کورتکس، **گرانول‌های قشری** نیز دیده می‌شوند. گرانول‌های قشری از دستگاه گلژی مشتق می‌شوند و معادل وزیکول آکروزومی بوده و دارای آنزیم‌های پروتئولیتیک.

تعداد گرانول‌های قشری موجود در تخمک توتیا، بیشتر از تعداد وزیکول آکروزومی موجود در اسپرم توتیا می‌باشد. گرانول‌های قشری علاوه بر آنزیم‌ها، دارای موکوپلی ساکاریدها و گلیکوپروتئین‌های چسبنده است. آنزیم‌ها و موکوپلی ساکاریدها از پلی اسپرمی جلوگیری می‌کنند.

✓ **واکنش قشری: با ورود اسپرم به داخل تخمک، یون کلسیم در تخمک افزایش می‌یابد، این کلسیم بر گرانول قشری اثر گذاشته و باعث آزادسازی یک سری آنزیم‌هایی می‌شود که موجب از کار انداختن اسپرم‌های دیگر شده و از پلی اسپرمی جلوگیری می‌کند.**

تشخیص تخمک و اسپرم

برهمکنش اسپرم و تخمک در 5 مرحله صورت می‌پذیرد:

- 1) جذب شیمیایی اسپرم به سمت تخمک توسط مولکول‌های محلول ترشح شده از تخمک
- 2) آگزوسیتوز وزیکول آکروزومی اسپرم به منظور آزادسازی آنزیم‌های آن
- 3) اتصال اسپرم به پوشش برون سلولی (پوشش زرده‌ای یا زوناپلوسیدا)
- 4) عبور اسپرم از پوشش برون سلولی
- 5) الحاق غشای پلاسمایی اسپرم و تخمک
- 6) ادغام مواد ژنتیکی

لقاح خارجی در توتیای دریایی

گونه‌هایی مثل توتیا لقاح خارجی دارند و گامت خود را به داخل دریا که می‌تواند گامت‌های دیگر گونه‌ها هم باشد، رها می‌کنند. برای حل این مشکل دو مکانیسم دخیل است: جذب وابسته به گونه‌ی اسپرم و فعال شدن وابسته به گونه‌ی اسپرم.

جذب اسپرم: کنترل از راه دور

جذب وابسته به گونه‌ی اسپرم در جانورانی همچون مرجانیان، نرم‌تنان، خارپوستان و یوروکورداتا شناخته شده است. در بسیاری از گونه‌ها همچون خارپوستان جذب اسپرم توسط **شیمیوتاکسی و تیگموتاکسی** که به ترتیب به معنی جذب شیمیایی و جذب به مناطق سخت تخمک است، صورت می‌گیرد.

تخمک می‌تواند علاوه بر نوع اسپرم، زمان ورود اسپرم را نیز تنظیم کند چرا که لقاح در توتیا بعد از کامل شدن تقسیم میوز II در تخمک و آزاد شدن جسم قطبی دوم صورت می‌گیرد.

✓ اسپرم توتیا زمانی که در بیضه است، به دلیل CO_2 بالا در گنادها و pH پایین، غیر متحرک است اما بعد از رها شدن در آب دریا، pH افزایش یافته و داینین می‌تواند ATP را بشکند و انرژی لازم برای حرکت را تامین کند. جهت‌گیری اسپرم به طرف تخمک خاص گونه خود توسط پپتیدهای جاذب شیمیایی موجود در پوشش ژله‌ای تخمک به نام **ریزاکت** تعیین می‌شود. اسپرم دارای گیرنده برای ریزاکت می‌باشد و بعد از اتصال به آن، فعالیت گوانیل سیکلازی در سمت سیتوپلاسمی گیرنده آغاز می‌شود که موجب فعال شدن کانال‌های کلسیم و ورود کلسیم به داخل اسپرم می‌شود.

✓ ریزاکت علاوه بر پپتید جذب اسپرم، بعنوان پپتید فعال کننده اسپرم نیز است که موجب افزایش تنفس میتوکندریایی و حرکت اسپرم می‌شود.

واکنش آکروزومی

دومین برهمکنش بین اسپرم و پوشش ژله‌ای تخمک، واکنش آکروزومی است که در اغلب بی مهرگان شامل دو مرحله است: (1) ترکیب وزیکول آکروزومی با غشای اسپرم که همراه با آگزوسیتوز محتویات وزیکول آکروزومی است. (2) تشکیل زائده آکروزومی یا میله آکروزومی

واکنش آکروزومی توتیای دریایی همزمان با تماس اسپرم با پوشش ژله‌ای تخمک آغاز می‌شود.

بعد از برخورد اسپرم با پوشش ژله‌ای تخمک، آنزیم‌های پروتئولیتیکی وزیکول آکروزومی اسپرم رها شده و موجب هضم پوشش ژله‌ای می‌شوند در ادامه زائده آکروزومی تشکیل شده و به پوشش زرده‌ای زیر پوشش ژله‌ای متصل شده و توسط آنزیم‌هایی که دارد، پوشش زرده‌ای را از بین می‌برد.

بخش اول واکنش آکروزومی: واکنش آکروزومی در اثر برهمکنش غشای اسپرم با ترکیب قندی موجود در سطح پوشش ژله‌ای تخمک انجام می‌شود؛ کربوهیدرات‌های یک گونه از توتیای دریایی نمی‌تواند واکنش آکروزومی را حتی در گونه‌های نزدیک هم راه‌اندازی کند.

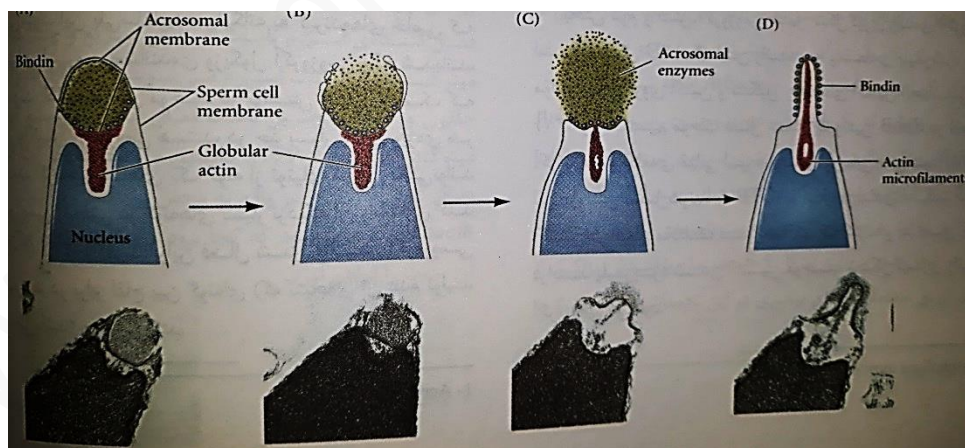
❖ سولفات فوکوز موجود در پوشش ژله‌ای به عنوان یک کربوهیدرات در هنگام اتصال به گیرنده خود در سطح اسپرم، موجب فعال شدن سه نوع پروتئین در غشای اسپرم می‌شود:

- 1) موجب فعالیت کانال انتقال دهنده کلسیم که به کلسیم اجازه ورود به سر اسپرم را می‌دهد.
- 2) مبادله کننده سدیم/ هیدروژن که یون سدیم را به درون و یون هیدروژن را به خارج منتقل می‌کند.
- 3) موجب تولید آنزیم فسفولیپاز که پیامبر ثانویه برای اینوزیتول تری فسفات IP₃ است، می‌شود. IP₃ کلسیم را درون اسپرم و درون آکروزوم رها می‌کند. افزایش میزان کلسیم موجب ترکیب شدن غشای آکروزومی با غشای اسپرم می‌شود و با هضم مواد، مسیری را در پوشش ژله‌ای تخمک آزاد می‌کند.

بخش دوم واکنش آکروزومی: زائده آکروزومی بواسطه پلیمریزه شدن مولکول و رشته‌های اکتین (تبدیل ذرات G اکتین به F اکتین)، ایجاد می‌شود. این میله یا زائده به پوشش زرده‌ای خود را رسانده و توسط آنزیم‌های آن را هضم می‌کند.

نکته: افزایش pH موجب دپلمریزاسیون اکتین می‌شود.

واکنش آکروزومی در
اسپرم توتیای دریایی



تشخیص پوشش برون سلولی تخمک

همانطور که قبلاً اشاره شد، اولین مرحله تشخیص خاص گونه‌ای در جذب اسپرم، فعال‌سازی و انجام واکنش آکروزومی، برخورد اسپرم با پوشش ژله‌ای تخمک است. پروتئین آکروزومی که در فرایند تشخیص در توتیای دریایی دخیل است، پروتئین بایندین است. بایندین تنها در زائده آکروزومی و دقیقاً در ناحیه‌ای که برای تشخیص اسپرم- تخمک لازم است، قرار دارد. گیرنده‌های پروتئین بایندین بر روی

پوشش زرده‌ای تخمک قرار دارد که به صورت خاص گونه‌ای بخش پروتئینی بایندین را تشخیص می‌دهد.

الحاق غشاهای سلولی تخمک و اسپرم

بعد از واکنش آکروزومی، نوبت به الحاق غشاها می‌رسد. الحاق اسپرم- تخمک موجب پلیمریزه شدن اکتین در تخمک و شکل‌گیری **مخروط لقاح (Fertilization cone)** یا **مخروط جاذبه** می‌شود.

رشته‌های اکتین این سلول‌های جنسی، ارتباطی را بوجود می‌آورند که به صورت پل‌های سیتوپلاسمی بین اسپرم و تخمک گسترده شده و هسته و دم اسپرم از طریق این پل عبور میکنند.

❖ در توتیای دریایی، تمامی نواحی غشای تخمک قابلیت ورود اسپرم را دارد اما در گونه‌های دیگر، مناطق خلصی برای این ورود وجود دارد.

❖ الحاق غشاها توسط **پروتئین‌های ادغام زا (Fusogenic)** دخالت دارند.

جلوگیری از پلی اسپرمی

در حالت طبیعی تک اسپرمی، هسته‌های هاپلوئید اسپرم و تخمک با هم ترکیب شده و هسته دیپلوئید تخمک لقاح یافته شکل می‌گیرد. در نتیجه تعداد کروموزوم‌های یک گونه حفظ می‌شود. ورود چند اسپرم به داخل تخمک در اغلب موجودات، غیر طبیعی است. برای جلوگیری از پلی اسپرمی، دو مکانسیم سریع و آهسته وجود دارد. در مکانسیم سریع، تغییر الکتریکی در غشای سلولی تخمک حاصل می‌شود و در مکانسیم آهسته آگزوسیتوز گرانول‌های قشری صورت می‌گیرد.

واکنش سریع جلوگیری از پلی اسپرمی (دپلاریزاسیون غشای تخمک)

به واسطه تغییر در پتانسیل الکتریکی غشای سلولی تخمک فراهم می‌شود. غشای سلولی تخمک، نوعی سد انتخابی بین سیتوپلاسم تخمک و محیط بیرونی ایجاد می‌کند. آب دریا دارای غلظت بالایی از یون سدیم و غلظت پایین پتاسیم است در حالیکه سیتوپلاسم تخمک دارای غلظت پایین سدیم و غلظت بالای پتاسیم است. پتانسیل استراحت غشا دارای 70- میلی ولت است. غشای اسپرم قابلیت ادغام با غشاهای تخمکی با این ولتاژ منفی را دارند. بعد از اتصال اولین اسپرم و ورود یون‌های سدیم به داخل تخمک، پتانسیل غشا به 20+ می‌رسد. بنابراین اسپرم‌های دیگر نمی‌توانند به غشای چنین تخمکی که ولتاژ مثبت دارد، ملحق شوند.

واکنش آهسته در جلوگیری از پلی اسپرمی

واکنش سریع، گذرا بوده و تنها به مدت 1 دقیقه میتواند ولتاژ را مثبت نگه دارد بنابراین برای ممانعت دائمی از پلی اسپرمی مناسب نیست و واکنش آهسته گرانول‌های قشری وارد عمل می‌شود.

✓ درست در زیر غشای سلولی تخمک توتیای دریایی 15000 گرانول قشری قرار دارد که بعد از ورود اسپرم، با غشای سیتوپلاسمی تخمک یکی شده و محتویات خود را بین غشای سیتوپلاسمی و لایه فیبری پروتئین‌های پوشش زرده‌ای رها می‌کنند و پروتئازهایی شبه تریپسین که پروتئاز سرینی گرانول قشری نام دارد، آزاد میکند که باعث حل شدن پروتئین‌هایی میشود که پوشش زرده‌ای را به غشای سلولی متصل کرده است؛ همچنین با حذف گیرنده‌های بایندینگ همهی اسپرم‌های متصل شده به تخمک را نیز حذف میکند.

✓ محتویات گرانول‌های قشری با پوشش زرده‌ای ترکیب شده و پوشش لقاحی (fertilization envelope) تشکیل می‌شود. پوشش لقاحی متشکل از غشای سلولی و موکوپلی ساکاریدهای آزاد شده از گرانول‌های قشری است. پوشش لقاحی با جذب آب متورم شده و موجب جدا شدن این پوشش از تخمک می‌شود.

✓ از پروتئین‌های دیگر گرانول قشری، هیالین است که پوششی را اطراف تخمک ایجاد میکند. تخمک با میکروویلی‌های بلند خود به لایه هیالینی متصل می‌شود؛ این لایه از بلاستومرها حین تسهیم، محافظت میکند.

✓ نکته: یون کلسیم شروع کننده واکنش آهسته جلوگیری از پلی اسپرمی است که به دنبال لقاح وارد تخمک می‌شود و بر روی گرانول‌های قشری اثر گذاشته و باعث آزاد شدن آنزیم‌های این گرانول‌ها میشوند.

واکنش آکروزومی توتیا در پوشش ژله‌ای تخمک رخ میدهد در حالیکه واکنش قسری در پوشش زرده‌ای اتفاق می‌افتد.

ادغام ماده ژنتیکی

در توتیای دریایی هسته‌ی اسپرم به شکل عمود بر سطح تخمک وارد می‌شود. بعد از الحاق غشای سلولی تخمک و اسپرم، هسته اسپرم و سانتریول آن از میتوکندری‌ها و تاژک جدا می‌شود؛ این میتوکندری‌ها و تاژک درون تخمک تجزیه می‌شوند و ژنوم میتوکندریایی فقط از طریق والد مادری به سلول تخم منتقل می‌شود و اغلب سانتروزوم مورد نیاز برای ایجاد دوک میتوزی مورد نیاز برای تقسیمات تخم، از سانتریول اسپرم مشتق می‌شود.

در توتیای دریایی، لقاح بعد از دومین تقسیم میوزی تخمک صورت می‌گیرد.

تغییراتی که اسپرم درون تخمک متحمل می‌شود عبارت است از: باز شدن هسته و تبدیل به پیش هسته هاپلوئید نر- باز شدن کروموزم توسط فسفریله شدن لامین غشای هسته

لقاح داخلی در پستانداران

فرایند لقاح پستانداران، داخلی و در لوله‌های رحمی صورت می‌گیرد. از هر چند میلیون اسپرمی که به بدن ماده می‌رسند فقط 200 اسپرم خود را به تخمک می‌رسانند.

✓ لقاح در ناحیه آمپولای لوله رحمی رخ می‌دهد.

تکمیل میوز II در تخمک پستانداران، بعد از لقاح صورت می‌گیرد و به هنگام ورود اسپرم به تخمک، تخمک در مرحله متافاز میوز II قرار دارد.

رسیدن گامت‌ها به لوله‌های رحمی (جابجایی و ظرفیت پذیری)

تخمک توسط سلول‌های فولیکولی به نام سلول‌های کومولوسی احاطه شده است و مجموعه تخمک- کومولوس توسط شرابه‌های لول رحمی گرفته می‌شوند سپس با زنش مژک‌ها و انقباضات عضلانی، تخمک به محل لقاح می‌رسد.

زمانیکه اسپرم به دستگاه تناسلی ماده می‌رسد، تا 20 دقیقه اول حرکت سریعی به کمک عضلات رحم دارد سپس وقتی به لوله رحمی می‌رسد، حرکتش کند شده و بیشتر توسط زنش تاژک‌هایش پیش می‌رود. زمانیکه به ایسموس میرسد، متصل می‌شود و ظرفیت پذیری آن انجام می‌گیرد. اسپرم در مجاورت تخمک، دچار فعالیت مضاعف می‌شود.

❖ موردی که در جابجایی اسپرم میتواند نقش داشته باشد، شیب حرارتی بین نواحی مختلف لوله رحمی و یا علائم شیمیایی صادره از اووسیت و کومولوس را دریافت کند.

ظرفیت پذیری: مجموعه تغییرات فیزیولوژیکی است که باعث می‌شود اسپرم ظرفیت لقاح با تخمک را پیدا کند. پنج سری از تغییرات مولکولی این پروسه عبارتند از:

1) حذف کلاسترول از غشای سلولی اسپرم. 2) ناپدید شدن پروتئین یا کربوهیدراتهای خاص موجود در سر اسپرم. 3) باز شدن کانالهای کلسیمی و ورود آن به درون اسپرم. 4) فسفریلاسیون پروتئین‌ها. 5) تغییر غشای بیرونی آکروزومی و آماده ادغام با غشای سلولی اسپرم.

اسپرم‌های فاقد ظرفیت قبل از ورود به ناحیه آمپول به صورت فعال به غشای سلول‌های ناحیه تنگه‌ای یا ایسموس لوله رحمی متصل شده و بعد از ظرفیت پذیری از ایسموس جدا و به سمت آمپول می‌روند. اسپرم‌هایی که دچار ظرفیت پذیری نشوند حذف می‌شوند.

نکته: اتصال اسپرم به ایسموس با ممانعت از رسیدن همه‌ی اسپرم‌ها به تخمک در یک زمان واحد، مانند یک مهارکننده‌ی پلی اسپرمی عمل می‌کند.

در مجاورت تخمک (فعالیت مضاعف، جاذب دمای و جذب شیمیایی)

در طی ظرفیت پذیری، اسپرم‌ها متحمل فعالیت مضاعف می‌شوند به صورتیکه با سرعت بالا شنا میکنند و نیروی بیشتری تولید میکنند. این افزایش فعالیت به دلیل باز شدن کانالهای کلسیمی در دم اسپرم است. ضربان‌های نامنظم تاژک به ضربانهای منظم تبدیل می‌شود. فعالیت مضاعف اسپرم به همراه آنزیم هیالورونیداز موجود در سطح بیرونی غشای اسپرم، قابلیت حرکت اسپرم را در ماده زمینه برون سلولی سلول‌های کومولوسی (تاجی شعاعی) فراهم می‌کند.

- ❖ جذب دمای: یکی از عواملی که اسپرم‌های ظرفیت پذیر شده از آن برای پیدا کردن تخمک استفاده میکنند، شیب دمای است و به طرف آمپول که 2 درجه گرمتر از ایسموس است، کشیده می‌شود.
- ❖ جذب شیمیایی: مایع فولیکولی و پروژسترون مترشحه از سلول‌های کومولوسی، در جذب اسپرم‌های ظرفیت پذیر نقش دارند.

تشخیص در زوناپلوسیدا

زوناپلوسیدا در پستانداران، معادل پوشش زرده‌ای در بی مهرگان است اما کمی ضخیم‌تر و متراکم‌تر. زوناپلوسیدای موش دارای سه گلیکوپروتئین Zp_1 ، Zp_2 ، Zp_3 است. اسپرم توسط پروتئین $SED1$ به زوناپلوسیدا متصل می‌شود. این اتصال نیز خاص گونه‌ای است.

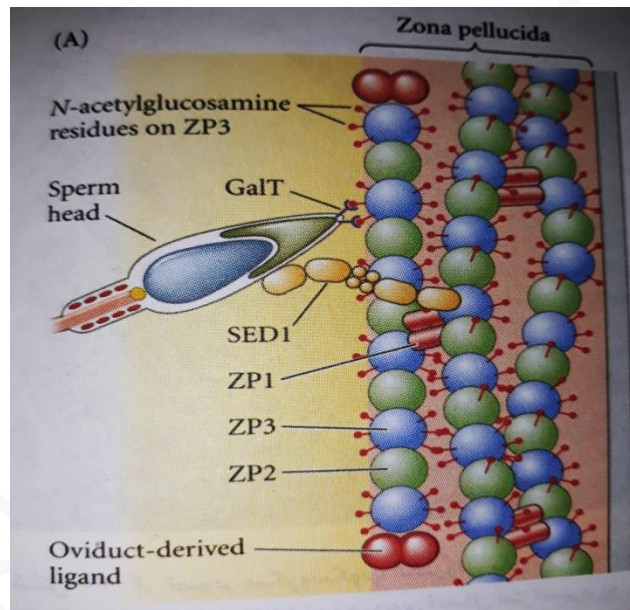
✓ Zp_3 ، گلیکوپروتئین اصلی متصل شونده به اسپرم در زوناپلوسیدای موش است و یکی از پروتئین‌های متصل شونده به زوناپلوسیدا که نوعی گالاتوزیل ترانسفراز سطح اسپرم است، بخش‌های کربوهیدراتی Zp_3 را شناسایی می‌کند.

✓ این اتصالات زوناپلوسیدا به سر اسپرم، آغاز کننده واکنش آکروزومی است و موجب اگزوسیتوز وابسته به Ca و زیکول آکروزومی می‌شود؛ در واقع با این اتصال فسفولیپاز C (فعال کننده IP3) اسپرم فعال شده و سر اسپرم به حالت قلیایی درآمده و کانال کلسیمی باز می‌شود.

✓ اگزوسیتوز و زیکول آکروزومی باعث آزادسازی مجموعه ای از پروتئازها شده و زوناپلوسیدا را هضم می‌کند.

✓ Ca هم بر وزیکول‌های آکروزومی و هم بر گرانول ترش‌حی اثر می‌کنند.

اتصال اسپرم - زوناپلوسیدا در موش



الحاق گامت‌ها و جلوگیری از پلی اسپرمی

در توتیای دریایی، اسپرم از قسمت راسی خود و به شکل عمود با تخمک تماس حاصل می‌کند در حالیکه این تماس در پستانداران به شکل جانبی است. ناحیه اتصال بین غشای درونی آکروزوم و غشای سلولی اسپرم، **ناحیه استوایی** نامیده می‌شود و در واقع جایی است که الحاق غشاهای اسپرم و تخمک آغاز می‌شود.

❖ پروتئین‌های دخیل در الحاق غشاهای اسپرم و تخمک پستانداران، ایمونوگلوبولینی به نام **Izumo** و **CD9** است.

❖ واکنش سریع جلوگیری از پلی اسپرمی، در پستانداران دیده نمی‌شود اما واکنش آهسته توسط آنزیم‌های گرانول قشری دارند. اما در پستانداران، پوشش لقاحی در واکنش قشری تشکیل نمی‌شود.

آنزیم‌های گرانول‌های قشری تخمک، می‌توانند گیرنده‌های زوناپلوسیدا را تغییر دهند تا اسپرم‌های دیگر نتوانند لقاح یابند.

واکنش آکروزومی در پستانداران در منطقه شفاف یا زوناپلوسیدا انجام میگیرد.

واکنش قشری نیز در زوناپلوسیدا اتفاق می افتد.

ترکیب مواد ژنتیکی

اسپرم پستانداران، اغلب به صورت مماس با سطح تخمک و نه به صورت عمود بر آن وارد شده و از طریق میکروویلی های متعدد با آن ترکیب می شود.

❖ DNA ی هسته اسپرم به پروتئین های بازی به نام **پروتامین** متصل شده است که توسط پیوندهای دی سولفیدی به هم محکم شده اند. **گلوتامین موجود در سیتوپلاسم تخمک موجب احیای این پیوندهای دی سولفیدی شده و امکان باز شدن کروماتین اسپرم را فراهم میکنند.**

اسپرم پستانداران در حالی وارد تخمک می شوند که هسته تخمک در متافاز تقسیم میوز II متوقف شده اند.

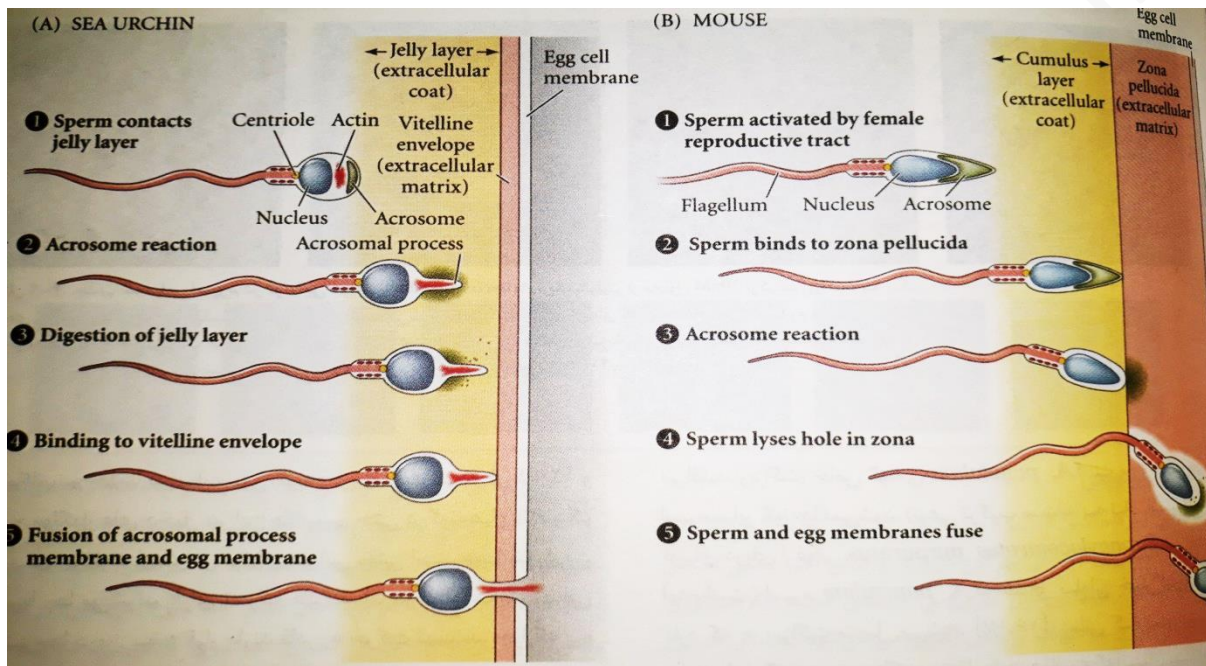
نوسان کلسیم ناشی از ورود اسپرم به تخمک موجب کامل شدن تقسیم میوز می شود.

سنتز DNA به صورت جدا در پیش هسته های نر و ماده رخ می دهد. هنگام برخورد پوشش هر دو هسته از هم می پاشد و به جای شکل گیری یک هسته تخم دیپلوئیدی، فقط کروماتین ها متراکم می شوند. **در پستانداران هسته ی دیپلوئید واقعی برای اولین بار در سلول تخم دیده نمی شود بلکه در مرحله دو سلولی دیده می شود.**

○ هر اسپرم به همراه پیش هسته خود، میتوکندری، سانتیریول و مقدار کمی از سیتوپلاسم خود را به درون تخمک میبرد. میتوکندری و DNA ی میتوکندریایی اسپرم درون تخمک، تجزیه می شوند. میتوکندری سلول تخم فقط از مادر و سانتیریول فقط از پدر به ارث میرسد.

نکته: در تخمک، سنتز DNA متوقف می شود و اگر لقاحی صورت نگیرد می میرد اما در صورت لقاح و نوسان کلسیم (کمپلکس Ca / کالمودولین) موجب شروع سنتز DNA و رشد و نمو تخمک می شود.

خلاصه‌ای از حوادثی که موجب ادغام غشای اسپرم و تخمک در توتیای دریایی و موش می‌شود:



فصل 4 سلسله مراحل رشد و نمو جنینی و اصطلاحات مورد استفاده در جنین شناسی

سیر تکامل جنینی تمام موجودات شامل مراحل اصلی و بنیادی می‌شود از جمله: لقاح، تسهیم یا کلیواژ که خود دارای مراحل مرولا و بلاستولا است، گاسترولاسیون و اندام زایی.

- لقاح: با فعال شدن اسپرم و تخمک و به هم پیوستن پیش هسته‌های آنها انجام می‌گیرد.

- تسهیم یا شکافتگی (cleavage)

در این مرحله، تخم لقاح یافته به شکل توده سلولی قطعه قطعه درآمده که ابتدا به شکل توده سلولی مترکم است (morola) و سپس با تشکیل حفره‌ای در میان این توده، بلاستولا را شکل می‌دهد. حفره تشکیل شده به نام بلاستوسل است.

در واقع بعد از تشکیل سلول تخم، تقسیمات پی در پی بصورت دو بخش شدن متوالی (...-16-8-4-2) موجب ایجاد سلول‌های دختر یا بلاستومر ها می‌شود که مجموعه این سلول‌ها، اندازه‌ای معادل سلول تخم دارند.

✓ در تسهیم، به دلیل تقسیم بین هسته‌ها و توزیع سیتوپلاسم بین بلاستومرها، اندازه بلاستومرها رفته رفته کم می‌شود. نسبت هسته‌ای - سیتوپلاسمی N/C ، در سلول تخم پایین تر است.

✓ علت شکافتگی، عملکرد اسکلت سلول (میکروتوبول و میکروفیلان) است که به هنگام تسهیم توسط انقباضات هماهنگ خود سبب ایجاد سطح‌های شکافتگی می‌شوند.

○ در فرایند تسهیم، هر دو عمل **کاریوکینز و سیتوکینز**، دخیل هستند. کاریوکینز همان تقسیم میتوزی هسته سلول است که در آن، دوک میتوزی توسط میکروتوبول‌ها تشکیل می‌شود. سیتوکینز نیز تقسیم سلول نام دارد که در آن، حلقه انقباضی توسط میکروفیلان تشکیل می‌شود.

○ در قسمت حلقه انقباضی، شیار تسهیم بوجود می‌آید.

○ دوک میتوز عمود بر حلقه انقباضی است و با موقعیتی درونی تر.

مرحله اول تسهیم (مرولا) که شامل توده سلولی مشتق از تقسیمات پی در پی است، موقتی است و به سرعت وارد مرحله بلاستولا می‌شود. در این مرحله، حفره بلاستوسل (حفره اولیه جنینی یا حفره تسهیم) را تشکیل می‌دهد.

❖ تغییرات تسهیم بستگی به مقدار زرده ذخیره شده در تخمک دارد به طوریکه، هرچقدر مقدار زرده پایین تر باشد، سرعت تکثیر بالاست.

تفاوت‌های میتوز معمولی و شکافتگی

تسهیم علی رغم اینکه نوعی تقسیم میتوز است اما تفاوت‌هایی با آن نیز دارد از جمله:

1) در طی تقسیمات شکافتگی، سطح شکافتگی بین سلول‌ها ایجاد می‌شود اما در میتوز پیوستگی سلول‌ها سرتاسری است و این سطح بین سلول‌ها وجود ندارد.

2) تقسیمات شکافتگی، با سرعت بالایی انجام می‌شود اما در میتوز، فاصل زمانی بین تقسیمات طولانی است و زمان بیشتری صرف می‌کند.

3) اندازه بلاستومرها حاصله از تقسیمات شکافتگی از بزرگتر به کوچکتر است اما در میتوز، سلول‌های دختری رشد تدریجی دارند.

4) در مورد تقسیمات شکافتگی، به دلیل اینکه همانندسازی DNA با سرعت بالایی انجام می‌گیرد، دوره اینترفاز کوتاهتری نسبت به میتوز معمولی دارند.

5) بلاستومرهای حاصل از تسهیم سلول تخم، همه توان‌اند در حالیکه سلول‌های حاصله از میتوز، فاقد این توانایی‌اند.

روش‌های مختلف تسهیم

بر دو اساس الگوهای تسهیم می‌تواند تغییر کند: 1) میزان و نحوه توزیع پروتئین زرده‌ای

2) زاویه ایجاد دوک میتوزی

انواع تخمک بر اساس اندازه

میکروسیستال	زرده کم و پراکنده‌ای دارندمانند: آمفیوکسوس و پستانداران جفت دار
مزولسیستال	زرده متوسط دارند و خصوصیات مهره‌داران را دارند. مانند: سفره ماهی - اکتینوپتریژین‌ها - دوزیستان بی دم و دم دار - ماهی‌های ریه دار
ماکروسیستال	حجم و اندازه بزرگی با سیتوپلاسم کم و متمرکز در یک قطب. مانند: برخی ماهی‌ها - کلیه خزندگان و پرندگان - پستانداران تخم گذار

انواع تخمک بر اساس توزیع زرده

الیگولسیستال - ایزولسیستال	مواد زرده ای کم و به طور یکنواخت توزیع شده اند مانند: انسان - پریمات‌ها - خارپوستان(ستاره دریایی - توتیای دریایی)، نرم تنان(حلزون)
الیگولسیستال - غیر ایزولسیستال	مواد زرده ای کم و به طور غیر یکنواخت پخش شده اند.
مزولسیستال(متوسط زرده)	مواد زرده ای در یک سوی سلول با ذرات درشت تر قرار دارند و حالت قطبیت دارند. منطقه کم زرده به نام قطب جانوری یا زایشی و منطقه پرزده به نام قطب گیاهی یا رویشی. هسته و سیتوپلاسم فعال در قطب جانوری است. مانند: دوزیستان
تلولسیستال(پرزده)	اجسام زرده ای به صورت زیاد و حجیم در یک سوی تخمک. در اویداکت، لایه محافظتی به روی سلول تخمک افزوده می‌شود. مانند: در برخی ماهی‌ها - تمام خزندگان و پرندگان و پستانداران تخم گذار

سانترولسییتال(مرکز زرده)	هسته در مرکز و اجسام زرده ای به دور آن قرار دارند. تخمک دارای منفذی به نام میکروپیل است جهت ورود اسپرم است. مانند: بندپایان
دو زرده	در ماکیان (مرغ‌های پیر) تخمدان به دلیل به هم خوردن سیستم هورمونی، هنگام تخمک گذاری دو تخمک آزاد می‌کند. دو زرده در یک پوسته که نابارور است.

❖ قطب غنی از زرده سلول تخم را قطب گیاهی(نباتی یا رویشی) و قطب کم زرده را قطب جانوری یا زایشی گویند. هسته در قطب جانوری قرار می‌گیرد.

❖ زرده مانعی برای سطح شکافتگی است بنابراین در قسمتی که زرده کمی وجود دارد، تسهیم با سرعت بالایی صورت می‌گیرد.

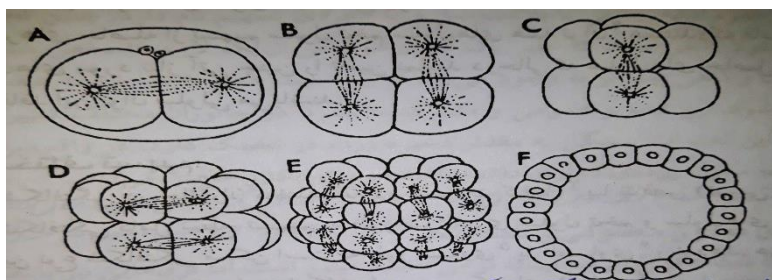
تسهیم یا شکافتگی در جانوران مختلف به دو صورت کامل(هولوبلاستیک) و ناقص(مروبلاستیک) انجام می‌شود.

شکافتگی کامل: سطح تسهیم به طوری سرتاسری سلول تخم را فرا می‌گیرد. و خود دارای دو نوع مساوی و نامساوی است.

شعاعی(Radial): آمفیوکسوس، انسان، بسیاری از پستانداران و توتیای دریایی	مساوی Equal	شکافتگی کامل Holoblastic
مارپیچی(Spiral)	نامساوی Unequal	
شعاعی(Radial): دوزیستان		
مارپیچی(Spiral): بی مهرگان(نرم‌تنان، روبانیان، حلقه‌داران)، کرم‌های حلقوی و کرم‌های پهن		

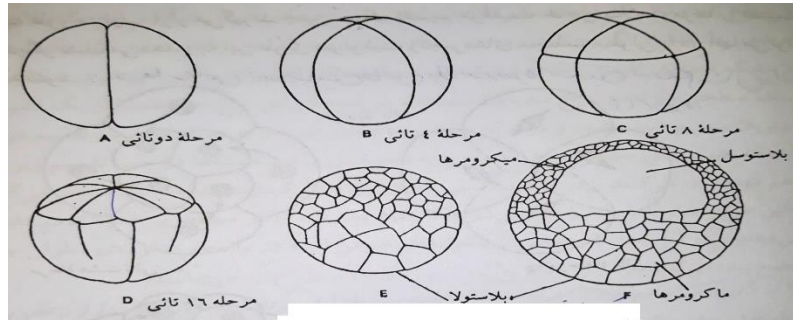
✓ شکافتگی کامل مساوی شعاعی: سلول تخم در سطح نصف النهاری به دو بلاستومر تبدیل می‌شود، دومین تقسیم نیز نصف النهاری است و عمود بر نصف النهار قبل که 4 بلاستومر ایجاد می‌شود، تقسیم سوم در یک سطح استوایی در قسمت میانی اتفاق می‌افتد و 8 بلاستومر همسان ایجاد می‌شود. با این تقسیمات پی در پی، توده سلولی مرولا تشکیل می‌شود. هر بلاستومر بالایی دقیقاً روی بلاستومر پایینی قرار می‌گیرد.

تسهیم کامل مساوی شعاعی در آمفیوکسوس



✓ شکافتگی کامل نامساوی شعاعی: شکافتگی اول و دوم مشابه شکافتگی مساوی شعاعی است اما تقسیم استوایی سوم از خط استوا نمی‌گذرد بلکه سطح شکافتگی آن نزدیک به قطب جانوری است. در این مرحله دو نوع بلاستومر از نظر اندازه تشکیل می‌شود. بلاستومرهای موجود در قطب جانوری، میکرومر و کوچک‌اند و بلاستومرهای سمت قطب گیاهی، ماکرومر و بزرگ‌اند.

تسهیم کامل نامساوی شعاعی در
دوزیستان



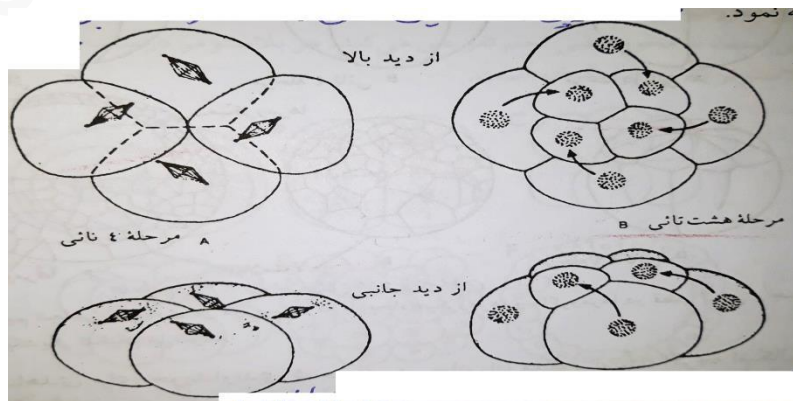
✓ شکافتگی مارپیچی: دوک‌های تقسیم سلولی در نوع شعاعی، مکرراً به شکل افقی و عمودی است اما در مارپیچی، دوک‌های تقسیم نسبت به محور قطبی تخم، به طور مایل است. سطح تمایل دوک‌های تقسیم از یک مرحله به مرحله دیگری معکوس می‌شود به طوری که مثلاً در مرحله 8 سلولی جهت دوک‌ها راست گرد است و در مرحله 16 سلولی، چپ گرد می‌شود.

نکته: سلول‌ها در تسهیم مارپیچی دارای سطح تماس بیشتری نسبت به تسهیم شعاعی هستند و پایدارترند.

نکته: جنین‌های واجد تسهیم مارپیچی، قبل از شروع گاسترولاسیون تقسیمات کمی انجام می‌دهند در نتیجه امکان دنبال کردن سرنوشت هریک از بلاستومرها فراهم می‌شود.

• در جنین‌هایی که تسهیم مارپیچی دارند، لاروی به نام **لارو تروکوفور** ایجاد می‌شود.

تسهیم مارپیچی در کرم‌های روبانی و
نرم‌تنان



علاوه بر انواع مارپیچی و شعاعی، دو نوع تسهیم کامل نیز وجود دارند: **دو طرفه در تونیکات‌ها و چرخشی در نماتودها (کرم‌های لوله‌ای)**

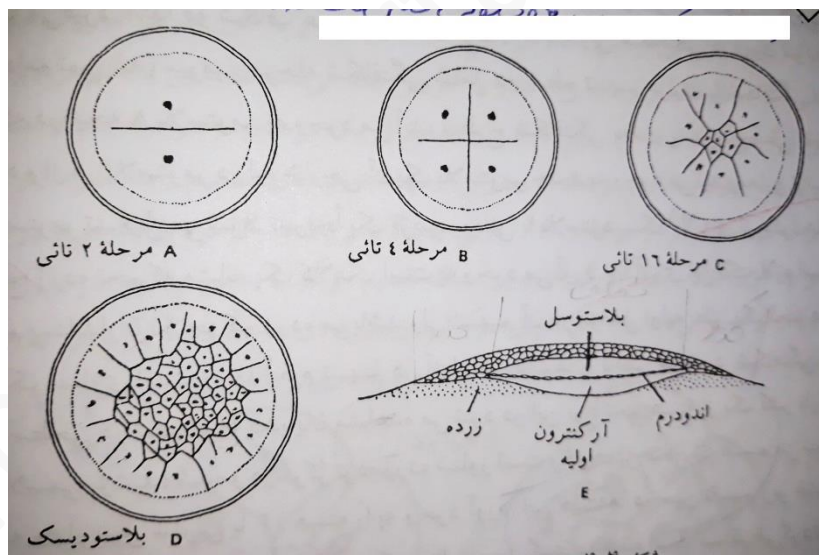
شکافتگی ناقص یا نسبی: در این نوع تسهیم، تنها بخشی از سیتوپلاسم در تسهیم شرکت می‌کند و شیار انقباضی به بخش حاوی زرده سیتوپلاسم نفوذ نمی‌کند.

شکافتگی ناقص Meroblastic	قرصی (Discoid): پرندهگان، ماهیان
	سطحی (Superficial): حشرات

✓ شکافتگی ناقص قرصی: تقسیمات به شکل عمودی انجام می‌گیرند تا به مرحله 8 بلاستومری برسند، البته این شکافتگی‌ها به درون توده زرده نمی‌رسد. سطوح شکافتگی بعدی به صورت محیطی است و از هر بلاستومر در لبه خارجی، یک بلاستومر جدیدی ایجاد می‌شود و به 16 سلولی می‌رسد. به تدریج، سلول‌ها به شکل کلاهک، قرص رویانی یا بلاستودیسک را بر روی توده زرده تشکیل می‌دهند. بلاستودیسک، بعدها تشکیل آرکترون اولیه و بلاستوسل را می‌دهد.

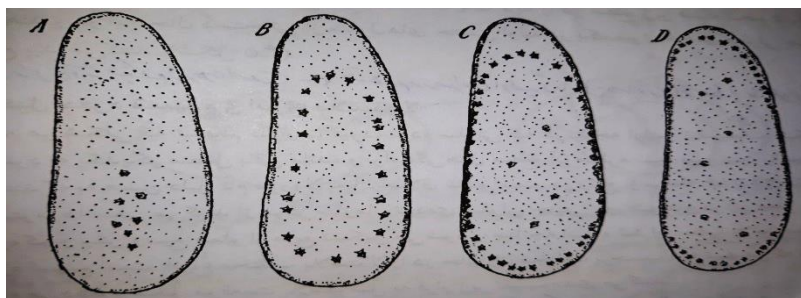
✓ تسهیم در تخم پستانداران، ابتدا به صورت کامل مساوی است و بعدا به شکل ناقص است.

تسهیم ناقص قرصی در پرندهگان و ماهیان و خزندگان



✓ شکافتگی ناقص سطحی: در تخم حشرات هسته‌ها به شکل سین‌سیشیال و متعدد در یک سیتوپلاسم ایجاد می‌شوند. این هسته‌ها تقسیم شده و به مرحله 16 هسته‌ای می‌رسند و به زیر غشای تخم مهاجرت می‌کنند

تسهیم ناقص سطحی در حشرات



تشکیل حفره تسهیم (بلاستولا) و انواع آن

سلول‌ها یا بلاستومرها از مرحله 16 تا 32 سلولی کم کم تمایل دارند از مرکز سازمان توده سلولی جنینی دور شوند و حفره بلاستوسل را تشکیل دهند.

انواع بلاستولا بر حسب نوع تسهیم و شکل و موقعیت بلاستوسل

<p>به دو نوع منظم و نامنظم تقسیم می‌شود. در بلاستولای توخالی منظم، بلاستوسل در مرکز توده بلاستومرهاست و غالباً در تخم‌هایی که تسهیم کامل مساوی دارند، دیده می‌شود مانند آمفیوکسوس و خارپوستان (توتیا) در بلاستولای توخالی نامنظم، بلاستوسل در مرکز توده بلاستومرها نیست و بیشتر به طرف قطب جانوری کشیده می‌شود. اغلب در تخم جنین‌هایی که تسهیم کامل نامساوی دارند مانند: دوزیستان</p>	<p>بلاستولای توخالی (coeloblastula)</p>
<p>غالباً در سلول‌های تخمی که تسهیم ماریپیچی دارند مانند کرم‌های روبانی. در این نوع چون قطب گیاهی از زرده پر شده است، بلاستوسل به طرف قطب جانوری کشیده می‌شود و غالباً هم ناپدید می‌شود بنابراین به شکل توپر دیده می‌شود.</p>	<p>بلاستولای توپر (sterroblastula)</p>
<p>بلاستوسل به شکل قرص در بین بلاستومرها و زرده ایجاد می‌شود و بیشتر در تخم‌های دارای تسهیم ناقص قرصی اتفاق می‌افتد که تخمک تلوسیتال هم هستند مانند: ماهی‌ها، خزندگان و پرندگان</p>	<p>بلاستولای قرصی (discoblastula)</p>
<p>بلاستوسل به صورت مجازی باقی می‌ماند و موقعیت قبلی هسته سلول تخم و زرده اطراف آن را اشغال می‌کند. اغلب در تخم‌های سانترولسیتال دیده می‌شود مانند: بندپایان</p>	<p>بلاستولای محیطی (periblastula)</p>

گاسترولاسیون

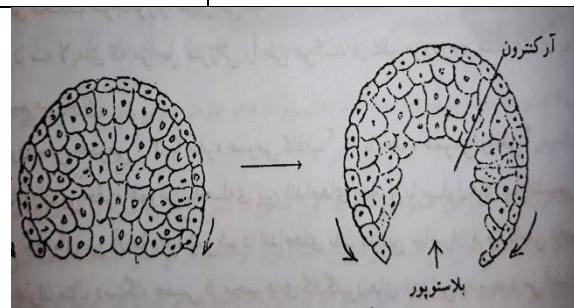
بعد از بلاستولاسیون، عده‌ای از سلول‌های سطحی توده جنینی تحت اثر برخی فاکتورهای رشد به داخل بلاستوسل مهاجرت می‌کنند که در نهایت لوله گوارش اولیه جنین یا آرکنترون ایجاد می‌شود که دهانه خارجی آن، بلاستوپور یا گاستروپور نامیده می‌شود.

در نتیجه گاسترولاسیون، سه لایه اکتودرم، مزودرم و اندودرم تشکیل می‌شود. با دخالت ژن‌های هموباکس و پروتئین‌های حاصله از آن، محورهای قدامی-خلفی، پشتی-شکمی و تقارن بدن مشخص می‌شوند.

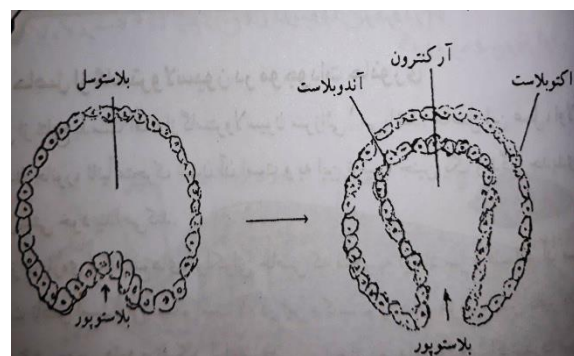
گاسترولاسیون در نتیجه حرکات دقیق و موزون سلول‌ها رخ می‌دهد؛ حرکات گاسترولایی می‌توانند همزمان با هم نیز انجام شوند؛ انواع حرکات گاسترولایی: قطب

سلول‌های اکتودرمی جانوری به شکل یکپارچه بر روی سلول‌های قطب گیاهی کشیده شده و آن را روکش می‌کند. نتیجه این حرکت، کم شدن لایه‌های سلولی است و آرکترون بتدریج در داخل ماکرومرهای قطب گیاهی تشکیل می‌شود. در جانورانی که بلاستولای توپر دارند مانند کرم‌های روبانی اتفاق می‌افتد.	روخزیدگی یا پوششی (Epibolic)
سلول‌های قطب گیاهی به درون بلاستوسل کشیده می‌شوند و آرکترون را ایجاد می‌کنند. در جانوران با بلاستولای توخالی مانند آمفیوکسوس و توتیا	درون‌خزیدگی (Involution)
سلول‌های سطحی به شکل منفرد به داخل بلاستوسل، مهاجرت می‌کنند. غالباً در مهره‌داران عالی رخ می‌دهد.	مهاجرت انفرادی (Ingression)
بلاستومرها با تقسیمات متوالی به دو لایه تبدیل می‌شوند و بلاستوسل را به دو بخش تقسیم می‌کنند. اغلب در کیسه‌تنان اتفاق می‌افتد.	دو لایه‌ای شدن (Delamination)
بعد از مهاجرت سلول‌های سطحی به داخل بلاستوسل، عده‌ای از سلول‌ها به دنبال یکدیگر قرار می‌گیرند و افزایش طولی دارند تا مقدمات برای تشکیل اندام‌های اولیه نظیر مزودرم پری کوردال فراهم شود. در مهره‌داران بیشتر اتفاق می‌افتد.	دراز شدن (Elongation)
بلاستومرهای قطب گیاهی به داخل بلاستوسل تکثیر می‌کنند و همزمان حرکات روخزیدگی در قطب جانوری انجام می‌شود، سپس بلاستومرهای قطب گیاهی عقب نشینی کرده و توده سولی جنین، طویل می‌شود. اغلب در کیسه‌تنان	تکثیر قطبی (Polar proliferation)

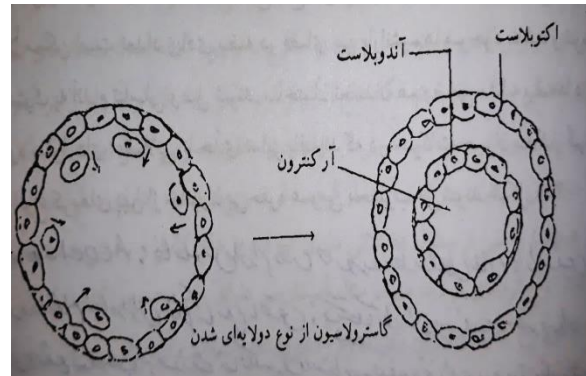
گاسترولاسیون از نوع روخزیدگی در کرم‌های روبانی



گاسترولاسیون از نوع درون‌خزیدگی در خارپوستان



گاسترولاسیون از نوع دولایه‌ای شدن در کیسه‌تان



ویژگی‌های پدیده گاسترولاسیون

- 1) سلول‌های جنینی در طی گاسترولاسیون توسط حرکات مورفوژن (شکل زا) دوباره سازماندهی می‌شوند.
- 2) نظم و سرعت تقسیم سلولی کندتر از مراحل قبلی است.
- 3) در صورت وجود رشد، خیلی ناچیز است.
- 4) متابولیسم سلول‌ها تغییر می‌کند به طوریکه اکسیداسیون سلولی افزایش یافته و مصرف اکسیژن و ATP افزایش می‌یابد.
- 5) هسته‌ها فعالتر و فعالیت‌های سلول‌های جنینی را کنترل می‌کنند.
- 6) انواعی از پروتئین‌ها که قبلاً وجود نداشتند، بیان می‌شوند.
- 7) الگوسازی محورهای تقارن جنینی، پشتی-شکمی و سری-دمی تعیین می‌شوند.

نتایج حاصل از گاسترولاسیون

یکی از نتایج آن، **سرزایی یا cephalization** است که با این عملف بدن جانور قطبی و متحرک می‌شوند. در این مکانیسم، ژن‌های هموباکس همچون nanos و مزودرم نقش مهمی دارند. جانوران سه لایه‌ای از نظر مزودرم و مشتقات آن به سه گروه تقسیم می‌شوند:

- 1) جانوران بدون حفره عمومی یا آسلومات: فاصله بین اندام‌های جانور توسط سلول‌های پارانشیمی پر شده است و فاقد حفره هستند. اندام‌ها دارای فرم تکاملی ناقصی هستند، لوله گوارش منشعب و مخرج ندارند و از طریق سلول‌های شعله‌ای دفع انجام می‌دهند، عصب به صورت گانگلیون‌های ابتدایی است، بیضه و تخمدان به صورت نامنظم بین پارانشیم قرار دارند. دستگاه دفعی از نوع پروتوفریدی است. این گروه شامل کرم‌های پهن مانند فاسیولا هپاتیکا است.
- 2) جانوران با حفره عمومی کاذب یا سودوسلومات: سلول‌های پارانشیمی در فواصل اندام‌ها نیستند بلکه در دیواره بدن قرار گرفته‌اند، فضای بین اندام‌ها فاقد سلول و مایع مترشحه از پارانشیم پر شده است که این فضا را، فضای دور احشایی گویند که همان حفره کاذب است. لوله گوارش شامل دهان و مخرج دارند، و دستگاه دفع ادراری مزونفریدی دارند. کرم‌های گرد مانند آسکاریس، از این گروه محسوب می‌شود.

3) جانوران با حفره عمومی واقعی یا سلومات: مزودرم تمایز یافته و پیشرفته‌ای دارند. مزوبلاست قطعه قطعه شده و جداره اندام‌ها و جداره داخلی بدن را می‌پوشاند. فاصله بین پوشش پرده‌های جداری و احشایی، حفره عمومی می‌باشد. (پدیده قطعه قطعه شدن یا metamerization). دستگاه دفعی از نوع **متانفریدی** است. کرم‌های حلقوی، مشمول این گروه می‌شوند. پیچیده ترین حفره عمومی در خارپوستان است که سیستم عروقی - آبی را دارند.

سرنوشت بلاستوپور

بلاستوپور در انواع جانوران سه لایه‌ای با حفره عمومی واقعی، یا به دهان تبدیل می‌شوند (تک منفذی‌ها) و یا به مخرج تبدیل می‌شوند (دو منفذی‌ها).

در تک منفذی‌ها، بلاستوپور، سطح قدامی را اشغال می‌کند. سر در حفره بلاستوپور تشکیل می‌شود و مخرج در مقابل آن. به این گروه از جانوران، **دهان اولی‌ها یا پروتوستوم** می‌گویند. مثل **کرم‌های پرتار حلقوی (نرئیس)**

در دو منفذی‌ها، بلاستوپور، تشکیل مخرج می‌دهد و دهان در مقابل آن. این عمل با پیشرفت آرکنترون و تشکیل شیار دهانی، انجام می‌گیرد. جانوران **دهان ثانوی یا دوتروستوم** نام دارند. که شامل **بندپایان، خارپوستان و طنابداران** هستند.

دهان ثانوی‌ها بر اساس مشتقات اکتودرمی به دو گروه اپی‌تلیو نورین‌ها و اپی‌نورین‌ها تقسیم می‌شوند.

اپیتلیو نورین‌ها: سیستم عصبی به طور کامل متمایز نشده و در بین سلول‌های پوشش جداره بدن پراکنده شده اند و فاقد مغز و سرزایی هستند. اسکلت نیز ندارند. مانند: خارپوستان

اپی‌نورین‌ها: دارای دستگاه عصبی و سرزایی دارند. این نوع جانوران دارای تقارن جانبی هستند و سیستم اسکلتی - حرکتی ویژه‌ای دارند. مانند: طنابداران

اصطلاحات جنین‌شناسی

در مطالعات جنین‌شناسی، از دیدگاه‌های مختلف مورفولوژیکی، تشریحی و بافت‌شناسی، اصطلاحات گوناگونی به کار می‌رود از جمله:

اندام‌های بالایی (superior): اندام‌های موجود در بخش فوقانی بدن مثل چشم و گوش

اندام‌های پایینی (inferior): در بخش تحتانی مثل پاها

کلیه حقوق مادی و معنوی این اثر متعلق به سایت رتبه برترها میباشد و هر نوع کپی برداری شرعا و قانون مجاز نمیباشد

بخش جلویی بدن (anterior): بخش قدامی بدن که سرزایی انجام می‌شود.

بخش عقبی بدن (posterior): بخش خلفی بدن که در آن دم ایجاد می‌شود.

محور سری-دمی (cephalo-caudal): از فرق سر تا انتهای دم

سطح پشتی (dorsal): مثل باله پشتی در ماهیان و طناب عصبی در مهره‌داران

سطح شکمی (ventral): مانند پستان‌ها

خط وسطی-پشتی (dorso-medial): مانند باله پشتی در ماهیان

خط وسطی-شکمی (ventro-medial): مانند بندناف در پستانداران

صفحه پشتی-شکمی و وسطی: خطی که بدن حیوان را به دو نیم تقسیم کند.

اندام‌های سری (cephalic): مانند چشم و مغز

اندام یا موقعیت دهانی (buccal-oral): مانند مکنده دهانی در لارو دوزیستان یا دندان در پستانداران

فرق سری (cranial): منتهی الیه ناحیه قله سر

منقاری (rostral): ناحیه تشکیل بینی

اندام سینه‌ای (pectoral): مانند باله‌های سینه‌ای در ماهیان و عضلات سینه‌ای در پرندگان

اندام مخرجی یا نشیمنگاهی (Anal): مانند باله مخرجی در ماهی

اندام مبدائی (proximal): اندام‌های نزدیک به محور فرضی بدن مانند بازو در انسان

اندام دور از مبدا (distal): اندام دور از مبدا مانند بندانگشتان دست

اندام مرکزی (central): مانند مری

محورها و سطوح تقارن بدن (symmetry)

برخی جانوران فاقد تقارن اند مانند اسفنج (asymmetry)

و جانورانی که تقارن دارند: **تقارن شعاعی (radial)**: کلیه اندام‌های محیطی نسبت به محور تقارن بدن به

طور شعاعی قرار گرفته و فاصله آنها تا محور تقریباً به یک اندازه است. (خارپوستان)

تقارن شعاعی - دوجانبی (radial- bilateral): بخش اصلی بدن نسبت به محور تقارن شعاعی و اندام‌های طرفی نسبت به محور بدن تقارن جانبی دارند. (کیسه‌تنان - شانه داران)

تقارن دوطرفی (bilateral): اندام‌های بدن نسبت به یک سطح تقارن وسطی بدن به طور قرینه قرار دارند و از نظر اندازه دو به دو نظیر هم اند. مانند بندپایان و طنابداران - آمفیوکسوس

انواع برش‌های جنینی: 1) **برش‌های جبهه‌ای (frontal):** برشی طولی است. موقعیت اندام‌ها را از سطح شکمی تا سطح عقبی بدن نشان می‌دهد.

2) **برش سهمی (sagittal):** برش طولی که سطح آنها عمود بر برش جبهه‌ای است که به موازات محور سری - دمی است. اگر چنین برش‌هایی از وسط بدن تهیه شود به آن برش میانی و اگر از طرفین و سطح میانی تهیه شود و به آن برش کناری می‌گویند.

3) **برش عرضی (transverse):** سطح برش عمود بر محور سری - دمی است.

4) **برش طولی (longitudinal):** شامل هر دو نوع برش سهمی و جبهه‌ای است.

5) **برش مورب (oblique):** اگر سطح برش بر محور سری - دمی عمود نباشد برش مورب حاصل می‌شود.

تکوین ابتدایی در توتیای دریایی

فصل 5

توتیا جزو شاخه خارپوستان است و دارای لقاح داخلی که بعد از اتمام میوز II و آزاد شدن گویچه قطبی دوم، آماده لقاح می‌شود.

نکته: در توتیای دریایی، گویچه قطبی، قبل از لقاح پس از رها شدن در آب دریا، از سمت قطب جانوری آزاد می‌شود.

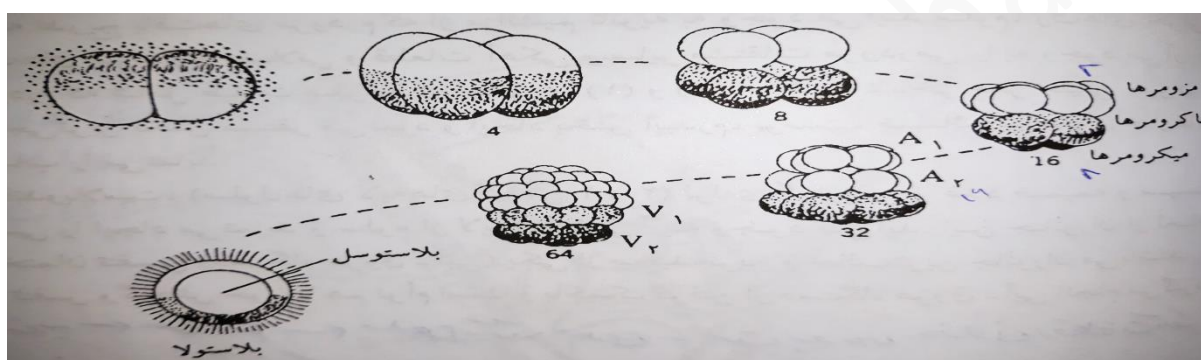
✓ تخم توتیای دریایی دارای **تقارن شعاعی** است.

✓ آب دریا محرک تقسیم میوز در توتیای دریایی است.

سیتوپلاسم تخمک دارای پیگمان یا رنگدانه‌هایی است که به محض لقاح یک **حلقه زیر استوایی** به نام **کمر بند رنگین (pigmented band)** را تشکیل می‌دهند. در بالای این کمر بند، قطب جانوری و در پایین آن، قطب گیاهی قرار دارد.

تسهیم توتیای دریایی

تسهیم توتیا از نوع کامل مساوی شعاعی است. تعیین سطوح کلیواژی با بیان ژن اکتین حلقه انقباضی یا سیتواسکلتون، انجام می‌گیرد. تسهیم اول و دوم هر دو نصف النهاری و عمود بر هم می‌باشند. تسهیم سوم، مداری بوده و دو قطب جانوری و گیاهی را از هم جدا می‌کند. در تسهیم 4، بلاستومرهای قطب جانوری تسهیم نصف النهاری انجام داده و 8 بلاستومر به نام **مزومر** را ایجاد می‌کنند؛ بلاستومرهای قطب گیاهی، تسهیم نامساوی مداری انجام داده و **4 سلول بزرگ** به نام **ماکرومر** و **4 سلول کوچک** به نام **میکرومر** را تشکیل می‌دهند. در تسهیم بعدی، مزومرهای قطب جانوری، تسهیم مداری و بلاستومرهای قطب گیاهی، تسهیم نصف النهاری انجام می‌دهند. همینطور تا تسهیم هفتم، الگوی تقسیمات عوض می‌شود تا به مرحله بلاستولای 120 سلولی برسد و حفره بلاستوسل را تشکیل دهد که از این به بعد، الگوی تقسیم سلولی نظم خود را از دست می‌دهد.



شکل گیری بلاستولا

از مرحله 120 سلولی، آغاز می‌شود. تمامی سلول‌ها تقریباً هم اندازه هستند و سرعت تقسیمات میکرومرها کم شده است. **سلول‌ها از درون یا مایع حفره بلاستوسل و از بیرون با لایه هیالینی در تماس اند.** با ایجاد اتصالات محکم، صفحه اپی‌تلیالی پیوسته‌ای از بلاستومرها دور حفره بلاستوسل تشکیل می‌شود. با ورود آب به داخل حفره و گسترش حفره بلاستوسل، بلاستومرها به شکل یک تک لایه به لایه هیالینی متصل می‌شوند.

- ❖ بخشی از غشای سلولی که دور از حفره بلاستوسل قرار می‌گیرد، مژه‌دار است، این بلاستولای مژه‌دار در پوشش لقاحی خود شروع به چرخیدن کرده و سپس سلول‌ها متمایز می‌شوند.
- ❖ قطب گیاهی بلاستولا، ضخیم می‌شود و صفحه نباتی را ایجاد می‌کند. سلول‌های قطب جانوری نیز، آنزیم‌های دخیل در هچینگ (hatching) را ترشح می‌کنند که پوشش لقاحی را هضم کرده و جنین به داخل آب، شناور می‌شود.
- ❖ بلاستولای توتیای دریایی از نوع توخالی منظم است.
- ❖ بلاستولایی که ایجاد می‌شود، در قسمت راسی قطب جانوری، مژه‌های حسی یا کاکل راسی دارد و در نقطه مقابل آن در قطب گیاهی، مسطح می‌شود.

نقشه‌های سرنوشت و تعیین بلاستومرهای توتیای دریایی

در مرحله 60 سلولی، سلول‌ها به شکل برگشت‌پذیر متعهد می‌شوند و بلاستومرهای خاصی انواع سلولی مشابه پرتوان را بوجود می‌آورند.

سلول‌های نیمه قطب جانوری: اکتودرم (پوست و نورون‌ها) را در لارو تشکیل می‌دهند.

ماکرومرهای ردیف 1 قطب گیاهی: بخش‌هایی از اندودرم و اکتودرم

ماکرومرهای ردیف 2 قطب گیاهی: اندودرم، سلوم (دیواره مزودرمی درون بدن) و مزانشیم غیر اسکلتی یا مزانشیم ثانویه مانند سلول‌های رنگدانه‌ای، ایمنی و عضلانی را ایجاد می‌کنند.

میکرومرهای ردیف 1 یا میکرومرهای بزرگ قطب گیاهی: مزانشیم اولیه یا مزانشیم اسکلت زا را ایجاد می‌کند. و از این طریق، اسکلت لاروی تشکیل می‌شود.

میکرومرهای ردیف 2 یا میکرومرهای کوچک قطب گیاهی: نقش زیادی ندارند و ممکن است سلول‌هایی را در تشکیل سلوم لاروی به اشتراک بگذارند.

نکته: مزانشیم اولیه از میکرومرها و مزانشیم ثانویه از ماکرومرهای قطب گیاهی ردیف 2 ایجاد می‌شوند.

نکته: میکرومرهای بزرگ ردیف اول قطب گیاهی، تنها سلول‌هایی هستند که به شکل خودبخودی، تخصصی می‌شوند. که بعداً با ترشحات پاراکرین و جوکستاکرین خود سلول‌های مجاورشان را تخصصی می‌کنند. این میکرومرها، سلول‌های مجاورشان را برای تبدیل شدن به اندودرم، تحریک می‌کنند به طوری که اگر این میکرومرها را بر روی کلاهک جانوری که به اکتودرم تبدیل می‌شوند، قرار دهند، این سلول‌ها به اندودرم تبدیل می‌شوند.

بنابراین سلول‌های دیگر از جمله ماکرومرها به صورت شرطی، تخصصی می‌شوند. اما میکرومرهای اسکلت ساز توسط بیان بتاکاتنین و مسیر *wnt*، به صورت خودبخودی، تخصصی می‌شود.

نکته: میکرومرهای بزرگ ردیف اول اسکلت زا، نه تنها اسپسکول‌های اسکلتی را تشکیل می‌دهند بلکه با القای محل ثانویه‌ای برای گاسترولاسیون، سرنوشت سلول‌های مجاور خود را نیز تغییر می‌دهند.

تخصصی شدن محورها

بیان ژن *Nodal*، سبب ایجاد تقارن چپ- راست و محور دهانی- مخرجی می‌شود. همچنین، آزمایشات حاکی از این است که در لارو فاقد ژن *Nodal*، لارو حاصله فاقد تقارن دو طرف می‌شود، آرکترون برای

شکل‌گیری دهان ایجاد نمی‌شود و مزانشیم اسکلت زا به مجموعه سلولی تشکیل دهنده اسپیکول، مجزا نمی‌شود. بنابراین این ژن در تثبیت اکتودرم دهانی نیز نقش بسزایی دارد.

گاسترولاسیون توتیای دریایی

طی گاسترولاسیون، لایه‌های سلولی سرنوشت خود را پیدا می‌کنند و نهایتاً لارو پلوتوس را ایجاد می‌کنند.

مهاجرت انفرادی مزانشیم اسکلت زا

به محض خروج بلاستولا از پوشش لقاحی، میکرومرهای بزرگ ردیف 1 قطب گیاهی، تغییر شکل داده و اتصالات خود را با لایه هیالینی خارجی و سلول‌های مجاور خود از دست داده و به شکل انفرادی وارد حفره بلاستوسل می‌شود.

✓ این سلول‌های مزانشیمی اسکلت زا، زائده‌های بلندی به نام فیلوپودیا را ایجاد می‌کند که این فیلوپودیا به صورت متناوب اتصالاتی را با دیواره بلاستوسل برقرار کرده و سپس جدا می‌شود. در نهایت این سلول‌ها در قسمت شکمی - جانبی آینده بلاستوسل مستقر شده و به طناب سین‌سیشومی که در تشکیل محور کربنات کلسیمی اسپیکول‌های اسکلت لاروی نقش دارد، ملحق می‌شوند

✓ تمامی سلول‌های بلاستولا در ابتدا از سطح بیرونی به لایه هیالینی و از سطح درونی به تیغه پایه ترشح شده توسط خودشان و از سمت جانبی به سایر سلول‌ها، متصل‌اند. در حین تغییرات گاسترولاسیونی، ابتدا پیش‌سازهای مزانشیمی اسکلت زا تمایل خود را به این ساختارها از دست می‌دهند اما در مقابل تمایل بالایی نسبت به ماده زمینه‌ای برون سلولی دیواره بلاستوسل پیدا می‌کنند. بروز این تغییرات بدلیل تغییر در مولکول‌های سطح سلولی است که، پروتئین‌های بلاستوسل مثل فیبرونکتین، اینتگرین، لامینین و کاده‌رین‌ها در این فرایند دخیل هستند.

نکته: چندین نوع پروتئین نظیر فیبرونکتین و نوعی گلیکوپروتئین سولفات‌ها در شروع و حفظ این مهاجرت نقش دارند.

فیلوپودیای سلول‌های مزانشیمی اسکلت زا، بعد از ورود به بلاستوسل، در دیواره آن به جستجو می‌پردازد و در پاسخ‌گویی به علائم الگوبندی پشتی - شکمی و جانوری - گیاهی صادر شده از اکتودرم، نقش دارد.

مرحله اول درون‌روی آرکنترون

همزمان با مهاجرت سلول‌های مزانشیمی اسکلت‌زا به درون حفره، سلول‌های باقیمانده موجود در قطب گیاهی ضخیم شده و به شکل صفحه نباتی به لایه هیالینی متصل باقی می‌مانند. این صفحه نباتی حدود 1/2 حفره بلاستوسل را به داخل درون‌روی می‌کند و آرکترون با لوله گوارش اولیه را تشکیل می‌دهد و دهانه آن، بلاستوپور می‌باشد.

❖ میکروفیلامان‌های اکتین در انتهای راسی سلول‌های نباتی، منقبض شده و موجب تغییر شکل و به داخل کشیده شدن آنها می‌شوند. بعلاوه، لایه هیالینی موجود در صفحه نباتی در اثر تغییر در ترکیباتشان، به سمت درون خمیدگی پیدا می‌کنند.

❖ نکته: اولین گروه سلولی که درون روی می‌کنند، ماکرومرهای ردیف 1 و 2 قطب گیاهی هستند.

در واقع سلول‌های مزانشیم غیر اسکلت‌زا یا مزانشی ثانویه، اولین گروه از سلول‌هایی هستند که به داخل بلاستوسل درون‌روی نموده و راس آرکترون را تشکیل می‌دهند و نهایتاً کیسه‌های سلومی، سلول‌های رنگدانه‌دار و عضلات اطراف لوله گوارشی را تشکیل می‌دهند.

✓ ترتیب قرارگیری سلول‌های حاصل از درون‌روی مرحله اول: سلول‌های اندودرمی مجاور مزانشیم مشتق شده از میکرومر، فاصله زیادی را در بلاستوسل طی می‌کند و لوله گوارش قدامی را تشکیل می‌دهد، لایه بعدی سلول‌های اندودرمی، لوله گوارش میانی و ردیف آخری، لوله گوارش خلفی و مخرج است.

مرحله دوم و سوم درون‌روی آرکترون

در مرحله اول، آرکترون کوتاه و عریض بود اما در مرحله دوم، باریک و طویل می‌شود. برای ایجاد این گستردگی، سلول‌ها شکل خود را تغییر می‌دهند و با بازآرایی که دارند در لابه‌لای هم فرو می‌روند. با این روش، بافت نازک شده و همزمان به سمت جلو حرکت می‌کنند؛ به این روش، **بسط همگرا** می‌گویند.

سومین مرحله‌ی طویل شدن آرکترون، در اثر نیروی کششی که توسط سلول‌های مزانشیمی غیر اسکلت‌زا ایجاد می‌شود، آغاز می‌شود. سلول‌های مزانشیمی ثانویه یا غیر اسکلت‌زا، در مایع بلاستوسل، زائده فیلوپودیایی ایجاد می‌کنند که به طرف سطح درونی دیواره بلاستوسل کشیده می‌شوند. فیلوپودیاها در ناحیه اتصالی بین بلاستومرها به دیواره متصل شده، سپس با جمع کردن خود، آرکترون را به سمت بالا می‌کشند.

✓ نکته: در ناحیه‌ای که قرار است بخش شکمی لارو را بوجود آورد و همچنین ناحیه‌ای از آرکترون که دهان آینده جنینی را بوجود خواهد آورد، بخش هدفی وجود دارد که توسط سلول‌های مزانشیم غیر اسکلت‌زا (ثانویه) و فیلوپودیای آن، شناسایی می‌شود.

✓ جایی که آرکترون با دیواره برخورد می‌کند، در نهایت به دهان تبدیل می‌شود و نقطه مقابل آن یعنی بلاستوپور، به مخرج تبدیل می‌شود (ویژگی دهان ثانویان یا دوتروستومی‌ها)

بسیاری از سلول‌های مزانشیم ثانویه، روی بلاستوسل پخش می‌شوند سپس تکثیر شده و اندام‌های مزودرمی را بوجود می‌آورند. حفره‌های سلومی، از سلول‌های ماکرومری و میکرومری گیاهی ردیف 2، تشکیل می‌شوند. کیسه سلومی سمت راست به صورت رشد نکرده باقی می‌ماند در حالیکه کیسه سلومی سمت چپ، تکوین یافته و بسیاری از ساختارهای توتیای دریایی بالغ را ایجاد می‌کند. اکتودرم نیز بخش اپیدرم، ضمام پوستی و اعصاب را می‌سازد. اندودرم (لایه نباتی 1 و 2) لوله گوارش و غدد ضمیمه و سیستم تنفسی را می‌سازد.

❖ **سمت چپ لارو پلوتئوس، سطح دهانی آینده ی توتیای دریایی بالغ را بوجود می‌آورد.**

بعد از شکل‌گیری کامل لارو پلوتئوس، یک طرف آن پهن شده و سطح شکمی را ایجاد می‌کند که منخرج در وسط آن باز می‌شود. یک سطح دیگر که تورفتگی دارد، گودال دهانی است.

فصل 6 تکوین ابتدایی در آمفیوکسوس و دروزوفیلا

تکوین ابتدایی در آمفیوکسوس

آمفیوکسوس از گروه سفالوکورداتا (سرطنابداران) می‌باشد. از ویژگی‌های خاصی که این گروه دارند، دارا بودن شیار اندوستیل در دهلیز جهت ذخیره ید می‌باشد. لقاح خارجی را در آب انجام می‌دهند. نوع تسهیم در این جانوران **کامل مساوی شعاعی** می‌باشد. تقارن دو جانبی قبل از لقاح در تخمک بوجود می‌آید و دو سلول بلاستومر بعد از شکافتگی در موقعیت جانبی هم قرار می‌گیرند.

○ اولین شکافتگی در تخم آمفیوکسوس به صورت نصف النهاری است. سطح شکافتگی دوم عمود بر سطح شکافتگی اول در جهت قطب جانوری به قطب گیاهی می‌باشد. سطح شکافتگی سوم عمود بر دو سطح شکافتگی قبل و به طور افقی کمی بالاتر از استوا است. به مرور با شکافتگی‌های بعدی و افزایش سلول‌ها بلاستوسل تشکیل می‌شود.

○ تخمک آمفیوکسوس از نوع **کم زرده و غیر ایزولستال** می‌باشد و زرده بیشتر در موقعیت گیاهی است.

○ **بلاستولا از نوع توخالی منظم است.**

نکته: در توتیای دریایی، تخم لقاح یافته تا زمان تشکیل قطب گیاهی و جانوری، دارای تقارن شعاعی است. در آمفیوکسوس، تخمک تا قبل لقاح دارای تقارن دوجانبی است.

گاسترولاسیون

در آمفیوکسوس پدیده گاسترولاسیون در زمانی که حدود 800 سلول در بلاستولا وجود دارد با پهن شدن سلول‌های دیواره قطب گیاهی آغاز می‌شود. سپس نیمی از قطب گیاهی، تورفتگی داشته و توده سلولی دو لایه‌ای شده و نهایتاً بلاستوسل مسدود شده و آرکترون به همراه دهانه بلاستوپور ایجاد می‌شود.

به تدریج گاسترولا دراز و بلاستوپور کوچک شده و لبه‌های پشتی جانبی و شکمی همگرا می‌شوند. سلول‌های مزودرم پشتی تکثیر یافته و ساختاری به نام هلال طنابی یا هلال مزودرمی (chordal or mesodermal crescent) را تشکیل می‌دهند. این سلول‌های هلال طنابی از لبه‌های بلاستوپور به درون جنین و بین اکتودرم و اندودرم نفوذ می‌کند.

- در لبه پشتی بلاستوپور، **سلول‌های مولد نوتوکورد** قرار دارند و در نقطه مقابل سلول‌های مولد نوتوکورد در سطح جنین، **سلول‌های تولید کننده صفحه عصبی** قرار دارند که بعداً طناب عصبی پشتی را بوجود می‌آورد. سلول‌های لبه جانبی بلاستوپور، سایر نواحی مزودرمی را ایجاد می‌کند.
- **سلول‌های ناحیه شکمی بلاستوپور، نیز مزودرمی بوده و به همراه سلول‌های مولد نوتوکورد، با حرکات درون‌خزیدگی سلول‌های اندودرمی را به درون جنین می‌کشند.** این حرکات توام با تقسیمات میتوزی است که بعد از مهاجرت به درون سلول‌های ناحیه لبه پشتی بلاستوپور در زیر اکتودرم قرار گرفته و ساختمان نوتوکورد را ایجاد می‌کنند و سلول‌های لبه شکمی بلاستوپور در طرفین دو رشته بافتی ایجاد و به درون جنین مهاجرت کرده و شیارهای مزودرمی را تشکیل می‌دهند و سرانجام به ناحیه پشتی و طرفین روده ابتدایی راه می‌یابند.

نورولاسیون

به تدریج که گاسترولا دراز و دهانه بلاستوپور کوچک می‌شود، جنین به شکل کیسه‌ای با دهانه باریکی درمی‌آید. در این حال در سطح پشتی جنین، **نورواکتودرم به شکل نوار درازی به نام صفحه عصبی** ظاهر می‌شود. صفحه عصبی ضخیم شده و با یک فرورفتگی، شیاری را ایجاد می‌کند. سپس صفحه عصبی به بالا کشیده شده و از طرفین بلاستوپور به صورت دو لبه به سمت بالا و سطح پشتی به طور قرینه کشیده می‌شود.

لبه‌های آزاد این اکتودرم به یکدیگر نزدیک شده و سقف شیار عصبی را پوشانده و لوه عصبی ایجاد می‌شود. پیش‌فرم نوتوکورد در زیر لوله عصبی و بالای لوله گوارش به صورت میله‌ای در می‌آید و همراه با آن مزودرم طرفی کیسه مانند می‌شود. با تغییرات مزودرم جداره‌های جانبی اندودرم به سمت بالا کشیده می‌شوند و با حرکات همگرایی به یکدیگر می‌پیوندند و لوله گوارش اولیه جنین را بوجود می‌آورند و سرتاسر لوله گوارش اندودرمی می‌شود.

مزودرم طرفین نوتوکورد قطعه قطعه شده و سومیت‌ها را می‌سازد. سپس در هر قطعه کیسه مزودرمی بوجود می‌آید. **کیسه‌های زودرمی در ابتدا توخالی هستند که هر یک از آنها را یک سلوم م‌نامند.** سپس مزودرم طرفی دو لایه‌ای شده و شکافته می‌شود.

❖ سلوم از شکافته شدن مزودرم کناری یا طرفی ایجاد می‌شود. در خارج دارای لایه جداری (splanchnopleura) در زیر اکتودرم و در داخل لایه احشایی (somatopleura) در خارج لوله گوارش.

❖ در هر سومیت، تمایز آغاز می‌شود که تعدادی در اطراف لوله عصبی و نوتوکورد، اسکلت محوری را تشکیل می‌دهند. هر سومیت دارای سه قسمت اسکروتوم، میوتوم و درماتوم است اما اسکروتوم در آمفیوکسوس به اسکلت تبدیل نمی‌شود و تنها اسکلت جانور، نوتوکورد است.

❖ **در منطقه جانبی - شکم سومیت‌های تنه جنین، مزودرم حدواسط برای تشکیل مجاری ادراری (نفروتوم) و دو نوار قرینه کلیوی قرار دارند.**

تکوین ابتدایی در دروزوفیلا (مگس سرکه)

دروزوفیلا به آسانی تولیدمثل می‌کند، زادآوری بالایی دارد، در برابر شرایط مختلف مقاوم است و کروموزوم‌های پلی‌تن آن به آسانی قابل شناسایی است و از این جهت نمونه خوبی برای انواع مطالعات آزمایشگاهی می‌باشد. اما با این حال مطالعه جنین‌های این جانور به این دلیل که زیاد بزرگ و شفاف نیستند، سخت است.

در جریان تکوین دروزوفیلا، غشاهای سلولی تا بعد از سیزدهمین تقسیم هسته‌ای تشکیل نمی‌شود. قبل از این زمان، تمامی هسته‌های در حال تقسیم در یک سیتوپلاسم مشترک قرار می‌گیرند.

✓ تخصصی شدن سلول‌ها در طول محورهای جنینی توسط برهمکنش‌های مواد سیتوپلاسمی موجود در یک سلول چند هسته‌ای انجام می‌گیرد.

✓ نکته بسیار مهم: **تخصصی شدن محورهای جنینی قبل از کلیواژ و حتی قبل از لقاح صورت می‌گیرد.** به طوریکه برهمکنش‌های بین تخمک و سلول‌های فولیکولی اطراف آن، این محورها را تعیین می‌کنند.

لقاح

اسپرم وارد تخمکی می‌شود که قبلاً فعال شده است و این فعال شدن در مرحله تخمک گذاری و چند دقیقه قبل از شروع لقاح انجام می‌شود. **وارد شدن کلسیم در تخمک موجب اتمام میوز می‌شود حتی اگر لقاح رخ ندهد.**

اسپرم از ناحیه میکروپیل در ناحیه قدامی پستی آینده جنین وارد تخمک می‌شود. این میکروپیل از وقوع پلی-اسپرمی جلوگیری می‌کند و در دروزوفیلا هیچ گرانول قشری جهت جلوگیری از پلی‌اسپرمی وجود ندارد. زمانیکه اسپرم وارد تخمک می‌شود، تخصصی شدن محورهای تخمک انجام شده است. بین اسپرم‌ها رقابت وجود دارد و دم اسپرم ممکن است از یک مگس بالغ طویل تر باشد.

تسهیم

بیشتر تخمک‌های حشرات، **تسهیم ناقص سطحی (superficial)** دارند و دلیل آن توده بزرگ زرده در قسمت وسط (**سانترولسیتال**) است که تسهیم را به حاشیه‌های سیتوپلاسمی می‌کشاند. در ابتدا بدون اینکه تقسیم سیتوکینزی انجام گیرد، تقسیمات فقط کاریوکینزی و هسته‌ای است بنابراین در اثر تسهیم سلول تخم دروزوفیلا، یک سلول بزرگ حاوی تعداد زیادی هسته (سین سیشیوم) ایجاد می‌شود.

❖ در طی تقسیم نهم، حدود 5 هسته به قطب خلفی جنین می‌رسند، این هسته‌ها توسط غشاهای سلولی احاطه می‌شوند و سلول‌های قطبی را تولید می‌کنند. سلول‌های قطبی به سلول‌های جنسی افراد بالغ تبدیل می‌شوند.

❖ بقیه هسته‌ها در چرخه تقسیم دهم، به پیرامون جنین می‌رسند؛ در طی مراحل تقسیم هسته‌ای، جنین **بلاستودرم سین سیشیال** نامیده می‌شود چون هنوز هیچ غشای سلولی بین هسته‌ها ایجاد نشده است و تنها غشایی که است، غشای خود تخم است.

نکته: با اینکه هسته‌ها در یک سیتوپلاسم مشترک هستند اما بدین معنی نیست که خود سیتوپلاسم یکنواخت باشد. بلکه هر هسته در اطراف خودش یک سری پروتئین‌ها و عوامل خاصی دارند. به این هسته‌ها و محیط پیرامونشان، انرجید (Energid) گویند.

❖ در چرخه تقسیم 13، غشای پلاسمایی تخمک به طرف داخل چین می‌خورد و سرانجام هر هسته سوماتیک به یک سلول منفرد تبدیل می‌شود که باعث ایجاد جنین با **بلاستودرم سلولی** می‌شود. روند بلاستودرم سلولی شدن در اثر عمل متقابل بین میکروتوبول‌ها و میکروفیلان‌ها انجام می‌گیرد.

❖ **نوع بلاستولا: محیطی**

مرحله گذار بلاستولای میانی

چرخه‌های 1 تا 10، هر کدام به طور میانگین 8 دقیقه طول می‌کشند. چرخه 13 که آخرین چرخه در بلاستودرم سین سیشیال است برای کامل شدن 25 دقیقه زمان لازم دارد. رفته رفته این چرخه‌ها در طول زمان زیاد و ناهماهنگ انجام می‌شوند. علت آن افزایش رونویسی از ژن‌های سلول تخم، کاهش سرعت

تقسیم هسته‌ای، سلولی شدن و افزایش پیوسته در رونویسی RNA است، که اغلب به عنوان مرحله گذار بلاستولای میانی شناخته می‌شوند. بنابراین مرحله گذار بلاستولای میانی در چرخه 13 یا 14 رخ می‌دهد.

✓ از عوامل مهم بین مرحله گذار بلاستولای میانی و مرحله گذار از مادر به سلول تخم:

(1) نسبت میزان کروماتین به سیتوپلاسم: افزایش این نسبت

(2) پروتئین smaug: که موجب تخریب و مهار mRNAهای مادری و بیان ژنهای جنینی

(3) تنظیم کننده‌های چرخه سلولی: اضافه کردن مراحل توقف چرخه سلولی و آهسته کردن روند آن

گاسترولاسیون

گاسترولاسیون کمی بعد از مرحله گذار بلاستولای میانی شروع می‌شود. در اولین حرکت گاسترولایی، اکتودرم، مزودرم و اندودرم فرضی از هم جدا می‌شوند. مزودرم آینده جنین حدود 1000 سلول است که خط میانی شکمی جنین را تشکیل می‌دهد که به طرف داخل چین می‌خورد تا **شیار شکمی** را ایجاد کند. اندودرم آینده نیز جهت تشکیل دو کیسه در انتهای قدامی و خلفی شیار شکمی درون روی می‌کند. سلول-های قطبی به همراه اندودرم در داخل قرار می‌گیرند و در این زمان، جنین برای تشکیل شیار سری خم می‌شود.

سلول‌های اکتودرمی سطحی و مزودرم همگرا شده و برای تشکیل **نوار زایا (germ band)** به طرف خط میانی شکمی مهاجرت می‌کنند. این نوار زیا به روی سطح پشتی جنین می‌پیچد. در واقع نوار زایا، تنه جنین را تشکیل می‌دهد. در پایان تشکیل نوار زایا، ساختارهای خلفی آینده جنین در پشت ناحیه سری آینده قرار می‌گیرند. در ادامه نوار زایا منقبض شده و موجب اندام‌زایی، قطعه قطعه شدن و جدا شدن صفحات فرضی می‌شود.

سیستم عصبی در دو ناحیه اکتودرم شکمی تشکیل می‌شود و نوروبلاست‌ها از این اکتودرم نوروزنیک در هر قطعه تمایز می‌یابند؛ بنابراین درحشراتی همچون دروزوفیلا سیستم عصبی در ناحیه شکمی قرار می‌گیرد درحالی‌که در مهره‌داران سیستم عصبی از یک لوله عصبی پشتی مشتق می‌شود.

تکوین ابتدایی در دوزیستان

فصل 7

مطالعات انجام شده بر روی زنبوبوس یا همان قورباغه آفریقایی (xenopus) و گورخرماهی، نشان دهنده تشابه نسبی فرایندهای تکوینی در مهره‌داران است.

انواع دوزیست: Caecidian: دوزیستان بی دست و پا

Urodels : دوزیستان دم دار مثل سمندر

Anura: دوزیستان بی دم مثل قورباغه و وزغ

دستگاه تناسلی ماده: تخمدان‌ها تیره و در موقع تخمک گذاری بزرگ می‌شوند. موقع عبور از اویداکت، ماده ژله ماندی به دور تخمک اضافه می‌شود. نقش ژله: **خاصیت چسبندگی - و به علت بد بودن موجب حفاظت می‌شود.** پوشش ژله‌ای تخمک تا زمان تشکیل لارو، اطراف تخمک است.

دستگاه تناسلی نر: بیضه‌ها در حفره شکم بوسیله مجاری و ابران به کلیه‌ها متصل‌اند و اسپرم از کلیه‌ها به میزراه و کلواک می‌ریزد.

فصل تولیدمثل: در فصل بهار نر با آواز خواندن، ماده را جذب کرده و در وضعیت **Amplexus (در برگیری)**، قرار می‌گیرند. با روش جفت‌گیری کاذب، نر توسط جسم پینه‌ای، ماده را می‌گیرد و تخمک و اسپرم به داخل آب آزاد شده و لقاح انجام می‌شود.

لقاح، چرخش قشری و تسهیم

لقاح در هر قسمتی از قطب جانوری می‌تواند رخ دهد. **نقطه ورود اسپرم، در سمت شکمی آینده جنین است و نقطه مقابل آن، سمت پشتی است.** بنابراین، **نقطه ورود اسپرم، جهت‌گیری محور پشتی - شکمی لارو بچه قورباغه را مشخص می‌کند.**

✓ در هنگام لقاح، تقسیم میوز II کامل می‌شود و دومین جسم قطبی آزاد می‌شود مانند پستانداران. محل خروج گویچه قطبی، به نام لکه رسیدگی است.

✓ سانتیریول اسپرم، میکروتوبول‌های سلول تخم را طوری سازماندهی می‌کند که سیتوپلاسم قشری یا کورتکس نسبت به سیتوپلاسم داخلی حدود 30 درجه بچرخد، به این چرخش، **چرخش قشری** می‌گویند. در طی این چرخش به دلیل اینکه هم پیگمان‌های قطب جانوری و هم زرده قطب گیاهی جابجا می‌شوند، **در سمت نقطه مقابل ورود اسپرم به تخم، نوار خاکستری رنگی به نام هلال خاکستری (gray crescent) ایجاد می‌شود.** در این هلال، آغاز گاسترولاسیون اتفاق می‌افتد.

در واقع قطب جانوری که رنگدانه‌دار است و قطب گیاهی که بدون رنگدانه است، با ورود اسپرم و تشکیل میکروتوبول‌ها، کورتکس 30 درجه چرخیده و همراه آن، رنگدانه‌های قطب جانوری نیز می‌چرخند و تشکیل هلال خاکستری را می‌دهند.

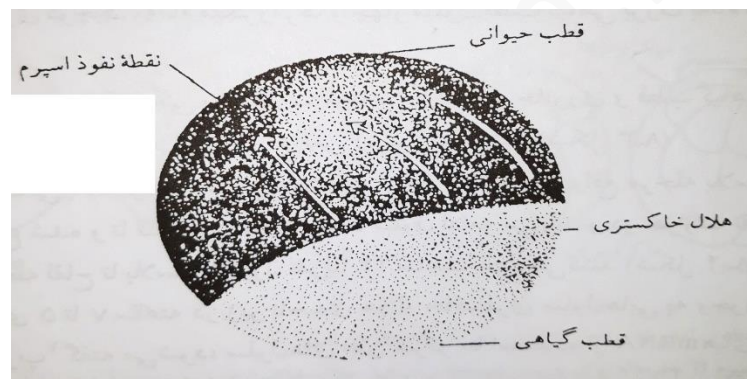
✓ محل نفوذ اسپرم: به نام گذرگاه نفوذ است و سمت شکمی آینده جنین است.

✓ نقطه مقابل ورود اسپرم محل شروع گاسترولاسیون است که همان هلال خاکستری یا هلال نطفه‌ای یا زایا است. و در این محل بلاستوپور تشکیل می‌شود.

✓ نکته بسیار مهم: زمانیکه کورتکس 30 درجه می‌چرخد، ناحیه نیوکوپ (Nieuwkoop) در زیر هلال خاکستری ایجاد می‌شود که با تولید سیگنال‌هایی مثل پروتئین ناگین، پشت لارو آینده لارو را در آنجا تشکیل می‌دهد. این عمل را با تشکیل سازمان دهنده اسپمن (speman) انجام می‌دهد. بنابراین این مرکز سازمان دهنده، پشت لارو آینده را مشخص می‌کند.

✓ با تخریب هلال خاکستری، رشد تا مرحله گاسترولا پیش می‌رود ولی بعد از آن متوقف می‌شود.

منطقه نفوذ اسپرم، هلال خاکستری (نقطه مقابل نفوذ اسپرم)، نحوه جابجایی پیگمان‌ها در تخمک قورباغه



تسهیم: به صورت کامل نامساوی شعاعی است و زرده از نوع مزولسیتال است. اولین تسهیم از قطب جانوری به سمت گیاهی و نصف النهاری است. دومین تسهیم نیز به شکل نصف النهاری و عمود بر تسهیم اول است. سومین تسهیم به دلیل وجود زرده بیشتر در قطب گیاهی، کاملا استوایی نبوده و به طرف قطب جانوری نزدیک است و موجب ایجاد 4 بلاستومر کوچک به نام میکرومر در قطب جانوری و 4 بلاستومر بزرگ به نام ماکرومر در قطب گیاهی می‌شود. جنین تا 64 سلولی را مورولا است و در مرحله 128 سلولی، بلاستولا تشکیل می‌شود.

اعمال بلاستوسل یا حفره تسهیم ایجاد شده: 1) به سلول‌ها اجازه می‌دهد تا در حین گاسترولاسیون مهاجرت کنند. 2) از برهمکنش زود هنگام سلول‌های زیرین گیاهی با سلول‌های بالایی جانوری ممانعت می‌کند.

○ مولکول‌های چسبندگی سلولی مثل EP- کاده‌رین سبب اتصالات بین بلاستومرها می‌شود و در صورت تخریب این مولکول‌ها، بلاستومرها از هم جدا و حفره بلاستوسل را پر می‌کنند.

مرحله گذار بلاستولای میانی و آماده شدن برای گاسترولاسیون

در تسهیم دوازدهم، بیشتر ژنوم هسته‌ای فعال شده و وارد مرحله گذار بلاستولای میانی (MBT) می‌شود. این مرحله توسط تغییر حالت کروماتین رخ می‌دهد. در این مرحله، سطوح بالایی از DNA متیله شده در

کروموزوم‌های به ارث رسیده از پدر و مادر، دمتیله می‌شوند که این دمتیلاسیون نقش اساسی را در تنظیم زمان بندی بیان ژن در مرحله گذار باستولای میانی دارد.

چرخش نباتی و درون‌روی سلول‌های بطری شکل

نکته: سرنوشت سلول‌ها بسته به اینکه در کدام منطقه قرار دارند، متفاوت است. پیش‌سازهای مزودرمی در لایه‌های عمقی و پیش‌سازهای اکتودرمی و اندودرمی در لایه‌های سطحی جنین قرار دارند. پیش‌سازهای نوتوکورد و سایر بافت‌های مزودرمی در زیر ناحیه استوایی یا حاشیه‌ای جنین واقع شده‌اند.

حرکات گاسترولاسیون جهت قرار دادن مزودرم بین اکتودرم و اندودرم در سمت پشتی آینده جنین درست در **زیر ناحیه استوایی و ناحیه هلال خاکستری و نقطه مقابل ورود اسپرم** آغاز می‌شود. در این ناحیه سلول‌ها برای تشکیل بلاستوپور، درون‌روی می‌کنند که این درون‌روی همراه با تغییر شکل سلول است که با سطح بیرونی توسط گردن باریک در ارتباط اند و به اصطلاح بطری شکل می‌شوند. همزمان با تشکیل آرکنترون یا لوله گوارش اولیه، سلول‌های بطری شکل آن را آستر می‌کند.

نکته: گاسترولاسیون در توتیای دریایی در نباتی ترین ناحیه انجام می‌شود در حالیکه در دوزیستان در محل اتصال قطب جانوری با گیاهی و در ناحیه حاشیه‌ای رخ می‌دهد. بنابراین سلول‌های اندودرمی نسبت به نباتی-ترین بلاستومرها کوچک بوده و ذخیره زرده‌ای کمتری دارند.

✓ **تغییر شکل سلول‌های بطری شکل لازمه شروع گاسترولاسیون است و انقباض این سلول‌ها موجب تشکیل بلاستوپور می‌شود.**

بعد از اینکه سلول‌های حاشیه‌ای به عمق رفته، حرکات درون‌خزیدگی شروع می‌شود که یک حرکت فعالی است. حداقل 2 ساعت قبل از تشکیل سلول‌های بطری شکل، با بازآرایی سلول‌های درونی، سلول‌های پشتی کف بلاستوسل به طرف کلاهک جانوری رانده می‌شوند. این **چرخش قطب نباتی** موجب می‌شود که اندودرم حلقی آینده در مجاورت بلاستوسل و بلافاصله بالای مزودرم در حال درون‌خزیدگی، قرار گیرد. لایه سطحی سلول‌های حاشیه‌ای برای تشکیل آستر اندودرمی آرکنترون به طرف داخل کشیده می‌شوند.

✓ **حذف سلول‌های بطری شکل، درون‌خزیدگی سلول‌های عمقی و سطحی ناحیه حاشیه‌ای جنینی را تحت تاثیر قرار نمی‌دهد اما حذف سلول‌های عمقی ناحیه حاشیه‌ای در حال درون‌خزیدگی، تشکیل آرکنترون را متوقف می‌کند.**

درون‌خزیدگی در لبه بلاستوپور

فاز بعدی گاسترولاسیون شامل درون‌خزیدگی (Involution) سلول‌های ناحیه حاشیه‌ای همزمان با عمل روخزیدگی و همگرایی سلول‌های جانوری در بلاستوپور است.

سلول‌های حاشیه‌ای در حال مهاجرت به لبه پشتی بلاستوپور می‌رسند و به نوبت به داخل می‌روند بنابراین سلول‌های رسیده به لبه بلاستوپور دائماً در حال تغییر است. که این دستور پیش‌روی به درون توسط چرخش نباتی تعیین می‌شود.

اولین سلول‌هایی که لبه پشتی بلاستوپور را تشکیل می‌دهند، پس از وارد جنین می‌شوند، اندودرم حلقی لوله گوارش قدامی را ایجاد می‌کنند. دومین گروه سلول‌ها، صفحه پری کوردال یا پیش نوتوکوردی (پیش‌ساز مزودرم سری) هستند و گروه سوم که از طریق لبه پشتی وارد می‌شوند، سلول‌های کوردامزودرم می‌باشند که نوتوکورد را می‌سازند.

همزمان سلول‌های جدید وارد جنین می‌شوند، بلاستوسل به نقطه مقابل لبه پشتی بلاستوپور منتقل می‌شود. همزمان با درون‌خزیدگی سلول‌های بطری شکل لبه پشتی بلاستوپور، لبه‌های جانبی و شکمی بلاستوپور نیز گسترده می‌شوند. بلاستوپور با تشکیل لبه شکمی، حلقه‌ای را پیرامون سلول‌های اندودرمی بزرگ که همچنان روی سطح نباتی نمایان هستند، ایجاد می‌کند. **این قطعه باقی مانده از اندودرم، درپوش زرده‌ای (Yolk plug)** نام دارد که نهایتاً به داخل جنین کشیده می‌شود. در واقع درپوش زرده‌ای همان ماکرومرهای اندودرمی قطب گیاهی هستند که بلاستوپور را پوشانده است. سرانجام همه پیش‌سازهای اندودرمی به داخل جنین کشیده شده و اکتودرم سطح جنین را پوشانده و مزودرم بین این دو قرار می‌گیرد.

نکته: حرکت درون‌خزیدگی توسط میکرومر و ماکرومر انجام می‌شود درحالی‌که حرکت روخزیدگی تنها توسط میکرومر انجام می‌شود.

- ✓ علامت شروع گاسترولاسیون، شکاف بلاستوپور است و علامت پایان آن ایجاد درپوش زرده‌ای است.
- ✓ درپوش زرده‌ای، اندودرمی است.

گسترش همگرای مزودرم پشتی (Convergent extension)

عمل درون‌خزیدگی از ناحیه پشتی آغاز شده و توسط اندودرم حلقی و مزودرم سری و نوتوکوردی هدایت می‌شود. این بافت‌ها در زیر اکتودرم سطحی به سمت ناحیه قدامی مهاجرت می‌کنند. سپس با گسترش بلاستوپور به ناحیه پشتی - جانبی، جانبی و شکمی، قلب و کلیه و مزودرم‌های شکمی آینده وارد جنین می‌شوند. **ناحیه حاشیه‌ای در حال درون‌خزیدگی (Inner Marginal Zone) IMZ** در ابتدا چندین لایه ضخامت دارد. کمی قبل از درون‌خزیدگی این ناحیه از طریق لبه بلاستوپور، چندین لایه سلول‌های IMZ جهت تشکیل یک لایه نازک و پهن در هم آمیخته می‌شوند، این در هم آمیختگی، IMZ را به مقدار بیشتری به سمت ناحیه گیاهی گسترش می‌دهد.

وقتی سلول‌های عمقی مزودرم پشتی به لبه بلاستوپور می‌رسند و به درون جنین می‌خزند، نوع ثانویه‌ای از درآمیختگی را به راه می‌اندازند. این درآمیختگی موجب گسترش همگرا در طول محور میانی - جانبی می‌-

شود که در طی آن چندین دسته از سلول‌های مزودرمی جهت تشکیل نواری باریک و بلند با یکدیگر یکپارچه می‌شوند. بدین ترتیب قسمت قدامی این نوار، به طرف کلاهدک جانوری مهاجرت می‌کند. بنابراین این دسته مزودرمی به مهاجرت خود به طرف قطب جانوری ادامه داده و سلول‌های سطحی پوشاننده خود را که شامل سلول‌های بطری شکل است به سمت قطب جانوری می‌کشند و موجب تشکیل سقف اندودرمی آرکترون می‌شوند.

این درامیختگی‌های شعاعی و داخلی خارجی سلول‌های لایه عمقی، مسئول ادامه حرکت مزودرم به داخل جنین هستند.

نیروهای دخیل در گسترش همگرا: (1) نیروی چسبندگی سلول‌های قطبی شده. (2) پروتئین‌های چسبندگی افتراقی محوری و مجاورمحوری. (3) جریان کلسیم.

لایه سطحی سلول‌های در حال درون‌خزیدگی شامل سقف اندودرمی آینده آرکترون و لایه عمقی آن شامل سلول‌های مزودرمی آینده از جمله نوتوکورد می‌باشد.

کف و سقف آرکترون، اندودرمی است. اندودرمی که از سلول‌های سطحی ناحیه حاشیه‌ای در حال درون‌خزیدگی مشتق می‌شود پوشش سقف آرکترون و اندودرمی که از سلول‌های گیاهی زیر بلاستوپور مشتق می‌شود کف آرکترون را تشکیل می‌دهد. بقایای بلاستوپور (جایی که اندودرم و اکتودرم به هم می‌رسند) نیز تبدیل به مقعد می‌شود.

در پایان گاسترولاسیون: از مزودرم پستی، مزودرم پاراکوردال و کوردومزودرم جهت ایجاد نوتوکورد تشکیل می‌شود. **بعد از تشکیل نوتوکورد، مزودرم پستی در دو طرف به صورت قرینه، مزودرم پاراکسیال یا مجاور محوری را ایجاد می‌کند. پاراکسیال شامل اپی‌میر، مزومیر و هیپومیر است.**

اپی‌میر نزدیک نوتوکورد و شامل اسکروتوم و میوتوم است. اسکروتوم، ستون مهره و میوتوم، عضلات را ایجاد می‌کند. مزومیر، مزودرم حدواسط برای تشکیل گونونفروتوم است. هیپومیر نیز شامل درماتوم است.

بخش پستی ناحیه‌ای حاشیه‌ای فاقد درون‌خزیدگی، به طرف بلاستوپور و تا بخش شکمی آن گسترش می‌یابد و سبب حرکت لبه‌های بلاستوپور به طرف کناره‌های شکمی می‌شود. در حالیکه سلول‌های مزودرمی که از طریق لبه‌ی پستی بلاستوپور وارد می‌شوند به مزودرم پستی مرکزی (نوتوکورد و سومایت‌ها) تبدیل می‌گردند، بقیه مزودرم بدن شامل قلب، کلیه‌ها، استخوان‌ها از طریق لبه‌های شکمی و جانبی بلاستوپور وارد شده و جبهی مزودرمی را بوجود می‌آورند.

روخزیدگی اکتودرم آینده

در جریان گاسترولاسیون، کلاهدک جانوری و سلول‌های ناحیه‌ی حاشیه‌ای فاقد درون‌خزیدگی (NIMZ) با انجام حرکات روخزیدگی برای پوشاندن کل جنین گسترش می‌یابند و اکتودرم سطحی را تشکیل می‌دهند.

مکانیسم روخزیدگی شامل افزایش تعداد سلول‌ها به‌همراه یکپارچه شدن همزمان چندین لایه عمقی به صورت یک لایه می‌باشد. همچنین فیبرونکتین‌های فیبریلی برای مهاجرت گیاهی سلول‌های کلاهیک جانوری و احاطه کردن جنین ضروری است.

تعیین محورهای دوزیستان

تخمک لقاح نیافته در طول محور جانوری- گیاهی خود دارای قطبیت است و می‌توان نقشه لایه‌های زاینده را حتی قبل از لقاح بر روی تخمک طراحی کرد. بلاستومرهای قطب جانوری تبدیل به اکتودرم و بلاستومرهای قطب گیاهی تبدیل به لوله گوارش و اندام‌های ضمیمه آن می‌شوند، سلول‌های مزودرمی نیز از سیتوپلاسم درونی پیرامون ناحیه استوایی شکل می‌گیرند.

سلول‌های قطب گیاهی دو کار انجام می‌دهند: یکی این که سلول‌های خود را به **اندودرم** تبدیل می‌کنند و دیگری اینکه سلول‌های بالای خود را به **مزودرم**.

○ در تخمک زنوپوس، پروتئین vegT، در قطب گیاهی بیان می‌شود و بوسیله آنتی‌سنس‌هایی که این بیان این پروتئین را مهار می‌کنند نشان دادند که فقط اپیدرم ایجاد می‌شود و اندودرم و مزودرم تشکیل نمی‌شود. vegT رمز کننده چند ژن وابسته به $TGF-\beta$ است.

تعیین محورهای پشتی- شکمی و قدامی- خلفی، توسط وقایع اتفاق افتاده در طول لقاح و گاسترولاسیون، انجام می‌شود. **تشکیل محور قدامی- خلفی وابسته به تعیین محور پشتی- شکمی است و بعد از ورود اسپرم، و مشخص شدن ناحیه پشتی و ناحیه درون‌خزیدگی، نوبت به تعیین و تثبیت محور قدامی- خلفی می‌رسد. بنابراین، تشکیل محور دوزیستان، تکوین تنظیمی و شرطی می‌باشد.**

اولین سلول‌های اندومزودرمی که از لبه خلفی بلاستوپور مهاجرت می‌کنند، اکتودرم بالایی خود را برای ساختن ساختارهای قدامی مثل مغز قدامی، تحریک می‌کنند. و مزودرمی که بعدها از طریق لبه خلفی بلاستوپور درون‌خزیدگی پیدا می‌کند به اکتودرم اجازه می‌دهد تا ساختارهای خلفی‌تر مانند مغز خلفی و نخاع را ایجاد کند. بنابراین لبه پشتی به عنوان مرکز سازمان دهنده است.

درحالت طبیعی، سطح اولین تسهیم باعث می‌شود که هلال خاکستری به طور مساوی بین دو بلاستومر حاصل تقسیم شود و اگر این دو بلاستومر را از هم جدا کنیم، هر دو قادر به تشکیل لارو سالم هستند. اما اگر سطح تسهیم اول غیر طبیعی و طوری باشد که هلال خاکستری تنها به یکی از بلاستومرها وارد شود، تنها بلاستومر حاوی هلال خاکستری، لارو سالم و کامل ایجاد می‌کند.

✓ هلال خاکستری واجد موادی است که باعث شروع گاسترولاسیون و تشکیل لبه پشتی بلاستوپور می‌شوند که سلول‌های آن برای درون روی به داخل متعهد می‌شوند و نوتوکورد را تشکیل می‌دهند.

- ✓ سلول‌های گاستروولای ابتدایی، تکوین شرطی دارند و سرنوشتشان وابسته به موقعیتشان است. به طوریکه وقتی که سلول‌های ناحیه اپیدرمی آینده گاستروولای ابتدایی را به منطقه ای در گاستروولای ابتدایی دیگری که به طور طبیعی بافت عصبی را تشکیل می‌دهد، پیوند می‌زنند، مشاهده می‌شود که سلول‌های اپیدرمی تبدیل به بافت عصبی می‌شوند.
- ✓ سلول‌های گاستروولای انتهایی، تکوین خودبخودی دارند و به طور مستقل از موقعیت جنینی‌شان، تکوین دارند. به صورتیکه حتی اگر سلول‌های عصبی در ناحیه اپیدرمی قرار گیرند، به سلول‌های عصبی تبدیل می‌شوند.

القای جنینی اولیه

اسپمان و منگولد نشان دادند که از تمام بافت‌های گاستروولای ابتدایی، فقط لبه پشتی بلاستوپور، تکوین خودبخودی دارد و زمانیکه لبه پشتی بلاستوپور، به پوست ناحیه شکمی فرضی گاستروولای دیگری پیوند زده می‌شود، نه تنها آن ناحیه را به لبه پشتی تبدیل می‌کند بلکه سبب آغاز گاستروولاسیون در آن قسمت نیز می‌شود و دو جنین به هم چسبیده ایجاد می‌شود.

اسپمان به لبه پشتی و مشتقات آنها مانند نوتوکورد و اندومزودرم سری و اندودرم حلقی، نام سازمان‌دهنده را اطلاق کرد. (چون: 1) این سلول‌ها با القای خود باعث تغییر سرنوشت بافت‌های شکمی میزبان برای تشکیل لوله عصبی و بافت مزودرمی پشتی (نظیر سومیت‌ها) می‌شود. (2) موجب می‌شود بافت‌های میزبان و دهنده برای تشکیل یک جنین ثانویه با محورهای قدامی- خلفی و پشتی- شکمی سازماندهی شوند. این سلول‌ها در طی تکوین، اکتودرم پشتی را به لوله عصبی سازماندهی می‌کنند و مزودرم جانبی را به محور قدامی- خلفی بدن تغییر شکل می‌دهند.

✓ سلول‌های ناحیه سازمان‌دهنده، در مکانی قرار دارند که در آنجا دو پیام پشتی کردن سلول‌ها و مزودرمی شدن آنها همگرا می‌شوند.

در القای جنینی اولیه، سلول‌های لبه پشتی، محور پشتی و لوله عصبی را القا می‌کنند.

سلول‌های مزودرمی سازمان‌دهنده، در بالای گروه ویژه‌ای از سلول‌های گیاهی قرار گرفته‌اند. دانشمندان نشان دادند که مزودرم از سلول‌های حاشیه‌ای (استوایی) که در مرز بین قطب‌های جانوری و گیاهی قرار دارند، ایجاد می‌شود. این مزودرم تازه تشکیل شده توسط سلول‌های گیاهی (اندودرم آینده) زیر آن القا می‌شود.

دانشمندی به نام نیوکوپ، نشان داد که با حذف سلول‌های استوایی (مزودرم آینده) نه کلاهدک جانوری (اکتودرم آینده) و نه کلاهدک گیاهی (اندودرم آینده) توانایی ساختن مزودرم را ندارند. اما وقتی که این دو کلاهدک با هم ترکیب شدند، سلول‌های کلاهدک جانوری برای تشکیل ساختارهای مزودرمی نظیر نوتوکورد، عضلات، سلول‌های کلیوی و خونی القا می‌شوند. در واقع سلول‌های قطب گیاهی شکمی و جانبی، مزودرم شکمی و مزودرم بینایی را القا می‌کنند و سلول‌های گیاهی پشتی، مزودرم پشتی (سلول‌های سازمان دهنده) را القا می‌کند.

❖ بنابراین، پشتی‌ترین سلول‌های گیاهی بلاستولا که ظرفیت القای سازمان دهنده را دارند، مرکز نیوکوپ است. (مرکز نیوکوپ، سلول‌های اندودرمی دارد)

طبق آزمایشی، زمانیکه پشتی‌ترین بلاستومر گیاهی یک بلاستولا را به بخش گیاهی شکمی بلاستولای دیگر پیوند می‌زنند، دو محور جنینی ایجاد می‌شود.

✓ عاملی که مرکز نیوکوپ را در پشتی‌ترین سلول‌های گیاهی تشکیل می‌دهد بتا-کاتین و مسیر سیگنالینگ wnt است. همانطور که بتاکاتین در توتیا مسئول تخصصی کردن میکرومر است. در دوزیستان، موجب پشتی شدن سلول‌های قطب گیاهی می‌شود.

در آزمایشی، با حذف بتاکاتین مشاهده شد که ساختارهای پشتی تشکیل نمی‌شوند و با تزریق برونزای این ماده در بخش شکمی، محور ثانویه و ساختار پشتی دیگری تشکیل می‌شود.

اعمال مرکز سازمان دهنده

- 1) توانایی تمایز خودبخودی به مزودرم پشتی (صفحه پیش نوتوکوردی و نوتوکوردی)
- 2) توانایی پشتی‌کنندگی مزودرم اطراف و ایجاد مزودرم مجاور محوری (تشکیل دهنده سومیت) در صورتیکه این مزودرم قادر است مزودرم شکمی را نیز ایجاد کند.
- 3) توانایی پشتی‌کنندگی اکتودرم و القای تشکیل لوله‌ی عصبی
- 4) توانایی به راه اندازی گاسترولاسیون

❖ سلول‌های سازمان دهنده، در نهایت در تشکیل 4 نوع سلول یعنی اندودرم حلقی، مزودرم سری (صفحه پیش نوتوکوردی)، مزودرم پشتی (نوتوکورد) و لبه پشتی بلاستوپور شرکت می‌کنند. اندودرم حلقی و صفحه پیش نوتوکوردی روند مهاجرت بافت سازمان دهنده را هدایت کرده و مغز قدامی و میانی را القا می‌کنند. مزودرم پشتی نیز مغز خلفی و تنه را القا می‌کند. لبه پشتی بلاستوپور نیز که تا پایان مرحله گاسترولاسیون باقی می‌ماند، سرانجام به بند کوردانورال تبدیل می‌شود که راس دم را القا می‌کند.

نحوه القای اکتودرم عصبی و پوستی: سیستم عصبی توسط ناحیه‌ای از اکتودرم تشکیل می‌شود که از آن القای اپیدرمی در امان مانده است. سرنوشت پیش فرض اکتودرم، تبدیل شدن به بافت عصبی است اما قسمت‌هایی از اکتودرم که پروتئین‌های BMP را دریافت می‌کند، به اپیدرم تبدیل می‌شوند. بافت سازمان دهنده با ترشح مهارکننده‌های BMP، به اکتودرم اجازه تبدیل شدن به بافت عصبی را می‌دهد.

فصل 8 تکوین ابتدایی در پرندگان

تخم‌های پرندگان وحشی جهت استتار، رنگدانه‌دار است. پرندگان به خصوص در فصل تولیدمثل (breeding season)، حالت اجتماعی و کلنی دارند، مزایای کلنی بودن عبارتند از: 1) انتخاب جفت راحتتر است. 2) موقع فرود در برابر دمای پایین زمین مقاومت می‌کنند. 3) حفاظت در برابر دشمنان.

دستگاه تناسلی ماده: شامل یک تخمدان که خوشه‌ای دیده می‌شود زیرا فولیکول‌های رسیده بزرگترند و در قسمت پایین قرار می‌گیرند. اویداکت شامل قسمت‌هایی است: infundibulum (دهانه شیپور)، magnum (پیمانه)، isthmus (تنگه)، uterus (رحم)، واژن و کلواک.

❖ دهانه شیپور، برای گرفتن تخمک است. پیمانه، ترشح ترکیبات بند زرده‌ای و سفیده غلیظ دور زرده‌ای را انجام می‌دهد. تنگه، جهت ترشح سفیده رقیق است. رحم به دلیل داشتن shell gland یا غدد پوسته‌ای ترشح پوسته انجام می‌دهد.

بند زرده‌ای، به عنوان بالانسر یا متعادل کننده است. سفیده غلیظ به زرده چسبیده و سفیده رقیق، پخش می‌شود.

در هنگام عبور تخمک از اویداکت، اسپرم نفوذ کرده و میوز کامل می‌شود. تخم به مدت 24 ساعت در اویداکت می‌ماند که 20 ساعت آن در رحم است و این نشان‌دهنده زمان بر بودن تشکیل پوسته است.

فقط تخمدان چپ فعال است که توسط مزواریوم، به دیواره پشتی متصل است، تخمدان راست اثری است و تحلیل یافته است.

دستگاه تناسلی نر: شامل دو بیضه در حفره شکم است و شامل مجاری دفران و کلواک است. بیضه‌ها توسط کیسه هوا خنک می‌مانند تا اسپرماتوزنز متوقف نشود.

○ پوسته تخم مرغ، جهت عبور هوا روزن‌دار است. همچنین تنفس در قسمتی از غشاهای پوسته‌ای که غشاها از هم فاصله می‌گیرند، به نام اطاقک هوا انجام می‌شود.

به مدت 21 روزی که مرغ روی تخم‌هایش می‌خوابد، عمل کرچ شدن می‌گویند.

خروج از تخم به دو روش است: 1) **Precocial** یا **زودرس**: جوجه‌هایی زودرس بدون حرکت، لخت و چشم بسته‌اند و یک هفته زمان لازم برای تکمیلشان با مراقبت والدین لازم است.

2) **Altricial** یا **دیررس**: جوجه‌ها توانایی حرکت دارند، چشم باز و پوست کرک دار دارند.

در هنگام تخمک گذاری، تخمک تقسیم میوز ۱ خود را کامل می‌کند و به هنگام لقاح، میوز ۱۱ کامل می‌شود. نکته: لقاح پرندگان، در بخش **infundibulum** یا قیف اویداکت انجام می‌شود. تسهیّمات شکافتگی از اویداکت شروع می‌شود و موقع خروج از تخم در مرحله بلاستولا است. تسهیّمات در قطب جانوری در بلاستودیسک یا صفحه رویانی انجام می‌شود.

تسهیم

تسهیم پرندگان همانند ماهیان استخوانی و خزندگان از نوع **ناقص قرصی یا صفحه‌ای** می‌باشد.

- ✓ تخمک جوجه قبل از آنکه توسط آلبوم و پوسته پوشیده شود، در اویداکت بارور می‌شود.
- ✓ زرده از نوع تولولستال بوده و صفحه کوچکی از سیتوپلاسم (بلاستودیسک) روی حجم زیادی از زرده قرار می‌گیرد. بلاستودیسک در قطب جانوری قرار دارد و تسهیم فقط در این قسمت انجام می‌گیرد و سبب ایجاد بلاستورم تک لایه می‌شود. تسهیم وارد زرده نمی‌شود و سلول‌های حاصل از آن کنار هم و بالای زرده قرار می‌گیرند.
- ✓ بین زرده و بلاستورم، فضایی به نام **حفره زیر لایه‌های زاینده (subgerminal cavity)** وجود دارد. این فضا زمانی ایجاد می‌شود که بلاستورم، آب را از آلبوم (سفیده تخم مرغ) جذب کرده و آن را بین خودشان و زرده ترشح می‌کنند. **حفره زیر لایه‌های زاینده معادل بلاستوسل می‌باشد.**
- ✓ در بخش مرکزی بلاستورم، سلول‌های عمقی از بین رفته و ناحیه‌ای با ضخامت یک لایه سلول به نام **منطقه شفاف (area pellucida)** باقی می‌ماند. این بخش از بلاستورم، اکثر جاهای جنین را می‌سازد.
- ✓ بخش محیطی بلاستورم، سلول‌های عمقی خود را از دست نمی‌دهند و **منطقه مات (area opaca)** نام دارد.
- ✓ بین منطقه شفاف و مات، **ناحیه حاشیه‌ای یا کمربند حاشیه‌ای (marginal zone)** وجود دارد. سلول‌های این ناحیه در تعیین سرنوشت سلولی در طی تکوین ابتدایی جوجه نقش دارند.

قسمت **posterior** سلول‌های ناحیه حاشیه‌ای (PMZ)، دم آینده جنین را می‌سازد. در گره هسن، ناحیه سری ایجاد می‌شود.

گاسترولاسیون جنین پرنده

هیپوبلاست

زمانیکه که تخم گذاشته می‌شود در مرحله بلاستولا است و بلاستودرم حاوی 20 هزار سلول است و اکثر سلول‌های ناحیه شفاف در سطح باقی مانده و اپی‌بلاست یا لایه فوقانی را تشکیل می‌دهد. سایر سلول‌های ناحیه شفاف دولایه‌ای شده و تک تک به سمت حفره زیر لایه‌های زاینده مهاجرت کرده و **جزایر هیپوبلاستی** یا **هیپوبلاست اولیه** را ایجاد می‌کنند. کمی پس از آن، صفحه‌ای از سلول‌های حاشیه‌ای خلفی بلاستودرم به سمت جلو مهاجرت کرده و سلول‌های هیپوبلاست اولیه را به جلو می‌رانند و نهایتاً **هیپوبلاست ثانویه** یا **اندودرم** را تشکیل می‌دهند. اپی‌بلاست و هیپوبلاست در ناحیه حاشیه‌ای منطقه مات به هم رسیده و فاصله بین آنها، بلاستوسل را تشکیل می‌دهد.

نکته بسیار مهم: جنین پرنده و هر سه لایه زاینده به طور کامل از اپی‌بلاست ایجاد می‌شوند.

هیپوبلاست تنها در ساخت غشاهای برون جنینی (اندودرم خارج جنینی) بخصوص کیسه زرده و ساقه اتصال دهنده توده زرده به لوله گوارشی اندودرمی میانی نقش دارد. (پایک زرده)

خط اولیه

اصلی‌ترین مشخصه ساختاری گاسترولاسیون پرنده‌گان، خزندگان و پستانداران، **خط اولیه (primitive streak)** است. این خط بعنوان لبه‌های بلاستوپور جنین آمنیون داران محسوب می‌شود و سلول‌های آن از ناحیه حاشیه‌ای خلفی بدن جنین مشتق می‌شوند. این خط به صورت یک ضخیم‌شدگی در اپی‌بلاست لبه خلفی منطقه شفاف (هلال کولر) و اپی‌بلاست بالای آن ایجاد می‌شود.

نکته: خط اولیه از اپی‌بلاست ایجاد می‌شود.

ضخیم‌شدگی اپی‌بلاست به دلیل افزایش ضخامت سلول‌های تشکیل دهنده مرکز خط اولیه است. سلول‌های خط اولیه بسط همگرا انجام داده، گرد و متحرک شده و ماده زمینه‌ای برون سلولی خود را هضم می‌کنند، بر طولشان افزوده و از عرضشان کم می‌شود. این فرایند موجب گسترش خط اولیه به سمت جلو می‌شود.

سپس یک فرورفتگی به نام **شیار اولیه (primitive groove)** در خط اولیه ایجاد شده تا سلول‌ها از این شیار وارد بلاستوسل مهاجرت کنند.

در انتهای قدامی خط اولیه ناحیه ضخیم شده سلولی به نام **گره اولیه یا گره هنسن (primitive knot)** وجود دارد. در مرکز این گره، فرورفتگی به نام **چال یا گودال اولیه (primitive pit)** تشکیل می‌شود. سلول‌ها می‌توانند از طریق این گودال، وارد جنین شده و نوتوکورد و صفحه پیش‌نوتوکوردی را ایجاد می‌کنند.

- بنابراین، خط اولیه همولوگ لبه‌های بلاستوپور در دوزیستان و شیار اولیه معادل بلاستوپور در دوزیستان است. گره هسن (سازمان دهنده) نیز معادل لبه پشتی بلاستوپور در دوزیستان است.
- تشکیل گره اولیه و خط اولیه در ساعت 16 پس از انکوباسیون انجام می‌شود.
- ❖ خط اولیه، محورهای بدن جنین پرنده را معین می‌کند. این خط از ناحیه خلفی به قدامی کشیده می‌شود و سلول‌های مهاجر آن از سمت پشتی به شکمی حرکت دارند. این خط سمت چپ و راست جنین را از هم جدا می‌کند. محور این خط معادل محور پشتی-شکمی دوزیست است.

نکته: سلول‌هایی که از سمت قدامی خط اولیه یا همان گره هسن مهاجرت می‌کنند تبدیل به: پیش‌ساز اندودرم حلقی-مزودرم سری (پری کوردال)- نوتوکورد و زائده سری (کوردامزودرم)

سلول‌هایی که از ناحیه میانی حرکت دارند تبدیل به: بخش‌های دیگر بافت مزودرمی مثل بخش جانبی سومیت‌ها- قلب- کلیه‌ها

سلول‌های ناحیه خلفی: بخش اعظم مزودرم شامل مزودرم صفحه جانبی و مزودرم برون جنینی

در همه نواحی، سلول‌ها به شکل انفرادی و تک تک مهاجرت می‌کنند.

سلول‌های مهاجر از گره هسن (ناحیه قدامی):

اولین سلول‌هایی که از طریق گره هسن مهاجرت می‌کنند، سلول‌هایی هستند که اندودرم حلقی لوله گوارش قدامی را تشکیل می‌دهند. این سلول‌ها بعد از ورود به جنین، به سمت جلو مهاجرت کرده و جانشین سلول‌های هیپوبلاست شده و باعث محدود شدن سلول‌های هیپوبلاستی به ناحیه‌ای در بخش قدامی منطقه شفاف می‌شوند که این ناحیه را **هلال زاینده (germinal crescent)** می‌نامند.

✓ **هلال زاینده، هیچ ساختار جنینی را نمی‌سازد بلکه حاوی پیش‌سازهای سلول‌های زایایی (PGC) است که بعدها از طریق رگ‌های خونی به سمت گنادها مهاجرت می‌کند.**

✓ نکته: بنابراین PGCها از هیپوبلاست منشأ می‌گیرند و در هلال زاینده قرار گرفته‌اند که بعداً به سمت گناد می‌روند.

دومین گروه سلولی که از طریق گره هسن وارد بلاستوسل می‌شوند نیز به سمت قدامی جنین حرکت می‌کنند ولی به اندازه اولین گروه سلولی مهاجر به سمت شکمی پیش نمی‌روند، بلکه بین اندودرم و اپی‌بلاست باقی مانده و مزانشیم سری یا مزودرم صفحه پری کوردال را ایجاد می‌کنند. بدین ترتیب سر در جنین پرنده در قسمت قدامی گره هسن تشکیل می‌شود.

سومین گروه سلولی مهاجری که از گره هسنن مهاجرت می‌کنند، به کوردامزودرم تبدیل می‌شوند. کوردامزودرم دارای دو جزو زائده سری و نوتوکورد است. زائده سری که به سمت ناحیه قدامی جنین حرکت کرده و پشت صفحه پری کوردال قرار می‌گیرد. زائده سری در زیر سلول‌هایی که قرار است مغز قدامی و میانی را تشکیل دهند، قرار می‌گیرد. در نهایت خط اولیه به سمت خلف پس روی می‌کند و گره هسنن همزمان با عقب نشینی، سلول‌های نوتوکوردی را بر جای می‌گذارد. **در واقع مکان شروع تشکیل نوتوکورد، همان جایی است که گوش‌ها و مغز عقبی شکل می‌گیرند.**

✓ همانند قورباغه در جوجه نیز، اندودرم حلقی و مزودرم سری، بخش‌های قدامی مغز را القا می‌کنند و در حالیکه نوتوکورد، مغز خلفی و نخاع را القا می‌کند.

سلول‌های مهاجر از ناحیه میانی و خلفی

این سلول‌ها به دو لایه تقسیم می‌شوند: لایه عمقی در امتداد خط میانی به هیپوبلاست می‌پیوندد و تمام اندام‌های اندودرم جنینی و اکثر غشاهای برون جنینی را می‌سازند. لایه سطحی تر بین اندورم و اپی‌بلاست قرار گرفته و بخش‌های مزودرمی مثل قلب، کلیه، مزودرم صفحه جانبی و پوشش مزودرمی غشاهای برون جنینی را می‌سازند.

اپی‌بلاست، سلول‌های اکتودرمی را ایجاد می‌کند. پیش‌سازهای اکتودرمی با حرکت روخزیدگی، زرده را دربرمی‌گیرند که خود این عمل 4 روز زمان می‌خواهد. تنها سلول‌های حاشیه‌ی خارجی منطقه مات محکم به پوشش زرده‌ای می‌چسبند و با ایجاد زوائد سیتوپلاسمی (پاهای رشته‌ای یا فیلوپودیا) سایر سلول‌های اکتودرمی را دور زرده می‌کشند.

در انتهای گاسترولاسیون، اکتودرم زرده را دربر گرفته، اندودرم جایگزین هیپوبلاست می‌شود و مزودرم بین این دو قرار می‌گیرد.

تخصصی شدن محور

در حالیکه سلول‌های نواحی خلفی جنین هنوز درون خط اولیه و در حال تشکیل مزودرم هستند، سلول‌های ناحیه قدامی شروع به تشکیل اندام‌ها می‌کنند. و در چند روز آینده، انتهای قدامی جنین نسبت به انتهای خلفی آن در مراحل تکوینی پیشرفته تری قرار می‌گیرد.

○ تشکیل محورها در طول گاسترولاسیون انجام می‌شود اما تخصصی شدنشان در مراحل تسهیم انجام می‌شود.

نقش نیروی جاذبه و ناحیه حاشیه‌ای خلفی (PMZ (posterior marginal zone)

در هنگام عبور تخمک از داخل اویداکت حدود 20 ساعت داخل پوسته می‌چرخد. این چرخش باعث می‌شود که اجزای سبک‌تر زرده در زیر یک سمت بلاستودرم قرار گیرد، این عدم توازن باعث می‌شود که یک انتهای بلاستودرم بالاتر قرار گرفته و PMZ که همان ناحیه شروع تشکیل خط اولیه است، ایجاد شود.

زمانیکه PMZ شکل گرفت، سایر نواحی حاشیه‌ای را کنترل می‌کند و به عبارتی نه تنها گاسترولاسیون را به راه می‌اندازد بلکه سایر نواحی حاشیه‌ای را نیز از تشکیل خط‌های اولیه باز می‌دارد.

PMZ معادل مرکز نیوکوپ در دوزیستان است و $vg1$ از خانواده گروه $TGF-\beta$ ترشح می‌کند. PMZ زمانیکه به قسمت قدامی ناحیه حاشیه‌ای پیوند زده می‌شود، یک خط اولیه دیگر و گره هسنن ایجاد می‌شود.

سازمان دهنده جوجه

اپی‌بلاست و سلول‌های لایه میانی بخش قدامی هلال کولر، گره هسنن یا بخش قدامی خط اولیه را می‌سازند و بخش‌های خلفی هلال کولر در ساخت بخش خلفی خط اولیه نقش دارند.

گره هسنن را معادل لبه پشتی بلاستوپور دوزیستان می‌دانند یعنی به عنوان سازمان دهنده زیرا:

- 1) سلول‌های این ناحیه تبدیل به صفحه پیش‌نوتوکوردی و کوردامزودرم می‌شود.
- 2) اگر سلول‌های این ناحیه به جای دیگری از جنین در گاسترولا پیوند زده شود، محور ثانویه جنینی ایجاد می‌شود.
- 3) این ناحیه ژن‌های شاخص سازمان‌دهنده اسپمان دوزیستان را دارد.
- 4) اگر گره هسنن به جنین‌های ماهیان، دوزیستان و پستانداران پیوند زده شود، موجب القای بافت عصبی در آنجا می‌شود.

زمان‌های انکوباسیون جوجه و مراحل تکوینی آن

در 20 ساعت بعد از انکوباسیون، صفحه عصبی تشکیل و در زیر آن نوتوکورد ایجاد می‌شود و سلول‌های حاشیه عصبی، برجستگی‌های عصبی را که طناب عصبی آینده است را تشکیل می‌دهند. در 30 ساعت بعد از انکوباسیون، لوله عصبی کامل شده و منافذ آن بسته می‌شود.

چنین سه سومیتی (24 ساعته): در این مرحله تمایز اندامی بیشتری صورت می‌گیرد و علاوه بر تشکیل چین‌های عصبی، اولین سه جفت سومیت و تشکیلات لوله گوارشی شروع به ظاهر شدن می‌کنند. با پیشروی چین سری به عقب و تشکیل دو شیار جانبی، لوله گوارش میانی، جلویی و عقبی ایجاد می‌شوند. نوتوکورد در بالای چین‌های سری قرار می‌گیرد. منفذ عصبی جلویی شروع به بسته شدن می‌کند.

جنین 7 سومیته: منفذ عصبی جلویی کاملاً بسته نشده و عقبی باز است. لوله گوارش میانی و جلویی به هم می‌پیوندند. انشعابات سیاهرگی از جزایر رگ‌ساز به سطح زرده می‌رسند و زرده را به مصرف جنین می‌رسانند. چین‌خوردگی‌های اولیه مغز شکل می‌گیرد و مغز از سه ناحیه جلویی، میانی و عقبی تشکیل می‌شود.

جنین 30 ساعته: جنین دارای 10 جفت سومیت است. قلب از سلول‌های مزانشیم قلب ساز در جلو و خارج جنین به شکل دو لوله است که با اتصال به هم، لوله قلبی واحدی را تشکیل می‌دهند. دهلیزها و بطن‌ها در موقعیت خود قرار گرفته و 4 حفره قلبی ایجاد می‌شود. سلول‌های مزانشیمی داخلی، اندوکارد را تشکیل می‌دهند، سایر مزانشیم‌های مهاجر، میوکارد را ایجاد و سوماتوپلورا، پریکارد را تشکیل می‌دهند. پایان رگ‌سازی همزمان با پایان تمایز قلب است. ضربان قلب از 33 ساعته و از 14 سومیته آغاز می‌شود. لوله عصبی کامل و منافذ بسته شده است. لوله گوارش کامل و جنین از شکم به زرده و از پشت به سفیده متصل است. پرده آمنیون در جلو، چین‌های آمنیوتیک جلویی را ایجاد می‌کنند.

جنین 40 تا 43 ساعته: حرکات شکل‌زا شروع می‌شوند. به دلیل اینکه جنین نمی‌تواند رشد را بر روی زرده بر سطح شکمی ادامه دهد، دچار خمیدگی‌های سری و مغزی می‌شود. جنین از موقعیت خوابیده به سمت چپ می‌چرخد.

جنین 48 ساعته: حرکات سری، گردنی و پشتی طوری است که فرم بدن را شبیه؟ در می‌آورد. در این مرحله، 23 جفت سومیت وجود دارد که 4 جفت آن مربوط به سر اس و در اسکلت سازی سر و عضلات مربوط به آن نقش دارند. سیاهرگ‌ها و سرخرگ‌های زرده‌ای به طور کامل مشخص‌اند. قلب در عمق بدن قرار می‌گیرد. چشم‌ها ظاهر شده و گوش‌ها در موقعیت خود قرار می‌گیرند. ساختمان‌ها و تشکیلات حلقی در این مرحله شروع به تشکیل شدن می‌کنند.

جنین سه روزه (72 ساعته): در این مرحله، شکاف‌های حلقی یا ابششی شکل می‌گیرند. جوانه دم و پاها از 60 ساعته شروع به تشکیل شدن می‌کنند. چین‌های آمنیوتیک جلویی و عقبی به هم پیوسته و جنین را محصور می‌کند، قسمتی به نام درز آمنیوتیک وجود دارد که بعداً بسته خواهد شد. از آمنیونف مایع آمنیون ترشح می‌شود. لوله گوارشی کامل است و لوله گوارش عقبی که از شیار جانبی ایجاد می‌شود، برجستگی به نام آلانتوئیس را در سمت خلفی-شکمی خود تشکیل می‌دهد که نقش‌های تنفسی و دفعی را دارد، بدین صورت که مواد زائد را ذخیره و موقع خروج تخم، آن را دفع می‌کند. از آمنیون، مایع آمنیون ترشح می‌شود.

جنین 96 ساعته: حرکات شکل‌زا، فرم بدن را به شکل C در می‌آورد. سر به طرف دم و جوانه دم به طرف سر است. کیسه‌های احشایی (قوس‌های آنورتیک و تشکیلات حلقی) ظاهر می‌شوند. آلانتوئیس رشد قابل

زیادی دارد و در بالای جوانه دمی و جلو شکم ظاهر می‌شود. لوله گوارش با رشد و نمو جوانه کبدی و غد دیگر تقریباً کامل می‌شود.

جدا شدن جنین از زرده: پس از انجام مراحل ابتدایی اندام‌زایی، شیارهایی در جلو، وسط و عب جنین به ترتیب تحت عنوان شسار حد جلویی، شیار حد طرفین و شیار حد عقبی ایجاد می‌شوند. شیار حد جلویی، موجب تشکیل لوله گوارش جلویی و شیار حد عقبی، لوله گوارش عقبی و شیار حد طرفین این دو را بهم متصل می‌کند.

✓ لوله گوارش عقبی به آلانتوئیس متصل است.

✓ لوله گوارش میانی به کیسه زرده متصل است و تا پایان جوجه کشی به آن متصل باقی می‌ماند و با زرده در ارتباط است اما بتدریج این ارتباط باریکتر و نهایتاً پایک زرده‌ای را تشکیل می‌دهند. پایک زرده‌ای معادل بندناف پستانداران است.

ضمائم یا پرده‌های جنینی

این پرده‌ها در کل آمنیون داران است و شامل کوریون، آمنیون، کیسه زرده و آلانتوئیس است.

کوریون: در پرندگان و خزندگان، خارجی‌ترین لایه است. این پرده در پرندگان زیاد نقش حیاتی ندارد اما جهت تکامل لازم است و در زیر پوسته به تبادل گاز می‌پردازد اما در پستانداران برای تشکیل جفت، کاربرد دارد. دارای دو منشاء مزودرمی و اکتودرمی است. مزودرم آن از سوماتوپلورای خارج جنینی و اکتودرم آن از بخش‌هایی از اپی‌بلاست خارج جنینی مشتق می‌شود.

آمنیون: پرده‌ای دوجداره می‌باشد. جداره مزودرمی آن سوماتوپلورای خارج جنینی و اکتودرم آن از اپی-بلاست مشتق می‌شود. این پرده با رشد جنین و رسیدن چین‌های آمنیوتیک جلویی و عقبی به هم، سطح جنین را می‌پوشاند. سلول‌های آن، مایع آمنیوتیک ترشح می‌کنند، این مایع نقش ضربه گیر دارد همچنین موجب توزیع دما و تامین رطوبت و مواد می‌شود.

کیسه زرده: در تخم‌های پرزرده، امکان رشد و نمو رویان را فراهم می‌کند. سطح داخلی آن از اندوبلاستیک است اما پوشش خارجی آن، از مشتقات اسپلانکتوپلورای مزودرمی است. بخش اندوبلاستیک کیسه زرده با لوله گوارش میانی در ارتباط است. جنین در طی رشد و نمو از سطح توده زرده‌ای جدا و فقط توسط پایک زرده‌ای با کیسه زرده در ارتباط است. اسپلانکتوپلورای سطح زرده‌ای، دارای عروق و مویرگ‌های وسیعی می‌باشد که در سطح فوقانی زره گسترش می‌یابد. آنزیم‌های سلول‌های اسپلانکتوپلورا، ترکیبات ویتلینی یا زرده‌ای را به ترکیبات ساده‌تر و قابل جذب درآورده و وارد عروق می‌کند. هرچه جنین رشد می‌کند، از حج کیه زرده کاسته می‌شود.

کیسه آلانتوئیس: در ابتدا منشاء آن اندودرمی است اما بعداً توسط اسپلانکتوپلورای مزودرمی دو لایه می-شود. توسط پایک آلانتوئیس به لوله گوارش عقبی متصل است و قسمت آزاد آن مانند بادکنک در سلوم خارجی است. افزایش اندازه کیسه آلانتوئیس مربوط به ترکیبات حاصله از متابولیسم بدن جنین است و آنقدر افزایش می‌یابد که کناره‌های کوریون را در بر می‌گیرد و به همراه کوریون، مجموعه 4 جداره به نام **آبشامه فون** بر وجود می‌آورد. این آبشامه عروق وسیعی را بوجود می‌آورد.

آبشامه فون بر (کوریو آلانتوئیک) شامل کوریون و آلانتوئیس: اکتودرم + سوماتوپلورای مزودرمی + اسپلانکتوپلورای مزودرمی + اندودرم

اعمال آلانتوئیس:

- 1) به دلیل قرار داشتن کوریو آلانتوئیک در زیر پوسته آهکی تخم و دارا بودن عروق، تبادلات گازی بین جنین و بیرون تخم صورت می‌گیرد.
 - 2) تامین آب جنین از طریق سفیده
 - 3) گرفتن مواد دفعی؛ مثلاً پروتئین که به اسیداوریک تبدیل می‌شود آن را تبدیل به اورات و به صورت بلور ذخیره می‌کند.
 - 4) تجزیه یون‌های موجود در پوسته آهکی. مثلاً توسط یون اسیدفسفاتاز، کلسیم و منیزیم را از پوسته گرفته و در مراکز استخوان سازی، تثبیت می‌کند. این عمل باعث ایجاد دندان آهکی یا الماس در بالای منقار جوجه می‌شود که به هنگام خروج از تخم در روز 21، توسط آن، پوسته را می‌شکند.
- موقع خروج تخم از پوسته، زرده و سفیده کم می‌شوند و آلانتوئیس پاره شده و محتویاتش بیرون می‌ریزد.

کوریون و آمنیون: اکتودرم + مزودرم سوماتوپلورا

کیسه زرده و کیسه آلانتوئیس: اندودرم + مزودرم اسپلانکتوپلورا

تکوین ابتدایی در پستانداران

فصل 9

تسهیم

از موانعی که مطالعه روی تخمک پستانداران را سخت کرده است می‌توان به موارد زیر اشاره کرد: اندازه کوچک تخمک، فراوانی کم آن و تکوین آن در داخل بدن

تخمک پستانداران قبل از لقاح درون سلول‌های کومولوس قرار گرفته و توسط فشار مایع آنترومی و شرابه یا فیمبریاهای لوله رحم، به داخل لوله رحم وارد می‌شوند.

✓ لقاح در قسمت آمپولای لوله رحمی اتفاق می‌افتد و به هنگام لقاح، تقسیم میوز II در تخمک کامل شده و دومین جسم قطبی نیز آزاد می‌شود.

تسهیم پستانداران جزو کندترین تسهیم‌ها می‌باشد و اولین تسهیم در 24 ساعت بعد از لقاح انجام می‌شود. این تسهیم‌ها در حین حرکت سلول تخم به سمت رحم در لوله رحمی به وقوع می‌پیوندند.

❖ نوع تسهیم در پستانداران، **تسهیم کامل چرخشی** است. به طوریکه اولین تقسیم نصف النهاری است و تقسیم دوم در یکی از بلاستومرها به شکل نصف النهاری و در بلاستومر دیگری به شکل استوایی است.

❖ از دیگر تفاوت‌های تسهیم پستانداران با جانوران دیگر: 1) ناهمزمانی بین تقسیم‌های سلولی ابتدایی است، به شکلی که به صورت مرتب از مرحله دوسلولی وارد مرحله 4 سلولی نمی‌شوند و ممکن است در یک زمان و مکان خاص تعداد سلول‌های متفاوتی داشته باشد. 2) ژنوم پستانداران برخلاف ژنوم سایر جانورانی که تسهیم سریعی دارند، در طی تسهیم ابتدایی فعال می‌شوند.

در جنین موش، تغییر ژنوم از حالت کنترل مادری به کنترل زیگوتی، در مرحله دوسلولی اتفاق می‌افتد اما در جنین انسان، بین مراحل 4 تا 8 سلولی، رخ می‌دهد.

متراکم شدن

یکی از تفاوت‌های اساسی پستانداران با سایر جانوران، پدیده **متراکم شدن** است. این پدیده در جنین موشی، بعد از تسهیم سوم، در مرحله 8 سلولی و با بیان E- کادهترین انجام می‌شود. با بیان E- کادهترین، بلاستومرها کنار هم فشرده می‌شوند و توپ سلولی را ایجاد می‌کنند، بین سلول‌های بیرونی، اتصالات محکم (Tight junction) و بین سلول‌های درونی‌تر، اتصالات منفذدار (Gap junction) وجود دارد. با تقسیمات توده سلولی **متراکم شده**ی 8 سلولی، مورولای 16 سلولی ایجاد می‌شود که دارای یک سری سلول‌های بیرونی و درونی است.

✓ **توده سلولی درونی (ICM Inner Cell Mass)**، کل ساختارهای جنینی، کیسه‌ی زرده، آلانتوئیس و آمیون را ایجاد می‌کند.

✓ سلول‌های بیرونی، به تروفوبلاست یا تروفواکتودرم تبدیل می‌شوند؛ این گروه سلولی، هیچ ساختار جنینی را بوجود نمی‌آورند بلکه کوریون یا بخش جنینی جفت را ایجاد می‌کنند.

✓ کوریون: اکسیژن و مواد غذایی را از مادر به جنین می‌رساند- هورمون‌هایی را ترشح می‌کند که باعث نگهداری جنین توسط رحم مادر می‌شود- کنترل سیستم ایمنی تا بدن مادر، جنین را پس نزند. ترشح هورمون hCG از جفت سبب این دوام حاملگی می‌شود.

نخستین رخداد تمایزی در تکوین پستانداران، تشکیل تروفوکتودرم است. این سلول‌ها با هضم قسمت کوچکی از دیواره رحم، در آن لانه‌گزینی می‌کند.

❖ تعیین اینکه کدام سلول‌ها تبدیل به تروفوبلاست و کدام تبدیل به توده سلولی درونی می‌شوند، شانس است و تاکنون هیچ قطبیتی برای این عمل شناسایی نشده است. بلاستومرهای ابتدایی به دلیل اینکه همه توان هستند، می‌توانند هم سلول‌های تروفوبلاست و هم پیش‌سازهای جنینی را ایجاد بکنند. توده سلولی مرکزی، پرتوان‌اند و همه‌ی انواع سلول‌های جنینی را بوجود می‌آورند ولی قادر به تشکیل تروفوبلاست نیستند. توده سلولی درونی با ترشح پروتئین‌هایی از جمله fgf4، باعث حفظ و تقسیم سلول‌های تروفوبلاست می‌شوند.

در ابتدا، مورولا فاقد حفره‌ی داخلی است ولی با فرایند حفره‌سازی (cavitation)، سلول‌های تروفوبلاست مایعی را به داخل مورولا ترشح کرده و بلاستوسل را بوجود می‌آورند. غشای سلول‌های تروفوبلاستی بواسطه داشتن پمپ سدیم/ پتاسیم، باعث تجمع یون سدیم داخل حفره شده و موجب اسمز آب به داخل حفره و وسیع شدن بلاستوسل می‌شوند. در این هنگام، توده سلولی داخلی (ICM) در یک طرف حفره قرار گرفته و ساختاری به نام بلاستوسیست ایجاد می‌شود که یکی از ویژگی‌های مهم پستانداران است.

سلول‌های بیرونی (تروفوبلاست) ← کوریون

سلول‌های درونی (آمنیوبلاست) ← ساختارهای جنینی، آمیون، کیسه زرده، آلانتوئیس

رهایی از زوناپلوسیدا

در زمان حرکت جنین از لوله رحمی به داخل رحم، بلاستوسیست در داخل زوناپلوسیدا است. زوناپلوسیدا، ماده زمینه‌ای برون سلولی است که وجودش برای اتصال به اسپرم ضروری است. در این هنگام، زوناپلوسیدا مانع چسبیدن بلاستوسیست به دیواره لوله رحم می‌شود که البته در برخی موارد **حاملگی‌های نابجا (ectopic pregnancy)**، جنین در لوله رحم از زوناپلوسیدا خارج شده و در همانجا لانه‌گزینی می‌کند.

• سلول‌های تروفوبلاستی، با ترشح پروتئاز شبه تریپسین مانند کلاژناز و پلاسمینوژن موجب ایجاد سوراخ کوچکی در زوناپلوسیدا شده و جنین از آن خارج می‌شود.

لایه تاجی شعاعی (corona radiate): تا مرحله مورولای 32 سلولی

لایه زوناپلوسیدا: تا مرحله بلاستوسیت در طول لوله رحمی

در روز 6 حاملگی، بلاستوسیت به دهانه رحم رسیده و آماده لانه‌گزینی (implantation) می‌شود. یک چسبندگی ابتدایی بین سلول‌های تروفوبلاستی و پلی‌ساکاریدهای سولفات‌های سطح سلول‌های رحمی برقرار می‌شود. این پلی‌ساکاریدهای سولفات‌ها تحت تاثیر استروژن و پروژسترون ترشح شده از جسم زرد، سنتز می‌شوند. چسبندگی کامل توسط اینتگرین‌ها و کاده‌رین‌های اندومتريوم رحمی انجام می‌شود.

گاسترولاسیون در پستانداران

تغذیه جنین پستانداران از بدن مادر دریافت می‌شود نه از زرده ذخیره شده در تخم. جفت باعث این نقل و انتقالات می‌شود. جفت از دو بخش جنینی و مادری تشکیل شده است. **بخش جنینی، کوریون است که از سلول‌های تروفوبلاست مشتق می‌شود و سلول‌های رحم را القا می‌کند؛ بخش مادری، نیز به نام دسیدوا است که مملو از رگ‌های خونی است و اکسیژن و مواد غذایی را در اختیار جنین قرار می‌دهد.**

• زرده در تخمک پستانداران، الیگولسیتال و ایزولسیتال است.

با اولین جدایی سلولی در توده سلولی مرکزی، دو لایه تشکیل می‌شود. لایه پایینی، هیپوبلاست (اندودرم ابتدایی یا اندودرم احشایی) است و لایه بالایی، اپی‌بلاست است. این دو باهم ساختاری به نام **صفحه زاینده دولایه‌ای (Bilaminar germ cell)** را ایجاد می‌کنند. سلول‌های هیپوبلاستی در نهایت به صورت لایه‌ای حفره بلاستوسل را پوشانده و اندودرم خارج رویانی را ایجاد می‌کند، اندودرم خارج رویانی، کیسه زرده را تشکیل می‌دهد.

سلول‌های اپی‌بلاستی نیز خود دولایه‌ای شده و اپی‌بلاست رویانی را از بقیه سلول‌های اپی‌بلاستی پوشانده حفره آمنیون جدا می‌کند. با تکمیل حفره آمنیونی، این حفره پر از مایع آمنیونی گشته که عمل ضربه گیر دارد و از طرفی مانع از خشک شدن بدن جنین می‌شود. اپی‌بلاست رویانی نیز منشاء ساختارهای جنینی از جمله سه لایه زایای اکتودرم، مزودرم و اندودرم است.

❖ گاسترولاسیون از انتهای خلفی جنین آغاز می‌شود و نقطه شروع گاسترولاسیون همان جایی است که سلول‌های گره شکل می‌گیرند. در پستانداران نیز مانند پرندگان، سلول‌های مزودرم و اندودرم از طریق خط اولیه مهاجرت می‌کنند. این سلول‌های اتصالات کاده‌رینی خود را با سلول‌های مجاور از دست داده و به شکل تک تک مهاجرت می‌کند. سلول‌هایی که از طریق گره مهاجرت می‌کنند، نوتوکورد را می‌سازند؛ سلول‌هایی که نوتوکورد موش را می‌سازند برخلاف سلول‌های تشکیل دهنده نوتوکورد در جوجه،

با اندودرم لوله گوارش قدامی مخلوط شده و سپس از سقف لوله گوارش جوانه زده تا نوتوکورد را ایجاد کنند.

پیش‌سازهای اکتودرمی در ناحیه قدامی خط اولیه قرار دارند که هم در ساختارهای جنینی و هم برون جنینی نقش دارند. سلول‌ها در هنگام ترک خط اولیه، اسیدهیالورونیک ایجاد می‌کنند که این ماده، سلول‌ها را در هنگام مهاجرت جدا از هم نگه می‌دارد. جایگزینی سلول‌های هیپوبلاستی توسط پیش‌سازهای اندودرمی در روزهای 14 تا 15 حاملگی رخ می‌دهد و مهاجرت سلول‌های مزودرمی تا روز 16 ام نیز آغاز نمی‌شود.

✓ اکتودرم در زیر حفره آمنیون قرار دارد.

✓ سقف کیسه زرده ثانویه، اندودرمی می‌باشد.

✓ در یک قسمت از اندودرم، سلول‌ها ضخیم و صفحه پری‌کوردال را ایجاد می‌کند و سبب تشکیل سر آینده جنین می‌شود. صفحه پری‌کوردال از مزودرم پری‌کوردال جنینی ایجاد می‌شود.

تشکیل پرده‌های جنینی

در حالیکه اپی‌بلاست، ساختارهای جنینی را تشکیل می‌دهند، سلول‌های برون رویانی، جفت را می‌سازند. زمانیکه سلول‌های تروفوبلاستی تقسیم می‌شوند، دو نوع سلول به نام‌های سیتوتروفوبلاست و سین-سیتوتروفوبلاست را تشکیل می‌دهند. در ابتدا سیتوتروفوبلاست، بوسیله یکسری مولکول‌های چسبنده به اندومتر رحم متصل می‌شوند و توسط آنزیم‌هایی که دارند وارد دیواره رحم شده و باعث تغییر آرایش رگ‌های خونی آن شده به طوریکه رگ‌های خونی جنین درون حوضچه‌هایی از خون مادر قرار می‌گیرند، این سلول‌ها با ترشح عوامل پاراکرین، باعث جذب رگ‌های خونی مادر شده و کم‌کم جانشین بافت رگی آنها می‌شوند.

بافت سین‌سیتوتروفوبلاست، با هضم بافت رحم، باعث پیش‌روی جنین به درون دیواره رحم می‌شود. سپس بافت مزودرمی جنینی در حال گاسترولاسیون، به اطراف گسترش می‌یابد و به زوائد تروفوبلاستیک نفوذ کرده و رگ‌های خونی را ایجاد می‌نمایند تا مواد غذایی از بدن مادر به جنین منتقل شود.

✓ ساقه اتصالی باریکی از جنس مزودرم خارج رویانی که جنین را به سیتوتروفوبلاست متصل می‌کند، رگ‌های بند ناف را می‌سازد. بنابراین **بندناف از مزودرم خارج جنینی بین جداری و احشایی، ایجاد می‌شود.** این اندام خارج جنینی رشد کرده و شامل بافت تروفوبلاست و مزودرم حاوی رگ‌های خونی است که **کورویون نام دارد، کورویون با دیواره رحمی درهم می‌آمیزد و جفت را تشکیل می‌دهد.**

✓ بنابراین جفت هم دارای بخش مادری (اندومتر رحم یا دسیدوا) و هم بخش جنینی به نام کورویون است.

جفت در پستانداران، به نام جفت دسیدوآبی است چرا که جدا شدن کوریون از جفت بدون آسیب به مادر و جنین در حال نمو، امکان پذیر نیست.

جنین 6/5 هفته‌ای انسان، درون آمنیون محصور شده و دور هر دو، کوریون است. رگ‌های خونی وارد کوریون شده و همچنین پرزهای کوریونی که از سطح خارجی کوریون بیرون زده است، نیز حاوی رگ‌های خونی می‌باشد. وجود این پرزها بر سطح تماس کوریون با خون مادری می‌افزاید.

نکته: مزودرم خارج رویانی پستانداران جفت‌دار زودتر از مزودرم اصلی و داخل جنینی تشکیل می‌شود و منشاء آن سیتوتروفوبلاست است. البته در تشکیل مزودرم خارج رویانی، علاوه بر سیتوتروفوبلاست، هیپوبلاست و اپی‌بلاست نیز دخیل هستند.

مزودرم خارج رویانی، به دو ناحیه تقسیم می‌شود: جداره احشایی و جداره داخلی. و در بین این دو، سلوم خارج جنینی است.

نکته: منشاء کوریون، سلول‌های سیتوتروفوبلاست و مزودرم خارج جنینی جداره است.

کیسه زرده (اندودرم خارج جنینی): ساختار اندودرمی و مزودرم خارج جنینی احشایی دارد.

آمنیوبلاست (توده سلولی مرکزی یا امبریوبلاست): هیپوبلاست + اپی‌بلاست (رویانی + آمنیونی)

ترتیب زمان بندی وقایع

در روز 5: اولین حرکات بلاستولایی که ایجاد تروفوبلاست و امبریوبلاست را شامل می‌شود.

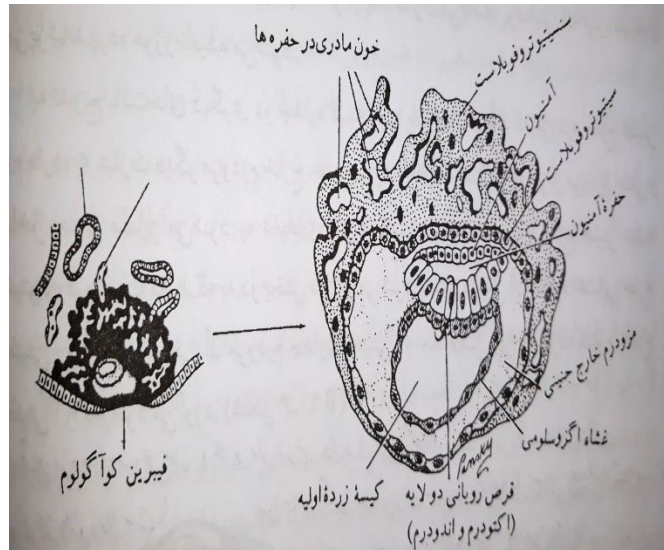
روز 6: لانه‌گزینی (Implantation)

روز 7 – 8: نزدیک شدن بلاستوسیست به اندومتر رحم. سلول‌های تروفوبلاستی تبدیل به سیتوتروفوبلاست و سین‌سیتوتروفوبلاست می‌شود. سلول‌های امبریوبلاستی تبدیل به اکتوبلاست و اندوبلاست می‌شوند.

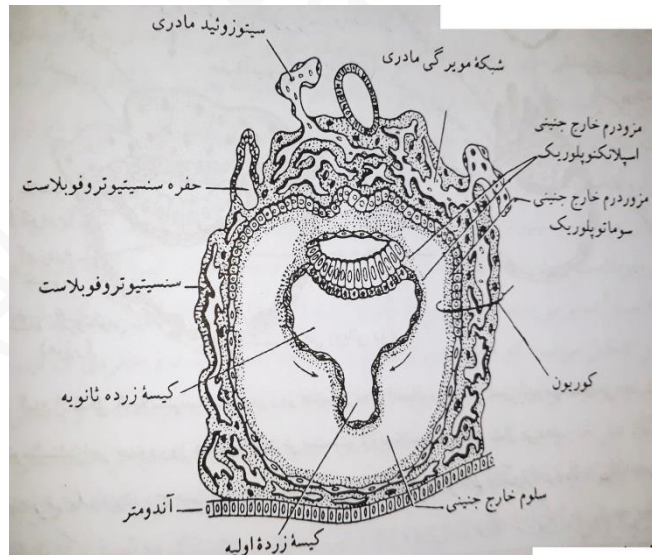
روز 9: لانه‌گزینی کامل که محل ورود به نام فیبرین کوآگولوم است.

از روز 10 – 14: در سین‌سیتوتروفوبلاست، لاکونا‌های خونی تشکیل می‌شود.

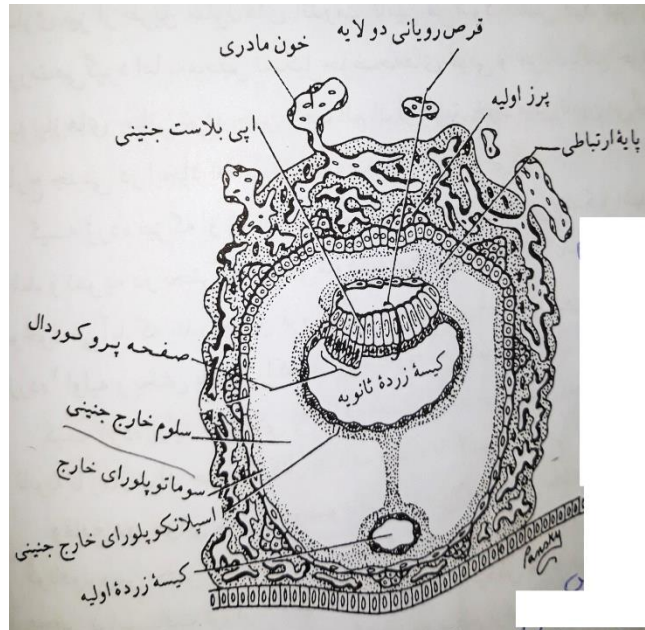
جنین ابتدایی در روز نهم حاملگی که به طور کامل در استرومای رحم نفوذ کرده و لانه گزینی کامل شده است. در این مرحله حفرات متعددی در سین- سیشیوتروفوبلاست بوجود آمده است.



جنینی ابتدایی در روز دوازدهم حاملگی که در این مرحله ارتباط بی حوضچه- هایخونی با سینوزوئیدهای مادری و حفرات سین سیشیوتروفوبلاست ایجاد می شود.



جنین ابتدایی در پایان روز دوازدهم که در آن کیسه زرده به دو بخش تقسیم شده و صفحه پروکوردال جنین ظاهر می شود.



تعیین محورهای قدامی خلفی در پستانداران

دو مرکز پیام‌رسانی در جنین پستانداران جهت تعیین این محور وجود دارد: یک مرکز در گره (معادل گره هسن و قسمت تنه‌ای سازمان دهنده در دوزیست) و مرکز دیگر در اندودرم احشایی قدامی (معادل هیپوبلاست جوجه و قسمت سری سازمان دهنده در دوزیست) می‌باشند. این دو مرکز با همکاری هم، ناحیه قدامی جنین را ایجاد می‌کنند و نوتوکورد جنین نیز با چین خوردن پشتی سلول‌های کوچک مژکدار گره بوجود می‌آیند.

محور خلفی پستانداران، توسط پیام‌رسان‌هایی همچون **BMP**، **Nodal**، **Wnt**، **FGF** ها و رتینوئیک اسید مشخص می‌شوند و محور قدامی نیز باید عاری از این عوامل باشند.

محور پشتی شکمی

این محور تا اندازه‌ای توسط محور جنینی - غیر جنینی بلاستوسیست مشخص می‌شود. **ناحیه جنینی دارای ICM است و سمت پشتی آینده جنین است. در حالیکه ناحیه غیر جنینی، نقطه مقابل ICM در بلاستوسیست است و قسمت شکمی آینده جنینی است.**

محور چپ راست: با بیان ژن‌ها به صورت نامتقارن، محور چپ و راست و اندام‌های خاص هر طرف مشخص می‌شوند. به طور مثال با بیان ژنی در یک سمت، قلب در چپ و لوب اصلی کبد در چپ قرار می‌گیرد.

تا 3 ماهگی، سلول‌های تروفوبلاستی با ترشح HCG بر جسم زرد اثر گذاشته و سبب ترشح پروژسترون از آن جهت دوام حاملگی می‌شود اما بعد از 3 ماهگی، جفت خودش پروژسترون ترشح می‌کند.

رشد و نمو ضمام و پرده‌های جنینی در انسان

این ساختارها جهت تامین تغذیه، تنفس، دفع و حفاظت جنین بوجود می‌آیند و تا پایان دوران بارداری هر کدام وظایف فیزیولوژیکی خاص خود را دارند پرده‌ها شامل آمنیون و کوریون و ضمام جنینی شامل کیسه زرده، آلانتوئیس، جفت و بندناف می‌باشند. در اواخر بارداری، با حرکات انقباضی میومتری رحم، آمنیون و کوریون پاره شده و ملیع آمنیونی خارج می‌شود. سپس بندناف و جفت نیز خارج می‌شوند.

آمنیون

حفره آمنیونی بین صفحه جنینی اپی‌بلاستی و لایه تروفوبلاست است. سقف و اطراف این حفره توسط سلول‌های آمنیوبلاستی و کف آن توسط سلول‌های اکتوبلاستی احاطه می‌شود. آمنیون به چرخش جنین در محور افقی کمک می‌کند.

✓ منشاء آمنیون، سلول‌های اکتوبلاست و مزودرم سوماتیک یا جداری خارج جنینی است.

پرده آمنیون بتدریج، سطح داخلی کوریون، بندناف و سطح جنین را می‌پوشاند. همراه با کوچک شدن سلوم خارج جنینی و افزایش حجم جنین، آمنیون. بخش اعظم مایع آمنیون از خون مادر تامین می‌شود از ماه 6 به بعد، جنین مقداری بزرگتر می‌شود مایع را بلعیده و همان اندازه دفع می‌کند. در ناهنجاری پلی هیدروآمنیوس، سر و مری مشکل دارند و بلع مایع انجام نمی‌شود و مقدار مایع افزایش می‌یابد درحالیکه در ناهنجاری الیگوهایدروآمنیوس، کلیه‌ها عمل دفع را انجام نداده و کاهش مایع را داریم.

وظایف مایع آمنیون: ثابت نگه داشتن دما، از چسبیدن پرده آمنیون به جنین و از فشردن شدن بندناف جلوگیری میکند، باعث رشد متقارن جنین، ضربه گیر، فراهم آوردن محیط استریل برای جنین، در هنگام زایمان از وارد شدن فشارهای انقباض رحم به جنین جلوگیری می‌کند، و مسیر زایمان را مرطوب می‌کند.

ترکیبات مایع آمنیون: 98 درصد آب دارد و دارای پروتئین، چربی و کربوهیدرات است. و در آن، سلول‌های پوششی سطح بدن جنین، لانوگو (موهای ریز اولیه طفل رحمی) و ورنیکس کازئوزا (لایه پنیری) دیده می‌شود.

آمنیون: اکتودرم + مزودرم خارج جنینی جداری

کوریون

در روزهای 13 و 14 رشد و نمو جنینی در انسان، سیتوتروفوبلاست توسعه یافته و ایجاد دستجاتی از سلول‌ها را می‌کند که به داخل سین سیتوتروفوبلاست گسترش می‌یابند، این دستجات سلولی با مزودرم

کلیه حقوق مادی و معنوی این اثر متعلق به سایت رتبه برترها میباشد و هر نوع کپی برداری شرعا و قانونن مجاز نمیباشد

خارج جنینی هماهنگی کرده و **پرزهای اولیه کوریونی** را تشکیل می‌دهند. در روز 15، پرزهای اولیه کوریونی، از مزودرم خارج جنینی بخش مرکزی بافت پیوندی خود را کسب کرده و در این حالت، **پرزهای ثانویه** نامیده می‌شوند. زمانیکه عروق از داخل بافت پیوندی به داخل پرز ثانویه می‌روند، **پرزهای ثانیه** را ایجاد می‌کنند. با رشد و نمو این پرزها به لایه سین‌سیتوتروفوبلاست نفوذ کرده و باعث اتصال کیسه کوریونی به اندومتر رحم می‌شوند؛ در این حالت لایه کوریونی، پوسته کوریونی نامیده می‌شود که هم در سمت رحمی و هم در مقابل آن است.

بتدریج پرزهایی که در قسمت سطحی و در دسیدوآی کپسولی (بخشی از اندومتر که در سطح خارجی کوریون است)، کم می‌شوند و کوریون صاف را ایجاد می‌کنند. پرزهای سمت اندومتر عمقی، محلی که جنین و پرزهای کوریونی سطح آن در آن فرورفته‌اند، تکثیر یافته و تشکیل **کوریون پرزدار** را می‌دهند که به آن **کوریون عمقی** می‌گویند. در مراحل آخر بارداری به علت بزرگ شدن جنین، دسیدوآی کپسولی نازک شده و به دسیدوآی جداری که در مقابل دسیدوآی کپسولی در جداره اندومتر قرار دارد، می‌چسبد.

واکنش دسیدوآیی: وقتی رویان وارد رحم می‌شود، در سلول‌های اندومتر رحم تغییراتی ایجاد می‌شود که سلول‌ها بزرگ بزرگ و حاوی گلیکوژن و قند می‌شوند و بواسطه هورمون‌های LH و LTH، افزایش عروق و افزایش خونرسانی اتفاق می‌افتد. این واکنش در ابتدا محدود به محل ورود بلاستوسیست اس اما بعداً کل اندومتر را شامل می‌شود.

کوریون: سیتوتروفوبلاست + مزودرم خارج جنینی جداری

کیسه زرده

کیسه زرده در انسان بزرگ نمی‌شود و محتوی ترکیبات زرده‌ای نیست. از سلول‌های اندودرمی تشکیل یافته و توسط غشای اگزوسلومی و غشای هورز، پوشیده می‌شود. در خارج حاوی مزودرم احشایی یا اسپلانکتوپلورای خارج جنینی است. از تمایز مزودرم آن، عروق زرده‌ای ایجاد می‌شوند.

✓ عمل خونسازی در جنین تا هفته 5، در کیسه زرده انجام میشود اما بعداً با آغاز خونسازی در کبد، این عمل در کیسه زرده متوقف می‌شود.

✓ در هفته 3، پیش‌سازهای جنسی (PGC) در کیسه زرده ساخته شده و از طریق عروق به گنادها مهاجرت می‌کنند.

✓ در هفته 4، بدن جنین خمیده می‌شود و کیسه زرده منقبض شده و در ساختار لوله گوارش میانی شرکت می‌کند.

✓ در هفته 5 و 6، باقی‌مانده کیسه زرده از لوله گوارش جدا می‌شود.

✓ از هفته 12 به بعد، کیسه زرده چروکیده و نقشی ندارد.

کیسه زرده: اندودرم + مزودرم احشایی خارج جنینی

آلاتوئیس

در روز 16، در جدار خلفی کیسه زرده‌ای ایجاد می‌شود و منشاء اندودرمی و مزودرم اسپلانکتوپلورا یا احشایی خارج جنینی است. در مزودرم، شبکه عروقی تشکیل می‌شود و شریان و ورید نافی از مزودرم آلاتوئیس بوجود می‌آیند. با رشد جنین، بخشی از آلاتوئیس درون آن باقی مانده و از ناف تا مثانه امتداد دارد. با تشکیل مثانه، آلاتوئیس خارج جنینی سفت شده و در طی هفته‌های 5-8 تحلیل می‌روند.

آلاتوئیس: اندودرم + مزودرم احشایی خارج جنینی

بندناف

دارای یک سیاهرگ حاوی خون روشن و دو سرخرگ حاوی خون تیره است. **سطح خارجی آن توسط آمنیون و سطح داخلی آن، توسط بافت پیوندی موکوئیدی (ژله وار تون) احاطه می‌شود.** بند ناف سبب اتصال جنین به مادر می‌شود.

منشاء بندناف: در حد فاصل دو لبه‌ی سلوم خارج جنینی (متشکل از تروفوبلاست و سوماتوپلورا)، ساقه اتصالی ایجاد می‌شود که با گسترش آمنیون و چرخش جنین، این ساقه دراز و باریک می‌شود و بند ناف را تشکیل می‌دهد. عروق نافی نیز از مزودرم اسپلانکتوپلورای آلاتوئیس تشکیل می‌یابد.

جفت

دارای دو بخش مادری (داخلی) و جنینی (خارجی) است. از سلول‌های سیتوتروفوبلاست و سین سیتوتروفوبلاست تشکیل شده است.

فصل 10 اکتودرم (دستگاه عصب مرکزی، اپیدرم و سلول‌های تاج عصبی)

سلول‌های پرتوان اپی‌بلاست یا بلاستولا برای تبدیل شدن به پیش‌سازهای عصبی (نوروبلاست‌ها) از مراحل مستعد شدن (competence)، تخصصی شدن (specification)، متعهد شدن یا تعیین شدن (commitment) و تمایز (differentiation) عبور می‌کنند.

بخشی از اکتودرم پشتی که سلول‌های استوانه‌ای دارند، تبدیل به اکتودرم عصبی می‌شوند که به نام صفحه عصبی است. در فرایندی به نام نورولاسیون، صفحه عصبی تبدیل به لوله عصبی می‌شود. به جنین در حال چنین تغییراتی، نورولا می‌گویند. از قسمت قدامی لوله عصبی، مغز و از قسمت خلفی آن، نخاع ایجاد می‌شود.

تشکیل لوله عصبی

به دو روش نورولاسیون اولیه و ثانویه انجام می‌شود. در نورولاسیون اولیه، سلول‌هایی که در اطراف صفحه عصبی قرار دارند سبب تکثیر، درون‌روی و جدا شدن سلول‌های صفحه عصبی از سلول‌های سطحی به منظور تشکیل یک لوله توخالی می‌شوند. در نورولاسیون ثانویه، سلول‌های مزانشیمی به صورت میله توپری تجمع یافته و سپس حفراتی را تشکیل داده که با ادغام باهم، یک لوله توخالی به نام لوله عصبی را می‌دهند.

✓ قسمت قدامی لوله عصبی از طریق نورولاسیون اولیه و قسمت خلفی از طریق نورولاسیون ثانویه ایجاد می‌شوند و نهایتاً این دو لوله به هم متصل می‌شوند.

نورولاسیون اولیه

این فرایند اکتودرم را به سه گروه سلولی تقسیم می‌کند: (1) لوله عصبی در سمت داخل که مغز و نخاع را ایجاد می‌کند. (2) اپیدرم در سمت خارج که پوست را ایجاد می‌کند. (3) سلول‌های تاج عصبی در محل اتصال لوله عصبی و اپیدرم است که نورون‌های محیطی، سلول‌های گلایا، سلول‌های رنگدانه پوست و ... را ایجاد می‌کند.

در این روش، پس از تشکیل صفحه عصبی، لبه‌های آن ضخیم شده و به سمت بالا حرکت می‌کنند تا چین‌های عصبی را تشکیل دهند. سپس یک شیار عصبی U شکل در مرکز صفحه ایجاد می‌شود و جنین را به دو سمت راست و چپ تقسیم می‌کند. چین‌های عصبی به سمت خط میانی جنین حرکت کرده و سرانجام به هم متصل شده و لوله عصبی را در زیر اکتودرم تشکیل می‌دهند.

✓ سلول‌هایی که در پشتی‌ترین ناحیه لوله عصبی قرار دارند تبدیل به سلول‌های تاج عصبی می‌شوند.

نکته: فرایند نورولاسیون زمانی آغاز می‌شود که سلول‌های اکتودرمی در اثر پیام‌های مزودرم پشتی و اندودرم حلقی در ناحیه‌ی سری به سلول‌های استوانه‌ای صفحه عصبی تبدیل می‌شوند.

❖ صفحه عصبی به واسطه حرکات نواحی اپیدرمی و نواحی صفحه عصبی در محور قدامی خلفی، طویل می‌شود. طی این فرایند که بسط همگرا (convergent extension) نامیده می‌شود، صفحه عصبی طویل و باریک می‌شود. این حرکات همگرا شدن و گسترش یافتن برای شکل دهی صفحه عصبی لازم است و جهش‌های مختل کننده این حرکات، از تشکیل لوله عصبی ممانعت می‌کند.

❖ تقسیمات سلول‌های صفحه عصبی در جهت سری-دمی یا همان قدامی-خلفی انجام می‌شود.

اپیدرم، عامل مهمی در قالب بندی صفحه عصبی است.

خم شدن و همگرا شدن صفحه عصبی در اثر عملکرد نواحی لولایی (hinge point) در محل اتصال صفحه عصبی با بافت‌های اطراف اتفاق می‌افتد. سلول‌های خط میانی صفحه عصبی، سلول‌های نقطه لولایی میانی MHP (medial hinge point) و سلول‌های نقاط لولایی پشتی جانبی DLHP جزو این نواحی هستند.

سلول‌های MHP، به نوتوکورد زیرین متصل می‌شوند و لولایی را تشکیل می‌دهند که شیاری را در ناحیه خط میانی پشتی ایجاد می‌کند. البته نوتوکورد نیز، این سلول‌ها را القا کرده و سلول‌ها به شکل گره‌ای در می‌آیند. سلول‌های DLHP، به اکتودرم سطحی متصل اند و آنها نیز تغییر شکل می‌دهند.

تغییر شکل و گره‌ای شدن این سلول‌ها وابسته به عملکرد میکروتوبول‌ها و میکروفیلان‌ها است. هر لولا مانند محوری عمل می‌کند و چرخش سلول‌ها را در اطراف خود هدایت می‌کند.

○ نیروهای خارجی همچون فشار وارده از اکتودرم سطحی نیز برای خم شدن صفحه عصبی لازم اند. **حرکت اپیدرم فرضی و اتصال صفحه عصبی به مزودرم زیرین در لوله‌ای شدن صفحه عصبی به سمت داخل و نه خارج موثر است.** به طور کلی، فشار اپیدرم فرضی به سمت داخل و شیاردار شدن صفحه عصبی، چین‌های عصبی را ایجاد می‌کنند.

بعد از این مراحل، نوبت بسته شدن لوله عصبی می‌رسد که با حرکت جفت چین‌های عصبی به سمت یکدیگر انجام می‌شود. سلول‌هایی که در محل این اتصال قرار دارند، سلول‌های تاج عصبی را تشکیل می‌دهند. در پرندگان، سلول‌های تاج عصبی تا زمانیکه لوله عصبی در این ناحیه بسته نشود شروع به مهاجرت نمی‌کنند. در پستانداران، سلول‌های تاج عصبی جمجمه‌ای در زمانیکه چین‌های عصبی بالا آمده ولی هنوز لوله عصبی بسته نشده است، شروع به مهاجرت می‌کنند در حالیکه در ناحیه نخاع، پس از بسته شدن لوله عصبی مهاجرت می‌کنند.

کلیه فوق مادی و معنوی این اثر متعلق به سایت رتبه برترها میباشد و هر نوع کپی برداری شرعا و قانونن مجاز نمیباشد

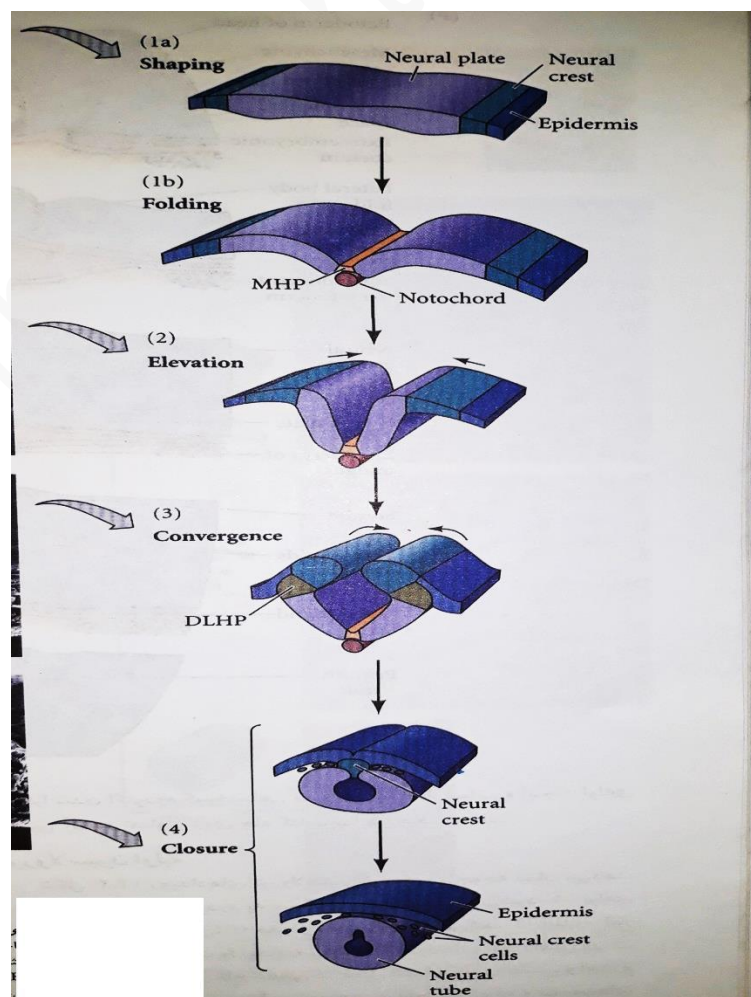
❖ در پرندگان، بسته شدن لوله عصبی در ناحیه مغز میانی آینده جنین، آغاز می‌شود سپس به سمت دو جهت پیش می‌رود. در پستانداران، بسته شدن لوله عصبی در نواحی متعددی انجام می‌شود.

هرگونه بروز اختلال در بسته شدن مناطق مختلف لوله عصبی باعث بروز نقص‌های لوله عصبی می‌شود. بسته نشدن نوروپور خلفی در حوالی روز 27 سبب ایجاد عارضه مهره شکافدار (spina bifida) می‌شود. همچنین بسته نشدن نوروپورهای قدامی 2 و 3 سبب ایجاد عارضه کشنده **بی مغزی (آنسفال)** می‌شود و مغز در ارتباط مستقیم با مایع آمنیونی است.

مصرف داروهایی همچون فولیک اسید و ویتامین B₁₂، می‌تواند از عارضه‌های لوله عصبی در دوران بارداری جلوگیری کند.

❖ لوله عصبی در نهایت به یک استوانه بسته تبدیل شده و از اکتودرم سطحی جدا می‌شود. این جدا شدن با تغییر در بیان مولکول‌های چسبندگی انجام می‌شود. بیان E-کاده‌رین در این سلول‌ها متوقف شده و در عوض بیان N-کاده‌رین و N-CAM را افزایش می‌دهند.

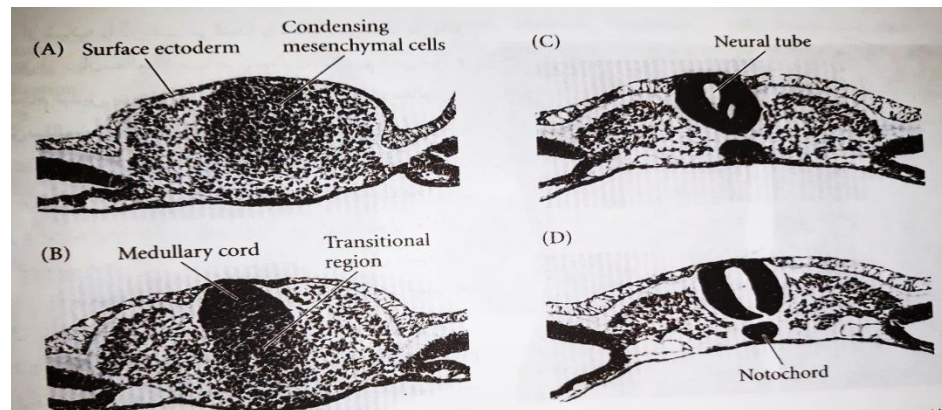
نورولاسیون اولیه: تشکیل صفحه عصبی
در جنین جوجه



نورولاسیون ثانویه

این فرایند شامل تولید سلول‌های مزانشیمی از اکتودرم و اندودرم آینده و سپس متراکم شدن این سلول‌ها و تشکیل یک طناب نخاعی در زیر اکتودرم سطحی است. سپس نواحی مرکزی این طناب حفره دار شده و چندین مجرا ایجاد می‌شود که به هم می‌پیوندند.

نورولاسیون ثانویه



تمایز لوله عصبی و تشکیل مغز

تمایز لوله عصبی در سه سطح کالبدشناختی با تشکیل حفرات مغز و نخاع، سطح بافتی با بازآرایی جمعیت‌های سلولی در دیواره لوله عصبی و در سطح سلولی با تشکیل سلول‌های نوروغنی و گلیال انجام می‌شود.

محور قدامی-خلفی: در ناحیه قدامی، سه وزیکول اولیه تحت عنوان مغز قدامی (forebrain or prosencephalon)، مغز میانی (midbrain or mesencephalon)، مغز خلفی (hindbrain or rhombencephalon) ایجاد می‌شوند.

✓ خود مغز قدامی به دو ناحیه **تلن سفالن در قدام و دیان سفالن در خلف** تقسیم می‌شود. تلن سفالن، نیمکره‌های مخ و اعصاب بویایی را ایجاد می‌کند. دیان سفالن، وزیکول‌های بینایی، تالاموس و هیپوتالاموس را تشکیل می‌دهد.

✓ مغز میانی، تقسیم نمی‌شود و سرانجام مجرای آن به مجرای مغزی (مجرای سیلویوس) تبدیل می‌شود.
✓ مغز خلفی به دو ناحیه **میلن سفالن در خلف و متان سفالن در قدام** تقسیم می‌شود. **میلن سفالن به بصل-النخاع و متان سفالن به مخچه و پل مغزی تبدیل می‌شوند.**

رومبوسفالن یا مغز خلفی با الگوی قطعه‌ای تکوین می‌یابد و مناطق خاصی به نام رومبومرها (r) را ایجاد می‌کنند که هر رومبومر، سرنوشت خاص خود را دارد. مجموع سلول‌های تاج عصبی که در بالای هر رومبومر قرار دارند، گانگلیون‌های عصبی را تشکیل می‌دهند. در مورد پرندگان، نوروغنی‌هایی که از گانگلیون عصبی r2 مشتق می‌شود، عصب مغزی پنجم را تشکیل می‌دهند.

در مجرای مغزی، پمپ سدیم/پتاسیم - ATP آز قرار دارند که با شیب اسمزی که ایجاد می کنند، موجب تورم در این نواحی شده و بطن های مغزی به همراه مایع مغزی- نخاعی ایجاد می شوند. در اثر خم شدن شدید اپی- تلیوم در نواحی لولایی جانبی، بطن های مغز میانی و خلفی حاصل می شوند. حفره رومبن سفالن، بطن 4 را ایجاد می کند.

همزمان با بسته شدن چین های عصبی از محل مابین مغز و نخاع فرضی، بافت های پشتی که در اطراف قرار دارند به سمت داخل فشار آورده و لوله عصبی در قاعده مغز فشرده شده و مجرای مسدود می شود. این انسداد به جدا شدن مغز از نخاع از یکدیگر کمک می کند. در دوران جنینی، رفته رفته اندازه حفره نسبت به رشد کلی مغز، افزایش می یابد؛ این ابسط حفره در اثر فشار مثبت مایع مغزی نخاعی بر دیواره های لوله عصبی رخ می دهد. الگوبندی های قدامی خلفی با دخالت کمپلکس ژن های HOX انجام می شود.

محور پشتی شکمی: با توجه به این که نورون های حسی در سمت پشتی نخاع، نورون های حرکتی در سمت شکمی نخاع قرار و نورون های رابط بین این دو قرار دارند، پس باید الگودهی های متفاوت خود را داشته باشند.

❖ نوتوکورد با ترشح عامل پاراکرین shh موجب الگودهی ناحیه شکمی، اپیدرم با ترشح $TGF-\beta$ سبب پشتی شدن نواحی نخاعی می شوند. سلول هایی که غلظت بالای shh را دریافت می کنند به نورون های شکمی حرکتی و آنهایی که غلظت بالای $TGF-\beta$ را دریافت می کنند، به نورون پشتی حسی تبدیل می شوند.

تمایز نورون ها در مغز

سلول های نوروایی تلیال لوله عصبی توانایی تبدیل به سه نوع سلول را دارند: (1) **سلول بطنی یا اپاندیمی** که سلول های سطح داخلی لوله عصبی و مترشحه مایع مغزی نخاعی هستند. (2) **پیش ساز نورون** که در هدایت پتانسیل الکتریکی و هماهنگ سازی رفتار بدنی نقش دارند. (3) **پیش ساز سلول گلیال** که وظیفه حمایتی، تغذیه و دفاع را دارند.

مغز شامل انواع متعددی از سلول های گلیال و نورون است. به انشعابات ظریف نورون ها که پیام های الکتریکی را از سایر سلول ها دریافت می کنند، دندریت گفته می شود. سلول هایی مثل نورون های پورکینز، انشعابات گسترده دندریتی دارند. آکسون یا نوریت می تواند تا حدود حتی یک متر هم از جسم سلولی یا سوما دور باشد.

زایده های در حال رشد عصبی توسط نوک آکسون که به آن مخروط رشد گفته می شود، هدایت می شوند. مخروط رشد به واسطه کشیدگی و انقباض فیلوپودیاهایی به نام **میکروسپایک**، حرکت می کند. در صورت

تخریب فیلامان نورونی توسط سیتوکالازین B، میکروسپایک ها تخریب شده و حرکت آکسونی متوقف می-شود. میکروسپایک ها در حین مهاجرت آکسونی، علاوه بر نقش ساختاری، دارای عملکرد حسی نیز می باشند و محیط پیرامون خود را می شناسند.

نورون ها پیام های الکتریکی را منتقل می کنند؛ لذا برای جلوگیری از پراکنده شدن پیام ها توسط سلول های گلیال عایق بندی می شوند. **در سیستم عصب مرکزی توسط الیگودندروسیت ها و در سیستم عصب محیطی توسط سلول شوآن، غلاف دار می شوند.** غلاف میلینی برای عملکرد صحیح نورون ها لازم است و در بیماری های همچون تشنج، فلجی و MS، این غلاف از بین می رود.

آرایش بافتی سیستم عصبی مرکزی

لوله عصبی ابتدایی از یک لایه نوروایی تلیوم زایا تشکیل می شود. سلول های این اپی تلیوم از سطح مجرای تا سطح بیرونی کشیده می شود و هسته های این سلول ها در سطوح مختلفی قرار می گیرند و به شکل چند لایه دیده می شوند. زمانیکه سلولی از نوروایی تلیوم زایا آماده تولید می شود، صفحه تقسیم آن تغییر می کند و در نتیجه به جای آنکه هر دو سلول دختر حاصله متصل به سطح مجرای باقی بماند، یکی از آنها به عنوان سلول بنیادی در مجرا باقی می ماند و دیگری برای تمایز جدا می شود.

✓ نورون ها و سلول های گلیال، در زمان های متفاوتی متولد می شوند؛ سلول هایی که زودتر متولد می شوند، فواصل کمی را می پیمایند و سلول هایی که دیرتر متولد می شوند، فواصل بیشتری را می پیمایند و تا قشر مغز نیز می روند.

همزمان با تقسیم سلول های مجاور مجرا، سلول های مهاجرت کننده، لایه ثانویه ای در اطراف لوله عصبی اولیه تشکیل می دهند. این لایه با اضافه شدن سلول های بیشتری از نوروایی تلیوم زایا به آن، ضخیم شده و **ناحیه جبه ای یا میانی**، ایجاد می شود. لایه اپی تلیوم زایا نیز **ناحیه بطنی یا اپاندیمی** نامیده می شود. ناحیه جبه-ای دارای آکسون ها و سلول های گلیال هستند که آکسون هایشان را به **ناحیه حاشیه ای** که دارای مقدار کمی سلول است، می فرستند.

بنابراین ناحیه جبه ای چون دارای جسم سلولی نورون ها است، ماده خاکستری است و ناحیه حاشیه ای به دلیل اینکه فقط حاوی آکسون است، ماده سفید است.

این نوع آرایش بافتی و این سه ناحیه در بین نخاع، بصل النخاع و مخچه، یافت می شود. در نخاع و بصل-النخاع، ماده خاکستری توسط ماده سفید احاطه می شود.

در مخچه برخی از پیش سازهای نورونی وارد ناحیه حاشیه ای شده و تجمعات نورونی به نام هسته را ایجاد می-کنند. مخچه دارای لایه هایی همچون **لایه گرانولی خارجی و داخلی** است. سلول های اصلی مخچه، نورون های

پورکینز هستند که با ترشح shh سبب تکثیر پیش‌سازهای نورون‌های گرانولی در لایه گرانولی خارجی می‌شوند.

❖ نورون‌ها در مغز با فرایندی به نام **هدایت گلیالی** به سمت مقصدشان می‌روند بدین صورت که در بستر از سلول‌های گلیال حرکت می‌کنند. **در مخچه پیش‌سازهای سلول‌های گرانولی بر روی استتاله‌های بلند گلیای برگمن حرکت می‌کنند؛** این برهمکنش‌های بین نورون و سلول گلیا توسط پروتئین‌های چسبندگی به نام **آستروتاکتین** انجام می‌شود.

هیپوفیز قدامی: از اکتودرم دهانی منشاء می‌گیرد.
هیپوفیز خلفی یا نوروهیپوفیز: از لوله عصبی منشاء می‌گیرد.

تکوین چشم مهره‌داران

اکثر اندام‌های حسی مغز از طریق برهمکنش‌های لوله‌ی عصبی با یک سری نواحی ضخیم‌شده‌ی اپیدرمی به نام پلاکودهای اکتودرمی سری ایجاد می‌شوند.

نیروهای دخیل در تکوین چشم: در مرحله گاسترولاسیون، اندودرم در حال درون‌خزیدگی و مزودرم با اکتودرم سری مجاور برهمکنش کرده و اکتودرم سری را متمایل به تشکیل عدسی چشم می‌کنند. توانایی اکتودرم سری برای تولید عدسی چشم و برقراری ارتباط بین عدسی و شبکیه از طریق وزیکول بینایی انجام می‌شود.

وزیکول بینایی از دیان‌سفالن برآمده شده و در محل برخورد با اکتودرم سری، تشکیل پلاکود عدسی را القا می‌کند. این پلاکود با به داخل آمدن، عدسی چشم را تشکیل می‌دهد، سپس وزیکول بینایی خم شده و جام بینایی را تشکیل می‌دهد. جام بینایی دو لایه است، **سلول‌های بیرونی جام بینایی با ایجاد رنگدانه ملانین تبدیل به بخش رنگدانه‌دار شبکیه شده و سلول‌های لایه درونی جام بینایی به سرعت تکثیر یافته و مجموعه‌ای از سلول‌های گلیا، گانگلیون، نورون‌های رابط و گیرنده‌های حساس به نور را ایجاد می‌کنند.** در مجموع این سلول‌ها بخش عصبی شبکیه را تشکیل می‌دهند.

سلول‌های گانگلیونی شبکیه، نورون‌هایی هستند که آکسون‌هایشان پیام‌های الکتریکی را به مغز می‌فرستند. آکسون‌های این نورون‌ها در قاعده چشم به یکدیگر می‌پیوندند و به طرف پایین در ساقه بینایی حرکت کرده و عصب بینایی را تشکیل می‌دهند.

مانند قشرهای مخ و مخچه، شبکیه عصبی نیز به صورت لایه‌هایی از انواع نورون‌های متفاوت آرایش دارد. این لایه‌ها شامل **سلول‌های گیرنده‌ی نوری حساس به نور و رنگ (استوانه‌ای و مخروطی)، اجسام سلولی**

سلول‌های گانگلیونی و نورون‌های رابط دوقطبی می‌باشند. همچنین شبکه شامل تعدادی سلول‌های گلیال مولر، آماکرین و نورون‌های افقی می‌باشند.

❖ تمامی سلول‌های جام بینایی به بافت عصبی تبدیل می‌شوند. را س جام تبدیل به حلقه رنگی از جنس بافت ماهیچه‌ای به نام عنبیه می‌شود. ماهیچه‌های عنبیه اندازه مردمک چشم را کنترل می‌کنند. جام بینایی در محل اتصال شبکه به عنبیه، جسم مژگانی را تشکیل می‌دهد. این بافت مایع زلالیه را جهت تغذیه عدسی چشم و حفظ فاصله ثابت میان عدسی و قرنیه ترشح می‌کند.

شبکه از دیان سفالن، منشاء می‌گیرد.

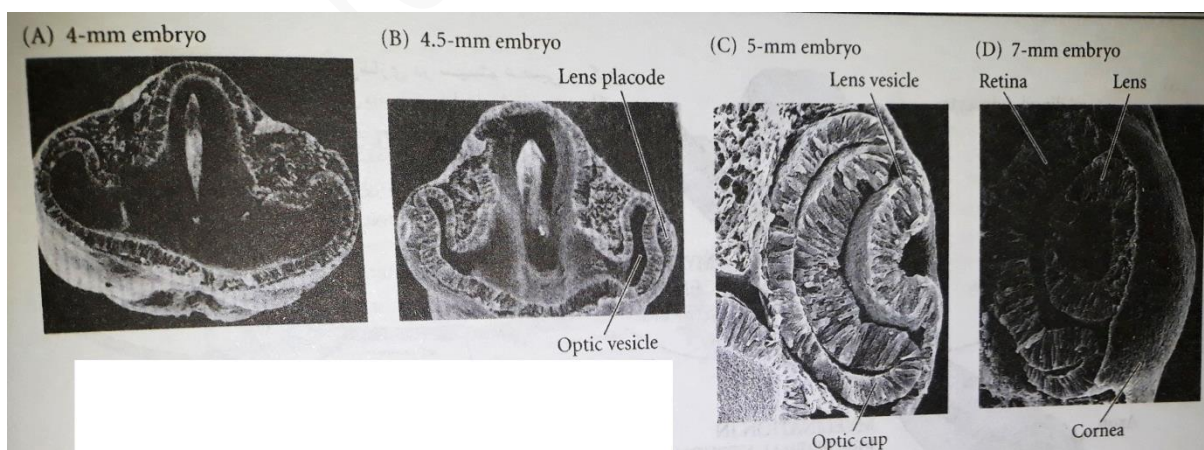
تمایز عدسی و قرنیه چشم

پس از جدایی وزیکول عدسی از اکتودرم سطحی، سلول‌های مزانشیمی تاج عصبی به فضای میان عدسی و اپی‌تلیوم سطحی جهت تشکیل قرنیه مهاجرت می‌کنند. فشار مایع داخل چشم (حاصل از مایع زلالیه) برای ایجاد انحنای صحیح قرنیه لازم است. فشار داخلی چشم توسط حلقه‌ی استخوانی دور صلیبه (مشتق از سلول‌های تاج عصبی) حفظ می‌شود.

❖ عدسی شامل سه ناحیه است: ناحیه قدامی دارای سلول‌های اپی‌تلیالی در حال تقسیم، ناحیه استوایی دارای سلول‌های در حال طویل شدن و ناحیه خلفی دارای سلول‌های فیبری حاوی کریستالین.

فرایند ترمیم و بازسازی قرنیه بسیار مهم است و همانند اپیدرم، لایه‌ای از سلول‌های قاعده‌ای، سلول‌های قرنیه را تجدید می‌کنند.

تکوین چشم مهره‌داران



اپیدرم و ضمام آن

پوست پستانداران شامل 3 بخش است: 1) اپیدرم مطبق. 2) لایه درم حاوی فیبروبلاست‌ها. 3) ملانوسیت-های مشتق از سلول‌های تاج عصبی که در لایه لای سلول‌های قاعده‌ای اپیدرم و فولیکول‌های مو.

منشاء اپیدرم: از سلول‌های اکتودرمی که پس از نورولاسیون همچنان جنین را می‌پوشاند، مشتق می‌شود. اپیدرم دارای دو لایه می‌شود که لایه بیرونی به نام پری‌درم است و لایه درونی به نام لایه قاعده‌ای یا لایه زایا که شامل سلول‌های بنیادی اپیدرمی است و به غشای پایه‌ای متصل است.

❖ سلول‌های اپیدرمی تمایز یافته کراتینوسیت‌ها، محکم به یکدیگر متصل شده و لایه لیپیدی- پروتئینی ناتراوا نسبت به آب تولید می‌کنند.

با تقسیم سلول‌های لایه قاعده‌ای، سلول‌های جوان‌تری ایجاد می‌شود که سلول‌های قدیمی‌تر را به سطح پوست می‌رانند. سلول‌های مرده به صورت کپسول‌های مسطح حاوی پروتئین کراتین که هسته‌هایشان در حاشیه است، درمی‌آیند و لایه شاخی پوست را تشکیل می‌دهند. این چرخه بازسازی اپیدرم در انسان به قدری آهسته است اما توانایی تکثیر لایه‌ی قاعده‌ای قابل توجه است.

ضمام پوستی: برای تشکیل ضمام، باید یکسری **برهمکنش‌های القایی بین مزانشیم درمی و اپی‌تلیوم اکتودرمی** صورت گیرد تا ضخیم‌شدگی‌های اپیدرمی به نام پلاکودها که پیش‌سازهای اصلی فولیکول مو هستند، تولید می‌شوند. به هنگام تشکیل پلاکود فولیکول مو، سلول‌ها در لایه قاعده‌ای اپیدرمی تجمع دارند. این تجمع توسط سلول‌های فیبروبلاستی درم زیرین هدایت می‌شود. این فیبروبلاست‌های درمی در پاسخ به درون‌روی سلول‌های اپیدرمی، گره‌ای به نام پاپیلای درمی را در زیر ریشه مو تشکیل می‌دهند.

همچنان که فولیکول مو بالغ می‌شود، یک برآمدگی اپیتلیالی در حاشیه جوانه مو ایجاد می‌شود که به غده سباسه تکوین می‌یابد. غدد سباسه با ترشحات سبومی، مو و پوست را چرب می‌کند.

اولین موهای جنینی، نازک بوده و به نام **لانوگو** نام دارد. این نوع مو، کمی قبل از تولد می‌ریزد و موهای کرکی به نام **ولوس** جایگزین می‌شوند. ولوس در جاهایی مثل پیشانی و پلک باقی می‌ماند و در سایر قسمت‌های بدن، موهای بلند و ضخیم نهایی جایگزین ولوس می‌شود. در ناحیه زیر بغل، فولیکول‌هایی وجود دارند که تا زمان بلوغ، ولوس تولید می‌کنند و سپس در پاسخ به آندروژن‌ها شروع به تولید موی نهایی می‌کنند؛ برعکس در طاسی مردان، فولیکول‌های ناحیه سر، تولید موهای ولوس نازک دارند.

طول زندگی فولیکول‌های مو در 4 مرحله است: 1) آناتژن: رشد. 2) کاتاتژن: توقف رشد. 3) تلوزن: ریزش. 4) رشد مجدد

سلول‌های تاج عصبی

تاج عصبی ساختاری موقتی است و نه تنها موجودات بالغ بلکه حتی جنین‌های مهره‌داران در مراحل دیرتر تکوین نیز فاقد آن هستند. به صورت گذار از اپی‌تلیوم به مزانشیم، از لوله عصبی پستی جدا شده و به مناطق مختلف مهاجرت کرده و ساختارهای متنوعی را ایجاد می‌کنند.

✓ سلول‌های تاج عصبی از پستی‌ترین ناحیه لوله عصبی منشاء می‌گیرند و در مرز صفحه عصبی و اپیدرم فرضی تشکیل می‌شوند

از جمله ساختارهای متشکل از آنها: نورونها و سلول‌های گلیال سیستم اعصاب حسی سمپاتیک و پاراسمپاتیک، سلول‌های تولیدکننده آدرنالین بخش مرکزی غده فوق کلیوی، سلول‌های رنگدانه‌دار ملانوسیت اپیدرم، بسیاری از اجزای اسکلتی و بافت پیوندی سر.

نکته: سلول‌های تاج عصبی پرتوانند و قادرند بسته به مکان قرارگیری در جنین، به انواع سلولی متعددی تبدیل شوند.

تاج عصبی را می‌توان به 4 ناحیه اصلی که هر کدام دارای مشتقات و عملکرد ویژه‌ای هستند، تقسیم کرد:

✓ سلول‌های تاج عصبی جمجمه‌ای (سری): با مهاجرت خود به مزانشیم جمجمه‌ای - چهره‌ای که به غضروف، استخوان، نورون‌های جمجمه، سلول‌های گلیال و بافت همبند تمایز می‌یابند، را تولید کنند. همچنین وارد قوس‌های حلقی و بن بست حلقی شده، تولید سلول‌های تیموس، اودونتوبلاست‌های دندان‌ی، استخوان‌های گوش میانی و آرواره‌ها را بر عهده دارند.

✓ سلول‌های تاج عصبی قلبی: از پلاکود شنوایی تا سومیت سوم امتداد دارند. این سلول‌ها به ملانوسیت‌ها، نورونها، غضروف و بافت پیوندی تکوین می‌یابند. در ساخت دیواره عضلانی - پیوندی شریان‌های بزرگ قلبی و دیواره‌ای که جریان خون را از آئورت جدا می‌کند نیز نقش دارند.

✓ سلول‌های تاج عصبی تنه: یکی از دو مسیر زیر را انتخاب می‌کند:

1) مهاجرت در سمت شکمی - جانبی از طریق نیمه قدامی اسکروتوم‌های سومیتی که به گانگلیون‌های ریشه خلفی نخاع تمایز می‌یابند. آن دسته که به نواحی شکمی تر مهاجرت می‌کنند، گانگلیون عصبی

سمپاتیک، بخش مدولا یا مرکزی غده آدرنال یا فوق کلیه و شبکه‌های عصبی اطراف آئورت را ایجاد می‌کنند.

2) مسیر دیگر به شکل پستی- جانبی بوده و باعث می‌شود پیش‌سازهای ملانوسیتی از طریق درم، از ناحیه پستی تا شکمی جنین گسترش یابند.
✓ سلول‌های تاج عصبی واگی و خاجی: گانگلیون‌های عصبی پاراسمپاتیک روده را ایجاد می‌کنند.

بخش مرکزی آدرنال: از ستیغ یا تاج عصبی منشاء می‌گیرد.

بخش قشری آدرنال: از مزودرم بینابینی یا حدواسط منشاء دارد.

نکته: سلول‌های گلیال مرکزی به جز میکروگلی از لوله عصبی منشاء می‌گیرند. میکروگلی منشاء مزانشیمی دارد و از منوسیت بوجود می‌آید.

سلول‌های گلیال محیطی از ستیغ عصبی منشاء می‌گیرند.

مزودرم

فصل 11

در مرحله نورولا، می‌توان مزودرم ناحیه تنه‌ای جنین را به 4 قسمت تقسیم کرد:

1) کوردامزودرم : بخش مرکزی مزودرم ناحیه تنه است که نوتوکورد را ایجاد می‌کند. نوتوکورد اندام موقتی است که اکتودرم را جهت تشکیل لوله عصبی القا می‌کند و محور قدامی- خلفی را تثبیت می‌کند.

2) مزودرم مجاور محوری یا مزودرم سومیتی (paraxial mesoderm): در طرفین نوتوکورد است که در ناحیه پستی و در طول ستون مهره‌ها واقع شده است. سلول‌های این بخش، سومیت‌ها را بوجود می‌آورند. سومیت‌ها، تجمعات سلول‌های مزودرمی در طرفین لوله عصبی است که عضلات و بخش عمده بافت‌های همبند ناحیه پشت (درم، عضلات و غضروف مهره‌ها و دنده‌ها) را ایجاد می‌کنند.

نوتوکورد در زیر لوله عصبی از قاعده سر تا ناحیه دم کشیده می‌شود و در هر طرف لوله عصبی، نوار ضخیمی از سلول‌های مزودرمی که همان مزودرم مجاور محوری است به شکل صفحه قطعه‌ای یا مزودرم قطعه نشده، قرار می‌گیرند. همزمان با برآمده شدن چین‌های عصبی در ناحیه مرکزی، سلول‌های مزودرم مجاور محوری، سومیت‌ها را ایجاد می‌کنند.

✓ سومیت‌های بالغ شده شامل 3 بخش‌اند:

اسکلروتوم: غضروف مهره‌ها و دنده‌ها را تشکیل می‌دهد.

میوتوم: عضلات ناحیه پشت، عضلات دنده‌ای، عضلات اندام حرکتی و دیواره قدامی شکم را ایجاد می‌کنند.

درماتوم: درم ناحیه پشت را می‌سازند.

علاوه بر این 3 بخش، نواحی کوچکتری به نام سیندتوم وجود دارند که از پشتی‌ترین سلول‌های اسکروتوم ایجاد می‌شود و **تاندون** را ایجاد می‌کنند.

درونی‌ترین سلول‌های اسکروتوم، به نام آرتروتوم، **مفاصل مهره‌ای، دیسک‌های بین مهره‌ای و بخش‌های پروگزیمال دنده‌ها** را ایجاد می‌کنند.

گروه سلولی دیگری هم در ناحیه خلفی اسکروتوم، سلول‌های عروقی آئورت پشتی و عروق خونی بین مهره-ای را ایجاد می‌کنند.

جهت تشکیل سومیت‌ها، ابتدا سلول‌های مزودرم مجاور محوری به شکل توده‌ای از سلول‌ها به نام سومایتومر درمی‌آیند؛ سومایتومرها شروع به متراکم شدن می‌کنند و توسط شکافی از مزودرم مجاور محوری جدا می‌شوند. سلول‌های بیرونی سومیت با اتصالات محکم به هم وصل‌اند و سلول‌های درونی نیز، به صورت مزانشیمی باقی می‌مانند.

❖ در مراحل اولیه جنینی، مزودرم پیش‌سومیتی برای تشکیل سومیت متعهد می‌شوند و سلول‌های سومیتی کمی دیرتر متعهد می‌شوند.

وقتی که سومیت از مزودرم پیش‌سومیتی جدا می‌شود و با توجه به خاصیت چندتوانی که دارند به ساختارهایی اشتقاقی می‌یابند از جمله:

غضروف مهره‌ها و دنده‌ها، عضلات قفسه سینه، اندام‌های حرکتی، دیواره شکم، پشت و زبان، تاندون‌ها، درم ناحیه پشت، سلول‌های عروقی و مننژهای احاطه کننده نخاع

✓ میوبلاست‌ها از ناحیه میوتوم سومیت‌ها ایجاد می‌شوند؛ ان میوبلاست‌هایی که نزدیک لوله عصبی هستند، **عضلات پروگزیمال** را ایجاد می‌کنند، عضلات پروگزیمال شامل عضلات بین دنده‌ای و عضلات عمقی پشت است.

✓ میوبلاست‌هایی که دورتر از لوله عصبی اند، **عضلات آباگزیمال** را تشکیل می‌دهند، این عضلات شامل عضلات دیواره بدن، اندام‌های حرکتی و زبان است.

مرز بین عضلات پروگزیمال و آباگزیمال و مرز بین درم مشتق از سومیت و مزودرم صفحه جانبی، مرز سومیتی خارجی نام دارد.

3) مزودرم بینابینی یا حدواسط (intermediate mesoderm): **دستگاه تناسلی - ادراری که شامل کلیه‌ها، غدد جنسی و مجاری مربوطه است، از این مزودرم تشکیل می‌شود. همچنین بخش قشری غده آدرنال نیز از مزودرم بینابینی ایجاد می‌شود.**

روند تکوین کلیه شامل 3 مرحله اصلی است و در پستانداران تنها مرحله سوم باقی مانده و عملکردی می‌شود. در مراحل ابتدایی، مجرای پرونفریک در مزودرم بینابینی و در سمت شکمی سومیت‌های قدامی ظاهر می‌شوند. همزمان با مهاجرت سلول‌های این مجرا به سمت دم، بخش قدامی آن، سلول‌های مزانشیمی مجاور آن را برای تشکیل لوله‌های کلیوی ابتدایی (پرونفروس) تحریک می‌کند. کلیه پرونفریک، کلیه عملکردی در ماهی و لارو دوزیستان است.

در پستانداران، لوله‌های پرونفریک و بخش قدامی مجرای پرونفریک تخریب شده اما بخش دمی آن باقی مانده و به **مجرای نفریک یا مجرای ولف** تکوین می‌یابد.

با از بین رفتن لوله‌های پرونفریک، بخش میانی مجرای نفریک، لوله‌های کلیوی مزانشیم اطراف خود را جهت تشکیل کلیه مزونفریک القا می‌کند. همزمان با تشکیل لوله‌های بیشتر در ناحیه دمی، لوله‌های مزونفریک قدامی دچار آپوپتوز می‌شوند.

کاربرد لوله‌های مزونفروس در پستانداران: یکی از **منابع اصلی سلول‌های بنیادی خون ساز** است و در افراد **مذکر، لوله‌های انتقال دهنده اسپرم (وابران و اپی‌دیدیم)** را ایجاد می‌کنند.

کلیه دائمی آمیون داران، متانفروس است. این کلیه در اثر برهمکنش‌های بین بخش‌های اپی‌تلیالی و مزانشیمی مزودرم بینابینی ایجاد می‌شود. در اولین مرحله، مزانشیم متانفروژنیک متعهد در ناحیه خلفی مزودرم بینابینی تشکیل می‌شود. این مزانشیم با القای خود موجب تشکیل جوانه میزنا می‌شود. این جوانه‌ها نهایتاً از مجرای نفریک جدا شده و مجرای جمع‌کننده و میزنا را ایجاد می‌کنند.

جوانه‌های میزنا از مجرای نفریک خارج شده و وارد مزانشیم متانفروژنیک شده و به نفرون‌های کلیه‌ی پستانداران تمایز می‌یابند.

مثانه توسط بخشی از کلواک تکوین می‌یابند، کلواک حفره‌ای با پوشش اندودرمی است که در انتهای دمی جنین قرار دارد و محل تجمع مواد زائد روده و کلیه است. کلواک در دوزیستان، خزندگان و پرندگان وجود دارد اما در پستانداران توسط ستیغ ادراری - راست روده‌ای به دو بخش سینوس ادراری - تناسلی و راست روده تقسیم می‌شود.

بخشی از سینوس ادراری - راست روده‌ای به مثانه و بخشی به پیشابراه تمایز می‌یابد.

✓ در جنس مونث، تمامی مجرای نفریک از بین رفته اما مجرای مولر به داخل واژن باز می‌شود. در جنس مذکر، مجرای نفریک مسیر خروجی اسپرم را تشکیل می‌دهد، بنابراین اسپرم و ادرار از یک سوراخ مشترک دفع می‌شوند.

4) مزودرم صفحه جانبی (lateral plate): دورترین بخش نسبت به نوتوکورد است. **قلب، عروق خونی و سلول‌های خونی دستگاه گردش خون، لایه پوشاننده حفرات بدن و تمامی بافت‌های مزودرمی اندام‌های حرکتی به جز عضلات آن را بوجود می‌آورند.**

مزودرم صفحه جانبی در سمت محیطی هر دو نوار مزودرم بینابینی قرار دارند. هر کدام از مزودرم‌های صفحه جانبی به دو لایه تقسیم می‌شوند، لایه پشتی و بیرونی که در زیر اکتودرم است، مزودرم جداری است که به همراه اکتودرم، سوماتوپلورا نام دارد. لایه شکمی یا داخلی که اندودرم را می‌پوشاند، مزودرم احشایی است که به همراه اندودرم، اسپلانکتوپلورا نام دارد.

بین دو لایه سوماتوپلورا و اسپلانکتوپلورا، حفره سلومی است. چین‌هایی که به داخل سلوم وارد می‌شوند و حفره سلوم را به سه فضای جنبی (pleural)، دورقلبی (pericardial) و صفاقی (peritoneal) که به ترتیب قفسه سینه، قلب و حفره شکم را در برمی‌گیرند، تقسیم می‌کند.

تکوین قلب

قلب از لایه احشایی مزودرم صفحه جانبی از قسمت میانی و خلفی خط اولیه ایجاد می‌شود.

در مراحل ابتدای گاسترولاهی آمینیون داران، دو مجموعه از سلول‌های پیش‌ساز قلبی در اپی‌بلاست و نزدیک بخش قدامی خط اولیه قرار دارند. این سلول‌ها از طریق خط اولیه مهاجرت کرده و دو گروه سلولی از سلول‌های مزودرمی را در طرفین گره هنسن ایجاد می‌کنند و در طی این مهاجرت، **مزودرم قلب ساز یا حوزه قلبی**، تخصصی می‌شود.

- سلول‌ها به نحوی مهاجرت می‌کنند که پیش‌سازهای بخش ورودی قلب اعم از بطن چپ و دهلیزها به سمت خارج و پیش‌سازهای بخش خروجی قلب اعم از مخروط سرخرگی و تنه سرخرگی که به قاعده آئورت و سرخرگ‌های ششی و بطن راست تبدیل می‌شوند، به سمت داخل و نزدیک خط اولیه قرار بگیرند.
- کاردیومیوسیت‌ها (سلول‌های لایه عضلانی قلب)، اندوکاردیوم (لایه درونی قلب)، بالشتک‌های اندوکاری دریچه‌های قلبی، اپی‌کاردیوم (تغذیه کننده عروق کرونری) و رشته‌های پورکینز از دو گروه سلولی مزودرمی قلب ساز ایجاد می‌شوند.

دیواره جدا کننده آئورت و تنه سرخرگ ششی و خروجی قلب از سلول‌های تاج عصبی قلبی ایجاد می‌شوند.

نکته: تخصصی شدن سلول‌های مزودرم قلب ساز توسط اندودرم مجاور قلب (اندودرم قدامی) القاء می‌شود.

در جنین جوجه 18 تا 20 ساعته، سلول‌های پیش‌ساز قلبی در بین اکتودرم و اندودرم به سمت جلو مهاجرت کرده و زمانیکه به نواحی میانی جنین می‌رسند در ارتباط مستقیم با سطح اندودرم قرار می‌گیرند. زمانیکه این سلول‌ها به دیواره جانبی لوله گوارش قدامی می‌رسند متوقف می‌شوند.

✓ جهت مهاجرت سلول‌های پیش‌ساز قلبی توسط اندودرم لوله گوارش قدامی تعیین می‌شود و شیب قدامی - خلفی غلظت فیبرونکتین اندودرمی مسئول تعیین جهت مهاجرت سلولی می‌باشد.

بخش ورودی قلب، حوزه قلبی اولیه است و بخش خروجی، حوزه قلبی ثانویه است. در اثر چرخش این دو حوزه‌ی لوله قلبی، این دو لوله به رسیده و یک حوزه نعل اسبی شکل به نام هلال قلبی را ایجاد می‌کنند.

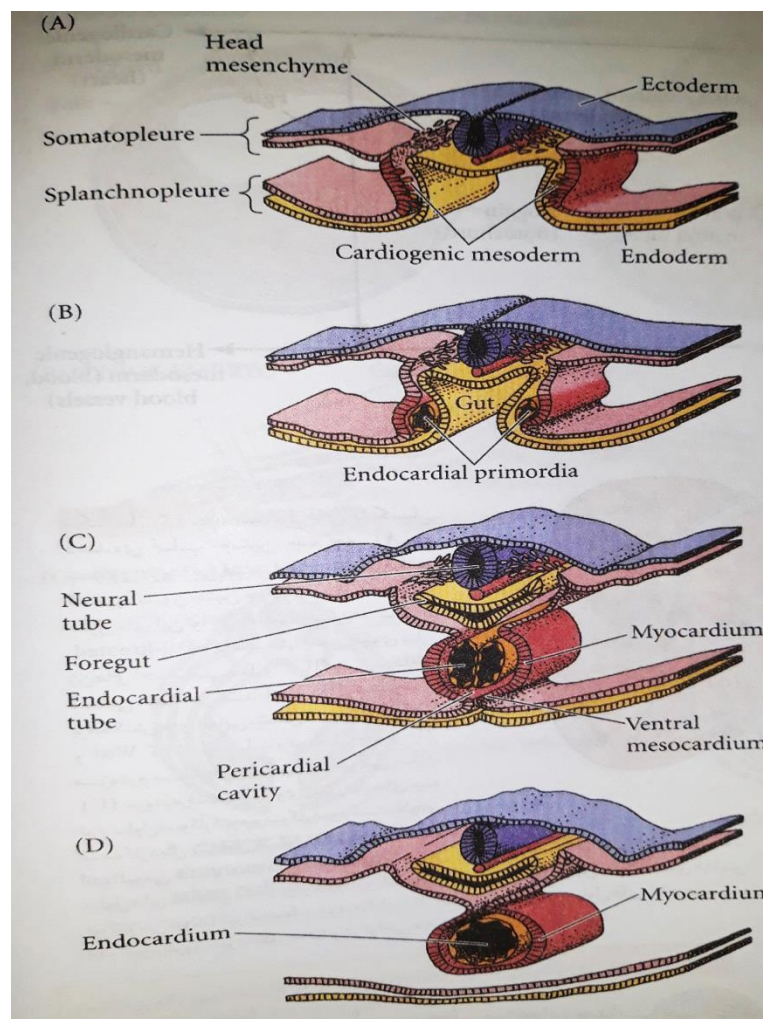
نکته: در واقع، حوزه‌های قلبی در جنین 29 ساعته جوجه در اثر چین خوردن اسپلانکتوپلورا و ایجاد لوله گوارش قدامی، به هم رسیده و در هم ادغام می‌شوند.

تعیین دومین‌های قدامی و خلفی قلبی

ماده رتینوئیک اسید در تخصصی شدن سلول‌های پیش‌ساز قلبی خلفی برای ایجاد بخش ورودی یا همان سیاهرگی قلب (سینوس سیاهرگی) و دهلیزها، نقش اساسی دارد. بخش قدامی قلبی و بطن‌ها، رتینوئیک اسید کم یا فاقد آن هستند.

تشکیل قلب جوجه از مزودرم صفحه

جانبی احشایی



تمایز سلول‌های قلبی

جمعیتی از سلول‌های پیش‌ساز ابتدایی وجود دارند که قادرند همه‌ی دستگاه گردش خون را ایجاد کنند. تحت شرایط و فاکتورهای خاصی، برخی از آنها به **همانژیوبلاست‌ها (سلول‌های تشکیل دهنده خون و عروق خونی)** و برخی از آنها به **سلول‌های پیش‌ساز قلبی چند توان که قلب را می‌سازند**، تبدیل می‌شوند.

❖ این تمایز سلولی به طور مستقل در دو حوزه قلبی انجام می‌شود، سپس با مهاجرت این دو ناحیه به سمت یکدیگر، سلول‌های مزودرمی شکمی احشایی شروع به بیان **N**-کاده‌رین می‌کنند تا از مزودرم پشتی جداری جدا شوند و حالت اپی‌تلیالی به خود گرفته و حفره دور قلبی را ایجاد کنند. گروهی از سلول‌ها با کاهش بیان **N**-کاده‌رین از این اپی‌تلیوم جدا شده و به داخل رفته و اندوکاردیوم قلبی را ایجاد می‌کنند. باقی مانده لایه اپی‌تلیومی مزودرم احشایی نیز، میوکاردیوم را ایجاد می‌کنند.

بنابراین، حفره قلبی با افزایش بیان کاده‌رین و اندوکاردیوم قلبی با کاهش بیان کاده‌رین تشکیل می‌شوند.

نکته: سلول‌های اندوکاردی، پوشش درونی قلب، دریچه‌های قلبی، پروتئین‌های تنظیم کننده رشد میوکاردی و جایگاه قرار گیری بافت عصبی سمپاتیک و پاراسمپاتیک در قلب را تنظیم می کنند.

ادغام دو لوله قلبی در جوجه‌ی 29 ساعته و در جنین انسان در زمان هفته سوم حاملگی رخ می دهد.

در فرایند ادغام دو لوله قلبی، ابتدا لایه‌های میوکاردیوم به هم پیوسته و یک لوله منفرد را ایجاد می کنند و دو لوله اندوکاردی تا مدت کوتاهی از هم جدا و سپس آنها نیز در هم ادغام می شوند. خلفی ترین ناحیه لوله‌های اندوکاردی که در یکدیگر ادغام نمی شوند، ورودی‌های سیاهرگ‌های زرده‌ای به داخل قلب را ایجاد می کنند؛ این سیاهرگ‌ها مواد غذایی را از کیسه زرده به سینوس سیاهرگی ناحیه خلفی قلب حمل می کنند.

✓ آهنگ ضربان قلب توسط سینوس سیاهرگی تنظیم می شود؛ ضربان قلب جوجه در زمانیکه لوله‌های قلبی هنوز در حال ادغام شدن به یکدیگرند شروع می شود. در جنین انسان، ضربان قلب از هفته 3 یا 4 شروع می شود.

پریکارد قلب از سوماتوپلورای مزودرم صفحه جانبی، ایجاد می شود.

تشکیل عروق خونی

تکوین عروق خونی توسط دو فرایند مجزای **واسکولوژنز و آنژیوژنز** انجام می شود. طی واسکولوژنز، شبکه‌ای از عروق خونی دز مزودرم صفحه جانبی ایجاد می شوند و در طی آنژیوژنز، این شبکه‌ها به شکل بسترهای مویرگی، سیاهرگی و سرخرگی باز آرای می شوند.

✓ در اولین مرحله واسکولوژنز، همانژیوبلاست‌ها ایجاد می شوند. یعنی اولین سلولهایی که خط اولیه را در ناحیه خلفی جنین ترک می کنند به همانژیوبلاست‌ها تبدیل می شوند. همانژیوبلاست‌ها، سلول‌های پیش‌ساز خون و عروق خونی هستند.

○ همانژیوبلاست‌ها در مزودرم احشایی تجمعات متراکمی به نام **جزایر خونی** را تشکیل می دهند. تحت تاثیر فاکتورهای مختلف، **سلول‌های درونی این جزایر خونی** به **سلول‌های پیش‌ساز خون و سلول‌های بیرونی آن** به آنژیوبلاست‌ها (پیش، ساز عروق خونی) تمایز می یابند.

✓ در دومین مرحله واسکولوژنز، سلول‌های آنژیوبلاست تکثیر یافته و به **سلول‌های اندوتلیالی پوششی عروق خونی** تمایز می یابند.

✓ در سومین مرحله، سلول‌های اندوتلیالی، لوله‌های تشکیل دهنده شبکه‌های مویرگی اولیه را ایجاد می کنند.

مکان‌های واسکولوژنز: واسکولوژنز در ابتدا به صورت برون جنینی در کیسه زره جهت خون‌رسانی انجام می -

شود سپس به شکل درون جنینی درون هر اندامی انجام می شود.

کلیه حقوق مادی و معنوی این اثر متعلق به سایت رتبه برترها میباشد و هر نوع کپی برداری شرعا و قانونن مجاز نمیباشد

نکته: در اندام‌های حرکتی، تجمعات غضروف سازی که استخوان‌ها را ایجاد می‌کنند، با ترشح عامل پاراکرین VEGF (vascular endothelial growth factor)، باعث تشکیل عروق خونی در مزانسیم اطراف می‌شوند.

عوامل رشد واسکولوژنز: **عامل رشد فیروبلستی بازی (fgfr2)** برای تولید همانژیوبلاست‌ها و **عامل رشد اندوتلیال رگی (VEGF)** برای تمایز آنژیوبلاست به اندوتلیال، مهم هستند. عامل دیگر، **آنژیوپویتین‌ها** هستند که موجب برهمکنش بین سلول‌های اندوتلیالی و پری‌سایت‌ها می‌شود.

آنژیوژنز: در این مرحله شبکه‌های مویرگی، سیاهرگی و سرخرگی بازآرایی می‌شوند. مهمترین عامل موثر در آنژیوژنز، VEGF است. عواملی همچون هیپوکسی یا کمبود اکسیژن موجب ترشح VEGF شده و آنژیوژنز را تحریک می‌کند. ماده زمینه‌ای برون سلولی نیز در تنظیم آنژیوژنز نقش اساسی دارند.

تمام سلول‌های ایجاد شده از یک آنژیوبلاست اولیه، تحت تاثیر پیام‌های مسیره‌های سیگنالینگ یا به سیاهرگ و یا به سرخرگ و نه هر دوی آنها، تبدیل می‌شوند.

تکوین اندام‌های حرکتی چهارپایان

فصل 12

همه‌ی اندام‌های حرکتی از طریق **استخوانی شدن درون غضروفي** ایجاد می‌شوند.

اولین جهت تشکیل اندام، در محور مبدایی - انتهایی (شانه - انگشت دست یا لگن - انگشت پا) است. عامل دخیل در تعیین این محور، **عامل رشد فیروبلستی (FGF)** است.

دومین جهت در محور قدامی - خلفی است مثلاً امگشت کوچک دست و پا، خلفی است و انگشت شست دست و پا، قدامی است. عامل دخیل، **پروتئین shh** است.

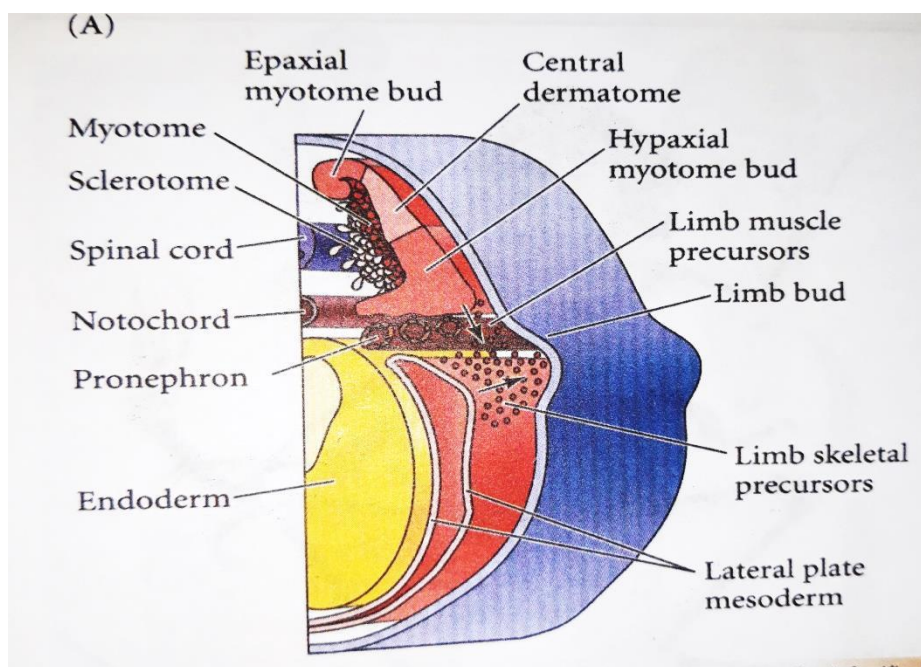
سومین جهت در محور پشتی - شکمی است، بطوریکه کف و پشت دست و پا متمایز شوند. پروتئین دخیل، **Wnt7a** است.

- قوانین ریخت‌زایی برای تشکیل اندام‌های حرکتی در همه‌ی چهارپایان مشابه است.

تشکیل جوانه اندام حرکتی

ناحیه‌ای که شامل سلول‌های تشکیل دهنده‌ی اندام حرکتی است، **حوزه‌ی اندام حرکتی** گویند.

سلول‌های مزانشیمی لایه جداری (سوماتیک) مزودرم صفحه‌ی جانبی، پیش‌سازهای اسکلتی اندام حرکتی را ایجاد می‌کنند و سلول‌های مزانشیمی سومات‌های همین ناحیه هم، پیش‌سازهای عضلانی اندام حرکتی را تشکیل می‌دهند. این سلول‌ها در زیر اکتودرم تجمع یافته و برجستگی به نام جوانه اندام حرکتی را بوجود می‌آورند.



برآمدگی اکتودرمی راسی

با ورود سلول‌های مزودرمی به ناحیه اندام حرکتی، و با ترشح $fgf10$ ، اکتودرم سطحی را برای تشکیل ساختاری به نام برآمدگی اکتودرمی راسی (Apical Ectodermal Ridge) تحریک می‌کنند.

- رشد و تمایز ابتدایی - انتهایی جوانه اندام حرکتی بواسطه برهمکنش‌های بین AER و مزانشیم جوانه اندام حرکتی انجام می‌شود.
- مزانشیم انتهایی را ناحیه پیش‌رونده (PZ) یا ناحیه تمایز نیافته می‌گویند، چراکه فعالیت تکثیری آن سبب رشد جوانه اندام حرکتی می‌شود.

آزمایش‌های متعدد بر اساس برهمکنش بین AER و PZ:

1) اگر AER در هر مرحله‌ای از تکوین اندام حرکتی حذف شود، تکوین عناصر اسکلتی اندام حرکتی متوقف می‌شود.

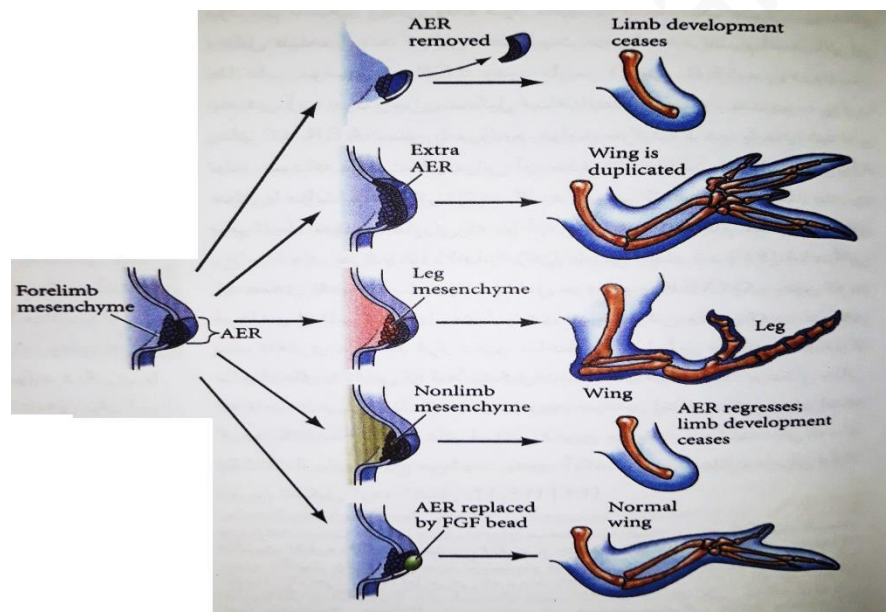
2) اگر یک AEE اضافی به جوانه اندام حرکتی اضافه شود، تعداد ساختارهای انتهایی اندام حرکتی بیش از حالت طبیعی می‌شود.

3) در صورت قرار دادن مزانشیم پا در زیر AER بال، در انتهای این اندام حرکتی، انگشتان پا تکوین می‌یابند.

4) اگر مزانشیم دیگری جز مزانشیم حرکتی در زیر AER گذاشته شود، تکوین اندام حرکتی مختل می‌شود زیرا برهمکنش AER برای ایجاد اندام حرکتی فقط با مزانشیم حرکتی است.

بنابراین برهمکنش میان AER و PZ یا مزانشیم حرکتی جهت تکوین اندام حرکتی، لازم است.

خلاصه آزمایشاتی که تاثیر برآمدگی اکتودرم راسی را بر مزانشیم زیرین نشان می‌دهد.



مرگ سلولی و تشکیل انگشتان و مفاصل

مرگ سلولی برای تشکیل مفاصل و جدا شدن انگشتان ضروری هستند. و تفاوت بین پای جوجه و پای پره-دار اردک در وجود یا عدم وجود مرگ سلولی است. در واقع مرگ سلولی موجب پیکرتراشی انگشتان می‌شود.

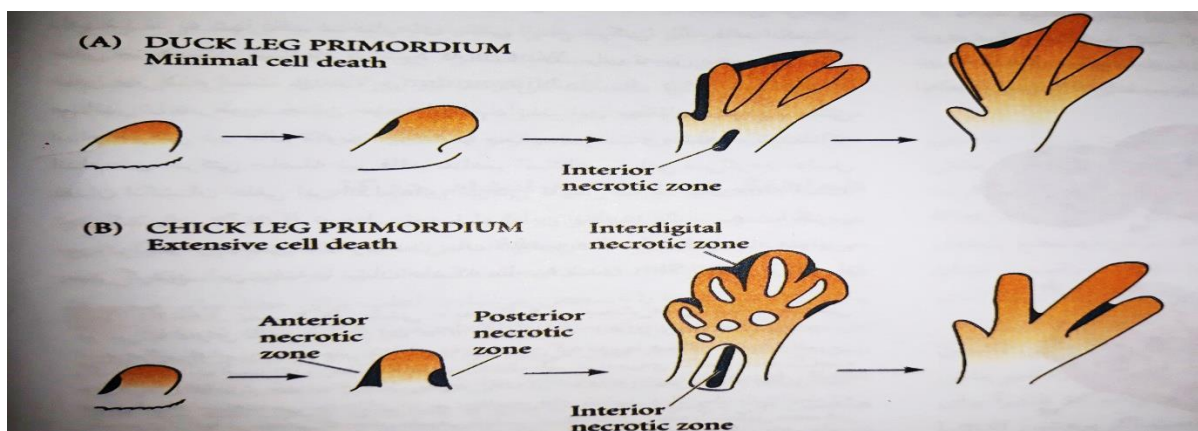
سلول‌هایی که در بین غضروف‌های انگشتان قرار دارند، رو به مرگ می‌روند و حتی اگر این سلول‌ها در محیط کشت نیز قرار داده شوند، دوباره می‌میرند.

❖ در تکوین اندام حرکتی در سه نقطه، مرگ سلولی انجام می‌شود:

- 1) ناحیه نکروتیک بین انگشتی
- 2) ناحیه نکروتیک بینایی: جدا شدن استخوان زند زیرین و زند زیرین

3) ناحیه نکروتیک قدامی و خلفی: تعیین شکل نهایی ناحیه انتهایی اندام حرکتی

مرگ این سلول‌ها در اثر آپوپتوز و قطعه قطعه شدن DNA انجام می‌شود.



اندودرم

فصل 13

اندودرم جنینی دارای دو عملکرد است، یکی القای چندین اندام مزودرمی همچون نوتوکورد، قلب، عروق خونی و لای زاینده‌ی مزودرمی است و دیگری تشکیل دو لوله درونی گوارش و تنفسی است. لوله گوارش دارای جوانه‌های کبد، پانکراس و کیسه صفرا است. لوله تنفس به صورت یک بیرون زدگی از لوله گوارش است.

❖ لوله تنفسی و گوارشی هر دو از لوله گوارش اولیه ایجاد می‌شوند.

مدخل روده‌ای قدامی از اندودرم قدامی و مدخل روده‌ای دمی از اندودرم خلفی ایجاد می‌شوند و سپس به سمت هم حرکت کرده و لوله گوارش میانی را ایجاد می‌کنند.

✓ هر دو انتهای دهانی و مقعدی لوله گوارش، اکتودرمی است. در انتهای دهانی لوله گوارش ناحیه ای از اکتودرم به نام **صفحه دهانی یا استومودئوم** دارد که در روز 22 جنینی این استومودئوم پاره شده و سوراخ دهانی لوله گوارش ایجاد می‌شود.

✓ اکتودرم صفحه دهانی در مجاورت اکتودرم مغز قرار می‌گیرد و این دو ناحیه، سقف دهان، **کیسه‌ی راتکه** را که به بخش غده‌ای هیپوفیز تبدیل می‌شود را بوجود می‌آورند. هیپوفیز دارای منشاء دوگانه بوده و هیپوفیز قدامی به شکل بیرون زدگی اکتودرمی از سقف دهان ایجاد شده و هیپوفیز خلفی نیز ز کف دیانسفال به شکل ساقچه به پایین رشد می‌کند.

✓ یک نوع دیگر از ارتباط اکتودرم و اندودرم، در **پیوستگاه مقعدی - راست روده‌ای** است.

حلق

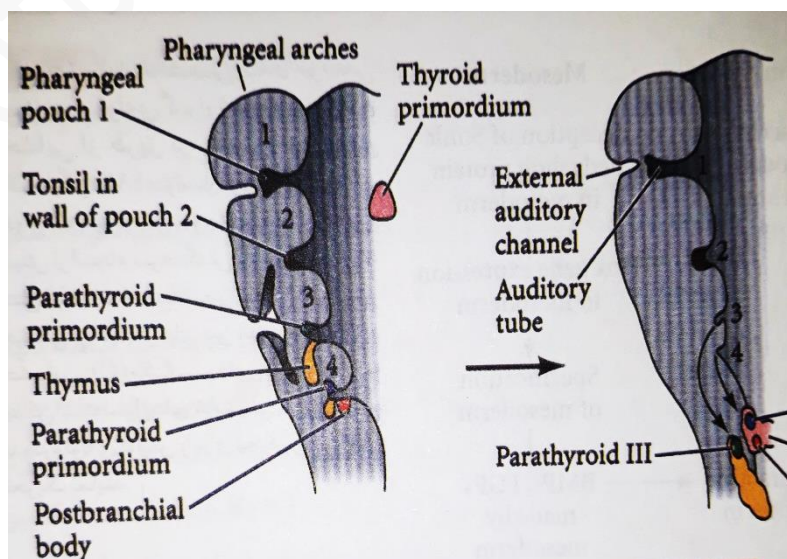
ناحیه اندودرمی قدامی لوله‌های گوارش و تنفس از حلق شروع می‌شود. در این منطقه از جنین پستانداران، 4 جفت بن‌بست حلقی یا کیسه حلقی ایجاد می‌شود و در بین این بن‌بست‌ها، 4 قوس حلقی وجود دارد.

تبدیل به حفرات صماغی گوش میانی و لوله استاش	کیسه حلقی 1
لوزه‌ها	کیسه حلقی 2
جفت پاراتیروئید تحتانی و تیموس	کیسه حلقی 3
جفت پاراتیروئید فوقانی	کیسه حلقی 4

✓ **تیروئید** به شکل یک زائده انگشتی در کف حلق و در بین زوج **کیسه حلقی 2**، به سمت گردن مهاجرت می‌کند.

✓ **شش‌ها** نیز در بین زوج **کیسه حلقی 4**، بوجود می‌آید.

تشکیل جوانه‌های غدد از کیسه‌های حلقی



لوله گوارش و مشتقات آن

لوله گوارش در ناحیه خلفی حلق تنگ شده تا مری را ایجاد کند و بعد از آن معده، روده‌ی کوچک و بزرگ ایجاد می‌شوند. **لایه پوششی لوله گوارش، اندودرمی است و عضلات آن از لایه احشایی مزودرم صفحه جانبی ایجاد می‌شوند.**

معده به صورت منطقه متسعی در نزدیکی حلق قرار دارد و روده‌ها در نواحی دمی‌تر تکوین می‌یابند.

با تکوین روده‌ها، روده از کیسه زرده جدا می‌شود و در ابتدا روده در کلواک اندودرمی پایان می‌یابد اما بعد از آنکه کلواک به دو ناحیه مئانه و راست روده تقسیم شد، به راست روده متصل می‌شود. در انتهای دمی راست روده جایی که اندودرم به اکتودرم پوشاننده خود می‌رسد، یک فرو رفتگی به نام غشای کلواکی، این دو بافت را از هم جدا می‌کند و نهایتاً این غشا پاره شده و سوراخ مقعدی را ایجاد می‌کند.

مقعد: اندودرم و اکتودرم

کلواک: اندودرمی

صفحه دهانی: اکتودرمی

تخصصی شدن بافت لوله گوارش

عوامل مختلفی در این فرایند دخیل اند، که یکی از آنها **برهمکنش بین اپی‌تلیوم اندودرمی لوله گوارش با مزانشیم‌های مزودرمی اطراف آن** است.

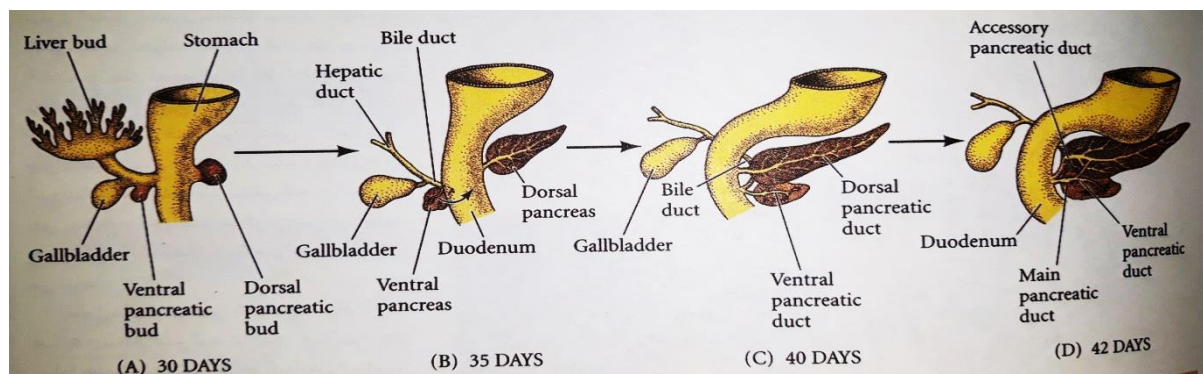
نکته: اندودرم به تخصصی شدن مزودرم احشایی همچون تکوین قلب کمک می‌کند و مزودرم احشایی در تخصصی شدن اندودرم کمک می‌کند.

عامل دیگر **غلظت رتینوئیک اسید و شیب FGF** می‌تواند باشد؛ به طوریکه در منطقه‌ای از لوله گوارش که غلظت پایین رتینوئیک اسید را دارد، حلق ایجاد می‌شود، و با غلظت بالای رتینوئیک اسید، مناطقی همچون پانکراس، کبد، دوازدهه، مری و روده تکوین می‌یابند.

کبد، پانکراس و کیسه صفرا

هر سه با لایه پوششی اندودرمی در سمت دمی معده هستند. دایورتیکول کبدی، جوانه اندودرمی است که از لوله گوارش قدامی تشکیل شده و به داخل مزانشیم اطراف نفوذ می‌کند. مزانشیم اطراف نیز این اندودرم را القا کرده تا تکثیر و منشعب شود و اپی‌تلیوم غده‌ای کبد را ایجاد کند. بخشی از جوانه کبدی که در نزدیکی لوله گوارش است به مجرای تخلیه کننده کبد تبدیل می‌شود و انشعابی از این مجرا، کیسه صفرا را ایجاد می‌کند.

پانکراس از دو جوانه پشتی و شکمی خود ایجاد می‌شود. این جوانه‌ها از اندودرم سمت دمی معده ایجاد می‌شوند سپس به سمت هم حرکت کرده و در هم ادغام می‌شوند. در انسان تنها مجرای شکمی در انتقال آنزیم‌های گوارشی شرکت می‌کنند اما در حیواناتی مثل سگ، هر دو مجرا این انتقال را انجام می‌دهند.



لوله تنفسی

شش‌ها نیز از مشتقات لوله گوارشی‌اند اما نقشی در هضم ندارند. در ابتدا یک **شیار حلقی-نایی** در قسمت مرکزی کف حلق و در بین چهارمین زوج بن‌بست حلقی ایجاد شده و به سمت شکمی کشیده می‌شود، سپس این شیار به دو شاخه منشعب شده تا یک جفت نایژه و شش‌ها را ایجاد کنند.

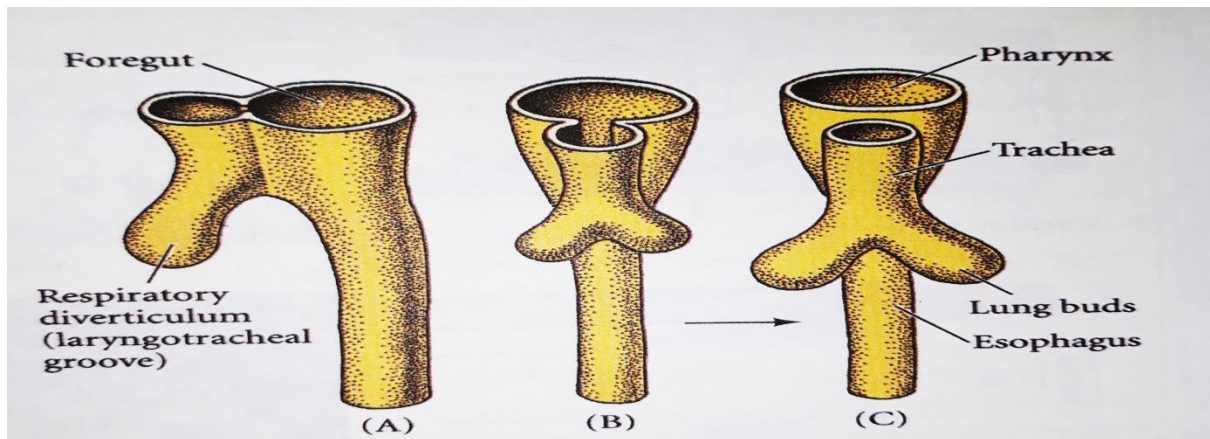
❖ **بافت پوششی نای، نایژه، آلونول‌ها توسط اندودرم حلقی-نایی ایجاد می‌شوند.**

در یک نوع از ناهنجاری در نوزادان، ارتباط بین لوله گوارش و تنفس که فیستول نایی- مروی نام دارد، از بین نرفته و باید با عمل جراحی ترمیم شود.

تخصصی شدن لوله تنفس

همانند لوله گوارش، باید برهمکنشی بین اپی‌تلیوم اندودرمی و مزانشیم مزودرمی انجام شود همچنین در قسمت لوله گوارشی قدامی، وجود رتیونیک اسید موجب تشکیل جوانه ششی می‌شود.

در پستانداران، شش آخرین اندامی است که به طور کامل تمایز می‌یابد و علت آن هم ترشح خیلی دیر ماده سورفاکتانت از شش جهت است. سورفاکتانت، حاوی پروتئین‌های ویژه همچون **اسفنگومیلین و لسیتین** است. این ماده باعث می‌شود سلول‌های آلونولی بدون چسبندگی با هم تماس داشته باشند. نوزادان نارس در دستگاه‌های تنفسی قرار داده می‌شوند تا آنکه سلول‌های تولید کننده سورفاکتان موجود در شش‌ها، بالغ شوند.

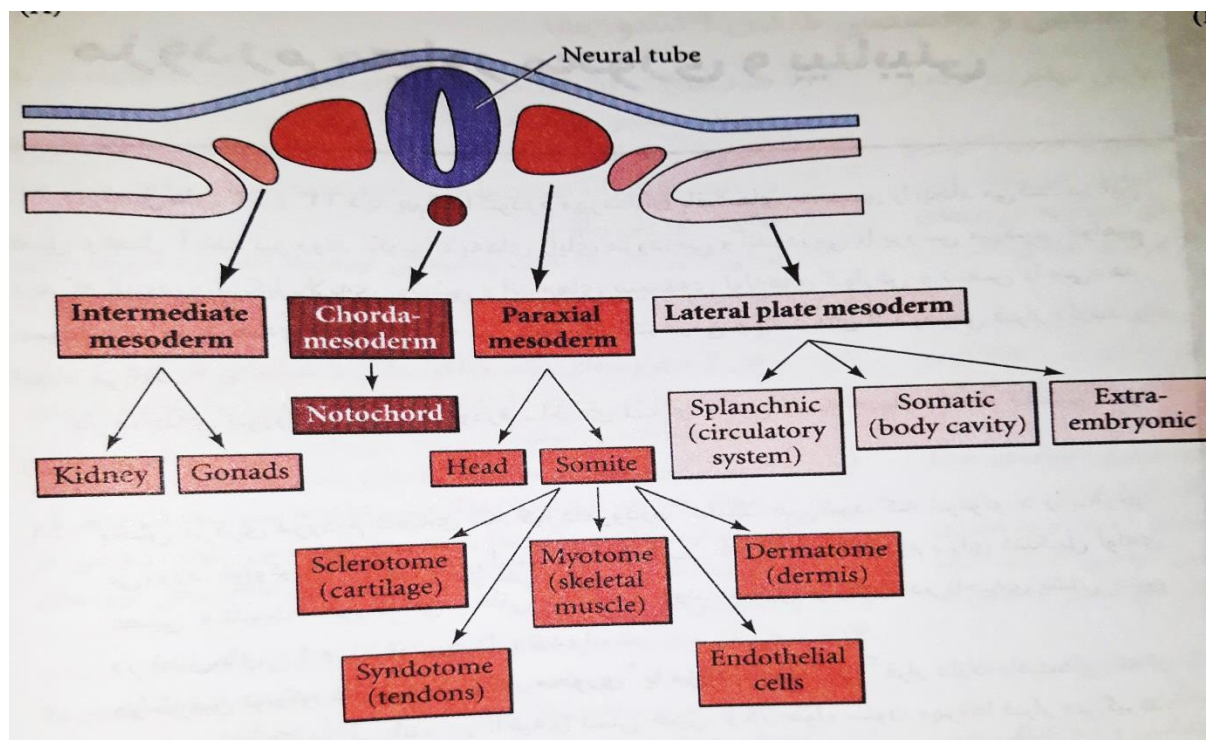


پرده‌های برون جنینی

کورین و آمیون: اکتودرم و سوماتوپلورا (لایه جداری) مزودرم صفحه جانبی

کیسه زرده و آلانتوئیس: اندودرم و اسپلانکتوپلورا (لایه احشایی) مزودرم صفحه جانبی

دودمان‌های اصلی مزودرم آمیون داران به طور شماتیک



افسانه دودمان زایا

فصل 14

در اکثر جانوران مثل حشرات، کرم‌های حلقوی و مهره‌داران، از همان مراحل ابتدایی تکوین، سلول‌های زایا یا سلول جنسی از سلول‌های سوماتیک متمایز می‌شوند. اغلب این سلول‌های زایا درون غدد جنسی بوجود نمی‌آیند بلکه پیش‌سازهای آنها یعنی سلول‌های زایای بدوی PGC (primordial germ cell) در جای دیگری بوجود آمده و به درون غدد جنسی مهاجرت می‌کنند.

گامتوزنز شامل:

- 1) تشکیل پلاس زایا و تعیین سلول‌های زایای بدوی
- 2) مهاجرت PGC ها به درون غدد جنسی در حال تکوین
- 3) فرایند میوز تشکیل تخمک و اسپرم
- 4) تمایز اسپرم و تخمک
- 5) کنترل هورمونی بلوغ گامت‌ها و تخمک‌گذاری

پلاسم زایا و تعیین سلول‌های زایای بدوی

کلیه حقوق مادی و معنوی این اثر متعلق به سایت رتبه برترها میباشد و هر نوع کپی برداری شرعا و قانونن مجاز نمیباشد

در موجوداتی همچون قورباغه، کرم لوله‌ای و مگس‌ها، سلول‌های زایای بدوی به صورت خودبخودی توسط تعیین‌کننده‌های سیتوپلاسمی درون تخم تخصصی می‌شوند؛ به این اجزای سیتوپلاسمی در مجموع **پلاسم زایا (Germ plasm)** می‌گویند.

سلول‌های زایا در سمندرها و پستانداران توسط برهمکنش بین سلول‌های مجاور تخصصی می‌شوند.

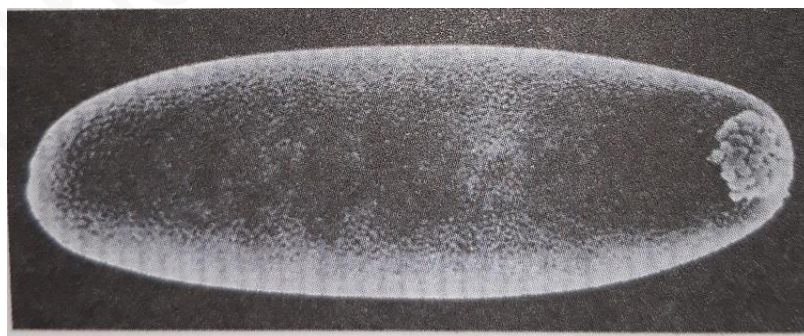
تعیین سلول زایا در حشرات

PGC ها در دروزوفیلا از سلول‌های قطبی موجود در قطب خلفی بلاستودرم در حال سلولی شدن، ایجاد می‌شوند. این هسته‌ها در تقسیم هسته‌ای نهم، به ناحیه خلفی می‌روند و توسط پلاسم قطبی احاطه می‌شوند. سلول‌های زایا مسئول تشکیل سلول‌های بنیادی دودمان زایا هستند که با تقسیم نامتقارن خود به یک سلول بنیادی دیگر و یک سلول تمایز یافته به نام **سیستوبلاست** تقسیم می‌شوند. سیستوبلاست‌ها تقسیم میتوزی انجام می‌دهند و 16 سلول را ایجاد می‌کنند که فقط یکی به تخمک تبدیل می‌شود و 15 سلول دیگر، سلول‌های پرستار را ایجاد می‌کنند.

- ✓ اووسیت سلولی است که در خلفی‌ترین نقطه‌ی محفظه تخم یا اواریول، قرار دارد.
- ✓ سلول‌های پرستار، مواد لازم را توسط کانال‌های حلقوی به اووسیت می‌رسانند.

نکته: پلاسم قطبی حاوی، تعیین‌کننده‌های سیتوپلاسمی سلول زایا است.

پلاسم قطبی در دروزوفیلا



تعیین سلول زایا در قورباغه

در قورباغه نیز، تجمعات سیتوپلاسمی تعیین‌کننده سلول زایا است. ناحیه گیاهی تخم‌های لقاح یافته قورباغه حاوی مواد مشابه پلاسم قطبی در دروزوفیلا است. پلاسم زایای تخم‌های لقاح نیافته شامل جزایر کوچکی است که به توده زرده نزدیک قشر نباتی جنین قورباغه متصل شده‌اند؛ طی چرخش قشری پس از لقاح این جزایر از توده زرده آزاد شده و به هم ملحق شده و به سمت قطب گیاهی مهاجرت می‌کنند.

تعیین سلول زایا در پستانداران

هیچ پلاسم زایایی ندارند و سلول‌های زایا در جنین، القاء می‌شوند. در موش‌ها، سلول‌های زایا در ناحیه خلفی اپی‌بلاست و در محل تلاقی اکتودرم برون جنینی، اپی‌بلاست، خط اولیه و آنتوتویس تشکیل می‌شوند. این ناحیه، اپی‌بلاست مبدایی - خلفی نامیده می‌شود. بنابراین در موش سلول‌هایی که به PGC تبدیل می‌شوند تفاوت ذاتی با سایر سلول‌ها نداشته و حاوی پلاسم زایا نیستند؛ بلکه همان سلول‌های اپی‌بلاستی خلفی‌اند که توسط بافت‌های برون جنینی القاء می‌شوند.

مهاجرت سلول‌های زایا در دروزوفیلا

سلول‌های زایای بدوی از قطب خلفی باید به سمت غده جنسی مهاجرت کنند و اولین مرحله، مهاجرت غیر فعال است که طی آن، سلول‌های قطبی طی حرکات گاسترولاسیون در ناحیه خلفی روده میانی قرار می‌گیرند. در مرحله دوم، اندودرم روده باعث می‌شود تا سلول‌های زایا به شکل فعال و آمیبی شکل از انتهای بسته ناحیه خلفی روده میانی به سمت مزودرم احشایی مهاجرت کنند. در سومین مرحله، سلول‌ها به دو دسته تقسیم شده و هر کدام به سمت یه غده در حال تکوین می‌روند در مرحله چهارم، سلول‌ها به غدد جنسی که از مزودرم جانبی مشتق شده‌اند، مهاجرت کنند.

مهاجرت سلول زایا در قورباغه

پلاسم زایا در اطراف قطب گیاهی سلول تخم جمع شده و در طی تسهیم از طریق سیتوپلاسم زرده‌ای به سمت بالا کشیده می‌شود. توسط انقباضات دوره‌ای سطح نباتی سلول‌ها، این پلاسم زایا به سلول‌های اندودرمی کف بلاستوسل وارد می‌شوند. سپس این سلول‌های اندودرمی که به PGC ها تبدیل می‌شوند در ناحیه خلفی روده لاروی تجمع یافته و در امتداد سمت پشتی روده و در طول روده بند یا مزانتر پشتی به درون سستیغ‌های تناسلی و غده جنسی مهاجرت می‌کنند.

مهاجرت سلول زایا در پستانداران

PGC ها در پستانداران مستقیماً از ناحیه خلفی خط اولیه به اندودرم مهاجرت می‌کنند. این سلول‌ها وارد لوله گوارش خلفی شده و تا روز نهم از این مکان خارج نمی‌شوند. در روز نهم، PGC ها از لوله گوارش خارج شده و در روزهای بعدی به سمت سستیغ‌های تناسلی مهاجرت می‌کنند. در روز 11/5 جنینی این سلول‌های زایا وارد غده جنسی در حال تکوین می‌شوند.

مهاجرت سلول زایا در پرندگان و خزندگان

سلول‌های زایای بدوی از سلول‌های اپی‌بلاستی که از قسمت مرکزی منطقه شفاف به ناحیه هلالی شکل هیپوبلاست مهاجرت می‌کنند، مشتق می‌شوند. این ناحیه برون جنینی هلال زایا نام دارد و PGC ها در آنجا تکثیر می‌یابند..

برخلاف دوزیستان و پستانداران، PGC ها در خزندگان و پرندگان مهاجرتشان به سمت غدد جنسی با ورود به جریان خون آغاز می‌شود.

زمانیکه رگ‌های خونی در هلال زایا تشکیل شدند، PGC ها وارد آن رگ‌ها شده و توسط گردش خون به ناحیه‌ای که لوله گوارش خلفی در حال تشکیل شدن است، حمل می‌شوند. در آنجا از گردش خون خارج شده و به مزانترا می‌پیوندند و سرانجام به ستیغ تناسلی مهاجرت می‌کنند.

PGC های هلال زایا توسط عمل دیپدز وارد رگ‌های خونی می‌شوند و از طریق اندودرم و توسط دیپدز به درون مزودرم احشایی دمی حرکت می‌کنند.

اووژنز مروایستیک در حشرات

در این نوع اووژنز، اتصالات سیتوپلاسمی بین سلول‌هایی که بوسیله اووگونی تولید می‌شوند، باقی می‌ماند. سنتز RNA ها بر عهده سلول‌های پرستار است و به اووسیت منتقل می‌شوند.

همچنان که سیستوسیت‌ها تقسیم می‌شوند، یک ساختار غنی از اسپکتترین به نام فیوزوم تشکیل شده و کانال‌های حلقوی پل ماندی را بین سلول‌ها گسترش می‌دهد. فیوزوم همواره در قطب دوکی یکی از سلول‌های حاصل از تقسیم اول باقی مانده و به صورت ساختاری نامتقارن رشد می‌کند؛ سلولی که طی تقسیم اول بیشترین مقدار فیوزوم را دریافت کند، به اووسیت تبدیل می‌شود.

بلوغ اووسیت در قورباغه

در قورباغ‌های به نام *Rana pipiens* اووژنز 3 سال طول می‌کشد. طی دو سال اول، اندازه اووسیت به تدریج افزایش می‌یابد و در سال سوم، تجمع سریع زرده در اووسیت باعث تورم تخم و اندازه بزرگ آن می‌شود.

ویتلوژنز (تجمع پروتئین‌های زرده‌ای) زمانی اتفاق می‌افتد که اووسیت به مرحله دیپلوتن پروفاز میوز برسد.

✓ ماده اصلی زرده که ویتلوژنین نام دارد در کبد ساخته شده و به زرده تخمک موجود در تخمدان حمل می‌شود.

اووسیت‌های اولیه دوزیستان می‌توانند سالها در دیپلوتن پروفاز میوز باقی بمانند و زمانی میوز خود را از سر می‌گیرند که در معرض پروژسترون قرار گیرند. این هورمون بوسیله سلول‌های فولیکولی و در پاسخ به هورمون‌های گونادوتروفیک مترشح از غده هیپوفیز ترشح می‌شود.

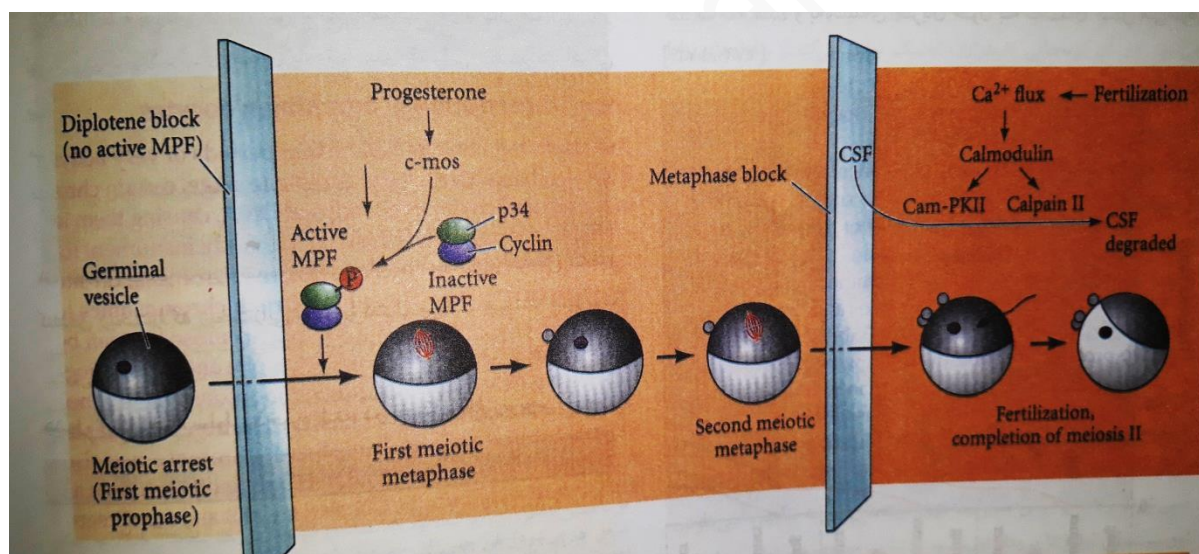
پس از اولین تقسیم میوزی، تخمک بالغ از تخمدان طی فرایند تخمک گذاری آزاد شده و این تخمک در مرحله‌ی متافاز میوز II قرار دارد.

به طور کلی در تخمک دو مرحله توقف است، یکی در مرحله دیپلوتن پروفاز میوز و یکی در مرحله متافاز میوز II. اولین توقف با بلوغ جانور و با ترشح پروژسترون برداشته می‌شود و دومین توقف توسط لقاح برداشته می‌شود.

❖ پروژسترون در هنگام بلوغ جانور، عامل پیش برنده‌ی میتوزی (MPF) را فعال می‌کند. این عامل دارای سایکلین D است که پیش برنده بلوغ است.

❖ توقف دوم به دلیل عاملی به نام **عامل سیتوستاتیک (CSF)** است و این توقف توسط لقاح برداشته می‌شود. در لقاح، **افزایش یون کلسیم و پروتئین متصل شونده به کلسیم تحت عنوان کالمودولین** رخ می‌دهد که آنزیم‌هایی که سبب غیر فعال شدن CSF می‌شوند را فعال می‌کنند.

تنظیم تقسیم میوزی اووسیت زنوپوس بوسیله پروژسترون



رونویسی ژن در اووسیت دوزیستان

اووسیت دوزیستان دوره‌های معینی از سنتز خیلی فعال RNA دارد. طی مرحله دیپلوتنف برخی کروموزوم‌ها حلقه‌های بزرگی از DNA را ایجاد کرده که به آنها، کروموزوم‌های لمپ برآش می‌گویند. این نواحی محل سنتز RNA و رونویسی انواع مختلف RNA است. رونویسی در اووسیت‌های اولیه طی دیپلوتن میوز آغاز می‌شود و سنتز پروتئین‌ها تا مرحله بلاستولای میانی انجام می‌شود.

اسپرمازی در پستانداران

زمانیکه PGC های پستانداران به ستیغ تناسلی جنین نر می‌رسند، گونوسیت نامیده می‌شوند و در تشکیل طنابهای جنسی شرکت می‌کنند و تا زمان بولغ در آنجا می‌مانند. در زمان بوغ این طنابها توخالی شده و لوله‌های منی‌ساز را ایجاد می‌کنند. اپی‌تلیوم این لوله‌ها به سلول‌های سرتولی تبدیل می‌شوند و گونوسیت‌ها به نام اسپرماتوگونی‌های تمایز نیافته نوع A در می‌آیند.

اسپرماتوگونی‌های A1 در مجاورت غشای پایه طنابهای جنسی حضور دارند و به محض رسیدن به مرحله بولغ، تقسیم شده و به یک اسپرماتوگونی A1 و یک اسپرماتوگونی A2 تبدیل می‌شوند، این تقسیمات تا زمانیکه به اسپرماتوگونی A4 برسند که همان اسپرماتوگونی حدواسط یا متعهد نام دارد.

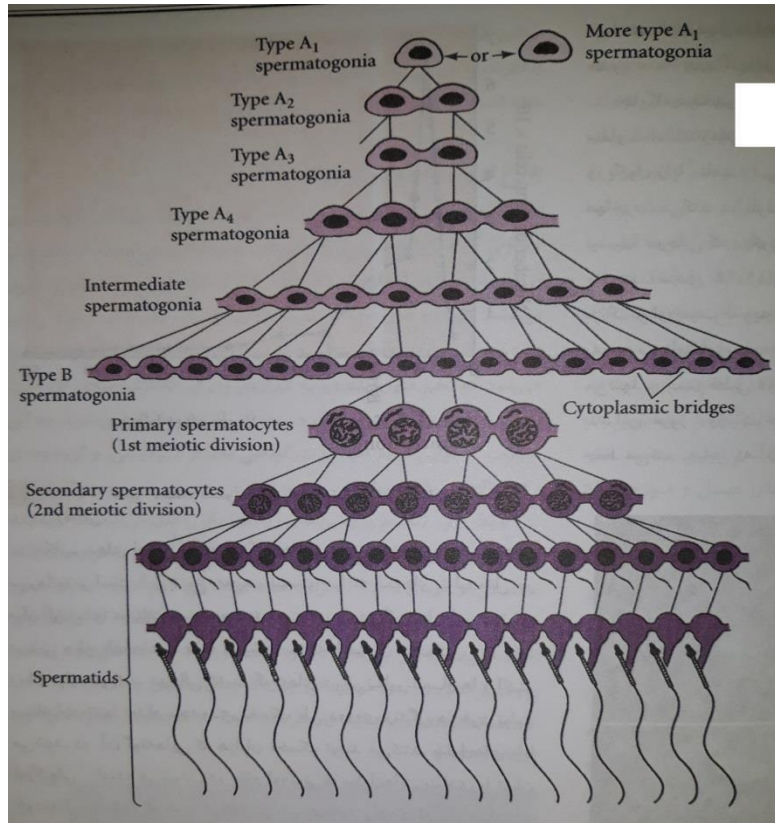
آن نیز به اسپرماتوگونی B تبدیل شده و سرانجام اسپرماتوسیت اولیه ایجاد می‌شود. اسپرماتوسیت اولیه، وارد اولین مرحله میوز می‌شوند و با اولین تقسیم میوزی، یک جفت اسپرماتوسیت ثانویه را ایجاد می‌کنند که تقسیم دوم میوز را کامل می‌کند و اسپرماتیدها را بوجود می‌آورند؛ اسپرماتیدها هنوز از طریق پل‌های سیتوپلاسمی به هم وصل‌اند. اسپرماتیدها هسته‌های هاپلوئید دارند اما از نظر عملکردی دیپلوئید هستند زیرا محصولات ژنی که در یک سلول ساخته می‌شود به سرعت به سیتوپلاسم سلول‌های مجاور منتشر می‌شود.

❖ طی مراحل تقسیم اسپرماتوگونی، سیتوکینز کامل نیست و سلول‌ها یک حالت سین‌سیشیوم تشکیل می‌دهند که هر سلول یا سلول دیگر از طریق پل‌های سیتوپلاسمی در ارتباط است، این ارتباط به دلیل رشد هماهنگ و تبادل یون‌هاست.

❖ طی روند تقسیمات سلولی از مرحله اسپرماتوگونی A1 تا اسپرماتید، سلول‌ها از غشای پایه لوله منی‌ساز جدا شده و به لومن یا مجرای آن نزدیک می‌شوند.

اسپرماتیدها در جرا با از دست دادن پل‌های سیتوپلاسمی به اسپرماتوزوئیدها تبدیل می‌شوند.

اسپرماتوزنز



اسپرمیوژن اسپرماتلیوز (تمایز سلول اسپرم)

اسپرماتید ها پلوئید پستانداران گرد و بدون تاژک و بدون شباهت به اسپرم بالغ است. اولین مرحله در این فرایند، تشکیل وزیکول آکروزومی توسط دستگاه گلژی است. آکروزوم، کلاهکی را جهت پوشاندن هسته تشکیل می‌دهد. سپس چرخش هسته رخ می‌دهد و تاژک در سمت دیگر هسته از سانتیریول شروع به تشکیل شدن می‌کند. هسته پهن و متراکم شده، باقی مانده سیتوپلاسم حذف شده و میتوکندری‌ها حلقه‌ای را اطراف قاعده تاژک تشکیل می‌دهد.

تخمک‌زایی در پستانداران

در جنین انسان سلول‌های زایا یا اووگونی‌ها از ماه دوم تا هفتم حاملگی سریعاً تقسیم می‌شوند. پس از ماه هفتم بسیاری از سلول‌های زایا یا شیب تند پایین می‌آیند و اکثراً دچار آپوپتوز می‌شوند. اووگونی‌های باقی مانده وارد اولین تقسیم میوز شده و اووسیت‌های اولیه را تشکیل می‌دهند.

اووسیت‌های اولیه تا دیپلوتن پروفاز میوز I پیش می‌روند و در این مرحله تا زمان بلوغ باقی می‌مانند. با شروع بلوغ، گروه‌های اووسیتی میوز را از سر گرفته و هسته‌شان که وزیکول زایا نام دارد، می‌شکند. دوک متافازی به محیط سلول می‌رود. در تلوفاز، یکی از دو سلول دختری هیچ سیتوپلاسمی را دریافت نمی‌کند و به نام جسم قطبی اول است، سلول دیگر که تقریباً تمامی حجم ترکیبات سلولی را دریافت می‌کند، اووسیت ثانویه است.

❖ اولین توقف میوزی در هنگام بلوغ و تخمک‌گذاری برداشته می‌شود و دومین توقف نیز به هنگام لقاح برداشته می‌شود.

اووسیت ثانویه نیز تقسیم سیتوکینزی نامتقارن انجام داده، یکی تبدیل به تخمک بالغ و دیگری به دومین جسم قطبی تبدیل می‌شود.

بنابراین در میوز اووژنیک، حجم سیتوپلاسم اووسیت در یک سلول نگه داشته می‌شود.

بلوغ اووسیت پستانداران

در جانورانی همچون خرگوش و سمور، تخمک‌گذاری توسط عمل جفت‌گیری تحریک می‌شود، در این حالت، تحریک فیزیکی گردن رحم، باعث آزاد شدن گونادوتروپین‌ها از هیپوفیز شده و تخمک را تحریک می‌کند تا میوز را از سر گرفته و از تخمدان خارج شوند.

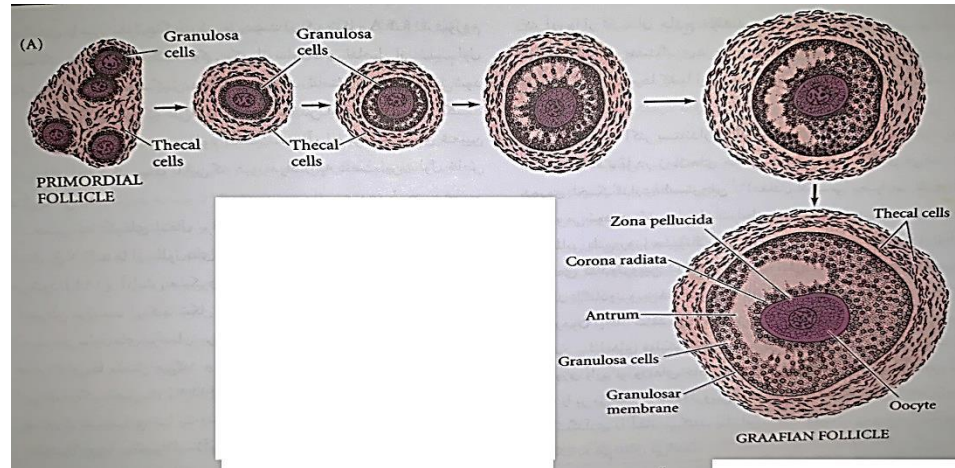
در نوع دیگری از تخمک‌گذاری، که تخمک‌گذاری دوره‌ای نام دارد، **مرحله استروس یا شهوت یا حرارت** موجب آزاد شدن تخمک می‌شود. شرایط محیطی، هیپوتالاموس را تحریک می‌کنند تا هورمون آزادکننده گونادوتروپین (GRH) آزاد شود و هیپوفیز را برای رها کردن FSH و LH تحریک کند. این هورمون‌ها باعث تکثیر سلول‌های فولیکولی تخمدان شده و استروژن ترشح می‌کنند و تخمک‌گذاری را شروع می‌کنند.

چرخه قاعدگی شامل تلفیقی از سه چرخه‌ی تخمدانی، رحمی و گردن رحمی است که هر سه توسط هورمون‌های هیپوفیزی، هیپوتالاموس و تخمدان هماهنگ می‌شوند.

اکثر اووسیت‌ها در تخمدان بالغ، در دیپلوتن پروفاز میوز I متوقف می‌شوند که تحت عنوان مرحله **دیکتیت (dictyate)** است. هر اووسیت فولیکول بدوی توسط یک لایه از سلول‌های اپی‌تلیال گرانولوزا و سلول‌های تکای مزانشیمی پوشیده شده است. با رشد اووسیت‌ها تعداد سلول‌های گرانولوزا زیاد می‌شود.

آزاد شدن از مرحله دیکتیت و آغاز میوز بواسطه هورمون LH انجام می‌شود و تخمک‌گذاری انجام شده و میوز I کامل شده و اولین جسم قطبی آزاد می‌شود.

فولیکول‌های تخمدانی در پستانداران



www.rotbeh-bartarha.ir

www.rotbeh-bartarha.ir

www.rotbeh-bartarha.ir

www.rotbeh-bartarha.ir

www.rotbeh-bartarha.ir

www.rotbeh-bartarha.ir