به نام خدا

دانشگاه پیام نور

بخش علوم پایه

گروه زیست شناسی

جزوه درسی جنین شناسی مقایسه ای جانوران

رشته های کارشناسی ارشد: علوم جانوری

گرایش های مربوطه: سلولی تکوینی ،فیزیولوژی ،بیوسیتماتیک و بافت وجنین شناسی

مولف: دکتر اکبر کریمی

عضو هیئت علمی مرکز اصفهان

فصل اول

چرخه زندگی و مفهوم لارو

۱چرخه زندگی

وقتی که ما به یک موجود زنده می نگریم برای بیان ویژگی های آن موجود خواه ناخواه شرایط و ویژگیهای دوران بلوغ آن برای ما متصور می شود. در حالیکه با دید تکوین و جنین شناسی بایستی چرخه زندگی (life cycle)آن را مدنظر قرار دهیم و چرخه زندگی با تشکیل سلولهای جنسی آغاز می شودو در ادامه آن مراحلی مانند: ایجادتخم لقاح یافته(zygote)

تسهیم(cleveage)، بلاستولاسیون (blastulation)، گاسترولاسیون(gastrulation)اندام زایی(organization)،رشد و نمو مستقیم،رشد و نمو غیرمستقیم یا مرحله لاروبی دربرخی از موجودات ،بلوغ وپیری در نهایت قرار می گیرند .با توجه به اهداف آموزشی این کتاب ما در این فصل چرخه زندگی دوران جنینی را لحاظ می نمایم که در ادامه توضیحات پیرامون هر یک ارائه می گردد.

۱-۱دستگاه تناسلی در جانوران

موقعی که موجودات زنده از طریق جنسی تولید مثل می کنند. باید سلولهای جنسی نر وماده را تولید نمایند، سپس آنها را منتقل کرده که در نهایت لقاح صورت بگیرد. برای انجام این عمل دستگاه خاصی مورد نیاز می باشد ،این دستگاه که دستگاه تولید مثل نام دارد شامل گنادها ، مجاری انتقال دهنده سلولهای جنسی و غدد ضمیمه می باشد . گنادها سلولهای جنسی را تولید می کنند و مجاری انتقال دهنده ، انتقال سلولهای جنسی را بر عهده دارند. غدد ضمیمه در جنس نر در ترشح مایع منی و همچنین در ترشح مواد لازم برای اسپرماتوفور در برخی از گونه ها نقش دارند . غدد ضمیمه جنس ماده در تشکیل پوشش تخم نقش مهمی دارند.

دستگاه تناسلی و اجزای آن در جانوران مختلف بر اساس شرایط متفاوت ،ساختار و عملکرد تفاوتهای زیادی را شامل می شود. در ادامه دستگاه تناسلی در بی مهرگان و مهره داران را بررسی می کنیم.

طرح عمومی دستگاه تناسلی بی مهرگان دارای لقاح داخلی به قرار زیر میباشد. اسپرم در بیضه ساخته شده و درسمینال وزیکول یا کیسه ذخیره اسپرمی ذخیره میشود. برخی از بی مهرگان مثل عقربها و عنکبوتها اسپرمهای خود را به صورت بسته هایی تحت عنوان اسپرماتوفور بسته بندی می کنند. انتقال از طریق اسپرماتوفور باعث انتقال بهتر و حفظ اسپرمها میشود. بعد از سمینال وزیکول ، اندامهای انزالی جنس نر قرار دارد که جنس نر از طریق آن اسپرمها را وارد منفذ تناسلی جنس ماده می کنند . اسپرمها در جنس ماده در کیسه دریافت کننده اسپرم یا سمینال رسپتاکل (seminal receptacle) ذخیره میشوند .

تحمکها در جنس ماده در تخمدانها تولید میشوند از طریق مجاری انتقال دهنده تخمک یا اویداکت منتقل میشوند ولقاح معمولا در مجاری انتقال دهنده تخمک صورت می گیرد . سپس غدد ضمیمه جنس ماده با اعمال خود ترکیبات لازم اطراف تخمها را میسازند.

تولید سلوهای جنسی و همچنین تولید هورمونهای موثر در تنظیم تولید مثل از وظایف مهم گنادها در مهره داران به حساب می آید .ساختار داخلی بیضه در بین مهره داران شامل تفاوتهای کمی میباشند . گامت سازی در بخشهای کروی و یا لوله ای شکل داخل بیضه صورت میگیرد. بخشهای لوله ای را لوله های منی ساز (seminiferous) مینامند و به بخشهای کروی آمپولا گفته میشود . الاسموبرانشیا ها (elasmobranchia) ، دوزیستان دم دار و برخی از ماهی های آرواره دار دارای بیضه های آمپولی هستند در بقیه مهره داران بیضه ها دارای لوله های منی ساز میباشند .

آندسته از جانورانی که بیضه آنها فاقد لوله های منی ساز میباشد لایه اپیتلیوم زایا در سطح بیضه و یا در داخل بیضه قرار میگیرد در آنها سلولهای جنسی اولیه به آمپولا های کیستی وارد شده در آنجا بالغ میشوند و در فصل تولید مثل از این آمپولاهای کیستی، خارج میشوند. پس از خروج اسپرم، آنها خالی میشوند . اما در جانورانی که واجد لوله های منی ساز هستند لایه زاینده در دیواره داخلی لوله ها قرار می گیرد و در آنجا سلولهای جنسی اولیه قرارگرفته و به تدریج بالغ شده در فضای داخلی لوله ها رها میشوند ونهایتا از بیضه خارج میشوند.

در ساختار آمپولاها و لوله های منی ساز سلولهای سرتولی هم وجود دارند .منشا این سلولها سوماتیکی میباشد این سلولها به عنوان پشتیبان سلولهای جنسی هستند .لوله های اسپرم ساز و آمپولاها توسط یک بافت بینابینی از هم جدا میشوند . دراین بافت بینابینی سلولهای لایدیگ قرار میگیرند . البته این سلولها در مهره داران ابتدایی تر

مشاهده نمیشوند، در عوض دارای سلولهای مشابهی هستند که به آنها سلولهای مرزی (boundary) گفته میشود سلولهای مرزی در بسیاری از ماهی ها ودوزیستان دم دار دیده میشود .

لوله ها و آمپولاها با هم یکی شده مجاری وابران را تشکیل میدهند و از بیضه خارج میشوند این مجاری جمع کننده در مهره داران مختلف به حالتهای مختلفی دیده میشوند.

تخمدانها در مهره داران بر اساس تعداد تخمکهای درون خود و همچنین میزان زرده در هر تخمک، اندازه های مختلفی دارند . در تخمدانها سلولهای زاینده به همراه سلولهای سوماتیک به نام فولیکولها دیده میشوند . فولیکول شامل لایه سلولی است که اطراف تخمک در حال رشد ونمو را می پوشاند. در اثر رشد ونمو آنها چند لایه میشوند لازم به ذکر است که چند لایه ای شدن آنها در ماهی ها و دوزیستان وجود ندارد . با ادامه تکوین حفره ای در فولیکولها پدید می آید که به آن آنتروم (antrum) گفته میشود.

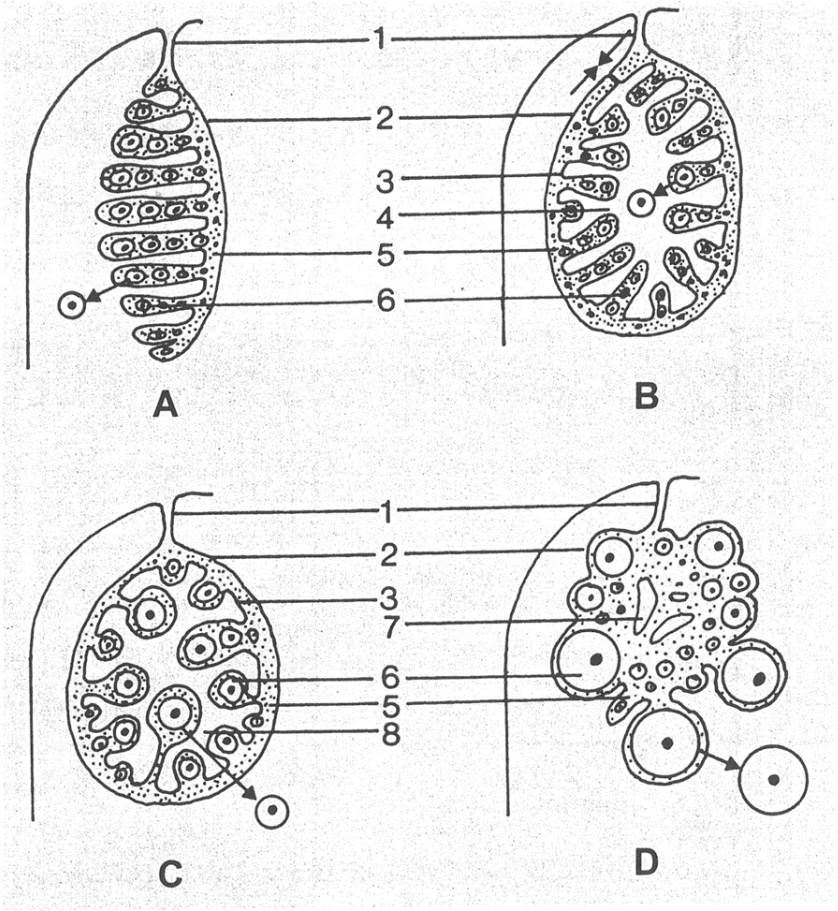
در اکثر مهره داران تخمدان به لحاظ ساختار پایه ای یکسان میباشد ساده ترین نوع تخمدان کشیده و یکدست میباشد و فولیکولها در استرومای تخمدان قرار میگیرند. این تخمدان حالت تیغه ای (lamellar) دارد و در ماهیان استخوانی ابتدایی دیده می شود.

نوع بعدی تخمدانها ، تخمدان با مجاری تخم بر درون تخمدانی میباشد ،که نوع پیشرفته قبلی بوده و در آنها یک محفظه در تخمدان ایجاد میشود که این فضا در جهت انتقال تخمک هم عمل می کند. این نوع از تخمدانها در ماهیان استخوانی دیده میشود.

نوع سوم تخمدان ،تخمدان با فضای داخلی میباشد . در این حالت یک فضای داخلی در تخمدان وجود دارد که اطراف آن را اپیتلیوم استروما و تخمکها میگیرند در این تخمدان تخمک گذاری در فضای تخمدان صورت نمیگیرد و تخمکها مستقیما به حفره عمومی بدن آزاد میشوند.این تخمدان در دوزیستان دیده میشود.

در مهره دارانی مثل آمنیون داران فضای تخمدانی حالت قبلی ازبین میرود و جای آن را استرومای تخمدانی فرا میگیرد به این نوع ازتخمدانها ،تخمدان توپر بدون فضا گفته میشود و در آنها تخمک به فضای حفره بدن آزاد میشوند(شکل ۱-۱).

لازم به ذکر است که تخمدانها زوج میباشند البته در الاسموبرانشیاها و پرندگان در یک طرف بدن تخمدانها تحلیل میروند.



شکل ۱-۱.طرحی شماتیک از انواع تخمدان در مهره داران

A) تخمدان تیغه ای. B) تخمدان با مجاری تخم بر درون تخمدانی . C) تخمدان با محفظه داخلی. D). تخمدان توپر

۱-دیواره پشتی صفاق. ۲- مزوواریوم . ۳- اپیتلیوم ۴- مجرای تخم بر ثانویه. ۵- استروما ۶- تخمک ۷-فضای لنفی ۸- فضای پوشیده شده از اپیتلیوم (منبع شماره۱ .ص۱۳۵)

۱-۲ انواع تخمک ها

تخمکهای جانوران بر اساس عواملی مانند درجه تکاملی،تغییرات دستگاه تناسلی جانور، ساختمان، شکل و اندازه تخمک ها در گونه های مختلف با هم تفاوت دارند .

برای ایجاد تخمک که سلولی فوق العاده بوده و زمینه ساز تکوین یک فرد جدید می باشد بایستی تا حدودی موادغذایی مورد نیاز در آن انبارگردد. این مواد غذایی، زرده (yolk) نام دارند. مواد زرده ای از پروتئین ها،چربیها،ویتامین ها و یونها تشکیل میشوند.

جانورانی که تخم های لقاح یافته خود را به محیط بیرون رها می کنند را تخم گذار(oviparous)می نامند. تخم در این جانوران ترکیبات غذایی مورد نیاز جنین درحال رشد و نمورا فراهم می کنند تعداد بسیاری از بی مهرگان و برخی مهره داران مثل دوزیستان ،ماهی ها،خزندگان،پرندگان و پستانداران تخم گذار در این دسته قرار می گیرند.

در مقابل گروهی از جانوران هستند که تخم لقاح یافته را در بدن خود نگه داشته و ازموجود در حال تکوین خود محافظت می کنند به این گروه از جانوران زنده زا (viviparous) می گویند. پستانداران جفت دار در این گروه قرار می گیرند. باتوجه به این شرایط گروه سومی هم از جانوران وجود دارند که تخم لقاح یافته را در بدن خود تازمان تولد نگه می دارند اما تغذیه آنها تا لحظه به دنیا آمدن از ترکیبات زرده ای موجود در تخم صورت می گیردبه این گروه تخم گذار زنده زا (ovoviviparous) می گویند.

فرایند ایجاد زرده (vitellogenesis) یکی از طولانی ترین مراحل در ایجاد تخمک می باشد و زمان آن با میزان زرده موجود در تخمک متناسب می باشد.

برای سهولت و فهم بیشتر در مورد شناخت انواع تخمکها در دنیای جانوران از دو معیار میزان توزیع زرده در سیتوپلاسم واندازه تخمک جهت تقسیم بندی انواع تخمک استفاده می شود .

براساس توزیع زرده در دنیای جانوران میتوان ۴ نوع تخمک را دسته بندی نمود:

الف)تخمکهایی با زرده یکنواخت وکم (isolecithal) : تخمکهای ایزولسیتال دارای میزان کمی زرده بوده و این میزان در سراسر سیتوپلاسم تخمک به صورت یکنواخت پراکنده شده است شکل ظاهری این نوع تخمک گرد با هسته گرد مرکزی می باشد این نوع تخمک را میتوان در انسان ،پریماتها و خارپوستان مشاهده نمود.

ب)تخمکهای متوسط زرده یا مزولسیتال (mesolecithal) :در این نوع تخمکها میزان زرده از نوع قبلی بیشتر بوده و حالت قرار گیری ترکیبات زرده ای به گونه ایست که سلول حالت قطبی پیدا می کند جایی از سلول که تراکم ترکیبات زرده ای وجود دارد را قطب گیاهی یا نباتی می گویند. در مقابل جایی از سلول که تراکم زرده ای کمتر است را قطب جانوری یا زایشی می نامند. دوزیستان دارای این نوع تخمک می باشند.

ج) تخمکهای مرکز زرده (centrolecithal) : در این نوع از تخمکها ظاهری کشیده و دراز دیده می شود.و هسته آنها در مرکز قرار می گیرد و ترکیبات زرده ای اطراف هسته تجمع می یابد این تخمک را در بند پایان می توان مشاهده کرد.

د)تخمکهای پر زرده (telolecithal): در این نوع از تخمکها ترکیبات زرده ای فراوان می باشند و این ترکیبات زرده ای بیشتر حجم سلول را در بر می گیرند بخشی از سلول تخمک که در ایجاد جنین آینده دخالت می کند را سیتوپلاسم زایشی می نامند، که بر روی ترکیبات حجیم زرده ای قرار می گیرند.شکل ظاهری این نوع تخمک

بیضی شکل می باشد که یک طرف آن باریک تر از طرف مقابل می باشد این نوع تخمک را می توان در خزندگان ،پرندگان مشاهده کرد.

۱- ۳ لقاح

در طی لقاح اسپرم به درون تخمک نفوذ می کند در ادامه ادغام هسته های نر و ماده صورت می گیرد و در نهایت تخم لقاح یافته پدید می آید. در دنیای جانوری به علت تفاوت محیط زندگی و ساختمان آناتومیکی و فیزیولوژیکی به دو صورت داخلی و خارجی لقاح ایجاد می شود.

در بسیاری از آبزیان لقاح خارجی می باشد. در طی آن ودرفصل زادآوری حیوان نر به حیوان ماده نزدیک شده با تحریک یکدیگر سلولهای جنسی هردو جنس در محیط آب قرار می گیرند این محیط آبی می تواند آبهای شور وآبهای شیرین را شامل شود. در محیط آب ادغام سلولهای جنسی نر و ماده صورت می گیرد. بیشتر جانورانی که لقاح خارجی دارند، دارای مرحله لاوری می باشند.

لقاح داخلی مختص کلیه جانوران خشکی زی و برخی از جانوران آب زی می باشد. در طی این لقاح یک فرایند فیزیولوژیک به نام جفت گیری به وقوع می پیوندد. در ادامه آن، سلولهای جنسی نر درمجرای تناسلی جنس ماده قرار می گیرد. ودر مجرای تناسلی جنس ماده ادغام سلولهای جنسی صورت می گیرد.

۱-۴ تسهیم

لقاح باعث آغاز مراحل تکوینی در تخم می شود. به محض پیوستن هسته های نر و ماده به یکدیگر تقسیمات اولیه سلولی یا تسهیم شروع می شود. به هریک از سلولهایی که از این فرایند تقسیم سلولی پدید می آید بلاستومر گفته می شود. در اثرتسهیم اجتماعی از سلولهای هم شکل و در عین حال کوچک پدید می آید به طوری که این اجتماع سلولی حادث شده اندازه ای برابر با یک سلول تخم اولیه را دارند. تسهیمات ایجاد شده به خاطر عملکرد میکروتوبولها و میکروفیلامانها در سلول تخم می باشد. تسهیم در واقع نوعی تقسیم میتوزمیباشد که باآن اختلافاتی هم دارد .مثلاسرعت تسهیم نسبت به تقسیم میتوز بالاتر می باشد یا اینکه در تقسیم ما شاهد رشد تدریجی سلولهای دختری می باشیم ولی در تسهیم رشد تدریجی صورت نمی گیرد. ودرآخر اینکه بلاستومرهای حاصل از تسهیم همه توان می باشند در حالیکه سلولهای حاصل از میتوز این توانایی را ندارند.

الگوهای تسهیم در جانوران بر اساس مقدار ومحل زرده تعیین میشود.به صورت کلی دو نوع تسهیم دیده می شود. که شامل تسهیم کامل (holoblastic) وتسهیم ناقص (meroblastic) می باشند.

در تسهیم کامل صفحه تسهیم از کل سلول عبور می کند. وبلاستومرهایی را تولید می کنند که توسط غشا نازک سلولی از هم جد ا میشوند. این نوع تسهیم در تخمک های ایرولستیال ومزولستیال دیده می شود.

در تسهیم ناقص به خاطر تراکم مواد زرده ای ،صفحه تسهیم از کل سلول تخم عبور نمی کند در نهایت بلاستومرها به صورت کامل از هم جدا نمی شوند.تسهیم ناقص نوعی الگوی تسهیم ابتدایی می باشد.این نوع تسهیم را می توان در تخم های پر زرده مشاهده نمود.

تسهیم کامل هم می تواند یا به صورت مساوی(equal)ویا نامساوی(unequal)باشد.در تسهیم کامل مساوی صفحات تسهیم به صورت متناوب استوایی و نصف النهاری وارد می شوند.در نهایت بلاستومرهای هم اندازه ایجاد می شود.

در تسهیم کامل نامساوی بلاستومرها از لحاظ اندازه با هم متفاوت می باشند به سلولهای بزرگتر ایجاد شده ماکرومر(macromers)گفته می شود که معمولا در قطب گیاهی قرار می گیرند و سلولهای کوچکتر ایجاد شده را میکرومر(micromers)می نامند که در قطب جانوری قرار می گیرند.

براساس جهت گیری بلاستومرها اطراف محور گیاهی_جانوری سلول تخم الگویی از تسهیم مطرح می شودکه به آن تسهیم شعاعی(radial) وتسهیم مارپیچی (spiral)گفته می شود.

تسهیم شعاعی تقسیمات طولی و عرضی منظم در تخم پدید می آید و در نهایت بلاستومرها به موازات محور جانوری گیاهی به صورت مرتب قرار می گیرند.در تسهیم مارپیچی دوک های تقسیم میتوز به جای آنکه به صورت موازی با محور جنین قرار بگیرند نسبت به محور یاد شده یک زاویه ایجاد می نمایند در نتیجه تسهیم نه کاملا طولی و نه کاملا عرضی می باشد در این نوع تسهیم صفحه تسهیم طوری بلاستومرهای حاصله را جا به جا می کند که مابین بلاستومرهای قبل از خود قرار می گیرند وسطح تمایل دوک های تقسیم از یک مرحله به مرحله بعد معکوس می شود.مثلا تسهیم از مرحله ۴سلولی به۸ سلولی باعث جا به جایی موافق با عقربه ساعت (dextrotropic) سلول های نزدیک به قطب جانوری می شود واز مرحله ۸ سلولی به۱۶ سلولی جابه جایی مخاف با عقربه ساعت (levotropic)صورت می گیرد.(شکل ۱)

این نوع از تسهیم را می توان درروبانیان و نرمتنان مشاهده کرد.این نوع تسهیم می تواند مرحله لاروی به نام لاروتروکوفوررا پدید آورد.

تسهیم ناقص:

در تسهیم ناقص به علت تراکم مواد زرده ای در بخشی از سیتوپلاسم تخم شکافتگی به صورت کامل درکل سلول تخم اتفاق نمی افتد. این نوع تسهیم به دو صورت قرصی (discoid)وسطحی (superficial)دیده می شود.

تسهیم قرصی در تخم پرندگان دیده می شود.تسهیم در قسمتی از تخم که حاوی هسته تخم می باشدصورت می گیرد. به این قسمت تخم سیکاتریکول گفته می شود .ابتدا دو شکاف عمود بریکدیگرایجاد می شودسپس شکافتگی سوم ایجاد می شود.شکافتگی سوم شامل دو سطح شکافتگی می باشد که موازی با شکافتگی اول است.درنتیجه ۸بلاستومرایجاد می شود.سطوح شکافتگی بعدی به طور محیطی انجام می شود.در نتیجه۱۶ بلاستومرپدید می آید.به تدریج یک قرص رویانی یا بلاستودیسک پدید می آید.این بلاستودیسک مثل یک کلاهک برروی زرده قرار می گیرد.(شکل۲-۱)

شکافتگی سطحی در تخم انواع بندپایان دیده می شوددر این نوع تخم هسته دارای یک قشر نازک سیتوپلاسمی است که در مرکز زرده شناور است در انجا تقسیم می شود و به تدریج۱۶ هسته را ایجاد می کند.این هسته ها زیرغشا تخم مهاجرت می کنند درآنجا مستقر می شوند به این ترتیب سلول هایی را می سازند که فقط یک لایه را در سطح زیر غشا تخم تشکیل می دهند.

۱- ۵ انواع بلاستولاسیون:

در اثر تسهیم های متوالی،توده سلولی پدید می آید که بر روی آن برآمدگی هایی شبیه به میوه توت مشاهده می شود.به همین دلیل به آن مورولا گفته می شود.از مرحله۱۶ تا۳۲ سلولی بلاستومرها به تدریج از مرکز توده سلولی دور می شود.و یک حفره مملو از مایع شکل می گیرد.این حفره بلاستوسل نام دارد.جانوران مختلف برحسب نوع تسهیم دارای انواع بلاستوسل می باشند که عبارتند از:

۱-۵-۱ بلاستولای توخالی coeloblastula

موقعی که بلاستول مشخصی بین بلاستومرها ایجاد می شود بلاستولای توخالی گفته می شود.این بلاستوسل می تواند از نوع مرکزی با وسعت زیاد باشد و یا اینکه از نوع نامنظم باشد.بلاستولای منظم در تخم هایی که تسهیم کامل و مساوی دارند مثل خارپوستان دیده می شود.

اگر بلاستوسل در مرکز توده بلاستومرها قرار نگیرد به طرف قطب حیوانی رانده شود بلاستولای نامنظم پدید می آید این نوع بلاستوسل در تخم دوزیستان مشاهده می شود.

۱-۵-۲ بلاستولای توپرstrereoblastula

در این حالت بلاستوسل از بلاستومرهای حجیم قطب گیاهی پر می شود.حفره تسهیم ناپدید می شود این نوع بلاستولا در کرم های رویانی دیده می شود

۱-۵- ۳ بلاستولای قرصی discoblastula

این بلاستولا مخصوص تخم های یکسو زرده یا پر زرده می باشد در آنها بلاستوسل ابتدایی است و از فضای بین بلاستومرها و ترکیبات زرده ای بوجود می آید مثل پرندگان

۱-۵-۴ بلاستولای محیطی periblastula

این بلاستولا مخصوص تخم های مرکز زرده می باشد که در آنها حفره تسهیم به صورت مجازی باقی می ماند و موقعیت قبلی هسته سلول تخم و زرده اطراف آن را اشغال می کند.مثل بند پایان شکل(۲-۱).

۱-۶ گاسترولاسیون وانواع حرکات گاسترولایی

به مجموعه ای از حرکات موزون بعد از بلاستولاسیون گفته می شود. که در طی آن عده ای از سلول های سطحی توده جنینی به بلاستوسل مهاجرت می کنند و درنهایت لوله گوارشی اولیه تشکیل می شوددهانه خارجی این لوله گوارشی بلاستوپور نام دارد.

در نهایت گاسترولاسیون منجر به شکل گیری سه لایه زایشی به نام های اکتودرم،مزودرم و آندودرم می شود.

حرکات گاسترولایی به ۵ روش زیر انجام می گیردالبته این امکان است که دو یا چند روش به صورت توأم صورت بگیرد.

۱-۶-۱ حرکات رو خزیدگی یا پوششی (Epiboly)

سلولهای قطب جانوری تکثیر می شوند و قطب گیاهی را احاطه می کنند و آرکترون به تدریج در داخل ماکرومرهای قطب گیاهیی ایجاد می شود (کرمهای روبانی و دوزیستان)

۱-۶-۲ حرکات درون خزیدگی (Involution)

عده ای از سلول های سطحی در واقع در قطب گیاهی به درون بلاستوسل مهاجرت می کنند و به تدریج آرکترون را می سازند محل فرو رفتن این سلول ها بلاستوپور نامیده می شود.

این حرکات در جانورانی که بلاستولای تو خالی دارند دیده می شوند.(آمفیوکسوس و توتیا)

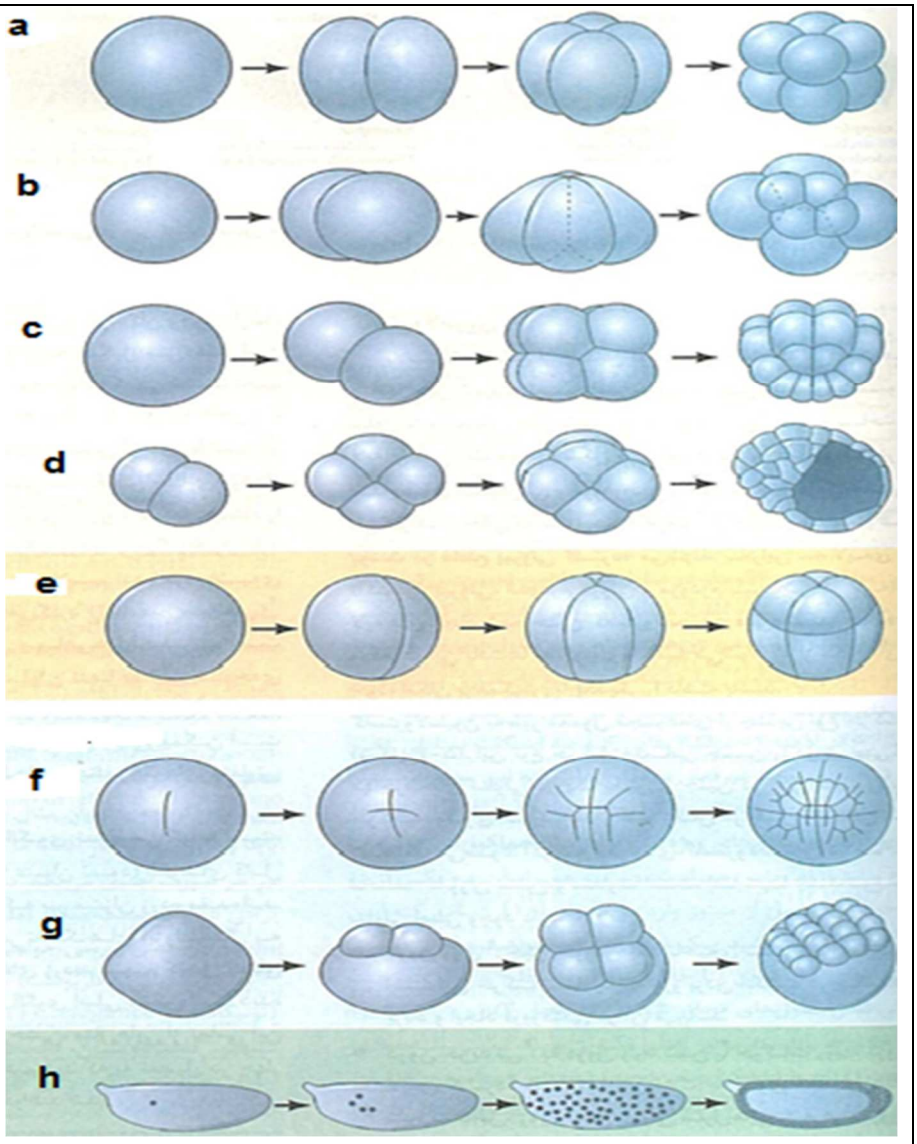
در دوزیستان مجموعه حرکات رو خزیدگی و درون خزیدگی به صورت توأم دیده می شود.

۱-۶-۳ مهاجرت انفرادی (Ingression)

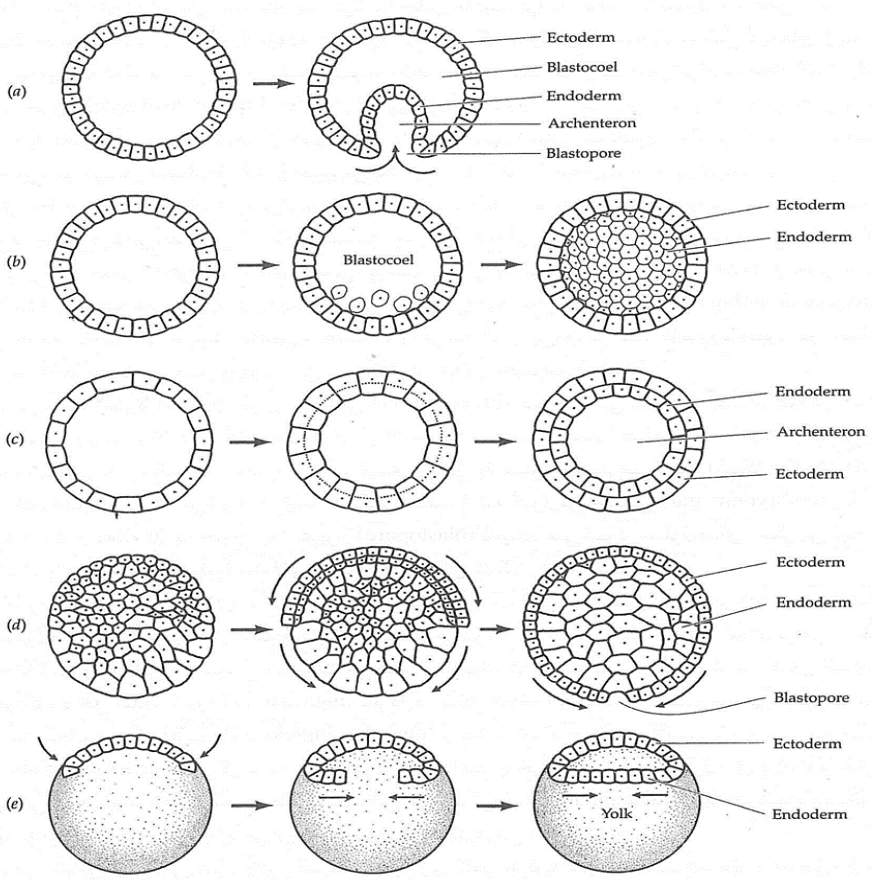
سلولها به صورت منفرد از یک لایه سطحی به داخل جنین مهاجرت می کنند. جهت انجام این فرایند سلولها حالت مزانشیمی کسب میکنند از یکدیگر جدا شده در نهایت به صورت مجزا ومستقل از هم به داخل مهاجرت میکنند

۱-۶-۴دو لایه ای شدن (Delamination)

بلاستومرها با تقسیم های متوالی دو لایه ای می شوند و درون بلاستوسل قرار می گیرند به این ترتیب بلاستوسل به دو گروه تقسیم می شود و حفره محصور شده در لایه داخلی آرکنترون می سازد این نوع حرکات در کیسه تنان دیده میشود.(شکل۳-۱).



شکل ۲-۱ .انواع تسهیم در جانوران a) تسهیم کامل مساوی،b)تسهیم مارپیچی، c) تسهیم کامل دوطرفی،d) تسهیم چرخشی، e) تسهیم کامل نامساوی ،f) تسهیم ناقص در تخمهای پرزرده، g) تسهیم ناقص از نوع قرصی، h) تسهیم ناقص از نوع سطحی (منبع شماره ۴ص ۱۷۹)



شکل ۳ – ۱ انواع گاسترولاسیون در جانوران

aا) حرکات گاسترولایی از نوع درون روی :این حرکات را در جانورانی مثل توتیای دریایی مشاهده نمودb)حرکات گاسترولایی از نوع ورود یک طرفه این حرکت در توتیای دریایی و نیز در تشکیل مزودرم در مگس سرکه دیده میشود. c)حرکات گاسترولایی از نوع تورق یا دولایه ای شدن : این حرکت خاص مرجانیان میباشد د) حرکات گاسترولایی ازنوع روخزیدگی (منبع شماره ۳ ص ۱۸)

۱-۷ نتایج گاسترولاسیون

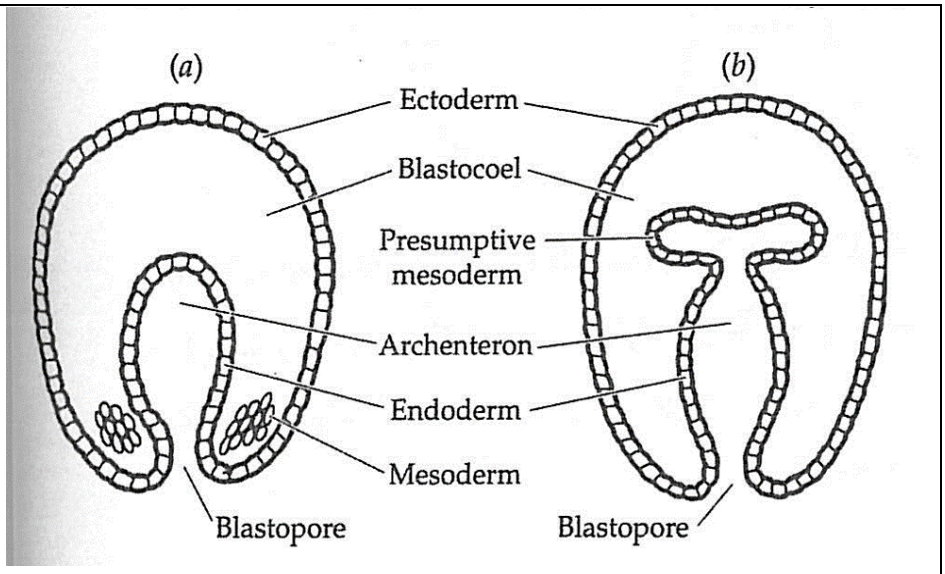
از نتایج مهمی که طی فرآیند گاسترولاسیون پدید می آید می توان به تشکیل حفره گوارشی اولیه یا آرکنترون و همچنین ایجاد سه لایه زایشی شامل اکتودرم ، مزودرم و آندودرم اشاره کرد. بر اساس لایه های زایشی جانوران پرسلولی به سه دسته شامل جانوران بدون لایه های زایشی ، جانوران با دو لایه زایشی یا دولایه ایها (diploblastic) و جانوران با سه لایه زایشی یا سه لایه ایها (triploblastic) تقسیم میشوند.اسفنجها بدون لایه زایشی می باشند . مرجانیان و شانه داران از گروه دو لایه ایها می باشند وبدن آنها شامل اکتودرم و آندودرم است . اکتودرم بخش خارجی بدن آنها پوشش می دهد و آندودرم لایه درونی آنها را مفروش می کند . تمامی بی مهرگان بجز سه شاخه فوق و طنابداران از گروه سه لایه ایها می باشند و بدن آنها از سه لایه اکتودرم ،مزودرم و آندودرم تشکیل شده است. وجود سه لایه زایشی از وقایع مهم در تکامل موجودات پر سلولی به حساب می آید اضافه شدن لایه مزودرم به دو لایه قبلی باعث می شود که موجودات از تخصص یافتگی بالاتری برخوردار شوند . این لایه اجازه رشد ونمو و توسعه ساختارهای جدید را به موجودات می دهد از وظایف این لایه میتوان به محل ذخیره محصولات بدنی مثل گامتها ، ایجاد محیط مناسبی جهت گردش مواد و خون و نیز فراهم آوردن توانایی اسکلتی اشاره کرد.(**شکل۳-۱**).

موجودات با سه لایه زایشی بر اساس وجود حفره عمومی بدن یا سلوم (coelom) سه دسته را تشکیل می دهند . نخست جانوران فاقد سلوم عمومی (acoelomata) میباشند کرمهای پهن و نماتدا در این دسته قرار می گیرند. در آنها مزودرم به صورت یک بافت توپر بین لوله گوارشی مشتق شده از آندودرم و پوشش خارجی مشتق شده از اکتودرم قرار می گیرند. دسته دوم جانورانی هستند که دارای حفره عمومی کاذب می باشند در واقع آنها واجد نوعی حفره عمومی هستند که از مزودرم ساخته نمی شود در حفره آنها اندامها به صورت آزادانه قرار می گیرندو اطراف اندامها مایع سلومی وجود دارد در آنها منشا حفره به خوبی مشخص نشده است. (شکل۶-۱).

دسته سوم جانورانی باحفره عمومی واقعی (eucoelomate) هستند در این دسته مزودرم از دو روش اصلی شکل می گیرد. در کرمهای حلقوی و نرمتنان، سلولی تحت عنوان مزنتوبلاست بین آرکنترون و اکتودرم قرار گرفته و رشد می کند در نهایت مزودرم را شکل میدهد . در گروهی مثل خارپوستان و طنابدارن مزودرم می تواند از آرکنترون منشا بگیرد حالا این مزودرم هم در برخی موارد بصورت صفحه ای تو پر و یا به صورت کیسه هایی از آرکنترون جدا شود. آندسته از موجوداتی که مزودرم آنها به صورت صفحه ای توپر مشتق میشود، تشکیل حفره بدن به صورت شیزوسلی (schizocoely) صورت می گیرد. در طی این فرآیندصفحات توپر یاد شده به تدریج بزرگ می شوند در نهایت توخالی می شوند معمولا این سلومها به صورت جفت بوجود می آیند در جانورانی مثل کرمهای حلقوی ارتباط بین جفت های سلومی و بندهای بدنی وجود دارد. (شکل ۴-۱).

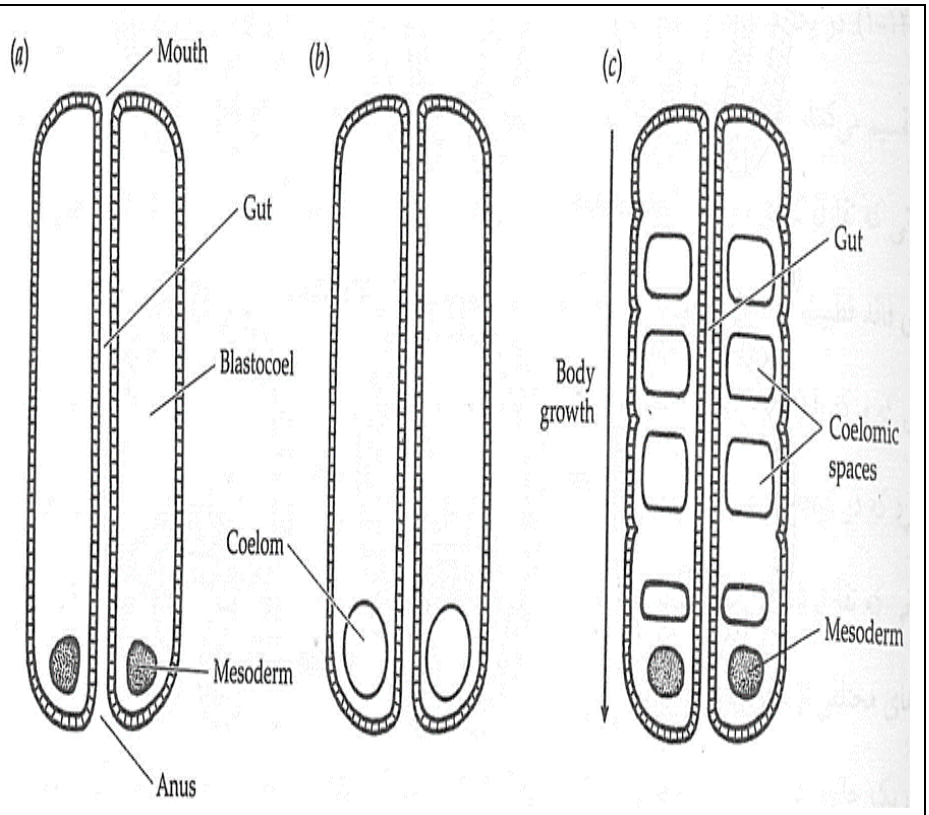
در مقابل روش فوق یک روش دیگرتشکیل سلوم وجود دارد که به آن انتروسلی (entrocoely) گفته می شود این روش در واقع نوعی توخالی شدن آرکنترون می باشد در ابتدا یک یاچند حباب تو خالی در دیواره لوله گوارشی پدید می آید و هر حفره حفره به صورت یک بخش سلومی از لوله گوارشی جدا می شود .

اما یک روش دیگری جهت تشکیل سلوم وجود دارد که در آن مزودرم که در ابتدا به صورت یک صفحه یا ورقه ای توپر است در اثر پدیده تورق دو لایه می شود یک لایه در ابتدا با اکتودرم قرار می گیرد و یک لایه در ارتباط با بخشهای آندودرمی قرار دارد فضای بین آنها فضای سلومی می باشد در واقع این روش نوع تغییر یافته روش انتروسلی میباشد.



شکل ۳-۱ . روشهای تشکیل مزودرم در انتهای گاسترولاسیون.a) تشکیل مزودرم از مزنتوبلاست

b) تشکیل مزودرم از کیسه های آرکنترونی (منبع شماره ۳ ص ۲۰)

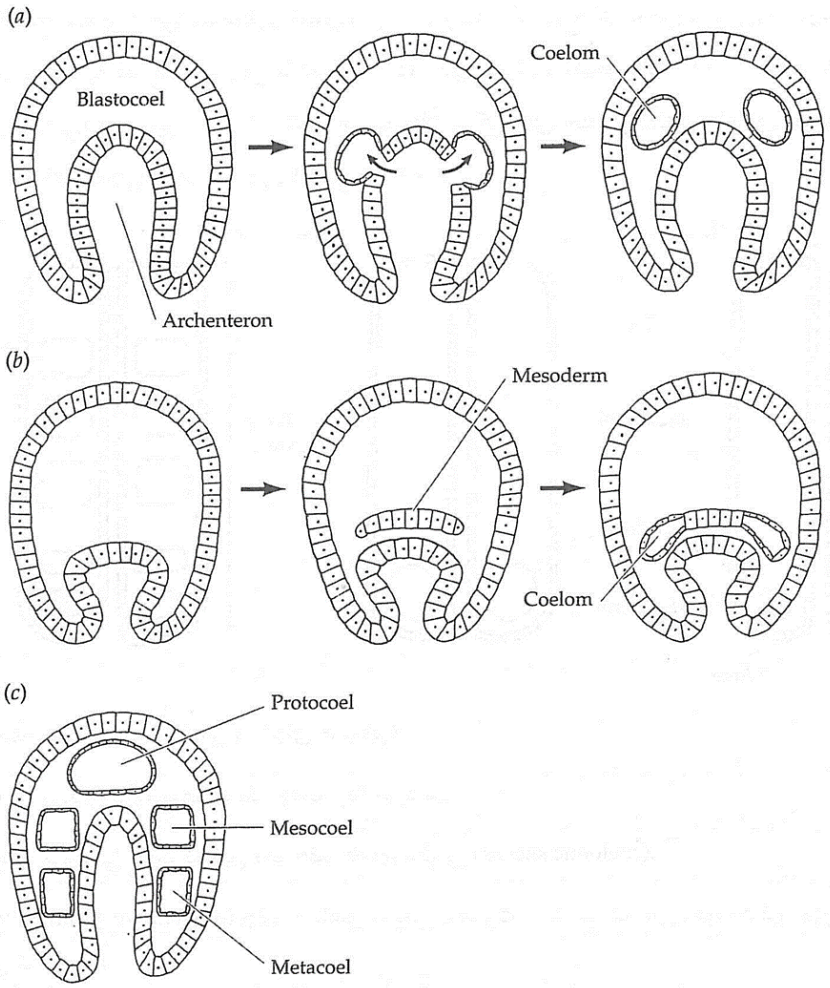


شکل ۴-۱ .طرح شماتیک از تشکیل سلوم به روش شیزوسلی

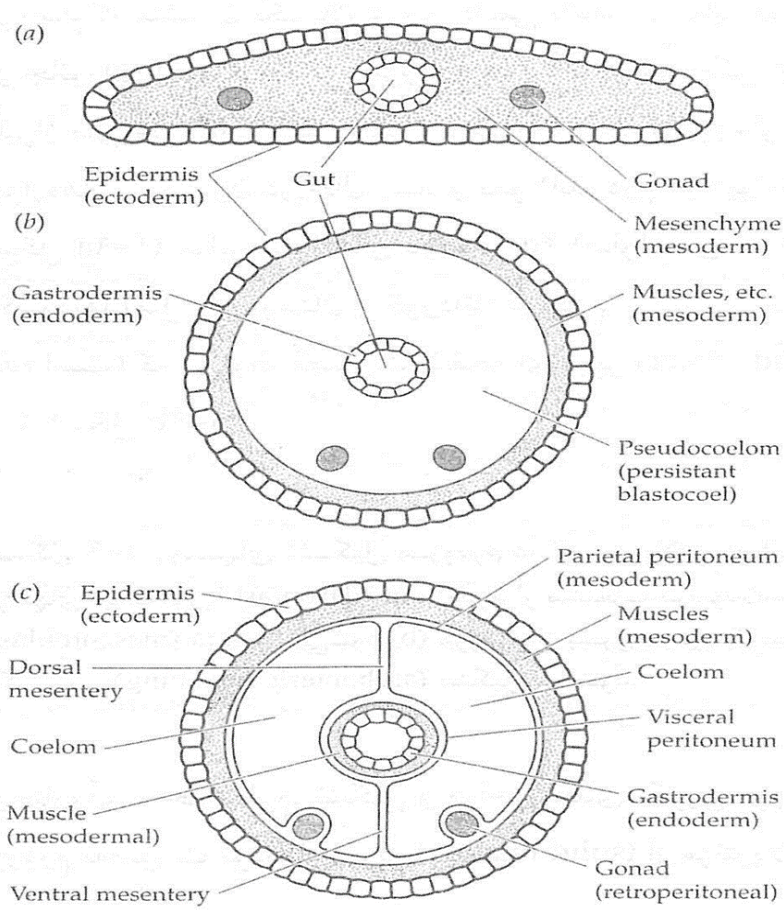
a) نحوه ایجاد یک جفت توده مزودرمی

b) توخالی شدن توده های مزودرمی

c) تکثیر فضاهای سلومی و ردیف شدن انها پشت سر هم که این روند در کرمهای حلقوی دیده میشود (منبع شماره ۳ ص۲۱)



شکل ۵-۱.تشکیل سلوم به روش انتروسلی a) بیرون زدگی کیسه از آرکنترون b) تکثیر و و توخالی شدن صفحه مزودرمی از آرکنترون c) نحوه قرار گیری سلوم ها (منبع شماره ص۲۲)



شکل ۶-۱. نمایش حفره عمومی بدن در سه لایه ایها

a) فاقد حفره عمومی بدن. b) جانوران با حفره عمومی کاذب c) جانوران با حفره عمومی واقعی (منبع شماره ۳ص۱۹)

۱- ۸ مفهوم لارو

در اثررشد ونمو تخم و طی مراحل بلاستولاسیون،گاسترولاسیون و اندام زایی یک فرد نابالغ پدید می آید در برخی جانوران این فرد نابالغ شبیه فرد بالغ است و فقط نمی تواند تولید مثل کند. به این فرد کودک یا نوجوان(juvenile)گفته می شود. منتهی در برخی از جانوران شکل ظاهری فرد نابالغ با فرد بالغ بسیار متفاوت می باشد که به آن لارو می گوییم.

لارو پس ازطی یک سری تغییرات که همراه با اندام زایی و سازمان یافتگی می باشد به فرد بالغ تبدیل می شود به مجموعه این تغییرات دگردیسی (metamorphosis)گفته می شود.

برخی از لاروها مثل لاروهای اسفنجها،تدپول های تونیکات ها تغذیه نمی کنند آنها زمان کوتاهی زندگی پلانکتونی دارند و خیلی سریع دگردیسی می کنندوبالغ می شوند.

برخی از لاروها زندگی بسیار طولانی دارند ودراین مدت طولانی تغذیه می کنند و طول عمر بالغ آنها خیلی کوتاه می باشد تولید مثل می کنند و می میرند. مثل لارو کرم ابریشم

دربیشتر موارد هم لارو و هم فرد بالغ تغذیه می کنند ولی غذای آنها با هم متفاوت است مثلا لارو توتیای دریایی از فیتوپلانکتون ها تغذیه می کنند. درحالیکه فرم بالغ ازجلبک های درشت تغذیه می کنند.

لارولامپری از دیاتوم ها تغذیه می کنند ولی فرم بالغ آنها انگل خارجی ماهی ها هستند و یا شکار می کنند لارو قورباغه گیاه خوار است وبالغ آنها گوشت خوار می باشد.

این تغییرات رژیم غذایی باعث حذف رقابت بین لارو و فرد بالغ می شود و شانس بقای لارو زیاد می شود.

لارو همزمان با تغذیه کردن رشد می کند.و پیچیدگی آن افزایش می یابد و وارد مرحله جوانی و بلوغ می شود. برای جانورانی که لاروتغذیه کننده تولید می کند، همزمانی تولید لارو با فصل غذای فراوان خیلی مهم می باشد. در محیط های آبی غذای لاروها فیتوپلانکتون ها می باشد اگر فیتوپلانکتون ها اطراف محیط توتیای دریایی کم شودتولید سلولهای جنسی کم می شود. ولی اگر فیتوپلانکتون ها را در محیط آنها اضافه کنیم ریزش گامتها هم افزایش می یابد و این به خاطر وجود ترکیبات فنلی درفیتوپلانکتون ها می باشد که این ترکیبات فنلی القاء کننده تخم ریزی هستند.

بی مهرگانی که در دریا زندگی میکنند و لقاح خارجی دارند معولا لاروهای پلانکتونی متحرکی را تولید می کنند که به آنها لارو پلاژیک (Pelagic)هم گفته می شود. در شاخه های اصلی جانوری که میزان اعضای دریازی در آنها زیاد میباشند مثل کرمهای پهن ،حلقوی ، نرمتنان ، سخت پوستان و خارپوستان لاروهای پلانکتونخوار (planknotrophic) ایجاد میکنند.البته در برخی هم لاروهای زرده خوار (lecithotrophic) دیده می شود . لاروهای زرده خوار تا هنگام دگردیسی از ذخیره زرده ای خود استفاده می کنند. البته در برخی از بی مهرگان دریازی تکوین مستقیم دیده می شود.

با توجه به مطالب بالا دیده می شود که تقسیم بندی در خصوص وجود لارو و نوع آن به صورت محض و ثابت نمی باشد. ولی می توان عنوان کرد که در ۷۰ درصد بی مهرگان دریازی که در مناطق معتدل زندگی می کنند لارو پلاژیک پلانکتونخوار دیده می شود.

با بررسی های مختلف مشخص شده است که موجوداتی که تخمهای آنها دارای اندازه کوچک میباشند لارو شناگر آزاد پلاژیک تولید می کنند در حالی که موجودات با تخم بزرگتر لارو زرده خوار تولید می نمایند یا اینکه تکوین مستقیم دارند.

بی مهرگان ساکن آبهای شیرین و خشکی به دلیل مواجه با مشکلاتی مانند فشارهای اسمزی و غیره معمولا لقاح داخلی دارند. وجنینهای آنها جهت محافظت در برابر از دست رفتن آب به یک غلاف ضد آب مجهز میشوند. و در آنها مرحله لاروی پلاژیک کمیاب میباشد .در این بین آنها استراتژیهای خاصی را کسب کرده اند مثلا کرمهای پهن وکرمهای حلقوی ضمن اینکه روش تولید مثلی نرماده همزمان کسب کرده اند .غدد ضمیمه دستگاه تناسلی آنها نیز به خوبی تخصص یافته به طوری که ترشحات آنها درمراحل بعدی از جنین محافظت می کند از طرف دیگر چرخه زندگی آنها شامل دوره هایی با فعالیت تخم گذاری میباشد. آنها دارای توانایی ورود به مرحله نهفته میباشند و با این ویژگی شرایط نامساعد را سپری می کنند

لارو بسیاری از جانوران نقش مهمی درپراکندگی آنها دارند.اکثرلاروها آبزی کوچکی هستند وسرعت حرکت آنها بسار کم می باشد بنابراین به آهستگی در محیط اطراف پخش می شوند.

رفتارلاروها هم نقش مهمی در الگوپراکندگی دارند برخی لاروها رفتارفتوتاکسی دارندو به سمت نور حرکت می کنند برخی رفتار ژئوتاکسی دارند به سمت یا مخالف نیرو جاذبه می روند.برخی از لاروها متناسب با جریانات آب جابجا می شوند

در ارتباط با پراکندی لاروها پدیده انتخاب محل (site selection) مطرح می باشد در طی آن لارو در حین پراکندگی موقعی که جای مناسبی را دید مستقر می شود این پدیده برای جانورانی که بدون حرکت می باشند حائز اهمیت است.

مثلا لارو بارنکل در طی زندگی خود لارو نائوپلیوس(nauplius) تولید می کند این لارو دارای آنتنول ،آنتن وماندیبل می باشد که از فیتوپلانکتون ها تغذیه می کند پوست اندازی می کند به لاروسایپرییس(cypris) تبدیل

می شود. وظیفه این لارو انتخاب محل مناسب برای استقرار میباشد دراثر دگردیسی به یک صدف نابالغ تبدیل می شود.

لاروبارناکل به صورت اجتماعی مستقر می شوند لایه اولیه از آنها موقعی که مستقرشدند نوعی پروتئین به نام آرتروپودین (arthropadin) تولید می کنند که باعث استقرار بارناکلهای بعدی بصورت لایه های دیگر روی آنها می شود.

۱-۹ تولید مثل در لاروها

لاروها نمی توانند به طریقه جنسی تولید مثل کنند ولی ممکن است تولید مثل غیر جنسی در آنها رخ بدهد مثلا لارو نوعی ستاره دریایی جوانه هایی را ایجاد می کند که به آنها امبریوئید های شبه لاروی گفته می شود. این جنین های شبه لاروی از بدن لاروی اولیه جدا می شوند و جاندار مستقلی را بوجود می آورند.تامسافت زیادی شنا می کنند محل جدید را پیدا می کنند ومستقر می شوند.

در برخی از لاروها سیستم تولید مثلی در حالت لاروی بلوغ می یابد به این پدیده نئوتنی می گویند در واقع قبل از آنکه لارو فرایند دگردیسی را طی نماید سیستم تناسلی آن بالغ شده و بدون آنکه شکل موجود بالغ به خود بگیرد میتواند تولید مثل جنسی داشته باشد .گونه هایی که دارای این خاصیت هستند را گونه های نئوتنیک میگویند از گونه های معروفی که دارای این فرایند هستند میتوان به آمبیستوما (ambystoma) اشاره کرد

فصل دوم

اسفنجها و مرجانیان

۲-اسفنج ها Porifera

ساده ترین جانوران پرسلولی به حساب می آیند اغلب آنها فاقد تقارن می باشند اساسا ساکن دریا می باشند و دردوران بلوغ خود زندگی ثابت و یکسانی دارند اسفنج ها در مسیراصلی تکامل جانوری قرار ندارند آنها از مسیر اصلی تکامل جدا شده اند به آنها پارازوآ(parazoa) گفته میشود.

سطح بیرونی بدن آنها از سلول های ظریف و پهنی به نام پیناکوسیت ها(pinacocyte) پوشیده شده است به این لایه اپیتلیومی که محتوی پیناکویست ها می باشند پیناکودرم(pinacoderm) گفته میشود. پیناکوسیت ها خاصیت انقباضی ضعیفی دارند در بین پیناکوسیت ها سلول هایی منفذداری به نام پوروسیت(porocyte) قرار دارند.منفذموجوددر آنها بعنوان راهی برای عبور آب از دیواره بدن اسفنج در نظر گرفته میشود در زیربیناکودرم،لایه ای ژله ای به نام مزوهیل(mesohyle) قرار دارد. در لایه مزوهیل سلول های تخصص نیافته مزانشیمی و شبه آمیبی به نام آمیبوسیت (amoebocyte)بصورت آزادانه قرار می گیرند.(شکل۱-۲)

آمیبوسیت ها برای اعمالی مثل تولیدمثل،ترشح،انتقال مواد غذایی وغیره تخصص می یابند.بعد از لایه مزوهیل،لایه ای از سلول های تاژک دار واجد یقه به نام کوآنوسیت (choanocyt) قرار می گیرد که به این لایه کوآنودرم گفته می شود. کوآنودرم فضای داخلی اسفنجها رامفروش می کنند. کو آنیست ها دارای تاژک می باشند در ضمن

دارای یک حلقه یقه مانند هستند که درآن ریز پرزهایی دیده می شود، که اطراف تاژک را می پوشانند. این ریز پرزها یک شبکه را ایجاد می کنند که همانندیک صافی عمل کرده و می تواند ذرات غذایی را جدا نماید.

اجزای اسکلتی اسفنجها شامل سیخک ها(spicules)والیاف اسپونژین(spongin) می باشدجنس سیخک ها از کربنات کلسیم و یا سیلیکا بوده در حالیکه الیاف اسپونژین از جنس کلاژن می باشند سیخک ها شکل های مختلفی دارند.

زندگی اسفنج به جریان آب وابسته می باشد و جریان آب هم توسط حرکات تاژک های کوآنوسیتی ایجاد می شود جریان آب باعث میشود تا غذا و اکسیژن به سلول های جانور رسیده و از طرف دیگر مواد زاید حاصل از متابولیسم از طریق آب از بدن جانور دور می گردد.در اسفنج ها سه شکل یا طرح بدنی دیده می شود که شامل آسکون(ascon)، سیکون(sycon)و لوکون(leucon) میباشد.

در طرح بدنی آسکون،اسفنج بدنی جامی شکل دارد که در دیواره بدن آن روزنه های فراوان دیده می شود و روزنه ها مستقیما به حفره بدن اسفنج یا اسپونگوسل(spongocoel) راه می یابد.

در اثر ضربان تاژک های کوآنودرم آب از روزنه ها وارد اسپونگوسل می شود و از منفذ خروجی واقع در قسمت فوقانی جانور به نام اسکولوم(osculum) خارج می گردد.

در طرح بدنی سیکون،دیواره بدن اسفنج چین می خورد ومنافذ مستقیما به اسپونگوسل وارد نمی شود بلکه آب از طریق منافذ وارد کانالهای ورودی می شود. کانالهای ورودی حاصل چین خوردگی دیواره اسفنج می باشد. از کانالهای ورودی آب وارد کانالهای شعاعی و از آنجا در نهایت وارد اسپونگوسل می گردد.

سیستم کانالی واقعا منشعب در طرح بدنی لوکون دیده می شود.آب ابتدا وارد روزنه ها می شود از آنجا به کانال های ورودی منشعب و سپس وارد اطاقک های مفروش شده با کوآنوسیتها می گردد. در نهایت آب از طریق کانال های خروجی منشعب وارد اسپونگوسل شده و از طریق یک یا چنداسکولوم به خارج راه می یابد. این طرح بدنی باعث افزایش سطح مفروش شده با کوآنوسیتها می گردد. در نهایت حجم زیادی از مبادلات غذا و گاز صورت می پذیرد.

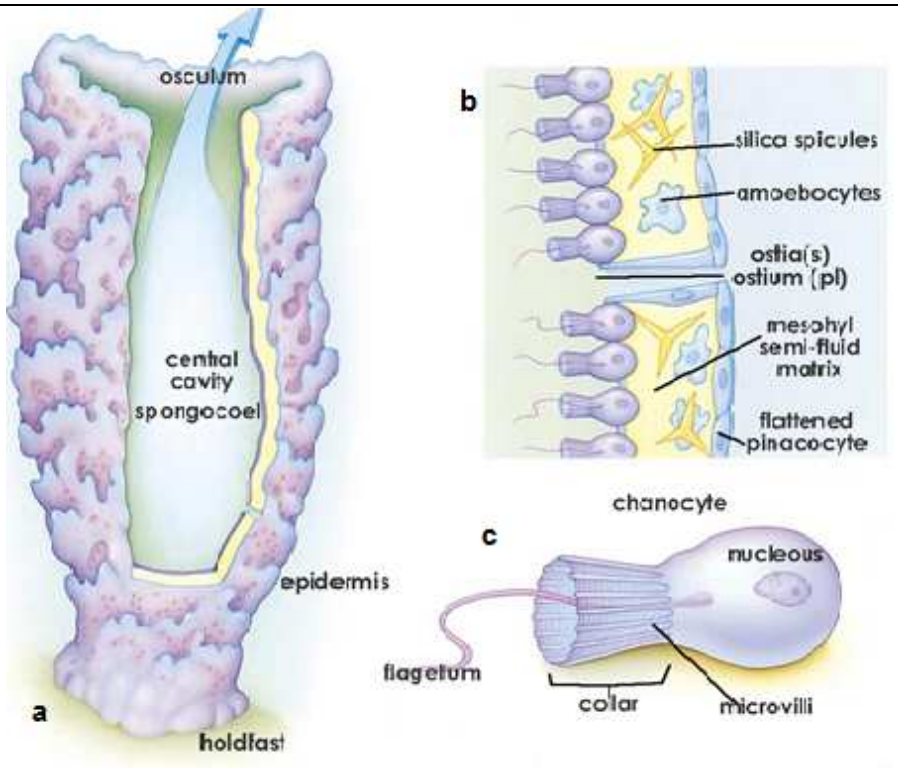
چهار رده مهم اسفنجها عبارتند از:

اسفنج های آهکی (calcispongia) ،اسفنج های شیشه ای(hyalospongia) ،اسفنج های شاخی(demospongia) و اسفنج های پوشش دار (scelerospogia)

اسفنج های آهکی معمولا کوچک بوده و دارای اسکلت های آهکی می باشند. در آنها هر سه طرح بدنی دیده می شود جنسهای معروف آنها لوکوسولینا و گرانتیا (granthia) می باشد.

اسفنج های شیشه ای جامی شکل بوده و طرح بدنی آنها عموما از سیکون می باشد. جنس معروف آنها سبدگل ونوس (euplectella) می باشد.اسفنج های شاخی اغلب طرح بدنی از نوع لوکون دارند و دارای رنگ های زیبایی هستند جنس معروف این رده اسفنج حمام (euspongia) می باشد.

اسفنج های پوشش دار هم طرح بدنی از نوع لوکون داشته و مخصوص صخره های مرجانی هستنند.



شکل۱-۲ . طرحی شماتیک از بدن اسفنج

a) برش طولی که در آن فضای داخلی اسفنج یا همان اسپونگوسل به همراه اسکولوم دیده میشود. b) برش عرضی دیواره اسفنج، که در آن کوآنوسیتها ، پیناکوسیتها ،آمیبوسیتها دیده میشود . c) یک سلول کوآنوسیت را نشان میدهد که در آن هسته ،میکروویلی ها و تاژک معلوم هستند

۲-۱تولید مثل جنسی در اسفنج ها

الگوهای تمایزجنسی در اسفنج ها متفاوت می باشد. اغلب اسفنج ها هرمافرودیت می باشند. یعنی اینکه در یک زمان خاص هم سلولهای جنسی نر(اسپرم)وهم سلول های جنسی ماده(تخمک)را تولید می کنند.البته دربرخی از اسفنج ها الگوهای هرمافرودیت تناوبی هم دیده شده است این الگو به این صورت می باشد که افراد چندین بار تغییر جنسیت می دهند یعنی اینکه زمانی تخمک را تولید می نماید و بعد از مدتی اسپرم را تولید می نمایند.

درمورد منشا سلول های جنسی در اسفنج ها اختلاف نظر وجود دارد . بررسی ها نشان داده که برخی از سلول های جنسی از کوآنوسیتها منشا می گیرند وبرخی هم ممکن است ازآرکئوسیتها منشا بگیرند.

یک اسپرم بالغ در اسفنج دارای یک هسته کوچک کروماتین فشرده،چندمیتوکندری و یک تاژک طویل می باشد.

در بسیاری از اسفنج ها فرآیند اووژنز با ایجاد ظهور اووسیت های کوچک و پراکنده درمزوهیل آغاز میشود.درمراحل اولیه رشد و نمو اوویست تشکل زرده دیده نمی شود .ولی در ادامه رشد و نمو و تجمع دانه های زرده در آنها دیده می شود. اووسیتها به صورت ناهماهنگ و غیر همزمان رشد و نمو پیدا می کنند.

بخش عمده زرده که توسط اووسیت ها جمع آوری و ذخیره می شوند حاصل اعمال سلول های پرستار یا تروفوسیت (trophocyte) می باشند. در اسفنج های آهکی سلول های مشتق شده از کوآنوسیتها به عنوان سلول پرستار عمل میکنند. اما در اغلب اسفنجها سلولهای آمیبی مشابه به آرکئوسیت ها در نقش سلول های پرستاری وارد می شوند.

۲-۲ لقاح در اسفنجها

در اسفنج ها می توان لقاح خارجی ونوعی از لقاح داخلی را مشاهده نمود.در طی لقاح خارجی اسپرم ها و تخمک ها به محیط آبی اطراف اسفنج رها میشوند. اما در گونه های تخم گذار اسفنج ها ،اسپرم ها به همراه جریان آب ورودی تا نزدیک تخم منتقل می شوند اسپرم ها بوسیله کوآنوسیتهای تغییریافته ای به نام سلول های حامل(carrier cells)به تخمک منتقل می شوند.

اسپرم در سلول حامل در یک وزیکول غشایی قرار می گیردوتبدیل به اسپرمیوکیست (spermiocyst)میشود و درنهایت سلول حامل به طور عمقی در یک طرف اووسیت وارد می شود و اسپرموکیست را به آن منتقل می کند.

پس از لقاح هسته اسپرم متورم می شود و پیش هسته نر را می سازد و در همین زمان پیش هسته ماده هم تشکیل می شود هردو پیش هسته با هم ادغام میشوند بعد از لقاح تخم به بستر متصل می شود و رشد و نمو خود را آغاز می کند.

۲-۳ رشد و نمو جنینی در اسفنجها

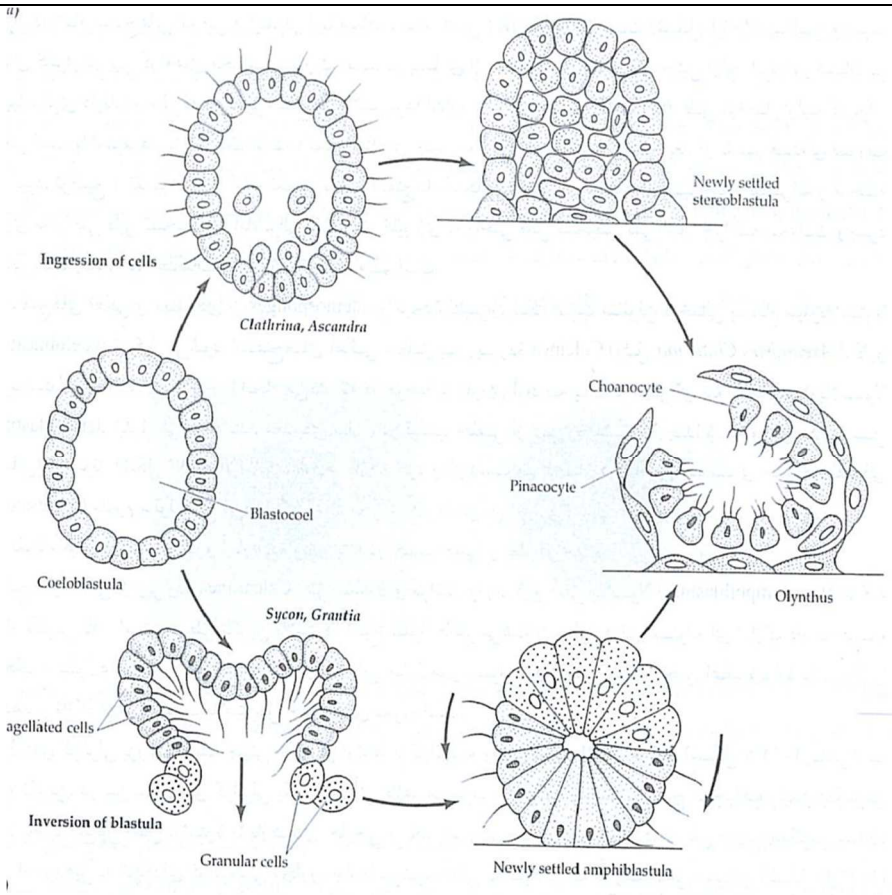
در اسفنجها هر تخم لقاح یافته با چند لایه از سلول های پرستاراحاطه می شوند. احتمالا سلول های پرستار مواد لازم را برای رشد و نمو تخم به آن منتقل می کنند. در تمام اسفنج ها تسهیم از نوع کامل می باشد در برخی این تسهیم کامل از نوع مساوی و در برخی از نوع نامساوی می باشد. در اسفنج های آهکی بعد از تسهیم حالت سلوبلاستولا (coeloblastula)پدید می آیدو آن حالتی است که یک توپ سلولی تو خالی ایجاد می شود.بعد از آن لاروی به نام استرئوبلاستولا(streoblastula)ایجاد می شود.این مرحله لاروی حالتی توپر می باشد وبه خاطرنفوذ برخی از سلول هابه فضای خالی می باشد. بعد از این مرحله لاروآمفی بلاستولا(amphiblastula)

پدید می آید در آمفی بلاستولاانواع سلولها را می توان مشاهده نمود یک دسته سلول های استوانه ای تاژک دار هستند که دارای هسته کوچک می باشند.دسته دوم سلول های گرد دانه دار می باشند، که هسته آنها بزرگ می باشد. در طی رشد و نمو سلول های دانه دار از هم باز می شوندو بلاستولا به سمت بیرون می چرخد موقعی که لارو آمفی بلاستولا به رشد کامل خود رسید ۲نوع سلول دیگربه آن اضافه می شوند.(شکل۲-۲).

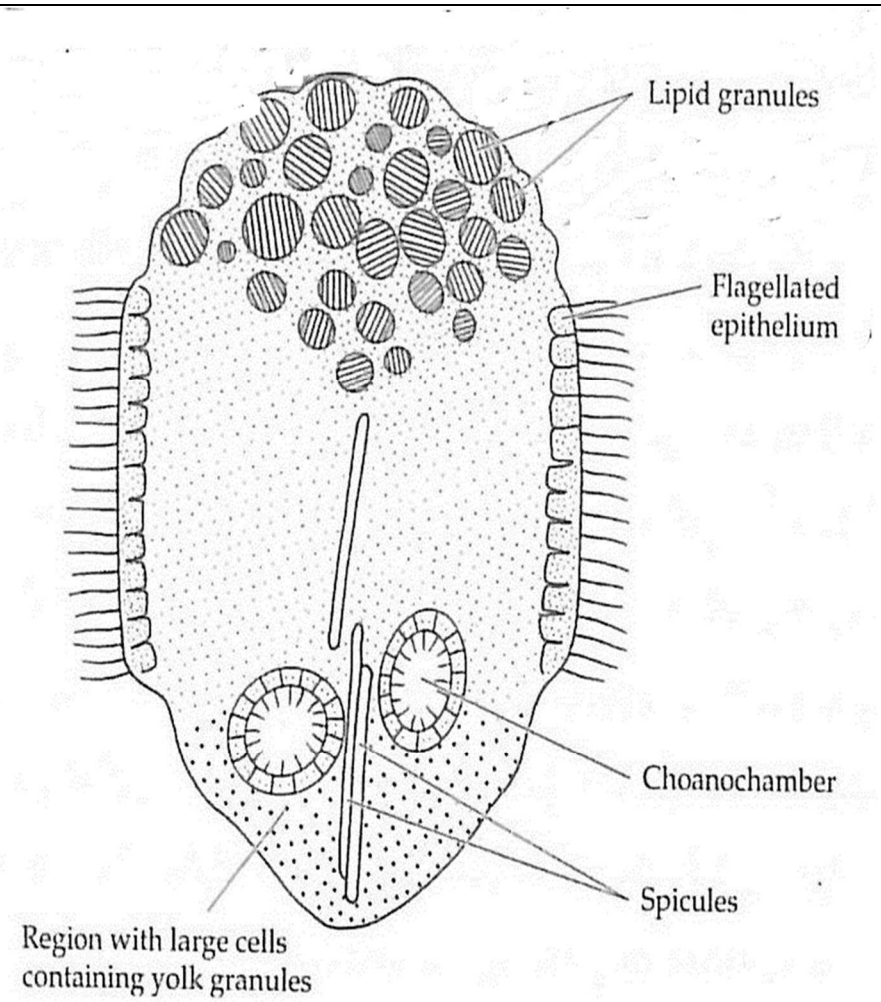
آنها سلول های صلیبی وسلول های پرستار می باشند.سلول های صلیبی نقش ترشحی دارند و سلول های پرستار منشا مادری داشته و درحوزه مرکزی لارو قرار می گیرند.

در برخی از اسفنج های حمام بعد از تسهیم یک نوع بلاستولای توپری ایجاد می شودوبعد از رشد و نمو آن لاروی پدید می آیدکه به آن لاروپارانشیمولا(parenchymula)گفته می شود.در این نوع لارو سلول های آمیبوسیتی بخش مرکزی لارو را پر می کند و ردیفی از خارکهای سیلیسی در بخش میانی واقع می شوند.

اسفنج های شیشه ای نوعی لاروتمایز یافته بهنام تری شیملا(trichimella)را ایجاد می کنند در این نوع لارو بخش میانی آن واجدتاژک می باشد. اما درقسمت های قدامی و خلفی آن تاژک دیده نمی شود در نیمکره خلفی اطاقکهای مفروش شده باکوآنوسیتها قرار دارند و در قسمت قدامی هم دانه های بزرگ چربی قرارمی گیرند.(شکل۳-۲)



شکل ۲-۲. رشد ونمو جنینی در جنین اسفنجهای آهکی. به نحوه تشکیل لاروآمفی بلاستولا در اثر وارونگی بلاستولا دقت شود (منبع شماره۳ ص۶۸)



شکل ۳-۲. لارو تری شیملا در اسفنجهای شیشه ای .سلولهای تاژک دار در بخش میانی قرار دارند . اتاقکهای کوآنوسیتی در یک طرف لارو و گرانولهای چربی در طرف مقابل قرار دارند(منبع شماره ۳ص ۷۱)

در برخی از اسفنج ها هم تکوین داخلی دیده می شودمنتهی به نظر می رسد که انتقال مواد غذایی از والدین به جنین در حال رشد بسیار کم باشد یا اصلا وجود نداشته باشداین روش نگه داری از جنین بیشتر برای حفاظت از جنین در حال رشد و نمو میباشد.

دربیشتراسفنج ها لارو ها طول عمر کمی دارند و اکثرا به صورت پلانکتونی زندگی می کنند.ظرف چند ساعت بعد از اتصال آنها به بستر عمل دگردیسی در آنها شروع میشود و دگردیسی ممکن است از چندساعت تا چند روز به طول بیانجامد.

فرآیندهای متفاوتی با توجه به نوع لارو صورت می گیرد تا عمل دگردیسی کامل شود مثلا لارو سلوبلاستولا به تدریج تاژکهای خود را از دست می دهد و برخی سلول های آن به داخل مهاجرت می کنند و به لارو استرئوبلاستولا تبدیل می شود..پس از اتصال به بستر روی بستر گسترش می یابند،در بین سلول های آن فضاهایی ایجاد می شودو سلول های اطراف به پیناکوسیتها تبدیل می شوند.و سلول های داخلی فضاها هم به اسپونگوسل تبدیل می گردند.

لاروآمفی بلاستولا توسط قسمت قدامی خود که مژه دار هم می باشد به بستر منتقل می شود.طی چندساعت تاژکهای خود را ازدست داده و لارو شبیه به یک صفحه پهن می شود.درون این صفحه پهن، توده ای از سلول های میانی قرار می گیرد این توده سلول های داخلی از سلول های استوانه ای تاژک دار منشا گرفته اند و سلول های خارجی هم از سلول های دانه دار منشا گرفته اند .

سلول های خارجی به پیناکوسیتها تبدیل می شوندسلول های مرکزی هم به کوآنوسیتها تبدیل می شوند.

سازماندهی در لاروپارانشیمو لا مشابه اسفنج بالغ می باشد دگردیسی در آنها شامل جایگزینی سلول های تاژک دار با پیناکوسیتها و تکوین سیستم مجاری می باشد و این مراحل بعد از اتصال آنها به بسترصورت می گیرد.

۲-۴ سایر روش های تولیدمثل اسفنج ها

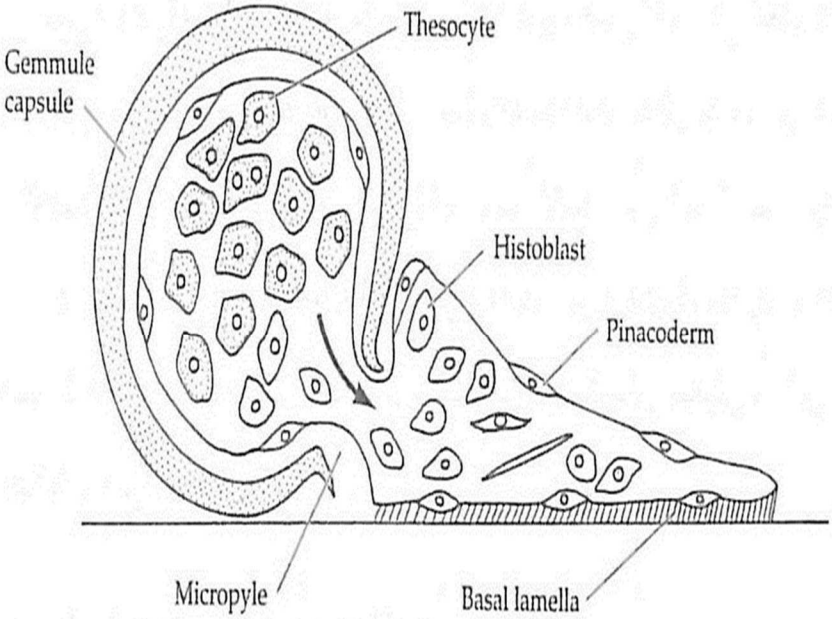
در اسفنج ها تولید مثل غیرجنسی هم دیده می شود این روش ها شامل قطعه قطعه شدن،تشکیل جوانه خارجی،ایجاد ژمول (gemmule) میباشد.

در روش قطعه قطعه شدن حتی یک قطعه کوچک اسفنج هم می تواند به یک اسفنج کامل تبدیل شود. قطعه قطعه شدن می تواند در اثر تلاطم آب ایجاد شود.این روش ابتدایی ترین و ساده ترین روش تکثیر اسفنج ها می باشد.

در جوانه زدن برجستگی هایی روی بدن اسفنج ایجاد می شود و پس از جدا شدن از بدن والد به بستر متصل شده و اسفنج جدیدی را می سازد.

روش تشکیل ژمول در اغلب اسفنج های آب شیرین و برخی از اسفنج های دریایی دیده می شود.هرژمول شامل تعدادی از سلول های تغذیه ای می باشند این سلول های تغذیه ای شبیه به بلاستومرهای جنینی هستند و به آنها تزوسیت (thesocyte) می شود.تزوسیتها توسط یک کپسول کلاژنی احاطه میشوند. در شرایط نامساعد ژمول تشکیل می گردد. و موقعی که اسفنج والد از بین رفت، ژمول به حالت نهفته فرومی رود. و در یک شرایط مناسب محیطی شروع به رشد و نمو می کند.برای ایجاد ژمول سلول های مزوهیل شروع به متراکم شدن می کنند و یک اجتماع سلولی را پدید می آورند.این اجتماع سلولی دارای آرکئوسیت ها و سلول های پرستار می باشد. آرکئوسیتها

سلول های پرستار را فاگوسیت می کنند و تبدیل به تزوسیتها می شوند در زمان شکوفایی ژمول تزوسیتها شروع به تقسیم می کنند و ذرات غذایی آنها مورد استفاده قرار می گیرند در نتیجه تبدیل به هیستوبلاست (histoblast) می شوند هیستوبلاست از کپسول ژمول آزاد می شوند و ضمن مهاجرت یک حالت دو لایه از پیناکوسیتها را پدید می آورند و دراثراتصال به بستر، لایه ای که در تماس با بستر قرار می گیرد، تبغه پایه ای را می سازد. با ادامه رشد ژمول بقیه تزوسیت ها به آرکئوسیتها واسکلروبلاستها تبدیل می شوند در نهایت اطاقک های کوآنوسیتی و نیز سیستم های مجاری بوجود می آیند.(شکل ۴-۲)



شکل ۴-۲. طرحی شماتیک از شکفتن یک ژمول . به نحوه تبدیل تزوسیتها به هیستوبلاست توجه شود (منبع شماره ۳ ص ۷۷)

۲-۵ مرجانیان

نام دیگر این شاخه جانوری سلانتره ها (coelenterate) یا نیداریا (Cnidaria) می باشد وجه مشخصه این شاخه وجود سلول هایی به نام نیدوست(nidocyte)در آنهامی باشد.به همین دلیل به این شاخه نیداریا گفته می شود. نیدوسیتها ممکن است در لایه پوششی آنها و یا در لایه درونی آنها که همان گاسترودرم می باشد وجود داشته باشد نیدوسیتها نماتوسیتها را ایجاد می کنند. که نوعی اندامک گزنده می باشند و در اتصال به زمین و دفاع و تغذیه جانور دخالت می کنند. هر نماتوسیت واجد یک کپسول پر از مایع می باشد که درون آن یک لوله پیچ خورده قرار می گیرد و در کنار آن یک مژه تغییر شکل یافته به نام نیدوسیل(nidocil)قراردارد با تحریک شیمیایی و یا مکانیکی نیدوسیل لوله پیچ خورده درون کپسول تخلیه می شود.

مرجانیان در محیط های دریایی انتشار وسیعی دارند و تعداد کمی از آنها ساکن آبهای شیرین می باشند تقارن در آنها به صورت شعاعی و یا دو شعاعی می باشد تقارن دو شعاعی نوعی تقارن شعاعی تغییر یافته می باشد که در آن تنها یک صفحه وجود دارد که در صورت عبور از مرکز بدن آن را به دو قسمت مساوی تقسیم می کند و فرق این تقارن با تقارن دو طرفی در این است که در جانوران واجد این تقارن تمایزی بین سطوح پشتی و شکمی دیده نمی شود در ضمن این دسته از موجودات دارای انتهای جلویی یا عقبی نیستند.

تقارنهای شعاعی برای جانورانی که به صورت ثابت زندگی می کنند سود بسیار زیادی دارد چرا که درآنها گیرنده های حسی در سراسر بدن پراکنده بوده و جانور می تواند به محرک های ورودی پاسخ بدهد.مرجانیان شامل

هیدروئید های منشعب و گیاه مانند تا شقایق های دریایی،ژلی فیشها و تپه های مرجانی هستند. به لحاظ سازماندهی بافتی و جنینی و لایه های زایشی دیپلوبلاستیک می باشند. یعنی بدن آنها از دولایه زایشی تشکیل شده است. لایه بیرونی آنها اپیدرم بوده از اکتودرم جنینی منشا می گیرد .و لایه داخلی آنها گاستروم است که از اندرودرم مشتق می شود.این دو لایه سلولی به انواعی از سلول ها برای جذب،هضم غذا؛تعادل حرکت،متمایز شده اند بین دولایه یک لایه ژله ای به نام مزوگله قرار میگیرد . مزوگله دارای ترکیبات موکوپلی ساکارید، آب و نمک های غیرآلی و مواد آلی می باشد در ضمن درون آن سلول های مزانشیمی تمایز نیافته شبیه آمیبی هم وجود دارد.کلاژن نوع چهار ،فیبرونکتین ،پروتئوگلایکانها،هپاران سولفات ولامینین از ترکیبات آلی مزوگله به حساب می آید.

بیشترمرجانیان در طی عمر خود دارای دو نوع شکل حرکتی می باشند یعنی اینکه دارای پلی مورفیسم هستند. و طی آن هر فرد در هرمرحله از زندگی خود به یک ریخت تبدیل می شود یکی از این ریخت ها پولیپ(polyp) می باشد که در این حالت موجود ثابت بوده و به صورت غیر جنسی تولید مثل می کند.در این حالت موجود از یک سمت خود که همان سمت مقابل دهانی می باشد به جایی متصل می گردد. ریخت دوم این موجودات مدوز(medusa)می باشد که طی آن موجود آزاد و شناگربوده و مثل یک کاسه وارونه و یا یک چتر متحرک می باشد.

در همه مرجانیان یک حفره بسته به نام حفره عروقی – معدی وجود دارد که با لایه ای از گاسترودرم مشتق شده از آندروم پوشیده شده است. این حفره برای هضم غذا تبادل گازهای تنفسی و دفع مواد زاید حاصل از متابولیسم و هم چنین در برخی از مرجانها برای آزاد سازی سلول های جنسی ایفای نقش می کند.در مرجانیان سیستم گوارشی وجود ندارد و اساسا هضم و جذب غذا از طریق گاسترودرم صورت می گیرد.

حفره عروقی –معدی مرجانیان به عنوان یک اسکلت هیدرواستاتیک عمل می کند و حامی اصلی مرجانیان آب اطراف آنها میباشد.

۲-۶ رده های مرجانیان

۲-۶-۱رده هیدروزوآ (hydrozoa)

در این رده نماتوسیتها در اپیدرم قرار می گیرند در ضمن سلول های جنسی آنها هم منشا اپیدرمی دارند وهمیشه به خارج آزاد می شوند. اعضای این رده مرجان هایی کوچک و معمولی هستند وتنها نوع آب شیرین زی مرجانیان در این ره قرار دارد. مزوگله افراد این رده فاقد سلول می باشند.

معروف ترین جنسهای این رده هیدر(hydra)،ابلیا (obelia) وفیزالیا(physalia) می باشد. هیدر ساکن آبهای شیرین می باشد. از طریق صفحه پایه خود به گیاهان غوطه ور در جویبارهاو برکه ها متصل می شود. بدن آن استوانه ای شکل می باشد. و اشکال بزرگ تر آن در حدود ۶ میلی مترطول دارند. انتهای پایینی بدن هیدر باریک تر بوده و تعدادی شاخک دهانی می باشد. هیدریک یک جانور آرام و ساکن می باشد ولی موقع لزوم به طرق مختلف جابجا می شود. این طرق شامل حرکات آمیبی شکل صفحه پایه ای و یا حتی لوله کردن و باز کردن خود جانور می باشد.

.۲-۶-۲ رده اسکیفوزوآ scyphozoa

در این رده فرم مدوز فرم بارز و غالب زندگی به حساب می آید در آنها سلول های جنسی از گاسترودرم منشا می گیرند و به حفره عروقی_معدی می ریزند .نماتوسیتها هم درگاسترودرم و هم در اپیدرم قرار دارند مزوگله در آنها واجد سلول های مزانشیمی آمیبی شکل می باشند که از اپیدرم منشا گرفته اند اعضای این رده همگی دریازی هستند و به نام ژله ماهی های حقیقی شناخته می شوند. به لحاظ تولید مثلی اعضای این رده جدا جنس می باشند ولی دو پایه جنسی از نظر ظاهر کاملا شبیه به هم هستند. معروف ترین جنس این رده عروس دریایی(aurellia) می باشد. در عروس دریایی هشت غده جنسی در کف جیب های معدی قرار دارد اسپرم ها از طریق دهان والد نر آزاد می شوند، و تخمک های موجود در جیب های والد ماده لقاح می یابند.

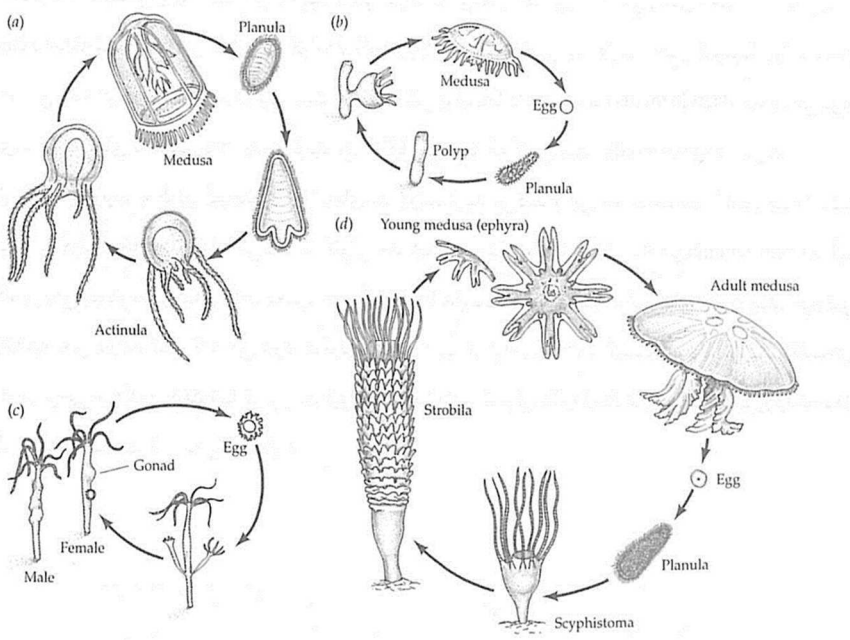
۲-۶-۳رده کیوبوزوآ cubozoa

در این رده هم فرم بارز مدوز بوده و فرم پولیپ و ساکن آنها کوچک می باشد. اعضای این رده مکعبی شکل و کاسه مانند می باشند. و مقطع عرضی آنها بصورت مربعی می باشد که شاخک ها از هرگوشه بدن آنها آویزان می باشد .آنها شناگران فعالی هستند و در آبهای نواحی گرمسیری زندگی می کنند. گامتها در آنها منشا گاسترودرمی دارند و نمونه معروف آنها(chironex) می باشد.

۲-۶-۴ رده آنتوزوآ anthozoa

زندگی به صورت اجتماعی یا انفرادی در اعضای این رده دیده می شود. فرم مدوز هم در این رده مشاهده نمی شود و مهم ترین ریخت در این رده حالت پولیپ می باشد. هم نماتوسیتها و هم سلول های جنسی از گاسترودرم منشا می گیرند. حفره عروقی-معدی آنها با پرده هایی دیواره بندی می شود. آنها از نظر بیرونی تقارن شعاعی و از لحاظ داخلی تقارن دو شعاعی دارند. سلول های جنسی از مرحله پولیپ آنها آزاد می شود و پس از لقاح

لاروپلانو ایجاد شده که این لارو در نهایت یک پولیپ جنسی بالغ را می سازد. شقایق های دریایی مرجان های آهکی و بادبزن های دریایی اعضای آن را تشکیل می دهند که ساکن دریاها و آبهای عمیق می باشند.(شکل ۵-۲).



شکل ۵-۲. چرخه زندگی در چهار رده از مرجانیان

a) کیبو زوا : فرم غالب مدوز بوده و مرحله لاروی پلانولا و اکتینولا

b) آنتو زوا : فرم غالب پولیپ بوده و مرحله لاروی پلانولا و

c) هیدروزوآ : فرم غالب پولیپ .d) اسکیفوزوآ: فرم غالب مدوز و مراحل لاروی پلانولا و اسکیفیستوما و افیرا در آن دیده می شود

۲-۷ تولید مثل جنسی در مرجانها

گناد درمرجانها شامل توده بزرگی از گامتها می باشد که در فضاهای بینابینی انتهای بدن قرار می گیرد. در واقع سلول های حدواسط در برخی جاها جمع می شوند و به عنوان گناد عمل می کنند در تشکیل گنادها سلول های سوماتیکی دیگر شرکت نمی کنند.

در هیدروزآ سلول های جنسی اولیه که منشا اپیدرمی دارند در بین سلول های اپی تلیالی اکتودرم جمع می شوند. اما در اسکیفوز آ ، کیوبوز آ و آنتوزوآ که گامتها منشا گاسترو در می دارند ، بالطبع در گاستروم ایجاد می شوند. هیدروزوآ مستقیما گامتهای خود را به خارج رها می کنند.در حالیکه سه رده دیگر گامتهای خود را در حفره گوارشی رها و سپس از طریق دهان آزاد می کنند.اسپرم در مرجانها دارای یک سرکوچک و یک هسته مخروطی و یا استوانه ای می باشد. قطعه میانی دارای ۲تا۵ میتوکندری و یک جفت سانتریول می باشد تاژک طویل باعث حرکت اسپرم می شود .در بیشتر مرجانها اسپرم فاقد آکروزم می باشد.

به لحاظ مورفولوژیکی در مرجانها ساختارهای متنوع در تخمک ها دیده می شود برخی از آنها سطحی صاف دارند برخی واجد میکروویلی و پوشش ژله ای هستند و برخی مثل شقایق دریایی خارهای سلولی دارند. وبه لحاظ میزان زرده و محل قرار گیری زرده هم در تخمک مرجانها تنوع دیده می شود.

مرجانها در زمان های خاصی از سال تولید مثل می کنند. طول فرایند زادآوری در آن ها از گونه ای به گونه دیگر متفاوت می باشد. در برخی از هیدروزوآ ها که مرحله زندگی متحرکی ندارند لقاح داخلی بوده و جنین که در تخمدان ماده تکمیل می یابد. و لاروپلانولا(planula) ویا اکتینولا(actinola) آزاد می شود. در برخی از

اعضای سه رده دیگر گامتها پس از آزاد شدن در حفره گاسترومی ها یا حفره عروقی –معدی لقاح می یابند و تخم تا رسیدن به مرحله لاروی در آن حفره رشد و نمو می کند.

به جز موارد فوق می توان عنوان کرد که لقاح در اکثرمرجانیان به صورت خارجی است و در طی گامتریزی بافت گناد پاره شده و گامتها آزاد می شوند.در هیدروزآ گامتها مستقیما درآب ریخته شده اما در سه رده دیگر از طریق دهان به بیرون می ریزند.

۲-۸ تسهیم در مرجانها

در مرجان ها الگوهای تسهیم از نوع کامل و از نوع ناقص دیده می شود. الگوی تسهیم ناقص به صورت تسهیم سطحی می باشد.که در تخم های پر زرده رواج دارد. در هیدروزوآ ها و انتوزوآ ها که تخم پر زرده دارند تسهیم از نوع سطحی یا اپی بلاستیک می باشد.در آنها ابتدا تقسیمات هسته ای صورت می گیرد و بعد مراحلی سلولی شدن هسته های ایجاد شده انجام می پذیرد در نهایت یک لایه منفرد از سلول های اپی تلیای اطراف زرده ایجاد می شود .الگوی تسهیم کامل در مرجانها شامل منظم شعاعی و نامنظم می باشد. در تسهیم کامل منظم شعاعی ردیف منظمی از بلاستورها تامرحله ی ۶۴ سلولی ایجاد می شود این روند را می توان در بیشتر هیدروزوآ های شقایق های دریایی و مرجان های آهکی مشاهده نمود.

در هیدروزوآهایی مثل (Pennaria) تسهیم از نوع نامنظم می باشد. که طی آن بلاستومرهای نامساوی ایجاد می شود. در مرجان ها به صورت کلی پس از فرایند تسهیم می توان دو نوع بلاستولا را مشاهده کرد در برخی از آنها

بلاستولای توخالی و در برخی دیگربلاستولا های توپر ایجاد می شود. هر دو شکل بلاستولاها در هیدروزوآ ها،اسکیفوزواها و آنتو زوآها دیده می شود.

در جنین هایی که به صورت سطحی تسهیم را انجام می دهندبلاستوهای سطحی هم شکل می گیرد و حفره در آن ها یک حفره مجازی بوده که از حدفاصل بلاستومل های محیطی با زرده درونی ایجاد می شود.

۲-۹ گاسترولاسیون در مرجانها

در مرجانها الگوهای متعددی از حرکات گاسترولایی دیده می شود این الگوها عبارتند از:

نفوذیک قطبی سلول ها unipolar ingression

نفوذ چند قطبی سلول ها multi polar ingression

درون خزیدگی invagination

دولایه ای یا تورق delamination

و یا ترکیبی از حرکات فوق .(شکل ۶-۲)

حرکات دو لایه ای شدن خاص مرجانیان می باشد دولایه ای شدن می تواند اولیه یا ثانویه باشد. درنوع اولیه بلاستومرها تقسیم شعاعی انجام می دهند یک سلول در آکتورم باقی می ماند وسلول دیگری سمت داخل حرکت می کند این حرکت مختص مرجانیان با بلاستولای توخالی می باشد.

تورق ثانویه در بلاستولاهای توپر دیده می شود در طی آن بایک بازآرایی بافتی اکتودرم و اندودرم از هم جدا می شوند.

در برخی از هیدروز آ گسترولاسیون از طریق حرکات رو خزیدگی صورت می گیرد در طی آن سلول های راسی به سمت پایین حرکت کرده واطراف جنین را می پوشانند و در نهایت اکتودرم را می رساند.

در اسکیفوزآ که تخمک کوچک دارند گاسترولاسیون از طریق نفوذ یک قطبی سلول هال صورت می گیردو آنهایی که تخمک متوسط دارند حرکات گاسترولایی درون خزیدگی دارند.

آنتوزوآحرکات درون رفتگی و نفوذ سلولی رایج می باشد حاصل عمل گاسترولاسیون یک لارو دو لایه ای به نام پلانولا می باشد. که لاروی استوانه ای شکل و مدتی شنا کرده به تدریج طویل شده و تمایز سلولی در آن رخ می دهد.

۲-۱۰زندگی لاروی مرجانیان

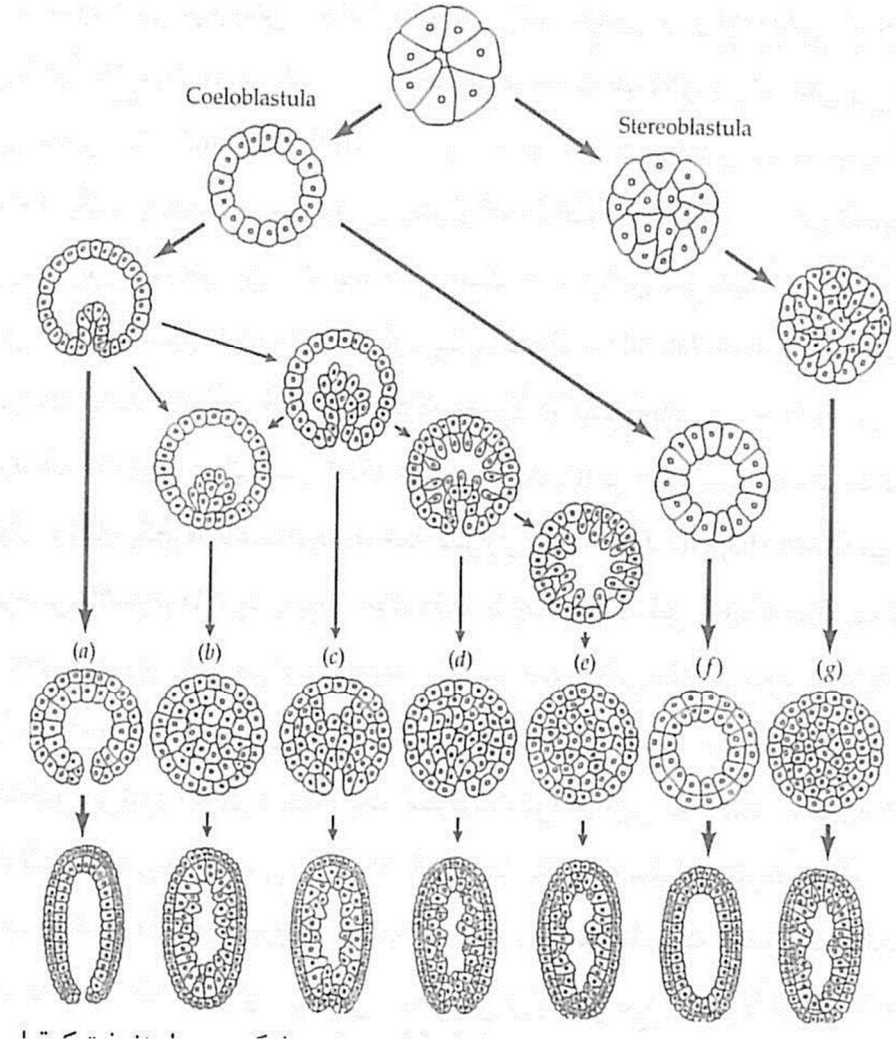
لاروهای تیپیک .در مرجانیان شامل لارو پلانولا واکتینولا میباشد لارو پلانولا استوانه ای شکل می باشد،مژه دار بوده و تقارن شعاعی دارد. به صورت پلانکتون خوار (planktotrophic) یا زرده خوار (lecithotrophic) دیده می شود.نوع پلانکتون خوار از پلانکتون های موجود در آب تغذیه می کند . ولی لارو زرده خوار تغذیه نمی کند و نیاز خود را از ذخایر غذایی موجود در زرده خود تامین می کند.لاروهیدروزوآ از نوع زرده خوار می باشد پس بنابراین فاقد دهان هستند در برخی از هیدروزوآ لارو پلانولا به اکتینولا تغییر شکل می دهد.اکتینولا یک هیدر چاق و تپل می باشد و گلابی شکل است. بدن این لارو هم مژه دار بوده و در ضمن دارای ۸ شاخک دهانی می باشد. که درنهایت از طریق صفحه پایه ای خود به زمین متصل می شود.

کیوبوزوا و اسکیفوزوآ دارای لارو پلانولای کوچکی می باشند که بدن آنها واجد مژه های همسانی می باشند.و توسط انتهای قدامی که به سمت جلو کشیده می شود شنا می کنند آنها فاقد دهان می باشند پس تغذیه نمی کنند.در هنگام دگردیسی به نوعی لارو به نام اسکیفی ستوما (scyphistoma) تبدیل می شوند.اسکیفیستوما می تواند با جوانه زدن افزایش پیدا کند.بسیاری از آنتوزوآها لارو پلانوی پلانکتون خوار تولید می کنند.

۲-۱۱ دگردیسی در مرجانیان

لاروهای پلانولا آزادانه شنا می کنند موقعی که به زمان دگردیسی نزدیک می شوند میزان فعالیت شنا در آنها کاهش می یابد و به فرم خزنده در می آیند . در بستر دریا می خزند تا یک محیط مناسب را انتخاب نمایند و مستقرشوند. گفته شده که لارو ها پیام های محیطی را دریافت می کنند و براساس آن مستقر می شوند.اگر پیام مناسب جهت یک بستر مناسب را دریافت نکنند بدون طی دگردیسی میمیرند.

لارو در اثر درگردیسی به فرم پولیپ تبدیل می شود در طی آن صفحه ی مقابل دهانی برپایه ی پولیپ و صفحه دهانی به سر و شاخک های دهانی تغییر شکل می دهند. برخی از سلول ها از بین رفته و برخی هم متمایز می شوند.برای آنکه لارو به بستر محکم متصل شود ترشحات غده ای نماتوسیتها لازم هستند. آنها بایک سری تغییرات حاصله یک پولیپ نابالغ راایجاد می کنند.در نهایت با تشکیل شاخک های کوتاه دهانی پولیپ اولیه بوجود می آید. بعد از آن پولیپ وارد فاز کلونی می شود. ساقه های آن وسیع شده و به طریق غیرجنسی و جوانه زن پولیپ های دیگر را تشکیل می دهند که همگی متصل به هم باقی می مانند.



شکل۶-۲ . انواع حرکات گاسترولایی در مرجانیان. a) حرکت تورفتگی .b) نفوذ یک قطبی . c) تورفتگی به همراه نفوذ یک قطبی . d) تورفتگی به همراه نفوذ چند قطبی. e) نفوذی چند قطبی . f) دولایه ای شدن در جنین هایی با بلاستولای توخالی یا سلوبلاستولا. g) دولایه ای شدن در جنینهایی با بلاستولای توپر یا استروبلاستولا. (منبع شماره ۳ ص۹۶).

دگردیسی لارو اسکیفوزوآ شبیه به دگردیسی لارو هیدروزوآ می باشد درآن ها حفره گوارشی و تیغه تشکیل می شود و به تدریج نوعی لارو به نام اسکیفی ستوما ایجاد می شود که واحد حفره گوارشی ۴ تیغه می باشند.

در آنتوزوآ لاروها به تدریج به سمت پولیپ شدن حرکت می کنند و عمل دگردیسی در آن ها قبل از مستقر شدن آغاز می شود و دگردیسی آنها شبیه به دگردیسی اسکیفوزوآهامی باشد.

۲-۱۲ تولید مثل غیر جنسی در مرجانیان

تولید مثل غیر جنسی به میزان زیاد و رایج در مرجانها دیده میشود. یکی از روشهای تولید مثل غیر جنسی روش جوانه زدن می باشد در بین رده هیدروزوآ جوانه زدن هم در بین پولیپ ها و هم در بین مدوزهادیده می شود و به لحاظ ژنتیکی تمام جوانه ها مشابه والدین خود می باشند. در هیدر آب شیرین جوانه به صورت یک برآمدگی ساده از دیواره ی بدن والد نمود پیدا می کند و به سرعت طویل می شود در بخش انتهای آن دهان و شاخکهای دهانی تشکیل می شوند معمولا جوانه در ناحیه ای واقع می شود که انتهای بخش گوارشی و بالای صفحه پایه ای والد محسوب می گردد. اگر هیدر به صورت مناسب تغذیه نماید طی هر ۳تا۴ روز جوانه در آن ایجاد می شود و ممکن است در یک زمان از ناحیه ویژه جوانه چند جوانه شکل بگیرد.

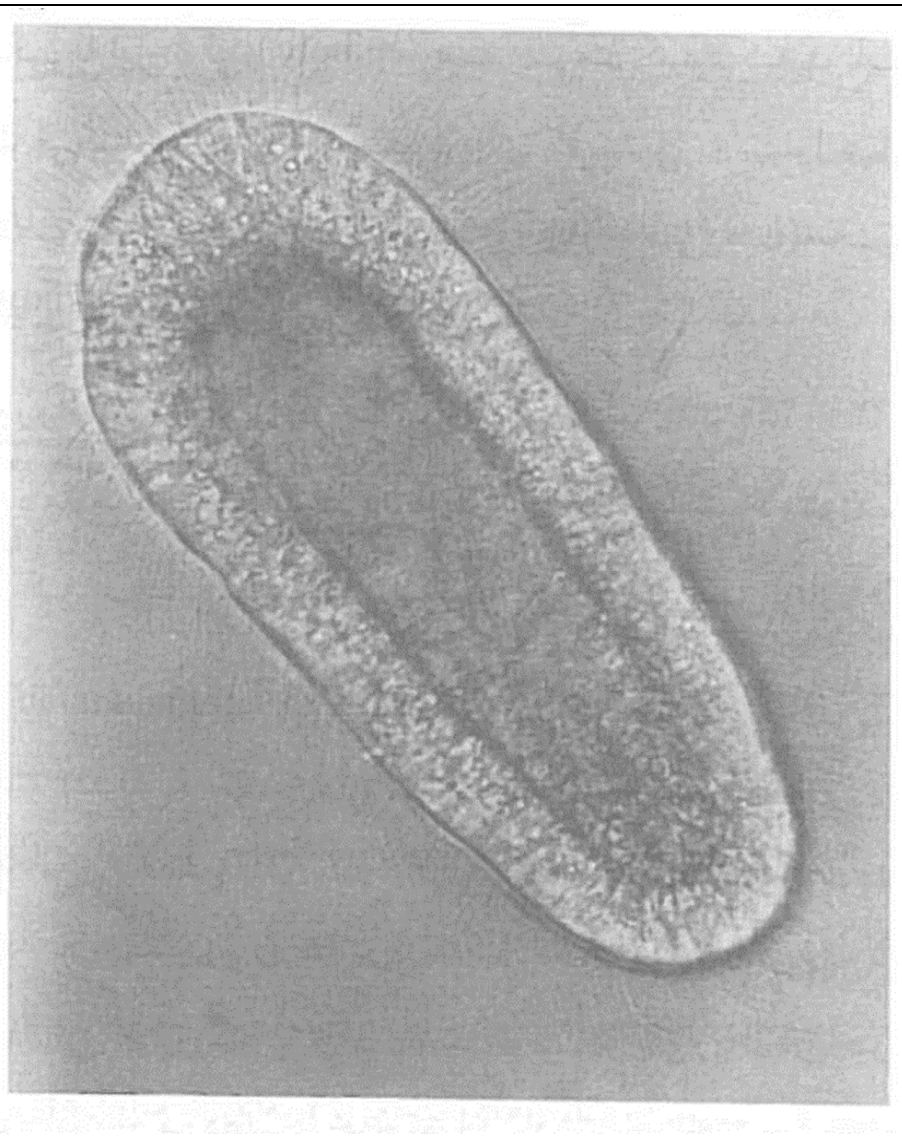
علاوه بر جوانه زدن که مهم ترین روش تولید مثل غیر جنسی در هیدروزوآ به شمار می آید روش های دیگری مثل شکافت عرضی ، شکافت طولی وتشکیل فراسچول (frastules) در آن ها دیده می شود،که از اهمیت کمتری برخوردار هستند.

فراسچول جوانه هایی هستند که فاقد مژه می باشند در بستر دریا می خزند مستقر شده وکلنی تشکیل می دهند.

در اسکیفوزوآ جوانه زدن دیده می شود لارو این رده که اسکیفی ستوما نام دارد می تواند جوانه تولید کند. اسکیفی ستوما در زمان معینی از سال با توجه به محیط ،نور دچار فرایند استروبیلاسیون (strobilization) می شود که در طی آن شکافهای عرضی در لارو پدید می آید و با ایجاد هر شکافت یک مدوز جوان به نام افیرا (ephyra) پدید می آید. اسکیفی ستوما می تواند ۱۳ تا ۱۵ افیرا را در یک زمان تولید نماید . آنها به صورت تک تک از انتهای لارو جدا شده و پراکنده می شوند . افیرا جوان به شکل نعلبکی با حاشیه های زنگوله مانند و با شکافهای عمیق می باشند در نهایت رشد کرده و یک مدوز بالغ را ایجاد میکند.

تولید مثل غیر جنسی در بیشتر آنتوزوآ شامل تقسیم دو تایی ، جوانه زدن و بریده شدن بخشهایی از پا (pedal laceration) می باشد در شقایقهای دریایی شکافتهای عرضی و طولی دیده می شوند.

بریده شدن بخشی از پا شکل رایج تکثیر در بسیاری از شقایقهای دریایی می باشد. طی آن بخشهایی از صفحه قاعده ای به قسمتهایی تقسیم می شود و با جابه جایی جانور آزاد می شوند و هر یک می توانند شقایقهای دریایی جدیدی را ایجاد می نمایند.



شکل ۷-۲ . لارو پلانولا در مرجانیان (مبع شماره ۳ ص۹۸)

فصل سوم

کرمهای پهن و نماتدا

۳ کرم های پهن Platyhelminthes

اعضای این شاخه با داشتن سه لایه زاینده رویانی مثل اکتودرم ، مزودرم و اندودرم که در مراحل اولیه رشد و نمو جنینی به وجود می آیند شناخته میشوند و براساس همین سه لایه زایش به آنها لقب سه لایه ای ها یا تریپلوبلاستیک داده شده است در این جانوران لایه سوم که مزودرم می باشد نسبت به شاخه های قبلی اضافه شده است واین لایه امکان بزرگ شدن و پیچیدگی بیشتر را به آنها عطا کرده است. در این جانوران لایه اپیدرمی هم به خوبی سازمان دهی پیدا کرده اند و سیستم عصبی درآنها به وجود امده است .لایه مزودرمی در این جانوران باعث پدید آمدن لایه های عضلانی حلقوی، پارانشیم وسلول های دفعی ساده می شود. حفره سلومی در این شاخه جانوری وجود ندارد.

اعضای این شاخه دارای تقارن دوطرفه میباشند. همه آنها به لحاظ پهن بودن شبیه هم می باشند. حفره لوله گوارش مانند یک کیسه مفروش با اندودرم میباشد. منفذ خروجی این حفره که همان بلاستوپور می باشد، عملا به عنوا ن مخرج عمل میکند .البته در برخی از اعضای این شاخه مثل توربلاریا ها حفره گوارش تمایز یافته دیده نمیشود. و برخی مثل کرم های نواری فاقد دستگا ه گوارشی هستند. در نتیجه غذای مورد نیاز خودر را از طریق دیواره بدن خود جذب میکنند.

۳-۱ رده بندی کرم های پهن

۳-۱-۱ رده ی کرم های پهن آزاد یا توربلاریا (turbellaria)

اعضای این رده آبزی هستند و اکثر انها آزاد زی می باشند. سطح خارجی بدن آنها معمولا مژه دار میباشند و واجد خورطوم قابل بیرون آمدن و غده های موکوسی فراوان می باشند. نمونه های آزاد زی اغلب شکارچی بوده و از طریق صید طعمه، تغذیه میکنند. اکثرآنها هرمافرودیت می باشد. این گروه شامل پلاناریا ها یا تریکلاد ها (tericlads) ، پوروسریات ها (proseriates) و پلی کلاد ها (polyclads) باشند. اغلب توربلاریاها مثل پلاناریا گوشت خوار می باشند و از بی مهرگان کوچک تغذیه می کنند. آنها به وسیله ی سلول های حسی خاصی که در منطقه ی سری آنها قرار دارند غذا را جستجو می کنند. توربلاریاها اندام تنفسی ندارند و تبادل گاز از سطح بدن به روش انتشار ساده صورت میگیرد. مواد زائد هم از طریق دیواره بدن دفع میشوند. تنظیم اسمزی و تنظیم آب و یون ها توسط پروتونفرید یها صورت میگیرد. پروتو نفریدیها لوله های طرفی هستند که هر سمت بدن جانور به صورت طولی قرار میگیرند این گونه ها به سلول های متورم و توخالی تبدیل می شوند که سلول های شعله (Flame cells) نام دارند سلول های شعله ای هسته دار،درشت و تاژک دار میباشند و با حرکات تاژک خود آب را به جریان می اندازند.

۳-۱-۲رده بادکشداران (termatoda)

همه اعضای این رده دارای زندگی انگلی می باشند در بدن آنها ساختمانهایی وجود دارد که از آن برای اتصال به بدن میزبان استفاده میکنند این ساختمان ها شامل دیسک چسباننده عقبی اپیستوهاپتور (opisthaptor) و باد

کش (sucker) می با شند دارای چرخه زندگی پیچیده میباشند و انواع تولید مثل جنسی و غیر جنسی در آنها دیده میشود بر اساس ساختمان های اتصالی به بدن میزبان سه زیر رده را میتوان در این رده معرفی نمود .

الف – زیر رده ی اسپیدو گاستره ا aspidogastrea

اعضای این زیر رده انگل داخلی نرم تنان هستند و فقط دارای اپوپیستوها پتر می باشد در چرخه زندگی آنها یک میزبان نرم تن دیده می شود .

ب – زیر رده یک میزبانه ها monogenea

این جانوران انگل خارجی ماهی های آب شیرین و دریا ها میباشند اندام چسباننده آنها شامل یک اوپیستوهاپتور وتعدادی بادکش جلویی می باشند .آنها با چسبیدن به رشته های آبششی از سلول های پوششی موکوس و خون ماهی ها تغذیه میکنند .آنها در چرخه زندگی خود یک بار در میزبان ، تولید نسل دارند. تخم های آنها دارای یک یا چند رشته چسبناک میباشند. که با کمک آنها به رشته ها ی آبششی ماهیان متصبل میشوند و سرانجام لارو مژه داری به نام اونکومیراسیدیوم (oncomiracidium) تبدیل می شوند.

ج – زیر رده دو میزبانه ها (digenea)

همه آنها انگل بوده و مسئول مرگ انسانها و احشام میباشند. دارای چرخه زندگی پیچیده شامل بادکش های دهانی و بادکش عقبی یا شکمی میباشند. به بادکش شکمی آنها استابولوم(acetabulum) گفته میشود .انواع بالغ آنها در دستگاه گوارش کبد صفرا و کلیه ها و مثانه های مهره داران زندگی میکنند.

۳-۱-۳ رده کرمهای نواری (cestoidean)

همه اعضای این رده دارای زندگی انگلی میباشند عدم وجود دستگاه گوارشی از ویژگیهای مهم این رده محسوب میشود در این رده دو زیر رده وجود دارد که شامل نواریان تک پاره و نواریان حقیقی هستند . کرمهای نواری حقیقی بدنی چند قسمتی دارند . بدن آنها شامل سر، گردن و تنه میباشد تنه از تعداد زیادی پروگلوتید (proglottid) تشکیل شده است . به هر بند بدن یک پروگلوتید میگویند . در هر پروگلوتید سیستم های تناسلی نر و ماده وجود دارد. در ناحیه تنه سه نوع پروگلوتید دیده میشود . پروگلوتیدهای نزدیک به گردن نابالغ میباشند و در آنها اثری از سیستمهای تناسلی دیده نمیشود . بعد از آن پروگلوتیدهای بالغ قرار دارند . در آنها ابتدا سیستمهای تناسلی نر و سپس سیستمهای تناسلی ماده ظاهر میشود.بندهای انتهایی به پروگلوتیدهای رسیده معروف هستند چرا که بعد از لقاح و ایجاد تخمها سیستمهای تناسلی به تدریج محو میشوند و کل فضای پروگلوتید را رحمهای پر شده از تخمهای بارور اشغال میکند که پس از پاره شدن پروگلوتید تخمها آزاد میشوند.

۳-۲ تولید مثل جنسی در کرم های پهن

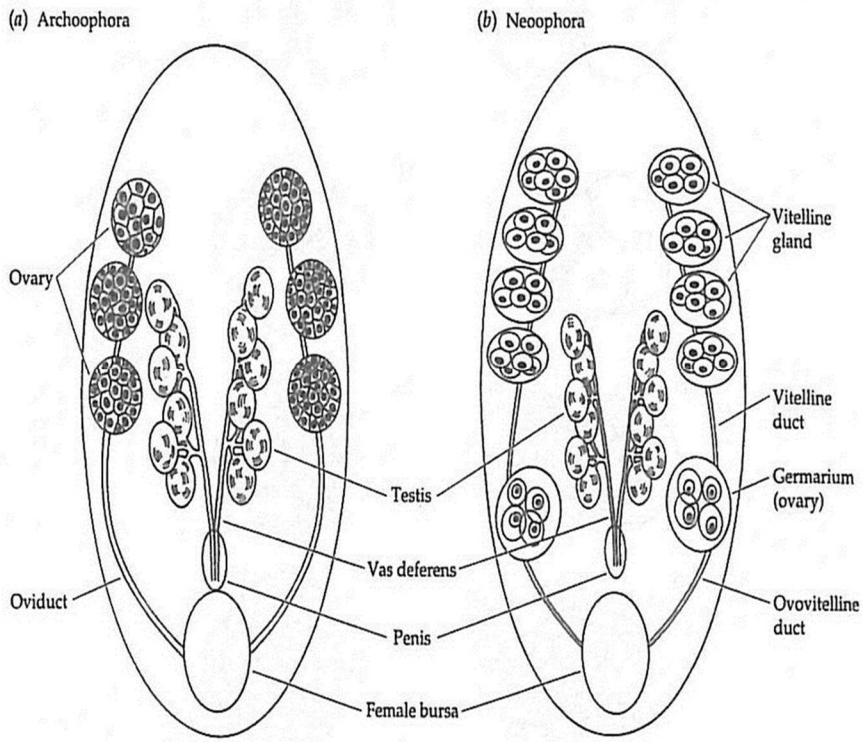
همه افراد شاخه ی کرم های پهن هرمافرودیت می باشند و بیشترآنها دارای توان تولید مثلی نر و ماده به صورت همزمان می باشند. لقاح در آنها داخلی میباشد. لقاح در اکثر موارد به صورت متقابل و توسط فرد دیگر صورت میگیرد .منتهی موارد نادری از خود لقاحی در بین آنها دیده شده است.

بر اساس زرده سازی والگو های زرده گذاری کرمهای پهن دو گروه را تشکیل می دهند:

گروه اول آرکوفورا (archeophora) و گروه دوم نئوفورا (neoaphora) نام دارد. در آرکوفور ها تخمدان یک اندام منفرد میباشد که محصول آن اووسیت هایی بازرده داخلی یا اندولستیال میباشد. توربلارین ها بدون سلوم و پلی کلاد ها در این گروه قرار می گیرند.

در نئوفورا دو اندام تناسلی مجزا وجود دارد یکی از این اندام ها ژرماریوم(germarium) میباشد که اووسیت های بدون زرده را تولید میکند. و اندام دیگری غدد زرده ای (Vitelline glands) میباشند که زرده را تولید میکنند. این غدد در نزدیکی لوله گوارشی قرار میگیرند .جنین در همه ی کرم های پهن در نوعی کپسول رشد می کند. در نئوفورا جنین به همراه ترکیبات زرده ای درونی این کپسول رشد میکند به طوری که گمان می شود جنین در بین توده های تراکم زرده ای مدفون شده است .(شکل ۱-۳)

اسپرم ها در فولیکولی ها بیضه ساخته شده از آنجا وارد مجرای اسپرمی میشوند و سپس به سمت وزیکول حرکت کرده در آنجا ذخیره میشوند و در موقع جفت گیری از طریق آلت تناسلی نر خارج میشود. در اکثر کرم های پهن اسپرم ریزی زیر پوستی دیده میشود طی آن اسپرم ها به زیر پوست کرم مقابل تزریق میشود. در آنجا اسپرم ها به صورت سرگردان قرار میگیرند تا این که با مجرای تخمک برخورد کنند



شکل ۱-۳ . طرح شماتیک از دستگاه تناسلی در کرمهای پهن . a) طرح آرکوفورا : در این طرح تخمدانها اندامهای منفردی هستند که تخمکهایی با زرده داخلی تولید میکنند در واقع الگوی آندولسیتال دارند.

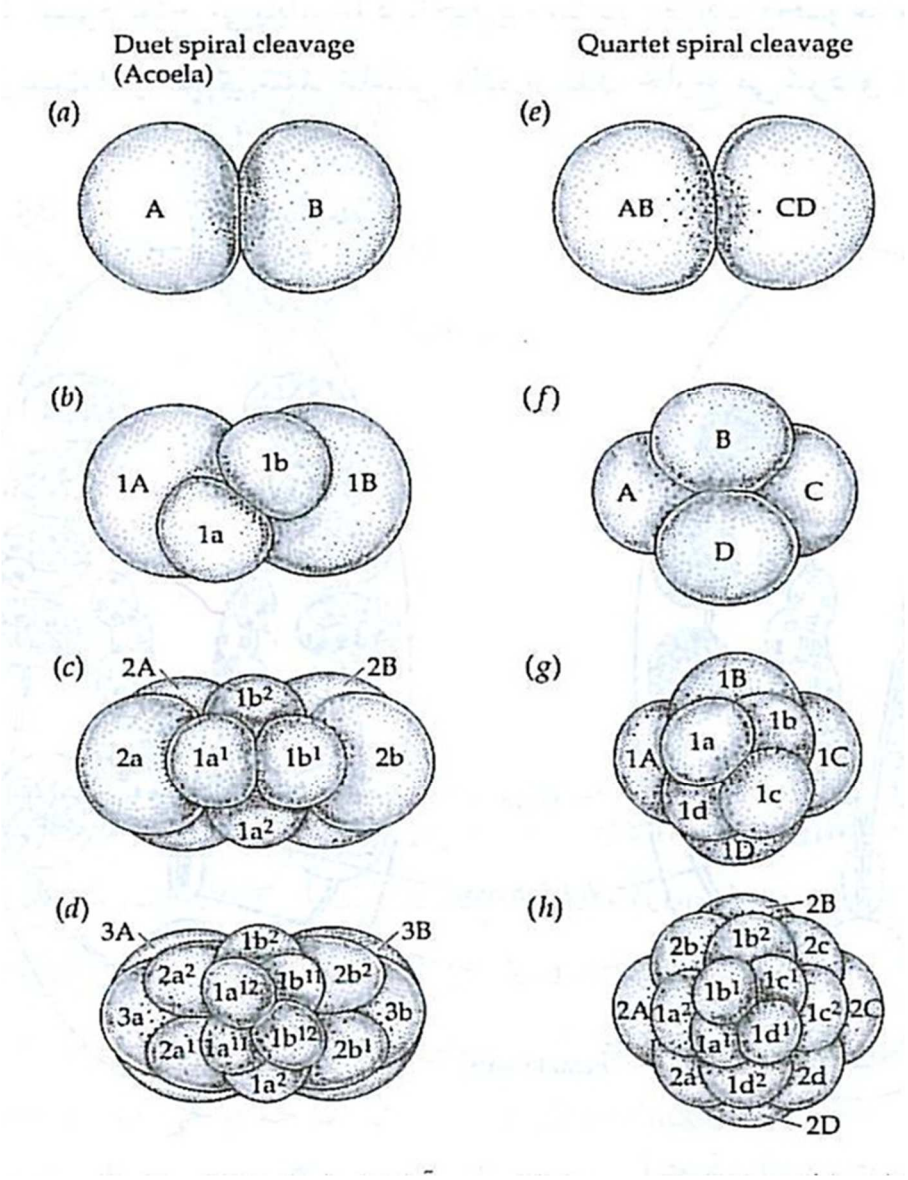
b) طرح نئوفورا : در دستگاه تناسلی ماده تخمدانها به همراه غدد ویتلین دیده میشود در تخمدانها تخمک تولید شده و در غدد ویتلین ترکیبات زرده ای تولید میشود سپس سلواهای زرده به همراه تخمک گرد هم می آیند و مجموعه آنها در یک کپسول قرار میگیرند که به این الگو اکتولسیتال گفته میشود . (منبع شماره ۳ ص۱۶۹)

۳-۳ مراحل رشد ونمو جنینی در کرمهای پهن

تسهیم در اغلب کرم های پهن از نوع کامل مارپیچی می باشد.در گروه های آرکوفور شامل پلی کلادها و آسلها که تسهیم آنها مارپیچی و کامل می باشد دودمانهای سلولی در تعیین سرنوشت سلولها دخالت دارد. در این گروه

ما بعد از تسهیم دوم شاهد ۲ الگوی تسهیمی می باشیم.الگوی اول که الگوی ۴ تایی یا کوارتر نامیده می شود در پلی کلادها دیده می شود در آنها ۴ ماکرومر در تشکیل سلولهای آینده نقش دارند.

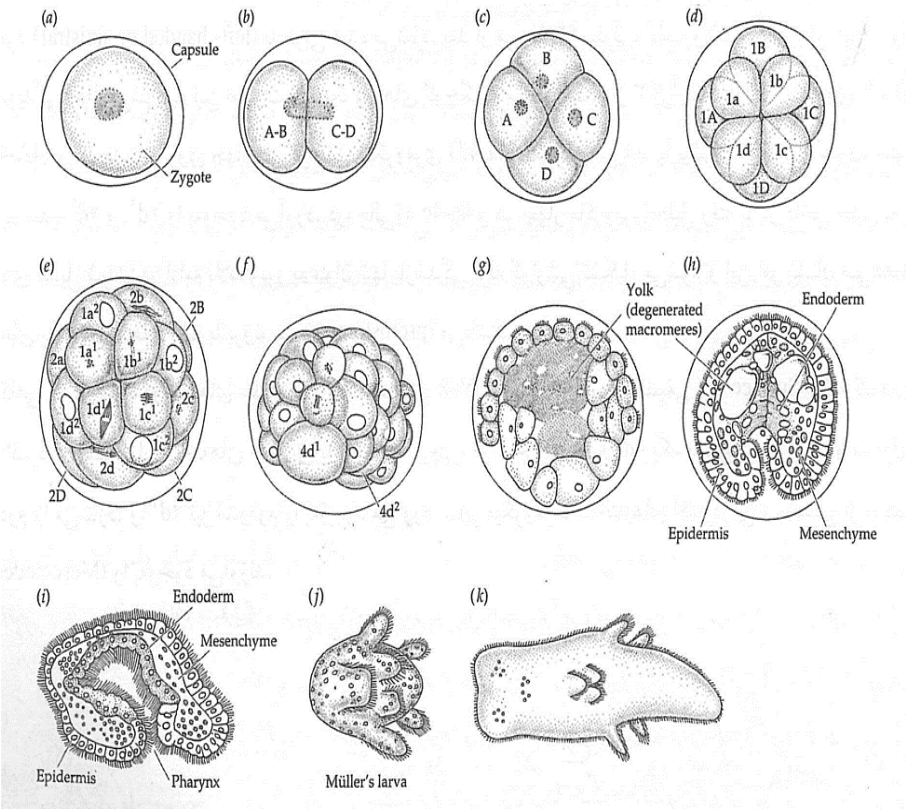
الگوی دوم را می توان در کرم های آسل مشاهده کرد. الگوی دوتایی یا دوئت(duet) می باشد در آنها طی مرحله ۴ سلولی یک جفت بلاستومر کوچک در بالا ۲ماکرومر ایجاد می شود و ترتیب قرار گیری آنها بصورت ضربدری می باشد و این حالت تا پایان تسهیمات ادامه می یابد در نمونه های آرکوفورا گاسترولاسیون به روش اپی بولیک یا روخزیدگی صورت می گیرد اما بررسی روی تسهیم تخم های گروه نئوفورا بسیار مشکل می باشد چرا که آنها واجد تخم های خارج زرده ای یا اکتولسیتال می باشند. در آنها در هر کپسول یک تخم لقاح یافته در بین توده ای از سلول های زرده ای وجود دارد به همین جهت با روش های غیر مستقیم مراحل اولیه رشد و نمو در آنها بررسی شده و اطلاعات در مورد آنها کم می باشد عنوان شده است که در بین راسته های نئوفوراهم ۲ الگوی دوتایی و چهارتایی نیز وجود دارد(شکل ۲-۳).در ادامه مطالب جهت روشن شدن روشهای رشد ونمو جنینی با الگوهای تکوینی آندولسیتال و اکتولسیتال از هرمورد یکی را به عنوان مثال بیان می کنیم



شکل ۲-۳ طرح تسهیم دوتایی و چهارتایی در کرمهای آرکوفورا (منبع شماره ۳ص ۱۷۰).

۳-۳-۱ بررسی رشد ونمو جنینی در گونه **Hoploplana inquiline** به عنوان الگوی اندولسیتال

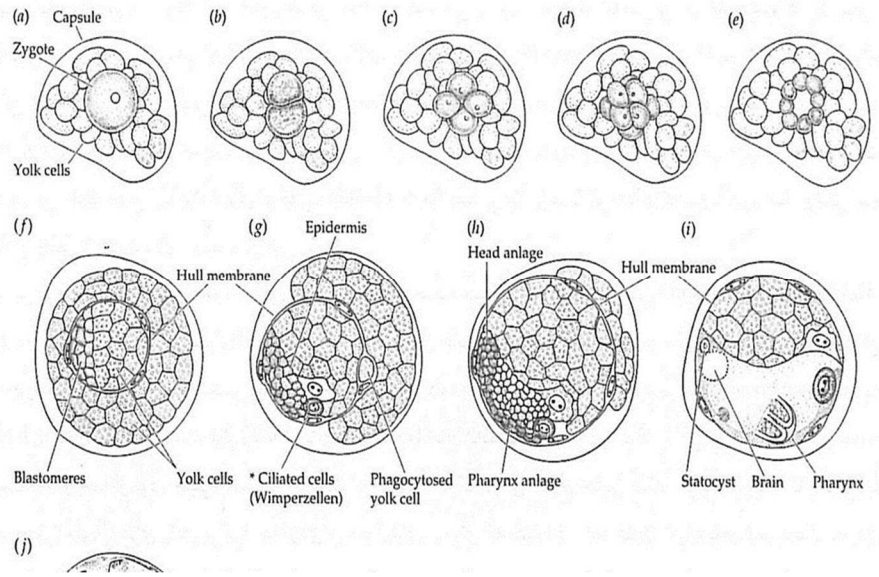
این کرم در مقایسه با سایر توربلارین ها دارای سرعت بالایی از تکوین میباشد و به صورت همسفره در حفره جبه حلزونهای دریایی زندگی میکند . تسهیم اول آن مساوی و کامل میباشد در نتیجه از سلول تخم بلاستومرهای AB و CD پدید می آید در اثر تسهیم بعدی که نامساوی میباشد چهار بلاستومر C،B،A و D پدید می آید تا مرحله هشت سلولی تسهیمات نامساوی صورت میگیرد در نتیجه ما شاهد بوجود آمدن میکرومرهای a،b،cو d خواهیم بود میتوان گفت که از بلاستومرهای یاد شده به ترتیب ۴ ماکرومر 1A-1D و ۴ میکرومر1a-1d پدید می آید. بلاستومرها به حالت مارپیچی قرار میگیرند میکرومرهای گروهd از بقیه بزرگتر خواهد بود موقعی که ۶۴ سلول ایجاد شد گاسترولاسیون صورت میگیرد این فرایند با روش روخزیدگی انجام میشود وطی آن میکرومرها بر روی ۴ ماکرومر4A-4D وهمچنین میکرومرهای 4a-4d گسترش میابند . با ادامه گاسترولاسیون سلول 4d به ترتیب دو میکرمر را پدید می آورد که از آنها در نهایت بخشهای مزودرمی و آندودرمی تشکیل میشوند. میکرمرهای سطحی در ایجاد بخشهای مرتبط با اکتودرم وارد عمل میشوند. بعد از گاسترولاسیون لارو مولر ایجاد میشود. این لارو مژه دار بوده و دارای ۸ لوب میباشد در اثر رشد ونمو این لارو پهن و طویل میشود در ضمن لوبهای دوره لاروی آنهم ناپدید میشود (شکل۳-۳)



شکل ۳-۳. رشد ونمو جنینی در گونه Hoploplana نمونه ای جهت بررسی تکوین آندولسیتال a) تخم لقاح یافته. b) مرحله دوسلولی. c) چهارسلولی. d) هشت سلولی. e) شانزده سلولی g) گاسترولاسیون به روش روخزیدگی h) برش از یک جنین در مرحله گاسترولایی . i ,j ,k) مراحل بوجود آمدن لارو مولر(منبع شماره ۳ ص ۱۷۱).

۳-۳-۲بررسی رشد نمو جنین درگونه **Monocelis fusca** به عنوان الگوی تکوین اکتولسیتال

این کرم از دسته نئوفورا میباشد این موجود تخم کپسول دار تولید میکند که در هر کپسول یک تخم لقاح یافته در میان سلولهای زرده دار قرار میگیرد همین احاطه شدن تخم با سلولهای زرده دار بررسی آن را با مشکل مواجه میکند . با روشهای بررسی غیر مستقیم مشخص شده که اولین تسهیم در آنها کامل و تاحدی نامساوی میباشد در نتیجه بلاستومرهای ABوCD تشکیل میشود در اثر تسهیم بعدی بلاستومرهای A،B،Cو D ایجاد میشوند. تسهیم سوم نامساوی بوده در نهایت ماکرومرهای 1A-1D و میکرمرهای 1a-1d حاصل میشوند . موقعی که جنین دارای ۲۴ سلول میباشد شبیه به توده سلولی نسبتا فشرده با یک حفره مرکزی کوچک میشود به این حفره کوچک بلاستولا میگویند . بعد از این مرحله بلاستولا پهن میشود و سلولهایی که در آینده پیش ساز مزانشیمی میشوند به داخل فرو میروند در قسمت سطحی هم حدود ۸ سلول به روش روخزیدگی در اطراف سطح شکمی جنین گسترش مییابند به صورت یک غشای نازک در می آیند این غشا در آینده آنقدر گسترش میابد که تمام سلولهای زرده ای را در بر میگیرد در مرحله بعد اپیدرم جنینی این بخشها را پوشش میدهد و سلولهای زرده ای در داخل لوله گوارش جنینی قرار میگیرد . در لوله گوارشی جنین این سلولها شکسته میشوند و مواد لازم جهت رشد ونمو جنینی رافراهم میکنند(شکل۴-۳)



شکل ۴-۳ .رشد ونمو جنینی در گونه Monocelis مثالی از الگوی نکوینی اکتولسیتال در کرمهای پهن

a) تخم لقاح یافته در انبوهی از سلولهای زرده دار را نشان میدهد

b) وc)و d) به ترتیب مراحل دو ،چار و هشت سلولی را نشان میدهد

e) مرحله بلاستولایی رانشان میدهد که در آن حفره بلاستولایی دیده میشود

f,gh) به ترتیب مراحل اولیه ،میانی و انتهای گاسترولاسیون رانشان میدهد به تشکیل غشائ نازک توجه کنید چرا که این غشا در آینده سلولهای زرده دار را در بر میگیرد

i) مراحل پایانی تکوین وتشکیل لارو (منبع شماره ۳ ص ۱۷۷)

۳-۴بررسی چرخه های زندگی در رده های انگلی کرم های پهن

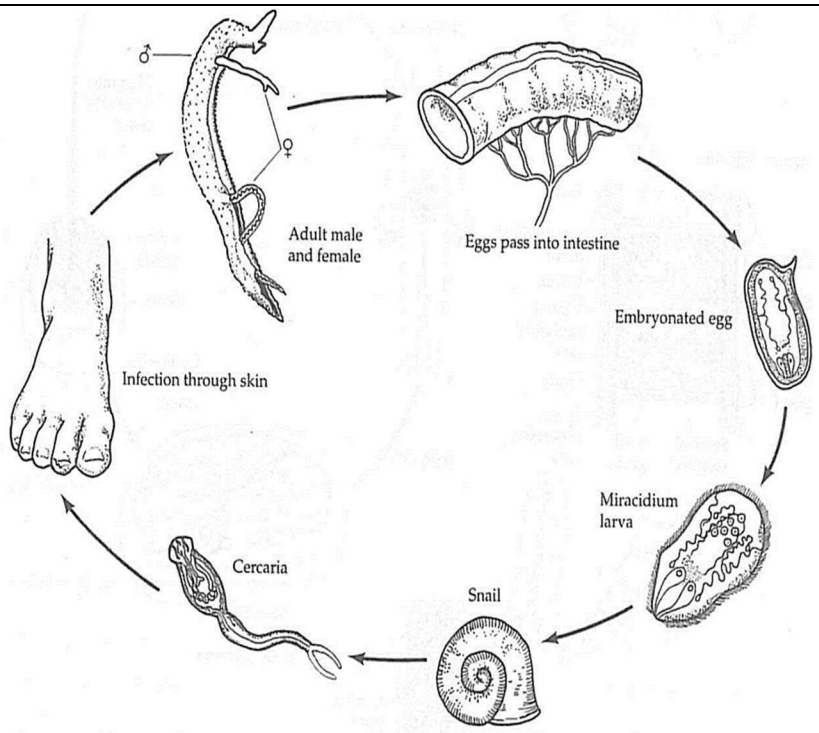
همانطور که قبلاً بیان شد رده های ترماتودا(termatoda) و نواریان(cestoda) جزء رده های انگلی کرم های پهن محسوب می شوند تولید مثل جنسی در بین آنها اصلی ترین روش تکثیر به حساب می آید.

در برخی از آنها در طی دوران لاروی تولید مثل غیر جنسی هم دیده می شود آنها لقاح داخلی دارند و جفت گیری واقعی در آنها دیده می شود. این گروه های انگلی از دسته نئوفورا می باشد و رشد و نمو تخم آنها درون کپسول احاطه کننده تخم و ترکیبات زرده ای می باشد در ادامه به چرخه زندگی ۲ گونه از آنها شامل شیستوزوما مانسونای(Shistosoma monsoni) از رده ترماتودا و تنیا ساژنیاتا(Taenia saginatus) از رده نواریان می پردازیم.

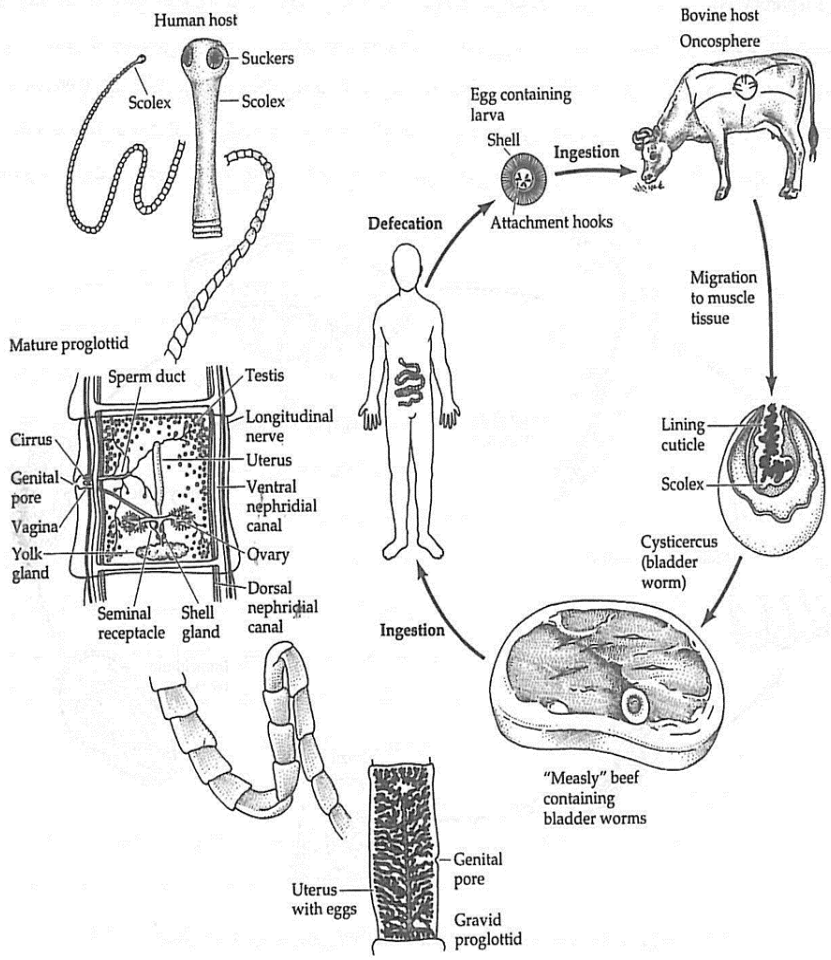
شیستوزوما برای تکمیل چرخه زندگی خود نیاز به دو میزبان دارند. یکی نرم تنی به نام حلزون و دیگری انسان می باشد. کرم بالغ در سیاهرگ های روده یا مثانه زندگی می کند. کپسول حاوی تخم آنها از طریق خون که داخل روده رفته از آنجا همراه با مدفوع خارج می شود. در محیط های آبی از تخم لاروی به نام میراسیدیوم(miracidium) خارج می شود این لارو وارد بدن حلزون می شود. درون بدن حلزون به شکل اسپوروسیت(sporocyts) در می آیند. در این مرحله می توانندبه طریق غیر جنسی افزایش پیدا کنند بعد از اینکه تغییر شکل دادند به صورت لارو سرکاریا (cercaria)در آمده و بدن حلزون را ترک می کنند این لارو دارای بادکش بوده و توانایی شنا کردن دارد و می تواند از طریق پوست به داخل بدن انسان نفوذ کند. در طی این

مرحله دم خود را از دست می دهداز طریق جریان گردش خون به روده و کبد و نهایتاً به روده یا مثانه رفته و در آنجا به فرم بالغ تبدیل می شود.(شکل ۵-۳)

تنیا یک کرم نواری می باشد که انگل انسان است میزبان حد واسط آن گاو می باشد نوع بالغ آن به دیواره ی روده انسان متصل می شود بدن کرم بالغ دارای ۳ بخش می باشد. بخش اول ناحیه سر می باشد که حاوی اسکولکس (scolex) و مکنده می باشد. بخش دوم گردن و بخش سوم بدن آنها تنه می باشد . تنه از بندهای کوچکی تشکیل شده که به هر بند پروگلوتید گفته می شود. بندهای انتهایی پر از تخم های رسیده می باشد آن از انتهای کرم جدا شده و تخمها همراه با مدفوع میزبان به بیرون رها می شود.در محیط علفزار قرار می گیرند اگر گاو علفهای حاوی تخم را بخورد تخم حاوی لارو در دستگاه گوارش آزاد می شوند به این مرحله لاروی به لارو انکوسفر(oncosphere) گفته می شود این لارو با دستگاه گردش خون خود را به ماهیچه گاو رسانده و در آنجا تشکیل کیست می دهد. درون کیست به سیستی سرکوس (cysticercus) تبدیل می شود. در این بین اگر انسان از گوشت آلوده گاو استفاده نماید لارو سیتی سرکوس که واجد اسکولکس می باشد از کیست خارج شده به دیواره روده متصل شده و شروع به تولید پروگلوتیدهای جدید می نمایند.(شکل۶-۳)



شکل۵-۳ . چرخه زندگی در گونه Schistosoma mansoni : مراحل لاروی میراسیدیوم، سرکاریا و ومیزبان حدواسط در آن دیده میشود(منبع شماره ۳ص ۱۷۹)



شکل ۶-۳ . چرخه زندگی Taenia saginatus گونه ای از کرمهای نواری(منبع شماره۳ ص ۱۸۰)

۳-۵ شاخه نماتودا

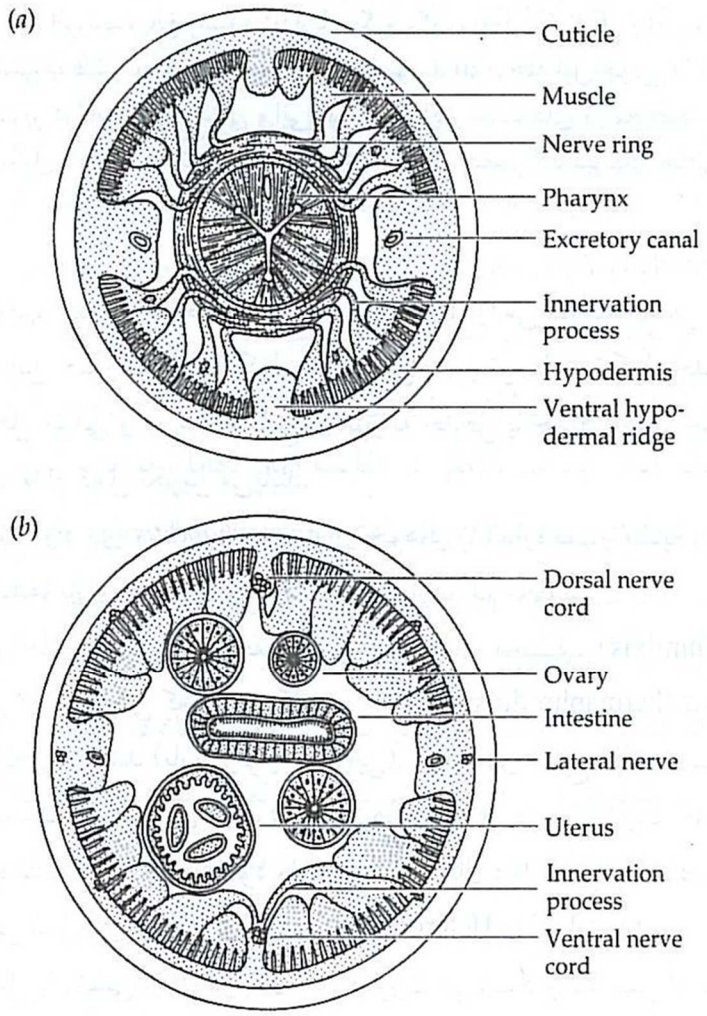
کرمهای گرد ،رشته ای یا لوله ای (nematoda)جز فراوان ترین جانوران روی کره ی زمین می باشند اندازه آنها شامل ابعاد میکروسکوپی تا اندازه هایی حدود چند متر می باشند در این شاخه جانوری اعضای آزاد زی و انگلی

دیده می شود گونه های آزاد زی این شاخه جانوری در زنجیره غذا نقش مهمی دارند آنها معمولا از مواد پوسیده ،باکتریها و دیگر موجودات زنده ریز تغذیه می کنند بسیاری از گونه های انگلی این شاخه باعث آسیب های شدید در گیاهان و جانوران هستند .

۳-۵-۱ویژگی های نماتدا

بدن یک نماتد میله ای مانند و کشیده می باشد دو انتها بدن نوک تیز است .بدن نماتد به وسیله یک کوتیکول کلاژنه خارجی پوشیده می شود به همین دلیل بدن بسیار مقاوم دارند این کوتیکول خارجی ممکن است ،صاف ،خاردار ویا دارای مو های زبر حساسی باشند. این کوتیکول موجب حفظ اسکلت هیدرو استاتیک در انها می شود

بدن نماتدا را می توان به صورت یک لوله پر از مایع در نظر گرفت این حفره پر از مایع یک فشار هیدرو استاتیکی قوی را ایجاد می کند که به سبب آن بدن جانور متورم می شود از طرفی دیگر لایه کوتیکول خارجی بسیار مقارم مانع از ترکیدن حیوان می شود. به این ترتیب به این نوع ساختار، هیدرو اسکلتون (hydroskeleton) گفته می شود اگر کوتیکول دچارآسیب شود حیوان چروکیده می شود ومیمیرد. وعلت اینکه توانایی ترمیم در نماتدا توسعه پیدا نکرده است می تواند همین ویژگی ساختار بد ن آنها باشد.(شکل ۷-۳)



شکل ۷-۳ . برش عرضی از یک کرم لوله ای بالغ

a) ناحیه حلقی و b) ناحیه میانی : به موقعیت کوتیکول ،لوله گوارشی ،اعصاب جانبی و دستگاه تناسلی دقت شود (منبع شماره۳ ص ۱۹۳)

عضلات طولی به عنوان مهمترین وسیله حرکتی جاندار به حساب می آید سلول های تخصصی در ساختار عضلات نماتدا دیده می شود بخش انقباضی عضلات در نزدیک هیپودر میس قرار می گیرد و بخش غیر انقباضی آنها به حفره بدن کشیده می شود.

سیستم گوارشی در آنها کامل می باشد از دهان شروع به حفره دهانی، حلق عضلانی، روده طویل ، یک راست ، روده کوتاه و مخرج می رسد از آن جایی که ممکن است فشار هیدروستاتیک در روند تغذیه جانور اختلال ایجاد نماید لذا حضور حلق و تشکیلات مربوط به آن کمک زیادی به جانور می کند .

تنظیم اسمزی و دفع مواد زاید نیتروژنه نماتد ها توسط یک سلول دفعی منفرد و بزرگ H شکل صورت می گیرد. این سلول H شکل ۲ کانال را تشکیل می دهد که آنها در امتداد بدن کشیده مشده و در مجاورت حلق به بیرون راه می یابند.

سیستم عصبی شامل یک حلقه دور حلقی که مرکب از تعدادی عقده های عصبی می باشد. از این حلقه طناب های عصبی طولی به سمت جلو و عقب بدن امتداد می یابد. در بین راه گاهی توسط رابط هایی با یکدیگر ار تباط برقرار می کنند.

بیشتر نماتد ها دارای دو جنس می باشند و به صورت نر و ماده و یا هرمافرودیت و نر مشاهده می شوند. در آنها جنس نرها از ماده ها کوچکتر می باشند. سیستم تولید مثلی ماده شامل یک جفت تخمدان لوله ای و پیچ خورده می باشد در ادامه تخمدان ها اویداکت، کیسه در یافت کننده ی اسپرم و ناحیه ای اتساعی به نام رحم قرار می گیرد.در رحم یکی شده به واژن و ازآنجا از طریق منفذ جنسی به بیرون راه پیدا می کند.سیستم تناسلی نر یک بیضه ی لوله ای دیده می شود که در ادامه ی آن مجرای اسپرمی و کیسه ی ذخیره ی اسپرمی قرار می گیرد.

مجرای تناسلی نر به انتهای کلوآک راه پیدا می کند. در جنس نر کیسه اسپرمی حاوی سیخکهای خمیده وجود دارد که جنس نر از آنها برای تزریق اسپرم به جنس ماده استفاده می کند . در ضمن این کیسه عضلانی بوده و در دیواره ی کلوآک ایجاد می شود(شکل۸-۳).

۳-۵-۲چرخه ی زندگی در نماتد ها

معمولاً در نماتد ها لقاح داخلی می باشد بطور کامل و یا بخشی از جنین زایی در بدن مادر صورت می گیرد و یا اینکه پس از رها شدن تخم تسهیم آغاز می شود مدت جنین زایی در نماتد ها به نوع گونه و دمای محیط بستگی دارد. این روند ممکن است در کمتر از ۱۲ ساعت تا بیش از چند هفته به طول بیانجامد.

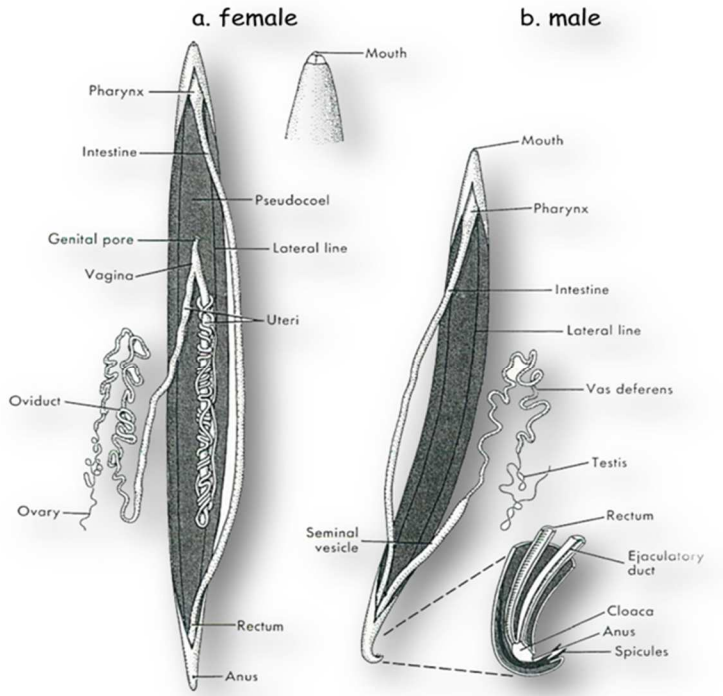
تولید مثل در نماتدها می توان د شامل یکی از روش های زیر باشد:

الف- آمفی میکسیس (Amphimixis) در این روش جفت گیری در بین جنس های نر وماده صورت می گیرد.

ب- هرمافرودیتیسم (Hermaphroditism): در این روش خودلقاحی در افراد هرمافرودیت صورت می گیرد.

ج- بکرزایی یا پارتنوژنز(Parthenogenesis) : در این روش بدون حضور اسپرم تخمک فعال می شود.

نماتد ها پس از خارج شدن از تخم ۴ مرحله لاروی را پشت سر می گذارند در هر مرحله پوست اندازی می کنند.



شکل۸-۳ . دستگاه تناسلی نر وماده در نماتدا (منبع شماره ۲ ص)

۳-۵-۳ رشد و نمو جنینی در نماتدا

تا کنون بیش از ۲۰۰۰۰ گونه از نماتد شناسایی شده است اما گفته می شود که تعداد گونه های این شاخه جانوری تا یک میلیون متغیر است. از آنجا که یک صورت کلی یا یک طرح پذیرفته شده عمومی برای رده بندی آنها ایجاد نشده است بنابراین رده بندی و توصیف رشد ونمو جنینی در آنها بسیار دشوار می باشد. از این رو در ادامه با توجه به کارهای زیاد صورت گرفته رشد و نمو روی یک گونه آزادزی و مهم آن به نام Caenorhabditis elegans ماهم در ادامه نحوه رشد ونمو آن را مورد ارزیابی قرار می دهیم.

۳-۵-۴ رشد و نمو c.elegans

C.elegans یک کرم لوله ای است که اندازه ای در حدود یک میلی متر دارد. به لحاظ ژنتیکی 2n کروموزومی می باشد. این جانور هرمافرودیت می باشد. که توان خودلقاحی دارد.در این نوع از جانوران جنس نر به ندرت دیده می شود. در واقع بیشتر افراد این گونه، جنس ماده هستند که دارای گناد هرمافرودیت می باشد.

اسپرم ها در هردو بازوی گنادی تولید می شوند و در کیسه نگهدارنده اسپرم یا اسپرماتکا (spermatheca) ذخیره می شوند.

پس از آن که تعدادی از اسپرم ها تولید شدند روند تمایزسلول های زاینده تغییر می کند و در این حالت تشکیل اووسیت آغاز می شود. اندازه اووسیت ها نسبت به اسپرم ها بزرگتر می باشد. و این اندازه بزرگ به خاطر وجود ترکیبات زرده ای می باشد و قسمت اعظم این ترکیبات زرده ای توسط لوله گوارش تولید می شود .

ترکیبات زرده ای تولید شده از لوله گوارشی به حفره ی بدنی آزاد می شود و از آنجا توسط گنادها جذب می شود اما روند تکمیل شدن میوز با شروع لقاح صورت می گیرد با فعالیت عضلات گنادی اووسیت به سمت اسپرماتکا حرکت می کند.

اسپرم درنماتد ها فاقد تاژک می باشد و جهت حرکت خود را از پای کاذب استفاده می کند. جالب است بدانید که همین اسپرم می تواند مسافت قابل ملاحظه ای را طی نماید این نوع حرکت اسپرم را در زمانی که جفت گیری صورت می گیرد را می توان مشاهده کرد و این حالت اسپرم پس از فرآیند جفت گیری از دهانه رحمی تا اسپرماتکا حرکت می کند اما در حالتی که در اثر هرمافرودیتیسمی اسپرم ایجاد می شود حرکت اسپرم ها چشمگیر نمی باشد.

در منطقه ی اسپرماتکا لقاح صورت می گیرد در طی لقاح اسپرم به همراه یک سانتریول وارد تخمک می شود. سانتریول وارد شده دوک تقسیم را تشکیل می دهد و این در حالی است که سانتریول مادری اووسیت از بین می رود بعد از لقاح پیش هسته ها ی نر و ماده ایجاد می شود آنها با هم ادغام می شوند.

۳-۵-۵ تسهیم در C.elegans

اولین تسهیم در تخم لقاح یافته این نماتد باعث می شود که یک سلول سوماتیک بزرگ به نام AB و یک سلول زاینده ی کوچک به نام P1 ایجاد شود . بعد از آن بلاستوم AB تقسیم می شود. به طوری که باعث ایجاد AB قدامی و AB خلفی می شود. بلاستوم P1 هم تقسیم شده، در نهایت بلاستومرهای P2 و EMS را پدید می آورد. در طی تسهیم سوم بلاستومر های AB قدامی و AB خلفی صورت چپ و راست تقسیم می شود. تسهیم

سوم در بلاستوم P2 باعث ایجاد بلاستومرهایی به نامP3 و C می شود و در اثر تسهیم سوم EMS بلاستومرهای E و MS بوجود می آید.

از بلاستومر P3 در اثر تسهیم بعدی بلاستومرهای P4 و D پدید میاید که بلاستومرP4 منشا سلول های جنسی می شوند. در ادامه تقسیمات متوالی در بلاستومرهای سوماتیک موسس اعم از AB، C،E،MS و D و همچنین بلاستومر زاینده و مولد سلول های جنسی P4 صورت می گیرد. بعد از اینکه بلاستومر P4 ایجاد به نوعی حرکات گاسترولاسی در تخم ایجاد می شود. (شکل)

۳-۵-۶ شکل گیری محورها در C.elegans

از آنجایی که C.elegans یک کرم لوله ای است در نتیجه تعیین بخشهای ابتدا و انتها ی آن در مراحل اولیه جنینی حائز اهمیت میباشد . محور قدامی خلفی که در واقع تعیین کننده ابتدا و انتهای جانور میباشد با ورود اسپرم به تخمک تعیین میشود. موقعی که اسپرم وارد تخمک میشود یک سری حرکات سیتوپلاسمی در تخمک صورت میگیرد که طی آن پیش هسته نر در نزدیک ترین انتهای تخمک بیضی شکل قرار میگیرد .این بخش در نهایت قطب خلفی جانور محسوب میشود.

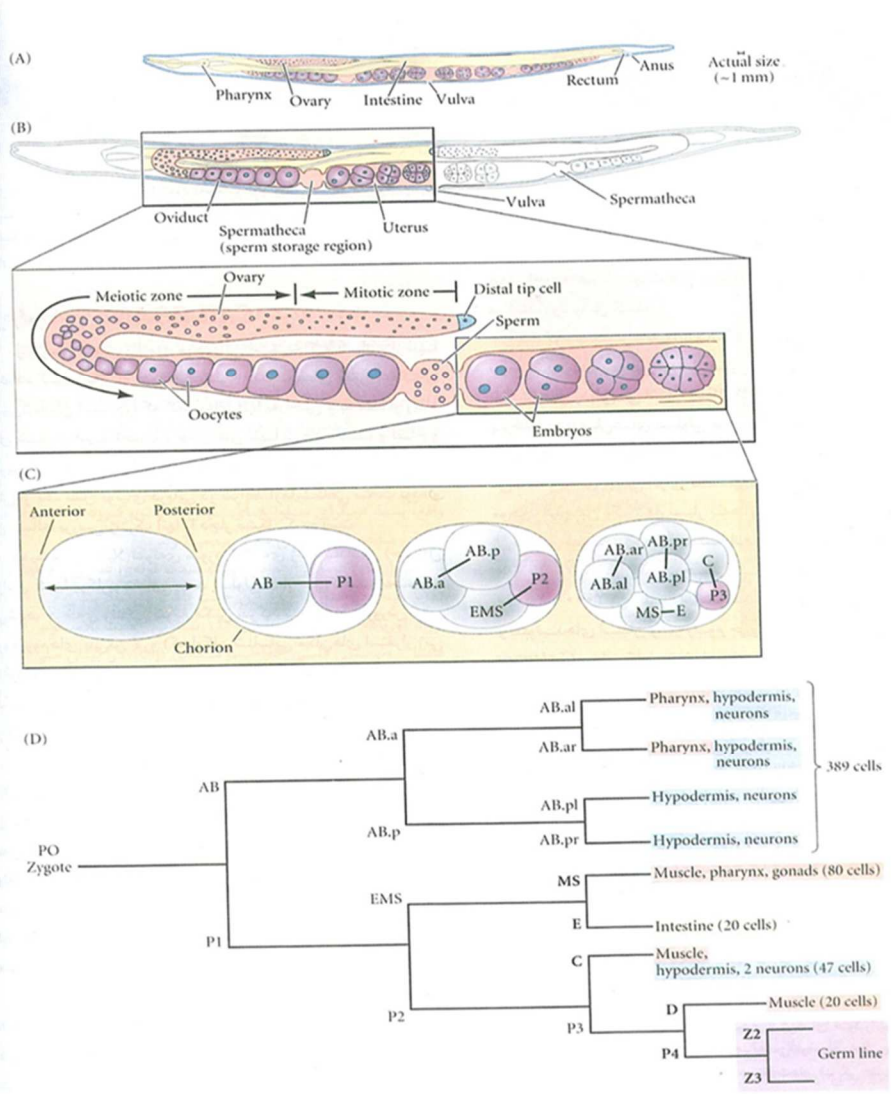
محور پشتی –شکمی در اثر تقسیم سلول AB ایجاد میشود. موقعی که بلاستومر AB تقسیم میشودطول جنین از عرض پوسته تخم بیشتر میشود این فرایند باعث می شود که سلولها روی هم بلغزند در نتیجه یک سلول AB در بخش قدامی ویک سلولAB دیگر در بخش خلفی قرار میگیرد که همانطور که قبلا بیان شد بآنها به ترتیب

ABa وABp گفته میشود . ABp بخش پشتی آینده جنین را تعیین میکند و سلول موسس EMS که از آن در آینده سلولهای عضلانی و لوله گوارشی پدید می آید ،سطح شکمی جنین را مشخص میکند

۳-۵-۷ گاسترولاسیون در C.elegans

بلافاصله بعد از ایجاد سلول P4 گاسترولاسیون صورت میگیرد و این مرحله ایست که جنین دارای ۲۴ سلول میباشد . از بلاستومر E دو سلول E قدامی و Eخلفی شکل میگیرد سپس به سمت درون جنین مهاجرت می کنند در مرکز جنین به تقسیمات خود ادامه میدهند تا در حدود ۲۰ سلول از آنها ایجاد شود از این مجموعه سلولی لوله گوارشی اولیه پدید می آید البته قبل از اینکه سلولها به درون جنین حرکت کنند در سطح جنین بلاستوپور ایجاد میشود و سلولهای یاد شده از بلاستوپور به درون جنین حرکت میکنند. سلول بعدی که به درون جنین مهاجرت میکند سلول P4 میباشد. این سلول در نهایت سلولهای جنسی اولیه را پدید می آورد P4 به سمت زیر لوله گوارشی اولیه مهاجرت مینماید بعد از آن شروع به مهاجرت کردن سلولهای مزودرمی میرسد . سلولهای مشتق شده از MS از بخش قدامی بلاستوپور به مرکز جنین مهاجرت میکنند. سپس سلولهای مشتق شده از بلاستومرهای Cو D از بخش خلفی بلاستوپور به مرکز جنین مهاجرت میکنند این سلولها پیش سازهای عضلانی را تشکیل می دهند و در بخشهای چپ وراست لوله گوارشی قرار میگیرند . آخرین سلولهایی که به مرکز جنین مهاجرت میکنند سلولهای منشا گرفته از AB میباشند آنها در نهایت در ایجاد ساختارهای حلق وارد عمل میشوند و آخر اینکه پیش سازهای هیپودرم با حرکات روخزیدگی خود باعث بسته شدن بلاستوپور میشوند . فرایند گاسترولاسیون در حدود ۶ ساعت به طول می انجامد و بعد از آن رشد ونمو اندامها شروع میشود در این موقع

جنین حالت کروی دارد که به حالت کشیده تغییر وضعیت می دهد در این موقع کرمی با ۵۵۸ سلول سوماتیک ایجاد میشود در واقع در این جانور طی فرایند گاسترولاسیون سلولهایی که سرنوشت یکسانی دارند در طول محور قدامی – خلفی مرتب میشوند بعد ازاین مرحله آپوپتوزیز صورت میگیرد تحقیقات نشان داده که حدود ۱۱۵ سلول از بین میروند و در نهایت موجودی تشکیل میشود که میتواند بعد از ۴ بار پوست اندازی به یک کرم بالغ تبدیل شود این کرم بالغ دارای ۹۵۹ سلول سوماتیک به همراه سلولهای جنسی مناسب میباشد.(شکل ۹-۳)



شکل ۹-۳ .کرم لوله ای C. elegans

(A نمای جانبی کرم بالغ که از لحاظ جنسی هرمافرودیت بوده و(B موقعیت اویداکت ،اسپرماتکا ، رحم و جنینهای در حال رشد ونمو را نشان میدهد، (C مراحل ابتدایی تسهیم در تخم لقاح یافته و (D دیاگرام تخم لقاح یافته و سرنوشت سلولها (منبع شماره ۴ ص۲۱۲).

فصل چهارم

شکم پایان و بند پایان

۴-۱ شکم پایان

شکم پایان یا گاستروپورا از بزرگترین و متنوع ترین رده نرم تنان به حساب می آیند. آنها از مکان های مختلفی برای زندگی کردن استفاده می کنند. و به همین دلیل جزء موفق ترین گروه نرم تنان به حساب می آیند. در این گروه آنقدر تنوع بالا می باشد که به لحاظ تنوع گونه ای بعد از بند پایان قرار میگیرند.

در این رده برخی از ابتدایی ترین نرم تنان (مثل شکم پایان دریا زی) تا تکامل یافته ترین آنها (مثل شکم پایان خشکی زی)قرار میگیرند. بدن آنها معمولا توسط صدفی یک تکه و مخروطی شکل پوشیده می شود. سر و پای عضلانی در آنها تقارن دو طرفی دارند منتها به خاطر پیچ خوردن توده احشایی ، در توده احشایی تقارن یاد شده دیده نمی شود. شکم پایان از طریق جلد (جبه) یا حفره جبه که نقش شش را بازی می کند تنفس می کنند .

رده شکم پایان شامل سه زیر رده می باشد

الف) جلو آبششیان یا پروزوبرانشیا prosobranchia

ساده ترین شکم پایان در این زیر رده قرار میگیرند. در آنها حفره جبه در جلوی بدن به بیرون راه دارد در این حفره آبشش ها قرار می گیرند. پروزوبرانشیا متعدد بوده و پرا کنش وسیع و تنوع بالا در آنها دیده می شود.

در این زیر رده صدف های کوهی limpets حلزون های توربان turban و حلزون های خوراکی periwinkles وحلزون های مهتابی moon snail و پیچک ها volutes قرار می گیرند جلوی آبششیان دارای پوسته ای با درپوش یا اپرکول می باشند. آنها دو جنسی می باشند.

ب) زیر رده عقب آبششیان یا اپیستو برانشا opisthobranshia

گفته شده که آنها از جلوی آبششیان مشتق شده اند. عقب آبششیان تک جنسی می باشند. فاقد پوسته بوده و دارای یک پوسته داخلی تحلیل رفته می باشند معروف ترین آنها حلزون بدون پوسته دریایی sea slugs می باشد.

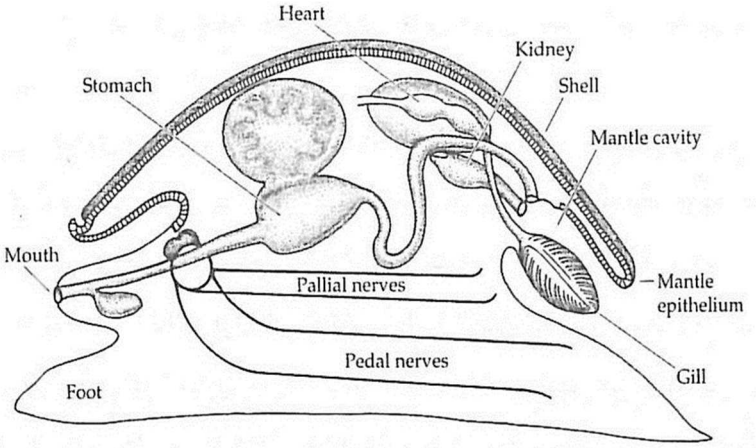
ج) زیر رده شش داران یا پولمونوتا pulmonata

اعضای این زیر رده فاقد آبشش می باشند، ولی حفره جبه در آنها داری یک دیواره عروقی است که از آن مانند شش استفاده می کنند. پوسته آنها فاقد درپوش می باشد در مناطق خشکی زندگی می کنند. پولمونوتا هرمافرودیت می باشد و اکثر آنها دارای تکوین مستقیم می باشند. طرح بدن به صورت تیپیک در آنها شامل یک سر ، پا ، جبه (mantle) و توده احشایی می باشد (شکل۱-۴) .

در ناحیه سر تانتاکول ها چشم ها ، دهان و گانگلیونهای مغزی قرار دارند. پا ، اندامی بزرگ و عضلانی می باشد که جهت حرکت و چسبیدن در عمل جفت گیری ، گرفتن طعمه از آن استفاده می کنند

توده احشایی شامل سیستم گوارشی ، غدد گوارشی، قلب ، نفریدیوم و اندام های تولید مثل می باشد. غدد گوارشی برای دریافت و جذب مواد غذایی و ترشح آنزیم به کار میروند. توده احشایی به پوسته می چسبد در حالی که سر وپا می توانند از پوسته خارج شوند پوسته توسط سلول های غده ای جبه تولید می شود و جنس

آن از کربنات کلسیم و پروتئین می باشد پوسته اغلب مخروطی مارپیچی می باشد که از پیچ های لوله ای شکل اطراف یک محور مرکزی ایجاد می شود



شکل۱-۴. طرح شماتیک از یک پولموناتا

۴-۱-۱ چرخه زندگی

شکم پایان جز گروه دهان اولیه ها یا پروتوستومات ها Protostomata به حساب می آیند .تخم در آنها دارای قطبت جانوری و گیاهی می باشد. که همین قطبیت محور جلویی و عقبی جنین را تعیین می کنند. قطب

جانوری بخش جلویی جانور را مشخص می کند در حالی که قطب گیاهی مشخص کننده بخش عقبی جانور می باشد.

در آنها تسهیم مارپیچی تعیین شده دیده می شود. و سرنوشت بلاستومرها مشخص می باشند. در تخم آنها تعیین کننده های سیتو پلاسمی وجود دارند که در طول محور جانوری ، گیاهی توزیع شده اند. در ضمن تعیین کننده ها در سازمان دهی اولیه آنها نقش مهمی دارند .

در نرم تنان، بین سیستم گوارشی و دیواره بدن سلوم یا حفره واقعی وجود ندارد .یک سلوم واقعی در آنها محدود به حفره دور قلبی ، اطراف گناد ها و سیستم دفعی می باشد. و این حفره هم از طریق انتروسلوس entrocoelous پدید می آید.

تنها در آرکئوگاستروپودا که شکم پایان بسیار ابتدایی هستند لارو تروکوفور که مشخصه دهان اولیه ها باشد دیده می شود. اما در اغلب شکم پایان تشکیل لارو ترو کوفور دیده نمی شود. در تما م اوپیستو برانشیا ها مرحله ی لاروی دیده نمی شود. در برخی از پولموناتا هم زندگی و تکوین مسسقیم وجود دارد. منتها در برخی از آنها لارو شنا گر آزاد ولیگرد دیده می شود .

۴-۱-۲ تولید مثل در شکم پایان

تولید مثل جنسی در بیشتر شکم پایان، مهم ترین روش تولید مثلی به حساب می آید. منتهی در تعداد کمی از آنها روش تولید مثلی غیر جنسی از نوع بکرزایی هم دیده می شود. سیستم تولید مثل شکم پایان از پیچیدگی بالایی بررخوردار می باشد. اندام تناسلی در یک شکم پا شامل یک تخم دان، یک بیضه، یک مجرای اسپرمی

،یک اویداکت و غدد ضمیه می باشد. از جمله غدد ضمیه می توان به سمینال وزیکول اشاره کرد که اسپرم را ذخیره می کنند و همچنین کیسه های دریافت کننده اسپرم یا سمینال رسپتاکل seminal-receptacle که اسپرم های خارجی را در خود ذخیره می کنند.

غدد ضمیمه مربوط به ماده هم شامل غدد تولید کننده آلبومین ،غشا موکوس و غدد کپسولی می باشد. که در جهت ساختارهای لازم برای تغذیه و محافظت تخم استفاده می شوند.

اندام تناسلی نر اسپرم ها را به منفذ جنسی ماده منتقل می کند.

پروزو برانشیا ها جدا جنس می باشند. لقاح در انواع قدیمی خارجی می باشد. ولی در پروزوبرانشیاهای جدیدتر، لقاح داخلی میباشد. در پروزوبرانشیاهای اولیه مجار ی نفریدی نقش گنادی دارند. در صورتی که در انواع جدید مجاری گنادی از مجاری نفریدی جدا میباشند.

مجاری در آنها به حفره جبه ای راه پیدا میکند. اویداکت آنها در انتهای عقبی حفره جبه وسیع شده و رحم را ایجاد می کند. در اویداکت آنها سمینال رسپتاکل دیده می شود. بعد از لقاح اسپرم در آن ذخیره میشود. بعد از سمینال رسپتاکل یک غده ی آلبومینی وجود دارد که وظیفه آن ترشح آلبومین دور توده تخمی می باشد. بعد از غدد آلبومینی، غده کپسولی قرار می گیرد که در نهایت کپسول مناسب اطراف تخم جانور ترشح می کند .

اوپیستوبرانشیاها هر مافرودیت می باشند. اما توان خود لقاحی ندارند. در آنها جفت گیری متقابل وجود دارد. و هر دو فرد انتقال اسپرم را انجام می دهند. لقاح داخلی داشته و تخم ها درون یک توده ژلاتینی قرار میگیرد.

هرمافرودیتی در این جانوارن همزمان می باشند یعنی هم نر و هم ماده می باشند و گناد در آنها یکی می باشد، که به آن اووتستیس ovotestis گفته می شود. این گناد یک اندام بزرگی می باشد که در نزدیک غدد گوارشی قرار میگیرد.

در سیستم تولید مثلی بیشتر اوپیستوبرانشیاها برای دریافت اسپرم طرف مقابل دو اندام وجود دارد این دو اندام دریافت کننده اسپرم، شامل سمینال رسپتاکل و کیسه جفت گیری می باشد. در سمینال رسپتاکل ذخیره طولانی مدت اسپرم صورت میگیرد درحالی که زمان ذخیره در کیسه جفت گیری کوتاه می باشد .

پولمونات ها هم هرمافرودیت همزمان می باشند. و دارای لقاح متقابل می باشند. اعضای آبزی اطرف تخم خود لایه ژلاتینی ترشح میکنند. ولی اعضای خشکی زی اطراف تخم خود کپسول حاوی آلبومین ایجاد می کنند. در گناد بیضه- تخمدان آنها، همزمان اسپرماتوژنزو اووژنز صورت میگیرد.

۴-۱-۳ تسهیم در شکم پایان

اغلب شکم پایان تسهیم مار پیچی کامل و دو طرفه دارند. اساس تسهیم مارپیچی تناوب چرخش تقسیم از سمت راست به سمت چپ می باشد. اگر از بالا به قطب جانوری تخم نگاه کنیم و یک میکرومر در سمت راست ماکرومر ببینیم آن تسهیم راست گرد dexrotropic می باشد .اگر میکرومر در سمت چپ ماکرومر والد باشد در نتیجه تقسیم چپ گرد levotropic میباشد.

در بیشتر شکم پایان، سومین تسهیم راستگرد میباشد. اما مواردی هم وجود دارد که تسهیم در آنها چپگرد می باشد. بررسیها نشان داده است که پوسته صدف متناسب با همین خاصت تسهیم چپگرد و راست می باشد. و در

ضمن چرخش تسهیم و پوسته هم توسط وارثت مادری هدایت می شوند. در واقع وابسته به ژن می باشند و اتفاقا ژن مربوط به چرخش راستگرد غالب می باشد.

در شکم پایان اولین تسهیم نصف النهاری و زاویه دار می باشد. در اثر آن دو بلاستومر به نام های AB و CD ایجاد می شوند. تسهیم دوم هم به صورت نصف النهاری و مورب می باشد. در نتیجه سلول های A,B,C,D پدید می آیند. و در بیشتر مواقع تسهیم سوم نسبت به محور تخم استوایی بوده و معمولا هم راستگرد می باشد. در نتیجه ۴ ماکرومر و ۴ میکرومر از آن ایجاد می شود. به میکرومر ها 1a،1b،1c و1d گفته می شود .در ضمن به آنها اولین ۴ تایی میکرومری یا کوارتت میکرومری هم گفته می شود. میکرومر ها دقیقا در کنار ماکرومر های والد خود قرار نمی گیرند و شیار تسهیم مورب موجب میشود که در نحوه ی قرار گیری آنها نوعی انحراف صورت گیرد ضریبی که در کنار میکرومر ها نمایش داده میشود نشان دهندهی کوارتت آنها می باشد. به صورت کلی حداقل ۳ و حداکثر ۴ کوارتت میکرومری ایجاد می شود

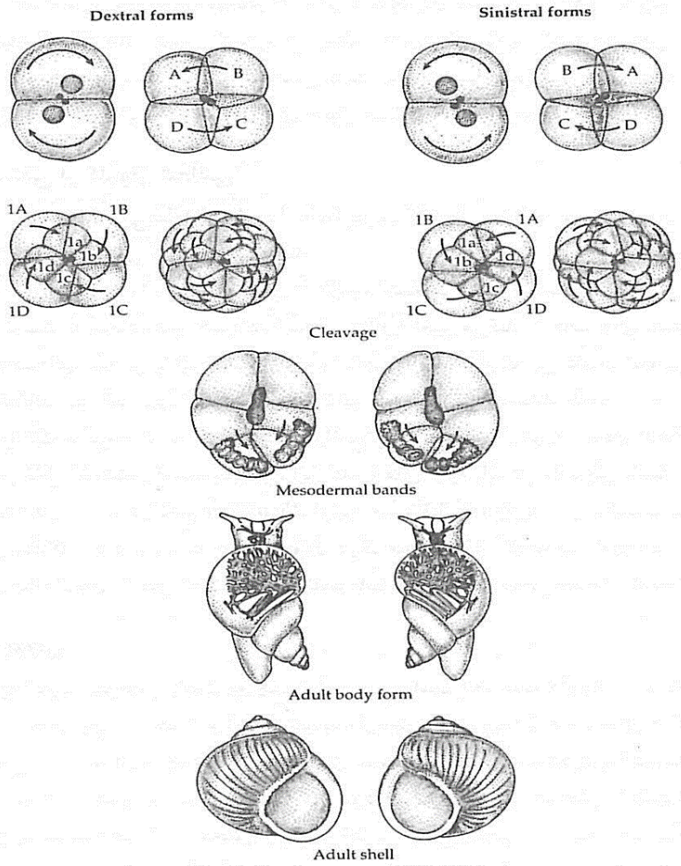
در همین زمان ماکرومر ها را به صورت 1A،1B،1C و1D نشان می دهند. در اثر تسهیم بعدی از این ماکرومر ها دومین کوراتت میکرومری شامل 2a،2b،2c و2d ایجاد می شود. و ماکرومر ها هم به همین صورت 2A،2B،2C و2D نمایش می دهند. در ضمن اولین کوراتت میکرومرهم تقسیم میشوند مثلا سلول 1a دو سلول دختری 1a1 و 1a2را به وجود می آورند. به این ترتیب از هر میکرومر دو میکرومر دیگر پدید می آید. در ادامه در اثر تسهیم های بعد میکرومر های یاد شده میکرومر های جدیدتر را ایجاد میکنند . در نهایت مجموعه ای از میکرومرها و ماکرومرها ایجاد میشوند. در تسهیم هشتم و بعد از ان ماکرومر 3D تقسیم می شود و مزونتوپلاست اولیه یا بلاستومرهای 4D و4d را ایجاد می کند. بلاستومر 4d از بقیه میکرومرها بزرگتر می باشد. به دلیل آن که دارای مقداری زرده می باشد. بلاستومر4d دودمان مختلف از مزودرم و اندودرم دارد. در ادامه تسهیم ها

بلاستومر 4d مزنتو بلاست های راست و چپ و همچنین انتروبلاست ها چپ و راست E2,E1 را میسازد (شکل۲-۴)

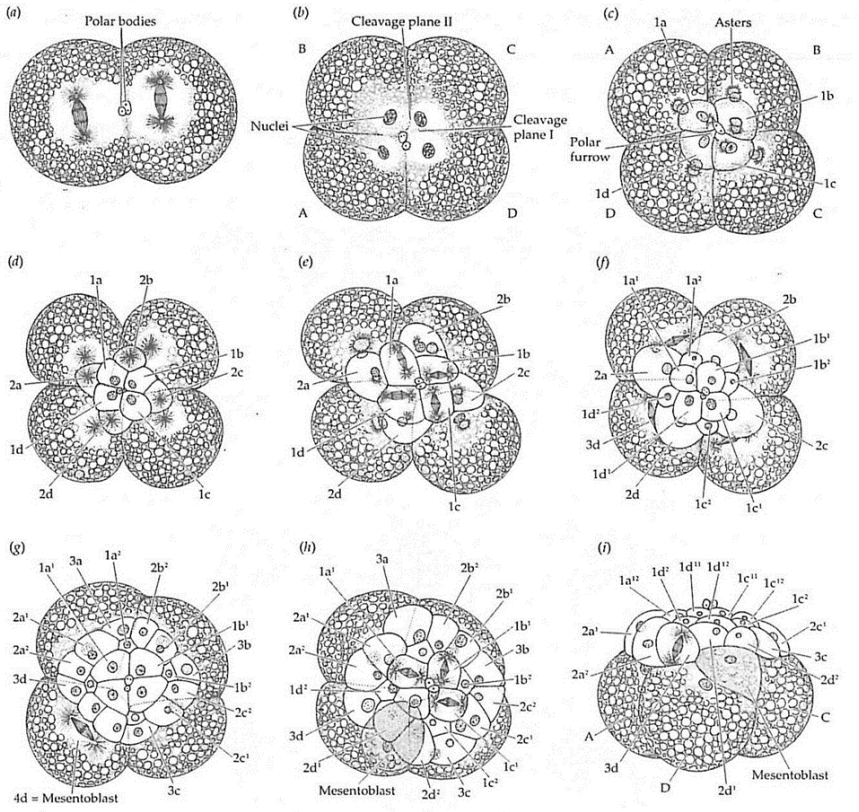
۴-۱-۴ گاسترولاسیون

جنین بلاستولایی درشکم پایان فاقد بلاستوسل بوده و یا آنکه بلاستو سل آنها بسیار کوچک می باشد به بلاستولای آنها بلاستولای توپر یا استرئوبلاستولا گفته می شود. معمولا در آنها گاسترولاسیون به روش رو خزیدگی یا اپی بولی انجام میشود. در این روش گاسترولایی میکرومر های قطب جانوری پس از اینکه تکثیر پیدا کردنداطراف ماکرومر های قطب گیاهی را فرا میگیرند و روخزیدگی آنقدر ادامه می یابد تا اینکه یک منفذ باقی بماند. به این منفذ بلاستوپور گفته میشود، که در قطب گیاهی میگیرد .

در پولمونات ها و برخی از پروزوبرانشیاها حرکات درون خزیدگی یا امبولی یا emboly دیده میشود. در طی آن ماکرومرهای قطب گیاهی به داخل بلاستوسل مهاجرت میکنند و آرکنترون یا لوله گوارشی اولیه را پدید می آورند. در آنها بعد از این که ماکرومر ها درون بلاستوسل قرار گرفتند، در اثر پدیده تورق آرکنترون را پدید می آورند.



شکل ۲-۴. نحوه تسهیم مارپیچی از نوع راست گرد و چپ گرد و ارتباط آن با پوسته در حلزونها



شکل ۳-۴ . نحوه تسهیم در شکم پایان: a) مرحله دوسلولی.b) مرحله چهار سلولی. c) مرحله هشت سلولی در این مرحله اولین چهارتایی میکرومرها ایجاد شده ومشخصات تسهیم راستگرد را نشان میدهد.d)مرحله دوازده سلولی وایجاد دومین کوارتت میکرومری. f) مرحله شانزده سلولی. g) ایجاد میکرومر 4d. h) نمای ایجاد سلول 4d از بالا i) نمای جانبی از ایجاد سلول 4d

۴-۱-۵ زندگی لاروی درشکم پایان

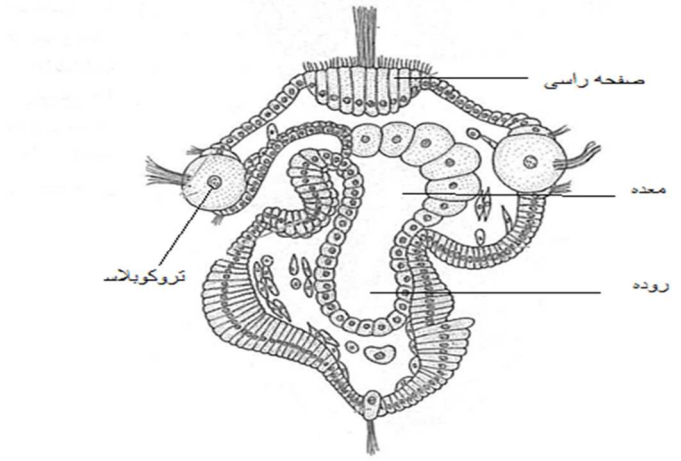
در شکم پایان دریا زی، مرحله لاروی دیده می شود. آنها دو نوع لارو ایجاد میکنند که شامل لارو تروکوفور و لارو ولیگر میباشد. همان طور که قبلا نیز بیان شده است تنها شکم پایان اولیه هستند که لارو ترکوفور آزادزی تولید میکنند، و آنهم به سرعت به لارو بعدی یعنی لارو ولیگر تغییر شکل میدهد.

لارو تروکوفور اهمیت تکاملی دارد. وجه مشترک بین کرمهای حلقوی و نرم تنان میباشد. جالب است که بدانید کرم های حلقوی و نرم تنان بسیار متفاوت میباشند اما ترکوفور در آنها تقریبا مشابه هم میباشد.

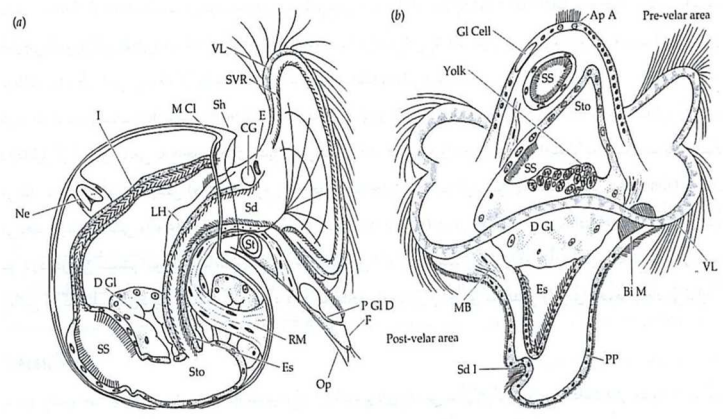
سطح خارجی تروکوفور دارای یک لایه سلولی از اپیتلیوم می باشد. داخل بدن لارو یک لوله گوارشی ساده وجود دارد که شامل دهان معده وروده است و در انتهای آن مخرج قرار میگیرد. لوله گوارش تماما دارای مژه می باشد. این لارو دارای یک بلاستوسل بزرگ میباشد که بین اکتودرم خارجی و روده قرار میگیرد. و در آن سلول های مزانشیمی ،عضلانی و یک نفریدیوم قرار میگیرد .درضمن این لارو دارای چشم ها و استاتوسیت ها (statocysts) هم میباشند چشمها در تشخیص نور کاربرد دارند .و استاتوسیت ها به عنوان اندامک های تعادلی عمل میکنند .(شکل۲-۴)

لارو ولیگر لارو اختصاصی نرم تنان میباشد. این لارو ممکن است از لارو تروکوفور به وجود آید، مثل آنچه که در شکم پایان قدیمی ملاحظه گردید. و یا اینکه در طی مراحل رشد جنین از تخم ایجاد میشود .

اولین اندام حرکتی که ولگیر از آن برای شنا کردن استفاده میکند ولوم نام دارد. ولوم دارای دو لوب بزرگ گوشی مانند میباشد، که واجد مژه های بلند می باشد.(شکل۴-۴)



شکل ۴-۴. برش سهمی از لارو تروکوفور



شکل ۵-۴. طرحی شماتیک از لارو ولیگر

۴-۱-۶ اندام زایی در شکم پایان

۴-۱-۶-۱ رشد و نمو سیستم عصبی و اندام های حسی

سیستم عصبی شکم پایان شامل شامل یکسری گانگلیونهای جفت شده می باشد. که در آنها گانگلیو نهای اصلی، شامل گانگلیونهای مغزی ، دهانی روده ،پلورال واحشایی میباشند.

منشاء گانگلیونها لایه اکتودرم میباشد. در ناحیه ای که قرار است گانگلون ایجاد شود سلول های اکتودرمی تجمع می یابند. در اثر تقسیم خود تعدادی از سلول ها را در سمت داخلی اپیتلیوم خارجی میسازند. سپس این توده سلولی از اپیتلیوم جدا شده و یک گانگلیون را میسازد .

با آزمایشات حذفی مشخص شده است که بلاستومر های 1c و 1a منشا چشم ها می باشد. چشم ها در بخش خلفی مغز به وجود می آید. در اثر درون رفتگی سلول های اپیتلیالی در پخش خلفی، چشم ها ایجاد میشوند و چشم های جنینی در طی فرایند دگردیسی باقی می مانند و بعد ها چشم های دوران بلوغ از انها ایجاد میشود .

استاتوسیت ها از درون رفتگی اپتلیال در طول بخش های خلفی پا به وجود می آیند. به این ترتیب است که بعد از درون رفتن و جدا شدن از اپی تیلیوم خارجی یک لومن بزرگ را ایجاد میکند، که شروع به ترشح استاتوسیت میکند. استاتوسیت توده سفتی از کربنات کلسیم می باشد. و سلول های اپیتلیالی مهم به سلول های گیرنده متمایز می یابند از بر هم کنش گیرنده ها با استاتوسیت، جانور میتواند در مقابل نیروی جاذبه ی زمین جهت گیری داشته باشد.

۴-۱-۶-۲ رشد و نمو پوسته

سطح بدن در بسیاری از حلزون ها و همه لارو های ولیگر توسط پوسته پوشیده میشود و به عنوان یک اندام حفاظت کننده به حساب می آید. در شکم پایان این اندام از همان ابتدا رشد و نمو می کند. به لحاظ دودمان سلولی منشا ان از 2d میباشد. در ابتدا غده پوسته (shell gland)و بعد ها ناحیه اپیدرمیس در ساخت پوسته با هم مشارکت میکند. بعد از گاسترلاسیون در بخش پشتی خلفی سطح جنین ناحیه ای از سلول های استوانه ای پدید می آید، که به آن ناحیه پوسته ساز گفته میشود .سلول های پوسته، ماتریکس پوسته را می سازند به تدریج منطقه پوسته ساز به داخل فرو میرود تا غده پوسته را تشکیل دهد. در نهایت پوسته ای با یک حفره ی مرکزی به وجود می آید. بعد از آن بخش هایی از ناحیه پوسته ساز خارجی به بیرون چنین میخورد و تیغه های اطراف جبه را ایجاد میکند. به ترتیب آنها ماتریکس خارجی را می سازند. در نهایت آنها توسط کلسیم معدنی میشود. و شکل های پیوسته ایجاد میشود.

۴-۱-۶-۳ رشد و نمو اندام حرکتی

مشخصه ی ویژه یک لارو ولگیر وجود پا میباشد. وجود پا در لارو و همچنین حلزون های بالغ از اهمیت زیادی برخوردار میباشد، چرا که در جهت تغذیه به جانور کمک میکند. و نیز اندام های تعادلی مثل استاتوسیت ها را در خود نگه میدارد . پا میتواند اپرکلوم را ترشح نماید در جابه جایی جانور موثر میباشد. بررسی ها نشان داده است که پا و انقباظات ناشی از آن به گردش خون در جانور کمک زیادی میکند. منشا پا از سلول های3d, 3c میباشد و به صورت یک بیرون زدگی در سطح شکمی ظاهر شده و رشد و نمو میکند اپرکولوم یک ماده شاخی

شده می باشد که از سطح پشتی پا ترشح میشود و موقعی که بدن جانور درون پوسته قرار میگیرد منفذ توسط آن پوشیده می شود.

۴-۱-۶-۴ رشد و نمو مشتقات اندودرمی

حفره گوارشی اولیه یا آرکنترون به لوله گوارشی تبدیل میشود .سلول های ماکرومری زرده دار در ساختن سقف آرکنترون دخالت دارند. در حالی که چهارمین و پنجمین کوارتت میکرومری a , c به ترتیب در ساختن کف و کناره های ارکنترون وارد عمل می شوند .موقعی که آرکنترون ایجاد شد به مزانتر تمایز می یابد. در بخش جلویی مزانتر استومودئوم و بخش انتهایی آن به روده تبدیل میشود .بخش جلویی مزانتر واجد مژه میگردد و در نهایت معده از آن ایجاد می شود. از معده برجستگی هایی پدید میاید که در تشکیل روده میانی و کبد وارد عمل میشوند .

۴-۱-۶-۵ رشد و نمو بخش های مزودرمی

سلوم در نرم تنان محدود به اطراف قلب آنها می باشد. و به آن حفره دور قلبی گفته میشود. حفره دور قلبی نقش مهمی در تمایز قلب ، اندام دفعی و گناد ها دارد. .برای تشکیل این حفره سلول های مزانشیمی مجتمع میشوند سپس واجد حفره شده و در نهایت حفرات دور قلبی راست و چپ را ایجاد میکنند. حفرات دور قلبی راست و چپ در هم ادغام شده و حفره ی دور قلبی واحدی را پدید میاورند. بخش پشتی حفره درون رفتگی پیدا کرده و در اثر فشرده شدن بطن و دهلیز قلب را میسازند.از دیواره شکمی حفره ی دور قلبی پیش ساز های دستگاه دفعی جوانه میزنند منشاء نفرید ها میشوند. بعد از آن هم گناد ها از حفره ی دور قلبی پدید می آیند.

۴-۲ بند پایان

بند پایان (Arthropoda) بزرگترین شاخه جانوری به حساب می آیند اعضای این شاخه سه لایه ای هستند و سلوم واقعی دارند. از ویژگی های دیگر آنها میتوا ن به تقارن دوطرفی ، وجود دستگاه گوارشی کامل، دهان اولیه بودن و وجود اسکلت خارجی اشاره کرد. اسکلت خارجی آنها از جنس کوتیکول می باشد. این اسکلت خارجی باعث شده که امکان تنفس جلدی از جانور گرفته شود. بطوری که انواع آبزی بند پایان، توسط شش های کتابی و انواع خشکی زی بند پایان توسط لوله های هوایی یا نایی به نام تراشه ها (Tracheae) و یا شش های کتابی تنفس می کند.

اسکلت خارجی در آنها باعث میشود که حفره ی عمومی کاهش یافته و توسط هموسل پر شود. در اطراف غدد جنسی و سیستم دفعی آنها میتوان سلوم را مشاهده کرد . گردش خون در آنها از نوع باز میباشد و قلب پشتی دارند. قلب دیواره عضلانی دارد و دارای یک یا چند اتاقک میباشد این اتاقک ها منافذ جانبی داشته و خون از طریق منافذ یاد شده به قلب راه می یابد .

در بند پایان جهت دفع مواد زاید و تنظیم اسمز، سیستم هایی مانند غدد سبز ، غدد پیش رانی یا کوکسال و لوله های مالپیگی دیده میشود .

۴-۲-۱ رده بندی بند پایان

در این شاخه ۵ زیر شاخه قرار میگیرندکه عبارتند از:

۴-۲-۱-۱ تری لوبیت ها (Trilobita)

اعضای این زیر شاخه همگی منقرض شده اند

۴-۲-۱-۲ چنگال داران (onychophora)

جایگزین حلقه مفقود شده بین کرم ها و بند پایان میباشند و به هر دو شباهت دارند. وجود چنگال های خمیده روی پاها از مشخصات آنها می باشد.

۴-۲-۱-۳ قلاب داران یا کلیسر داران (cheliscerata)

بدن آنها دارای دوقسمت می باشد: یک قسمت جلویی یا پروسوما (prosoma) ویک بخش عقبی یا اپیتوسوما (ophithosoma) می باشد. اولین جفت ضمایم بدن آنها قلاب یا کلیسر را ایجاد مینماید. عنکبوتیان ، کنه ها، مایت ها ، عقرب ها ، خرچنگ های نعل اسبی و عنکبوت های دریایی در این زیر شاخه قرار میگیرند.

۴-۲-۱-۴ زیر شاخه ی یونیرامیا (uniromia)

همه ضمایم بدن در آنها بدون انشعاب میباشد. بدن آنها دارای سر مشخص و یک تنه میباشد دارای ۵ رده می باشند که عبارتند از: هزارپایان یا دیپلوپودا (diplopoda)، رده ی صد پایان یا (chilopoda) رده ی پاراپودا (pauropoda)، رده سیفیلا (syphylla)و رده شش پایان (Hexapoda) یا حشرات میباشد .

۴-۲-۱-۵ زیرشاخه سخت پوستان یا کروستاسه ا (crostacea)

در آنها زواید دو انشعابی یابدون انشعاب دیده میشود دارای دو جفت شاخک میباشند. یک جفت آرواره فوقانی با دوجفت آرواره تحتانی دارند. دارای شش رده می باشند که عبارتند از : رده ی رمیپدیا (Remipedia)،

سفالوکاریدا (cefalocardia)، رده آبشش پایان یا برانکیو پودا (Branchiopoda) ، سخت پوستان عالی (malcostraca)، پارو پایان (copepodia) و ریشه پایان (cirripedia)

در ادامه بحث در این فصل مراحل رشد و نمو سخت پوستان را برسی میکنیم و یک نمونه تیپیک آنها را به نام بارناکل را مورد مطالعه قرار میدهیم در ادامه مراحل رشد و نمودر عنکبوت ونهایتا حشرات را مورد بحث قرار میدهیم.

۴-۲-۲ تولید مثل جنسی و لقاح در سخت پوستان

در بیشتر سخت پوستان، جنس ها از هم جدا میباشند. اما در برخی موارد، هرمافرودیتی هم دیده میشود. در دافنی که متعلق به رده آبشش پایان میباشد پدیده بکر زایی هم دیده میشود. گنادها در سخت پوستان از هم جدا بوده و از کیسه های سلومی مشتق میشوند.

اسپرم در سخت پوستان واجد یک شکل واحد و تیپیک نمیباشد. در اغلب آنها اسپرم یک سلول بزرگ گرد یا ستاره مانند میباشد. که برخی غیر متحرک بوده و برخی برای حرکت از پای کاذب استفاده میکنند. سخت پوستان عالی مثل خرچنگ های گرد ، دراز و میگو ها و پاروپایان اسپرم های خود را به صورت بسته هایی به نام اسپرماتوفور به جنس ماده منتقل میکنند .

تخمک ها در بیشتر سخت پوستان از نوع مرکز زرده میباشند. از این دسته میتوان به سخت پوستان عالی اشاره کرد است. در نتیجه تسهیم در آنها از نوع سطحی می باشد اما تخمک های اولیگولستیال در برخی از آنها هم مشاهده میشود به همین دلیل تسهیم کامل در آنها ایجاد می شود.

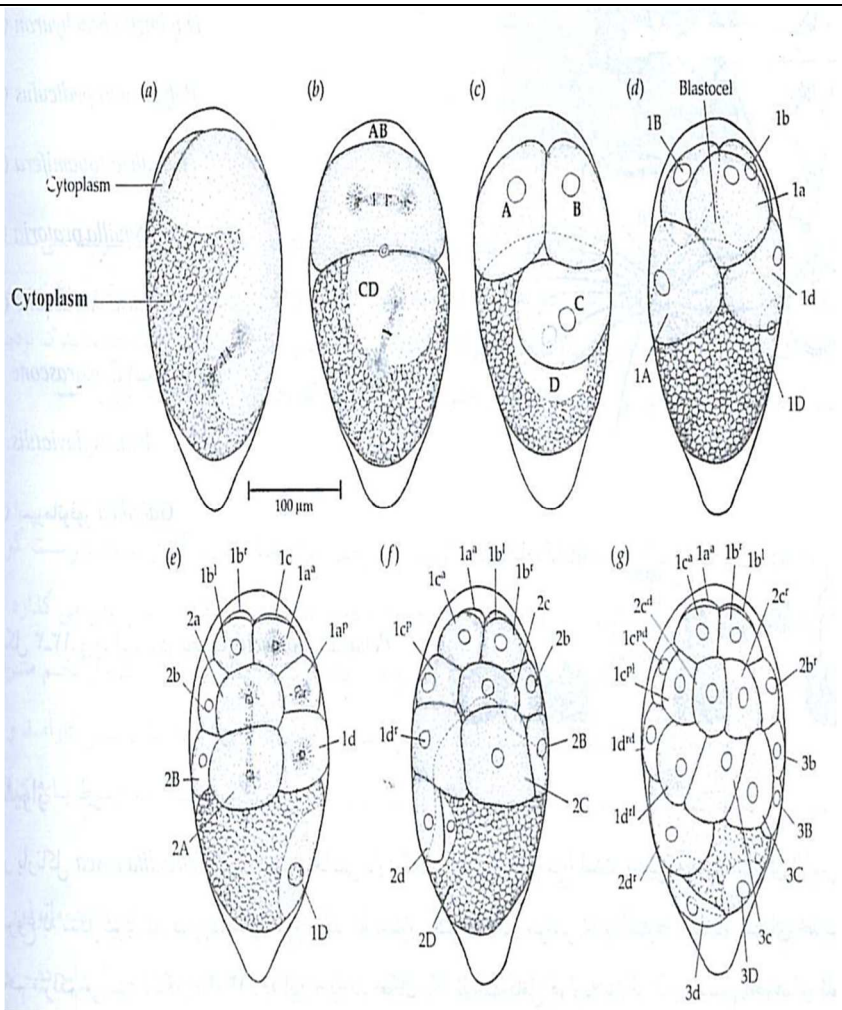
تخم بارناکل به لحاظ توزیع زرده با سایرین متفاوت می باشد. در آن توزیع زرده درطی لقاح رخ می دهد. و این زرده در قسمتی از تخم متراکم می شود. در واقع تخم آن قطبیت خاصی پیدا می کند که شبیه به تخم مرغ می باشد.

در طی اولین تسهیم زرده آن که سفید رنگ می باشد در سراسر تخم گسترش می یابد و در یک انتهایی متمرکز می شود. که این بخش ناحیه خلفی جنین را می سازد. با ادامه ی کار سیتوپلاسم به درون زرده به قسمت قطب قدامی حرکت می کند و در ادامه تقسیم عرضی در آن صورت می گیرد. در نهایت اولین تقسیم باعث ایجاد دو بلاستومر می باشد. یکی از آنها کوچک و فاقد زرده می باشد که در قسمت قدامی قرار می گیرد، به آن بلاستومر AB گفته می شود.دیگری که بزرگتر و حاوی زرده می باشد در قسمت خلفی قرار می گیرد به آن CD گفته می شود. در اثر تسهیم بعدی که به صورت مایل می باشد، دو بلاستومر A , B در بالا ایجاد می شود .و بلاستومر CD هم دو بلاستومر C وD را پدید می آورد.

بلاستومرC فاقد زرده می باشد. اما بلاستومر D بزرگ و دارای زرده می باشد. تسهیم سوم به صورت نامساوی در بلاستومرها اتفاق می افتد. در این مرحله A تقسیم شده یک 1Aو1aرا پدید می آورد. بقیه ی بلاستومرها هم به همین صورت طی این تسهیم سوم، تقسیم می شوند. این روند تا تسهیم پنجم ادامه می یابد و سلول هایی که فاقد زرده هستند اطراف سلول زرده ای 3D گسترش پیدا می کنند. در ادامه تسهیمات سلول زرده ای 3D تقسیم شده یک سلول بدون زرده به نام 4d و یک سلول زرده دار به4D ایجاد می کند. سلول 4D پیش ساز آندودرم می شود .(شکل۶-۴)

عمدتا گاسترولاسیون با حرکات روخزیدگی صورت می گیرد. در این بین جریان لایه های سلولی هم صورت می گیرد و حرکت لایه های سلولی عمدتاً بین صفحه ی زاینده و زرده می باشد. صفحه زاینده صفحه ای است

که در انتهای تسهیم زرده را می پوشاند. با این فعل و انفعالات یک ناحیه بلاستوپور مانند صورت می گیرد. سلول هایی که از این بلاستوپور مهاجرت کرده اند اندودرم و مزودرم را پدید می آورند . بیشتر قسمت های صفحه ی زاینده سر و اکتودرم پشتی سینه ای را می سازند و آن دسته از بخش های اکتودرمی که از طریق بلاستوپور به داخل جنین رفته اند را اکتوتلوبلاست می نامند. .اکتوتلوبلاست مابقی اکتودرم تنه را می سازند آن شامل اکتودرم سینه ای و شکمی می باشد.با پایان این فعالیت ها لارو ناپلیوس ایجاد می شود. ناپلیوس لارو تیپیک سخت پوستان می باشد.



شکل۶-۴.تسهیم در بارناکل: به موقعیت زرده و میکرومرها و ماکرومرها دقت شود (منبع شماره ۳ ص۳۴۲).

۴-۲-۲-۱ زندگی لاروی در سخت پوستان

همان طور که بیان شد لارو تیپیک سخت پوستان ناپلیوس می باشد. این لارو دارای سه جفت زائده سری می باشد و شامل آنتنول ، آنتن و مانديبول می باشد. و از فیتوپلانکتونها تغذیه می کند. گونه هایی که تکوین در آن ها سریع می باشد فاقد مرحله ی لاروی ناپلیوس هستند. لارو ناپلیوس پوست اندازی می کند و در گونه های مختلف سخت پوستان لاروهای اختصاصی تری را ایجاد می کند.

در باناکل ها بعد از ناپلیوس نوعی لارو ایجاد می شود که به آن لارو سایپریس cypris گفته می شود. این لارو دارای پوسته ی دو تکه ای ، چشم مرکب، آنتنول ، غدد سیمانی و۶ جفت زائده ی سینه ای می باشد.

در پاروپایان از ناپلیوس، نوعی لارو به نام کوپه پودیت Cope podite بوجود می آید که نوعی نوزاد کوچک پاروپایان می باشد.

در برخی از میگوها ازلارو ناپلیوس، لارو پروتوزوا (protozaa) پدید می آید که این لارو دارای زوائد سری کامل بوده و چشم در آنها ثابت می باشد. این لارو پس از پوست اندازی به نوعی لارو به نام زوا (zoa) تبدیل می شود. لارو زوا موجودی جوان بوده که به لحاظ جنسی نابالغ می باشدو در اثر پوست اندازی، لارو نهایی (larva post) را ایجاد می کند.

۴-۲-۳ رشد و نمو در عنکبوت ها(Arachnids)

عنکبوتها به همراه عقربها ،کنه هاو مایت ها از رده ی کلیستراتا یا قلاب داران به حساب می آیند. بدن آنها شامل دو بخش عمده سرسینه (prosoma) و بخش شکمی (opisthosoma) می باشد. این دو ناحیه توسط یک

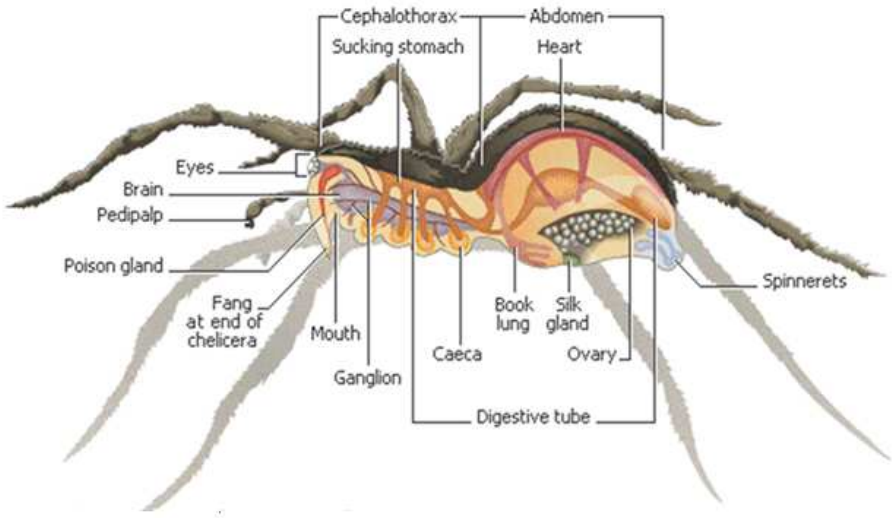
بخش باریک به نام پدیسل به هم متصل می شوند. در ناحیه سر دو کلیسر یافت می شود. بعد از آن دو پای آرواره ای به نام پدیپالپ (pedipalps) وجود دارد. پدیپالپها شبیه به پاهای حرکتی هستند، ولی انتهای قاعده ای آنها بزرگ شده آرواره های زیرین را تشکیل می دهند. در جنس نر نوک پدبیپالپ ها حجیم شده به عنوان مخزنی برای تجمع و انتقال اسپرم به جنس ماده عمل می کند. در آن یک مجرای انزالی و یک آلت به نام امبلوس (embolus) وجود دارد. بعد از پدیپالپها پاهای حرکتی قرار می گیرد.

منافذ اصلی در آنها شامل: دهان در جلو ، دو منفذ تنفسی یا اسپیراکل در جلوی مخرج یک منفذ تناسلی در خط میانی دومین بند شکمی ، ۴ تا ۲۰ منفذ برای شش های کتابی و تعداد زیادی منفذ ریز انتهایی برای خروج تارها می باشند.عنکبوت ها جدا جنس هستند. از نظر ظاهری شبیه به هم می باشند. البته ماده ها از نرها بزرگتر می باشند. در جنس نر دو بیضه در زیر روده قرار دارد.که مجاری آنها بعد از الحاق به یک منفذ جنسی در خط میانی شکم راه می یابند . البته قبل از منفذ جنسی یک بخش ذخیره ی اسپرمی قرار می گیرد.

در جنس ماده دو تخمدان در زیر روده قرار می گیرد. آنها توسط اویداکت به منفذ جنسی وصل می شوند. در آنها کیسه ها دریافت کننده ی اسپرم در نزدیکی منفذ جنسی قرار دارد.(شکل)

جنس نر اغلب مقداری تار درست می کند. یک قطره حاوی اسپرم خود را روی آن قرار می دهد و سپس آن را در مخزن پدیپالپ یا پای آرواره ای خود منتقل می کند و در نهایت در طی جفت گیری آن را به منفذ جنسی ماده منتقل می کند. جنس ماده اغلب بعد از جفت گیری نر را کشته و می خورد و در بیشتر موارد تخم ها را در پیله ای با خود حمل می کند.

جنس ماده معمولا اسپرم ها را در رستپاکل ذخیره می نماید و در طی چندین مرحله تخم گذاری از آنها استفاده می کند.



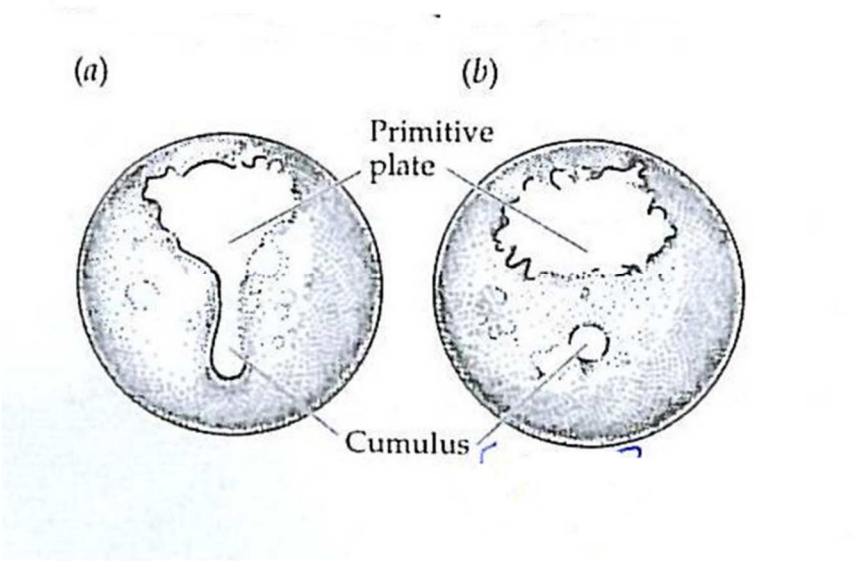
شکل ۷-۴. طرح شماتیک از عنکبوت: در این شکل موقعیت چشمها ،مغز،پدیپالپ،دهان،گانگلیونها ،لوله های گوارشی،ششهای کتابی، تخمدان و غدد تارساز دیده میشود

۴-۲-۳-۱ لقاح ومراحل رشد و نمو در عنکبوتیان

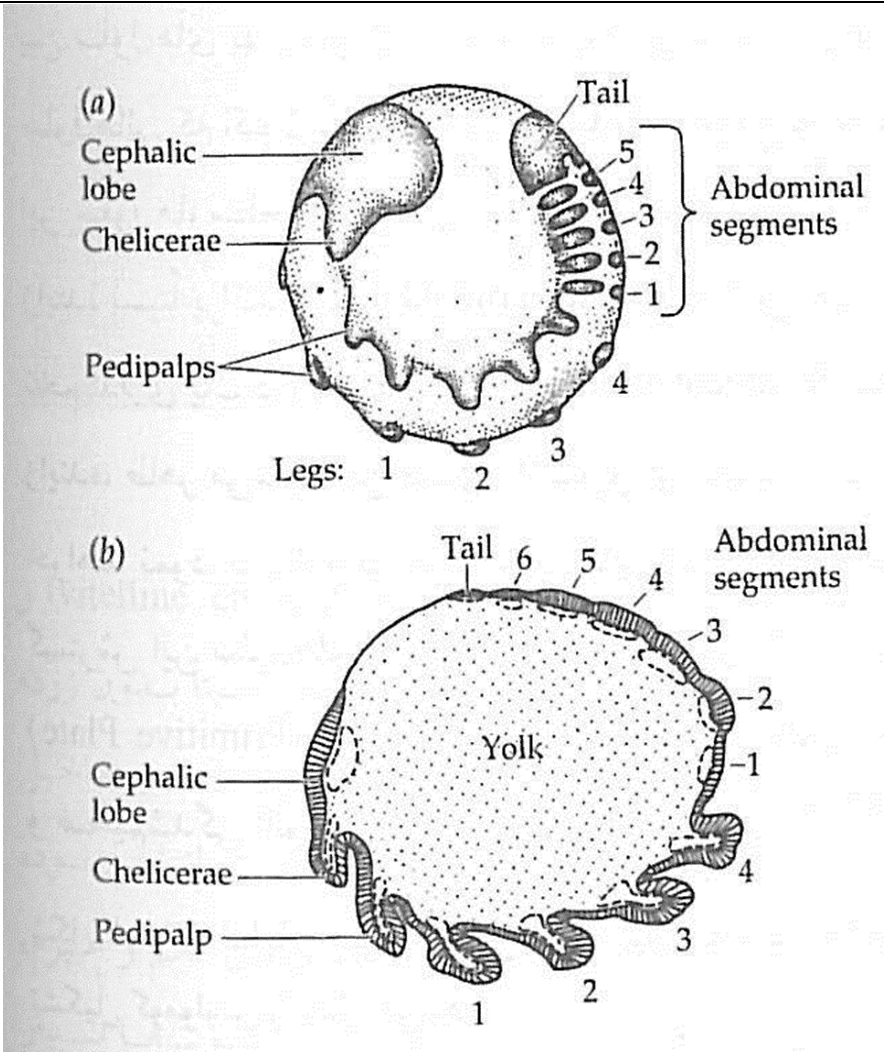
تخم عنکبوتیان شامل دو لایه می باشد. این لایه ها شامل پوشش زرده ای داخلی و دیگری لایه ی خارجی یا کوریون می باشد. و در آنها سیتوپلاسم داخلی غنی از زرده می باشد. در طی لقاح ادغام پیش هسته های نر و ماده بعد از گذاشته شدن تخم صورت می گیرد. در آنها اولین تقسیم هسته ای ۶ ساعت بعد از گذاشته شدن تخم صورت می گیرد. تسهیم در آنها سطحی بوده که طی آن، تقسیم متوالی هسته در مرکز توده زرده سیتوپلاسمی اتفاق می افتد. هسته ها بدو.ن تشکیل سیتوپلاسم تقسیم می شوند. هسته ها به سمت محیط مهاجرت می کنند. به طوری که در مرحله ۶۴ سلولی، هسته ها در محیط پیرامونی قرار می گیرند. از ترکیب هسته ها با سیتوپلاسم اطراف خود بلاستومرها پدید می آیند و در نهایت یک لایه ی نازک از بلاستودرم در اطراف زرده پدید می آید. در این حین زرده به کف دیواره بلاستومر ها فرو می نشیند و فضایی بوجود می آید که به آن بلاستوسل گفته می شود. بعد از این مرحله بلاستودرم شروع به جمع شدن می کند. بخش فوقانی بلاستودرم با جدا کردن خود از پوشش زرده ای به داخل زرده فرو رفته و شروع به تمایز می کنند در نتیجه سطح شکمی لارو را پدید می آورند. در ضمن یک صفحه ی زاینده ی پراکنده را می سازند. حدود ۸۰ ساعت بعد از تخم گذاری یک درون رفتگی کوچک در مرکز صفحه ایجاد می شود که به آن بلاستوپور گفته می شود. پیش سازهای مزودرمی و اندودرمی از طریق بلاستوپور به داخل مهاجرت می کنند و در اثر گسترش خود در داخل یک صفحه بر آمده به نام صفحه ی ابتدایی(Primitive plate) را ایجاد می کنند.این صفحه دارای دو انتها می باشد که یک انتهای آن بسته می شود و یک برجستگی ثانویه ای در آن اتفاق می افتد که به آن کومولوس(cumulus) گفته می شود. (شکل۸-۴)

در مورد نقش کومولوس تردیدهایی وجود دارد. کومولوس به صفحه زاینده مهاجرت می کند بعد از این مرحله است که صفحه ی زاینده با تقسیمات سلولی تعدادش افزایش پیدا کرده و واجد چند لایه ی سلولی می شود.در صفحه زاینده، نوار زاینده شکل می گیرد. این نوار توده های سلولی را پدید می آورد. این توده های سلولی شامل لوب سری، لوب دمی و ۵ جفت سومیت بینابینی است. لوب سری منشا کلیسر و پدیپالپ ها می شود.

لوب دمی هم در اثر تقسیمات خود بندهای شکمی را پدید می آورد. این لوب در اطراف نوار زاینده گسترش پیدا می کند ولوبهای سری ودم با هم تماس برقرار می کنند در اثر تمایز ودرون رفتگی بند دوم وسوم شکمی به ترتیب ششهای کتابی وتراشه ها تنفسی پدید می آیند . شکل)



شکل ۸-۴.موقعیت شیار اولیه و کومولوس در مراحل جنینی عنکبوت نشان میدهد(منبع شماره ۳ص۳۵۷).



شکل ۹-۴.نوار زاینده در عنکبوت: a)قبل از معکوس شدن: موقعیت ایجاد لوب سری ،کلیسر،پدیپالپ . بندهای شکمی در آن نمایش داده شده است . b) برش طولی از یک جنین مسن تر در آنها رشد بیشتر اندامهای یاد شده دیده میشود (منبع شماره ۳ ص۳۵۸).

در طی رشد ونمو دوران لاروی ،اکتودرم لایه زاینده باعث پدید آمدن بخشهایی مانند اندام ها ی حسی پوست ، سیستم عصبی ،غدد ابریشمی ،غدد سمی ،ششهای کتا بی ،تراشه ولوله گوارشی جلویی وعقبی می شود. روده میانی ولوله های مالپیگی هم از بخش اندودرمی لایه زاینده پدید می آیند. وبخش مزودرمی لایه زا ینده هم، باعث ایجاد اندامهای تولید مثلی ، گردش خون ،غدد مفصلی وعضلات می شود.

عنکبوتیا ن دارای یک جفت چشم مرکزی وسه جفت چشم کناری هستند در اثر درون رفتگی اکتودرم چشمهای مرکزی پدید می آیند .درون رفتگی باعث می شود لایه مورد نظرروی هم چین بخورد ودر اثر چین خوردگی عدسی وشبکیه متمایز شوند .

شش های کتابی هم از نواحی بیرون زده اکتودرم ناحیه جلوئی اکتودرم پشتی – کناری تولید می شوند. لاروها در پایه پدیپالپ خود دندانهای کوتیکولی دارند به آنها دندانهای تخمی (egg teeth) هم می گویند. که از ان برا باز کردن غلاف کوریونی تخم اطراف خود را استفاده می کند بعد از آن اولین پوست اندازی لارو عنکبوت صورت می گیرد.

۴-۲-۴ بند پایان حشرات

بدن حشرات شامل سه ناحیه یا تاگما tagmata میباشد. این سه ناحیه شامل سر سینه و شکم است. اسکلت بیرونی حشرات از جنس کتین میباشد در نتیجه این اسکلت از رشد اضافی حشره بعد از آخرین پوست اندازی ممانعت می کند.

اندام های داخلی در حشرات ، شامل یک دستگاه گوارشی است که لوله های مالپیگی در مرز روده میانی، در روده باریک به آن وارد میشود. یک قلب پشتی و یک رگ خونی قدامی در حشرات همولنف را به سیستم گردش خون وارد میکند. یک سیستم تراکئال دو طرفی با تراکئول های منشعب نقش سیستم تنفسی را بر عهده دارند.

سیستم تولید مثلی درجنس ماده از تخمدان های دو طرف با اویداکت و غدد ضمیمه و گیرنده منی که به یک واژن مرتبط است، تشکیل شده است. اندام تولید مثلی نر از چند جفت بیضه ، آوران ها و سمینال وزیکول که به یک مجرای انزالی مشترک مرتبط اند تشکیل شده است .

۴-۲-۴-۱ تشکیل گامتها گامترژنز

گناد ها در جنس نر و ماده جفت هستند و آرایش انها اساسا بند بندی است .گنادهای تولید کننده در جنس ماده یا اواریول ها Ovariols توسط یک غشاء مزودرومی پوشیده شده اند و توسط سلول های زاینده انتهایی پشتیبانی میشوند .اواریول ها در هر سمت شکم قرار دارند آنها به اویداکت ها متصل میشوند. اویداکت ها در سمت پشتی بدن به یک واژن مرکزی مرتبط میشوند در هر اواریول سلول های زاینده به ترتیب سن به دنبال

فولیکولها رسیده قرار میگیرند. در راسته های مختلف حشرات بر اساس ارتباط اووسیت با سایر سلول ها ی فولیکولی سه نوع اورایول قابل تشخیص میباشد :

۱-اواریولهای پانوایستیک Panoistic

در این نوع از اواریولها، اووسیت ها بلافاصله بعد از احاطه شدن با سلول های فولیکولی اوورژنر را آغاز میکنند. محصولات ژنی در اووسیت ذخیره میشوند و بخشی از آنها که طی متابولیسم اووسیت مورد نیاز میباشد، از فعالیت هسته اووسیت حاصل میشوند.

۲- اواریولهای تلو تروف (teloterophic)

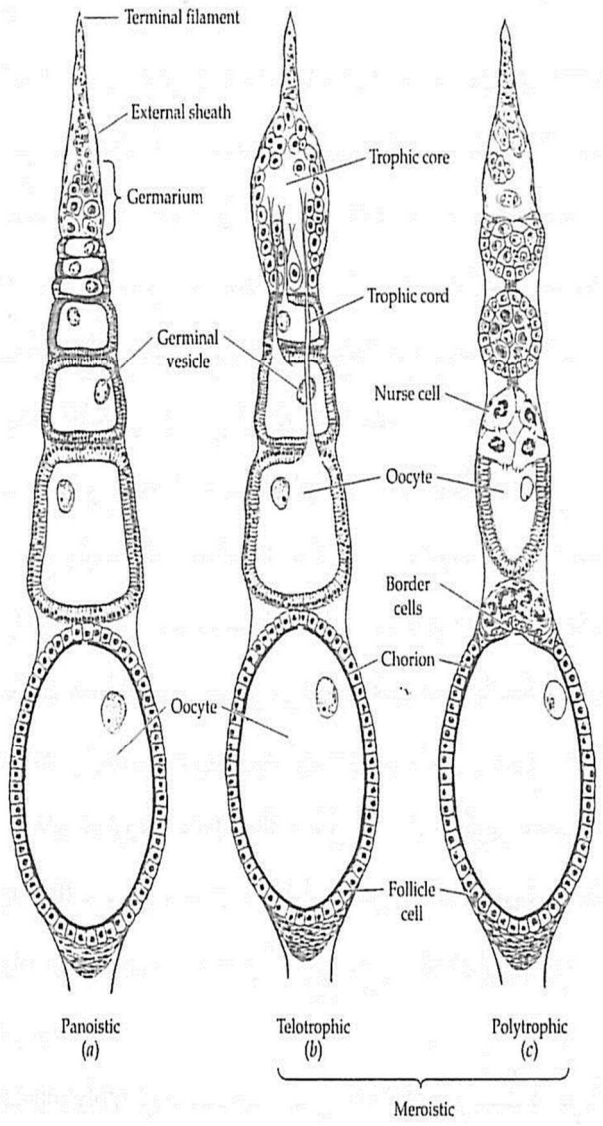
در آنها اووگونی تقسیم شده و اووسیتهای حاصل از طریق یک مجرای تغذیه ای به تروفوسیت های فولیکولی متصل میشوند. اووسیتها توسط سلول های فولیکولی احاطه میشوند و به صورت دیستال وارد اواریول میشوند .

۳- اواریولهای پلی تروف (polytrophic)

در این نوع از اواریولها، تروفوسیتها و اووسیتها در درنزدیکی هم قرار میگیرند. به این تروفوسیتها ،سلول های پرستار هم گفته می شود. تعداد آنها در گونه های مختلف ، متغییر است. محصول های سلول های پرستار از طریق مجرایی که در اثر سیتوکینز ناکامل بوجود آمده و بین اویداکت و سلول پرستار قرار میگیرد، به اوویسیت انتقال می یابد (شکل).

با اینکه RNA و پروتیئن ها در هر سه نوع اواریول ، در اووسیت و تروفوست ها سنتز میشود. اما ذخیره عمده پروتئینی از ویتلین، توسط اجسام چربی تولید میشود و از طریق همولنف به تخم منتقل میگردد. اووسیت های در حال رشد ، پروتئین را به طریق پینوسیتورز به داخل خود جذب می کنند

سنتز RNA و پروتئین در تروفوسیت ها و اووسیتها ، علاوه بر آن که نقش فاکتور های تعیین کننده ی جنینی را دارند، به عنوان ذخیره غذایی برای تخم به حساب می آیند.



شکل۱۰-۴. طرح شماتیک از انواع اواریول در حشرات : a) اواریول از نوع پانوایستیک b) اواریول تلوتروف : اووسیت از طریق یک مجرای تغذیه ای با تروفوسیتها ارتباط دارند. c) اواریول از نوع پلی تروفیک : اووسیت و تروفوسیتها ارتباط نزدیکی با هم دارند در اینجا به تروفوسیتها سلولهای پرستار هم گفته میشود (منبع شماره ۳ص ۳۷۲).

تشکیل محور قدامی–خلفی در تخم حشرات به واسطه تولید دو mRNA در سلول های پرستار هدایت می شود. mRNA پروتئین bicoid از طریق مجاری تغذیه ای به داخل اووسیت منتقل میشود و در بخشی از آن که در مجاورت سلول های پرستار میباشد ذخیره میگردد . mRNA پروتئین nanous در بخشی از تخم که از سلول های پرستار دور می باشد قرار می گیرند. به این ترتیب bicoid در یک طرف و nanous در طرف دیگر تخم قرار میگیرد. در طی تسهیم هسته ای که سیتوپلاسم ان حاوی bicoid است ساختار های قدامی را می سازد و سلول ها حاوی nanous بخش های خلفی را ایجاد میکنند. تشکیل محور پشتی–شکمی در اثر بر همکنش بین اووسیت و سلول های فولیکولی ایجاد میشود. سلول های فولیکولی ، کوریون را ترشح میکنند کوریون باعث میشود که از خشک شدن تخم جلو گیری به عمل آید در کوریون ساختار هایی به نام میکروپیل وجود دارد که اجازه میدهد اسپرم در ان حرکت کرده و لقاح صورت گیرد.

در جنس نر بیضه ها شامل چندین جفت می باشد در بیضه ها سلول های فولیکولی قرار دارند و اسپرماتوگونی ها در ناحیه راسی بیضه به اسپرماتوسیتها تبدیل میشوند اسپرماتوسیتهای تشکیل شده با گذراندن تقسیمات میوز و تغییرات موفولوژی نهایتا به اسپرم بالغ تبدیل میشوند. اسپرمهای ایجاد شده به سمت وازدفران حرکت کرده و به صورت دستجات اسپرمی یا اسپرماتوفور ها در سمینال وزیکول ذخیره میشوند. طی جفت گیری اسپرما توفور از طریق یک آلت تناسلی طویل شده که مجهز به یک پمپ اسپرمی میباشد به داخل کیسه دریافت کننده اسپرمی در جنس ماده حرکت میکنند.

۴-۲-۴-۲ لقاح در حشرات

لقاح در حشرات داخلی بوده ودر مجاری تناسلی جنس ماده صورت میگیرد. موقعی که تخمک از محل تخمدان آزاد میشود به سمت واژن حرکت میکند در یک لحضه میکرو پیل آن در مقابل ورودی مجرایی قرار میگیرد که اسپرم را از کیسه دریافت کننده اسپرم انتقال میدهد. در نتیجه با ورود اسپرم از میکروپیل، فعال شدن تخم صورت میگیرد .و در طی آن جابه جایی های سیتو پلاسمی به صورت پویا در تخم اتفاق می افتد. در همین موقع هسته اووسیت دومین تقسیم میوزی را کامل می کند از هسته های نر و ماده پیش هسته های نر و ماده ایجاد می شود و آنها سر انجام با هم ادغام میشوند .و درنهایت تخم لقاح یافته پدید می آید.

۴-۲-۴-۳ تسهیم در حشرات

تسهیم در حشرات از نوع ناقص و سطحی میباشد چرا که تخم حشرات از نوع مرکز زرده بوده و هسته در مرکز زرده شناور میباشد.در این نوع از تخمها، هسته با سرعت زیادی تقسیم میشود در حالی که تقسیم سیتو پلاسمی رخ نمیدهد .در نهایت سلول بزرگ تخم حاوی تعداد زیادی هسته میشود که به ان فاز سین سیشیال Syncytial گفته میشود . در طی هشت مرحله تقیسمات هسته ای ۲۵۶ هسته ایجاد میشود. در جریان نهمین مرحله چرخه هسته ای حدود ۵ هسته به سطح قطب خلفی جنین میرسد. آنها توسط غشا های سلولی احاطه میشوند در نهایت سلول های قطبی را پدید می آورند. و تبدیل به سلول های جنسی میشوند. در چرخه دهم تقسیمات هسته ای هسته ها به طرف محیط تخم مهاجرت میکنند. در زیر غشاء تخم قرار میگیرند به این حالت بلاستودرم سین سینسیشیال گفته می شود. هسته ها در این مرحله دریک قلمروی کوچکی با پروتئین های اسکلت سلولی محدود میشوند. و هر هسته به وسیله میکرو توبولها و میکروفیلامانها احاطه می شوند به هر هسته و سیتو پلاسم اطرافش

انرجید energid گفته می شود .انر جید ها به سمت غشا تخمک حرکت می کنند و غشا پلاسمایی تخمک به طرف داخل وبین هسته ها چین می خورد و هر هسته تبدیل به یک سلول منفرد می شود. که مقداری سیتو پلاسم و همچنین غشاء سلولی را دارد. در این مرحله بلاستودرم سلولی ایجاد می شود. در دروزو فیلا بلاستودرم سلولی، ۶۰۰۰ سلول دارد که ۴ ساعت بعد از لقاح ایجاد می شود .

۴-۲-۴-۴ تشکیل نوار زاینده

بعد از اینکه بلاستودرم سلولی شد. بلاستومر ها به صورت یکنواخت در سطح تخم توزیع می شوند در ادامه تجمع با تقسیم همزمان سلول ها منجر به تشکیل یک پیش ساز جنینی به نام نوار زاینده germ band می شود .

در گونه های حشرات ۳ نوع باند زاینده دیده می شود :

الف. باند زاینده کوتاه :در این حالت نوار زاینده ساختاری صفه مانند دارد و نوار زاینده به بخشهای سری تمایز پیدا می کند .ملخ های شاخ کوتاه دارای نوار زاینده کوتاه میباشند.

ب.نوار زاینده متوسط: نوار زاینده از ۲ سری اجتماعات سلولی شکمی و جانبی تشکیل میشود این حالت را در جیرجیرک ها میتوان مشاهده کرد.

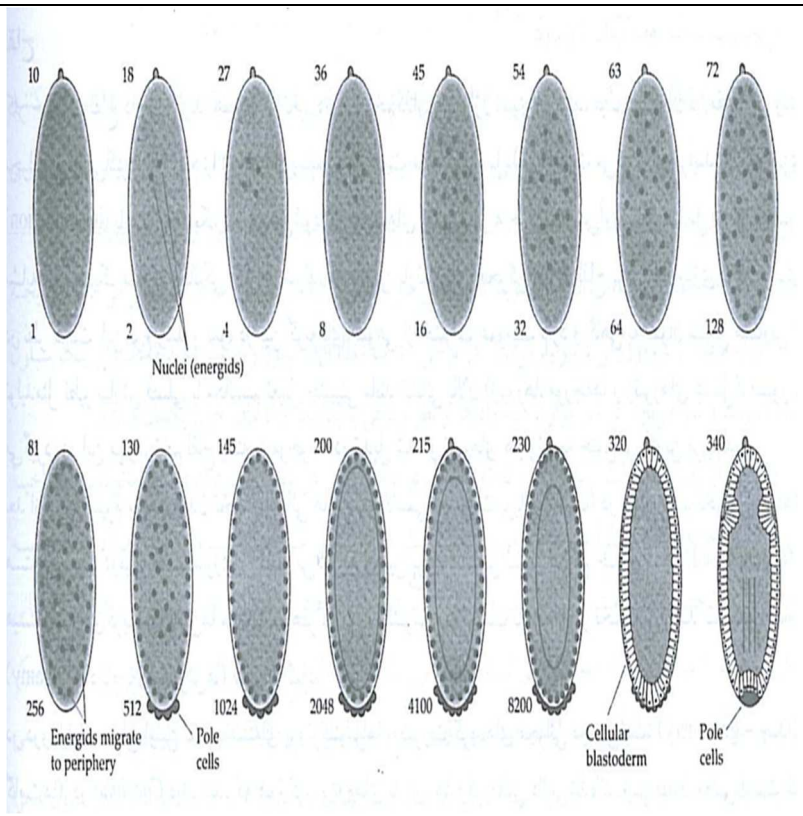
ج.نوار زاینده بلند : نوار زاینده به صورت یک لایه سلولی ۸۰٪ از تخم را می پوشاند این حالت در دزو فیلا دیده می شود .

۴-۲-۴-۵ گاسترولاسیون

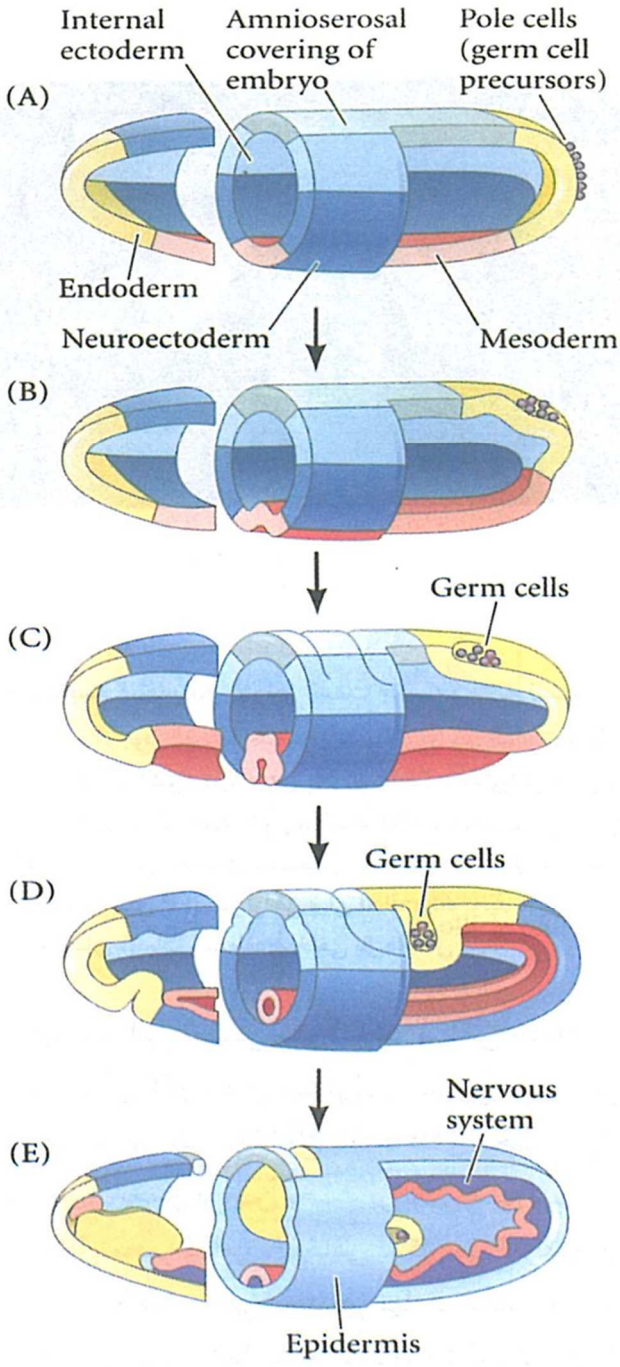
در جنین های با نوار زاینده بلند ، سلول هایی که در سطح شکمی قرار میگیرند به داخل نفوذ میکنند و یک شیار شکمی را میسازند .در نهایت این شیار مانند یک لایه مزودرمی بسته شده و سلول های باقی مانده در سطح تخم جدا میشوند این لوله بعد ها بخش های مزودرمی را در جنین می سازد. همزمان با بسته شدن لوله مزودرمی در طول خط میانی شکمی ، در اطراف قطب خلفی تخم نوار زاینده به سرعت گسترش پیدا میکند در طی این گسترش سلول های قطبی بلعیده میشوند در جنین جایگاهی برای درون رفتن اندودرم خلفی ایجاد می کند با درون رفتن سلول های قطبی آنها در نهایت با اجزای مزودرمی گناد احاطه می شوند.

موقعی که بلاستودرم شکل می گیرد در نواحی شکمی و جانبی تخم گاسترولاسیون صورت می گیرد. و سطح پشتی جنین توسط یک لایه سروزی پوشیده می شود. همچنان که طرفین جنین در اطراف زرده گسترش می یابد به تدریج لایه ی سروزی جذب شده و سروز در ناحیه ی پشتی ناپدید می شود و این زمانی است که ۲ لبه (Flank) در طول خط میانی ، پشتی تخم ظاهر میشود در جنین هایی که نوار زاینده متوسط و کوتاه دارند مزودرم از طریق درون رفتگی و تورق سلول های تازه تقسیم شده در طول یک شیار گوارشی تشکیل میشود

در واقع در جنین هایی با نوار زاینده کوتاه و متوسط یک سری از حرکات در تخم مشاهده میشود که به این حرکات بلاستوکنیزیز Blastokinesis گفته میشود. بلاستوکنیزیز شامل فرایندهای anatrepsis و kataterpsis می باشد در اناترپسیس جنین به داخل زرده گسترش می یابد و در فاز کاتا ترپزیز جنین به موقعیت قبلی خود روی سطح تخم بر میگردد



شکل۱۱-۴.تسهیم از نوع سطحی در حشرات : شماره های بالایی بیان کننده زمان برحسب دقیقه بعد از تخم گذاری و شماره های پایینی نشان دهنده تعداد هسته ایجاد شده در فاز سن سیشیال میباشد (منبع شماره ۳ ص۳۷۶).



شکل۱۲-۴. گاسترولاسیون در مگس سرکه

۴-۲-۴-۶ اندام زایی در حشرات

۴-۲-۴-۶-۱ رشد ونمو بخشهای عصبی

در حشراتی که حرکات گاسترولایی مشخصی دارند، موقعی که چند ردیف سلولی در خط میانی شکم، به داخل بخش زرده ای وارد شدند، باعث میشود که بلاستودرم در طول خط میانی شکمی تجمع پیدا کرده و ناحیه عصب ساز Neurogenic اکتودرم را تشکیل دهند. از ناحیه عصب ساز، مزوبلاست هایی به وجود میاید که بعدا آنها به نرون ها تبدیل میشوند. تعداد نروبلاست های اولیه با تعداد بندها هماهنگ است .

نروبلاست ها، منطقه نرو اکتودرم را ترک میکنند. پس از یک فاز رشد اولیه از هر نرو بلاست مشخص، گانگیلوبلاست به وجود می آید.

در نواحی پیش سری، عصب زایی با موارد بالا متفاوت است. نواحی پیش سری ویژگیهای بند بندی ندارند و تعداد حوزه های عصب ساز به علت فقدان بند ها مبهم میباشد اما سه ناحیه عصب ساز یا مزومر به نام بند های آنتنی، سپری و لبرومی با هم جفت شده و زیر تقسیمات مغز را میسازند.

۴-۲-۴-۶-۲ رشد ونمو اندامهای حسی

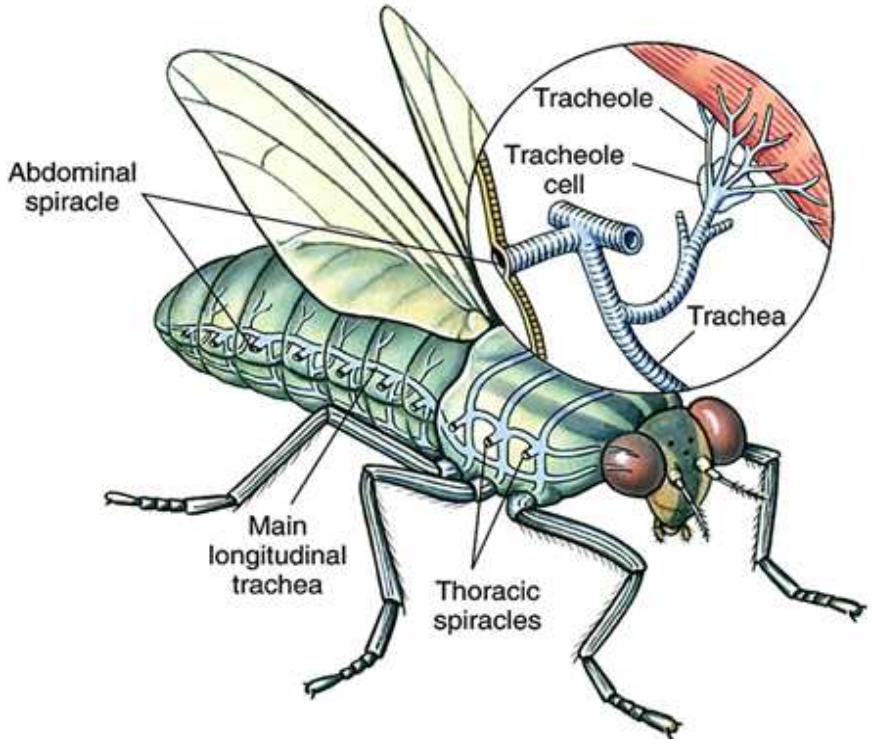
نرونهایی که در نواحی اپیدرمی ایجاد میشوند، آکسون خود را تا سیستم عصبی مرکزی امتداد میدهند. نرونها از یک طرف به غشا پایه اپیدرم، نفوذ کرده و از طرف دیگر آکسون های آنها به گانگلیون هدف وارد میشوند.

اندام حسی یک اندام کوتیکولی می باشد که شامل یک سلول اپیدرمی، یک سلول حسی و یک سلول مادرتارچه Bristle میباشد. سلول مادرتارچه خود به دو سلول تورموژن Tormogen و تریکوژن Trichogen تقسیم میشود.

یک اندام حسی دیگر در حشرات وجود دارد که به ان اسکولوپیدیوم Scolopidium میگویند که یک اندام حسی مربوط به اندام های رباط مانند میباشد. آنها یک فضای تو خالی را در پا ،تراکئا و آنتها به وجود می آورند و سلول های حسی شکل دهنده انها پتانسیل های ایجاد شده توسط لرزش را منتقل میکنند.

۳-۶-۴-۲-۴ رشد ونمو سیستم های تراکئال

چین خوردگی و درون رفتگی های جانبی در هر بند از بند دوم سینه ای تا هشتمین بند شکمی، مقدمه تشکیل سیستم نایی یا تراکئال در حشرات میباشد. این حفره ها به صورت بین بندی منشا میگیرند و درمواجه با بخش های مزودرمی منشعب میشوند. و در نهایت چندین انشعاب در جهت های مختلف ایجاد میکند و ازطرف دیگر با بافتها ارتباط برقرار میکنند.

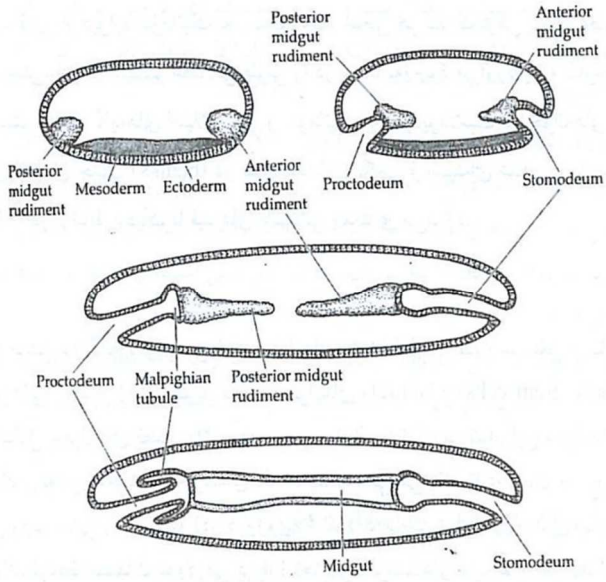


شکل۱۳-۴. سیستم تراشه ای در بدن حشرات

۴-۲-۴-۶-۴ رشد و نمو مشتقات اندودرمی

درجنین هایی که نوار زاینده بلند دارند پیش سازهای اولیه روده میانی جلویی و عقبی در دو انتهای شیار شکمی ایجاد میشود. از این پیش سازها دو گره سلولی ایجاد میشود که در نهایت به سمت داخل تخم امتداد می یابند. سلول های موجود در پیش ساز های تکثیر می یابد و تکثیر آنها از بخشهای اکتودرمی و مزودرمی سریع تر می باشد. با گسترش نوار زاینده منفذ مخرجی و منفذ دهانی شکل میگیرد. در ادامه با رشد بیشتر پیش سازهای روده ای موجود در دو طرف به هم میرسند و روده میانی شکل میگیرد .در محل تلاقی روده میانی و عقبی سلول های

بنیادی مربوط به لوله های مالپیگی تمایز و تکثیر پیدا میکنند از این سلولها لوله هایی مالپیگی ایجاد میشود که در آینده نقش سیستم دفع مواد زاید را ایفا میکنند . (شکل).



شکل۱۴-۴.نحوه تشکیل روده میانی در حشرات (منبع شماره ۳ص۳۹۱).

۴-۲-۴-۶-۵ رشد ونمومشتقات مزودرم

سلول های مزودرمی با توجه به مناطق مختلف جنینی تمایز پیدا میکنند. مزودرم در بخش های انتهایی مثل جلوی سر و آخرین بند های شکمی کاهش یافته و یا اصلا وجود ندارد. در هر بند سلول های مزودرمی در سومیت های جانبی مشخص گروه بندی میشوند. وممکن است حفرات سلولی را در هر طرف یک بند ایجاد نمایند. کیسه

سلومی توسط بخش سوماتیکی و اسپلانکنیکی مزودرم پدید می آیند. از داخل کیسه سلومی کیسه هایی امتداد پیدا میکنند که در نهایت دیواره سلومی را به نواحی سطحی خاصی تقسیم میکند. سلول هایی که به خط میانی جنین میرسند، تیغه ای از سلولهای خونی را میسازند که از آنها سلول های خونی ، هموسیت ها و بلاسموسیت ها تمایز پیدا میکند. بخش هایی از دیواره ی اسپلانکنیک به عضلات روده میانی تمایز پیدا میکند. و بخش های سوماتیک مزودرم هم به سمت زوائد هر بند گسترش یافته عضلات آنها را ایجاد میکند. از حاشیه پشتی جانبی لایه های اسپلانکنیک و سوماتیک هم کاردیوبلاست ها یا جوانه های قلبی تمایز می یابد. .

۴-۲-۴-۶-۶ تکوین گناد ها

در اکثر جنین های حشراتی که نوار زاینده بلند دارند سلول های زاینده اولیه ، اولین سلول هایی هستند که در هنگام تشکیل سلول های قطبی ، بلاستودرم سین سیشیال را ترک میکنند. آنها در مراحل اولیه جنین به ندرت تقسیم میشوند و به صورت خوشه ای باقی میمانند. در زمان جمع شدن نوار زاینده به بخش خلفی روده میانی نفوذ میکنند. سپس به صورت دو دسته سلولی از هم جدا میشوند و توسط مشتقات مزودرمی دیواره اسپلا نکنیک سومیت های مربوط به هر بند احاطه میشوند. و در هر بند یک گناد اولیه را میسازند. سلول های مزودرمی بین گامت ها پراکنده می شوند و سلول های فولیکولی تخمدان ها و اسپرماتوسیتها را میسازند. تفکیک و جدا شدن سلول های زاینده اولیه در جنین هایی با نوار زاینده متوسط و کوتاه نسبت به جنین هایی با نوار زاینده بلند از قابلیت تشخیص کمتر برخوردار است.

۴-۲-۴-۷ دگر دیسی در حشرات

بر اساس فرآیند دگردیسی حشرات به چند دسته تقسیم میشوند که عبارتند از :

الف- حشرات بدون دگردیسی یا آمتابول ametabolous : در این گروه بین افراد بالغ و نابالغ بجز تفاوت در جثه و رسیدگی دستگاه تناسلی ، تفاوت دیگری دیده نمیشود.

ب- حشرات با دگردیسی ناقص یا همی متابول hemimetabolous : تفاوت در این گروه بین افراد بالغ ونابالغ نسبت به گروه قبلی مقداری بیشتر میباشد وبا هر پوست اندازی جوانه بال در آنها ظاهر شده و موجود مقداری بزرگتر میشود.

ج- حشرات با دگردیسی کامل یا هولو متابول holometabolous : به لحاظ ظاهری هیچ شباهتی بین لارو وافراد بالغ دیده نمیشود. لاروها پس از چند بار پوست اندازی و طی مرحله شفیرگی یا پوپا pupa به موجود بالغ تبدیل میشوند.

با توجه به اینکه جزئیات دگردیسی در بین گونه های حشرات متفاوت است ولی روند آن از یک الگوی عمومی تبعیت میکند . به طور کلی دگردیسی تحت کنترل عصب و هورمون میباشد . دو هورمون موثر در این زمینه، ۲۰-هیدروکسی اکدایسون 20-hydroxyecdyson و هورمون جوانی میباشد. ۲۰-هیدروکسی اکدایسون آغاز کننده و هماهنگ کننده پوست اندازی میباشد ولی هورمون جوانی یک متوقف کننده پوست اندازی میباشد. در واقع هورمون جوانی بیان ژنهای مورد نیاز دگردیسی را متوقف میکند این هورمون به وسیله جسم آلاتا corpora allata ترشح میشود. در اثر دریافت محرکهای خارجی هورمون پروتوراسیکو تروپیک prothoaracicotropic از مغز ترشح میشود این هورمون باعث فعال شدن غده پروتوراسیک میشود در اثر فعال شدن غده پروتوراسیک

هورمون اکدایسون تولید میشود . این هورمون اکدایسون در بافتها به نوع فعال خود یعنی ۲۰-هیدروکسی اکدایسون تبدیل میشود که همانطور که گفته شد این هورمون آغازگر و القا کننده پوست اندازی میباشد.

بعد از طی فاز جنینی لارو از پوسته تخم خارج میشود لارو جوان معمولا با کسب ویژگی های اصلی مثل ایجاد بال ، دستگاه تناسلی خارجی، گناد های بالغ و چشم های تکوین یافته به بلوغ میرسد. لاروی که خارج میشود اولین اینستار نامده میشود و بعد از اولین پوست اندازی دومین اینستار پدید می اید. همین طور این روند تا ایجاد چهارمین اینستار ادامه می یابد

در مرحله شفیرگی pupal ساختار های متناسب با افراد بالغ از دیسکهای زایا وجوانه های بافتی پدید می ایند. دیسک های زایا بالغ Imaginal بافت های اپی تلیاالی پهن شده ای هستند که از طریق یک ساقه به اپیدریس لارو متصل میباشد در حالی که جوانه های بافتی سلول هایی هستند که به صورت گروهی در نواحی خواصی از اپیدرم در بین سلول های اپیدرمی توزیع شده اند.

فصل پنجم

کرمهای حلقوی و خارپوستان

۵-۱ شاخه کرمهای حلقوی annelida

کرمهای حلقوی شاخه ای بسیار متنوع در دنیای جانوری می باشند که پراکنش گسترده ای دارند. کرم های حلقوی جزئ دهان اولیه ها یا protostomata می باشند و به همین دلیل اغلب ویژگی های دهان اولیه ها را دارند. این ویژگی ها شامل تقارن دوطرفی، بدن با سه لایه زایشی و تبدیل شدن بلاستوپور جنینی به دهان می باشد.حفره داخلی بدن در کرمهای حلقوی به صورت سلوم می باشد که توسط مشتقات مزودرم مفروش شده است.

این موجودات تسهیم از نوع مارپیچی دارند و بیشتر اعضای آنها لارو چرخان یا تروکوفور ایجاد می کنند. دستگاه گوارش آنها کامل است و ساختار بند بندی در بیشتر قسمت های بدن به چشم می خورد.بند بندی بودن در تکامل بی مهرگان و مهره داران موثر است. بند بندی بودن به معنی تمایز بدن در طول محور طولی خود به تعدادی واحد به نام قطعه می باشد که هر یک از آنها بخشی از اندام ها یا سیستم اصلی را دارند.

۵-۱-۱ رده بندی کرمهای حلقوی

شاخه ی کرم های پهن دارای سه رده اصلی و سه رده فرعی می باشد که سه رده اصلی آنها عبارتند از:

۵-۱-۱-۱ رده ی پرتاران polychaeta

بزرگترین رده از شاخه کرم های حلقوی می باشند. اعضای آنها دریازی می باشند. در سر آنها چشم ، شاخکها وجود دارد. دارای تعداد زیادی پاراپدیوم می باشند. هر پاراپدیوم یک زائده ی بال مانند و دارای تار است. برخی از آنها آزادزی ، برخی به صورت همسفره داخل صدف نرمتنان و یا اسفنج ها زیست می کنند و برخی از آنها هم انگلی هستند.

برخی از آنها به خاطر رنگ های زیاد دیدنی هستند. معروف ترین نمونه آنها نرئیس است که به کرم صدفی هم معروف است و در نواحی جذرومدی زیست می کند. آن یک کرم طویل و استوانه ای یا یک سر مشخص در انتهای جلویی و یک دم انتهایی می باشد که بدن آن از نظر خارجی حدوداً دارای ۸۰ بند یا حلقه می باشد. چرخه ی زندگی غیر مستقیم دارند. دارای مرحله لاروی هستند که به آن لارو تروکوفور می گویند.

۵-۱-۱-۲ رده ی کم تاران oligochaeta

شامل بیش از ۳۱۰۰ گونه جانوری می باشند که زیستگاههای آن ها آبهای شیرین، شور و یا خاک های مرطوب می باشد. گونه های آبزی در نواحی عمیق زندگی می کنند.

برخی ازانواع خاک زی آنها جزء بزرگترین بی مهرگان به حساب می آیند.آنها سر مشخصی ندارند. چرخه ی زندگی آنها مستقیم و فاقد مرحله ی لاروی می باشد. آنها هرمافرودیت می باشند. نمونه معروف این رده کرم خاک *Lumbricus terrestris* میباشد کرم خاکی هرمافرودیت میباشد که میتواند بافرد هم گونه خود جفت گیری نماید. سیستم تولید مثلی آن شامل غده های جنسی ،مجاری جنسی و کمربند تناسلی یا کلیتلوم میباشد . غده های جنسی شامل بیضه ها و تخمدانها میباشد. بیضه ها دو جفت بوده که در حد فاصل بندهای (۹و۱۰) و

(۱۰و۱۱) قرار دارند . بین بندهای ۱۲ و۱۳ تخمدانها قرار دارند . کرم خاکی شب هنگام جفت گیری می کنند در طی این عمل بندهای ۹ تا ۱۱ یک کرم در مقابل کلیتلوم دیگری قرار میگیرد . بعد از تبادل اسپرم ، دو فرد از هم جدا میشوند و کوکون در بخش کمربند تناسلی ایجاد شده و به طرف بخش جلویی بدن جانور حرکت میکند در ادامه تخمکها از بند ۱۴ وارد کوکونها میشود و سپس با حرکت آن به سمت جلو از اسپرماتکا که دارای اسپرمهای ذخیره شده حاصل از جفت گیری میباشند ، اسپرم وارد کوکون شده و در کوکون تخمکها لقاح میابند در نهایت کوکون از بخش سر جدا شده در محیط خارج قرار میگیرند وتخمها در کوکون به رشد خود ادامه میدهند.

۵-۱-۱-۳ رده ی هیرودینه آ hirudinea یا زالوها

در آنها بدن ازتعداد مشخصی بند حقیقی ساخته شده است. که هریک به حلقه های ظاهری تقسیم بندی شده اند. دارای بادکش های جلویی و عقبی هستند فاقد تار یا پانما هستند. این جانوران اکثراً گندیده خوار و یا خون خوار هستندو حفره ی عمومی بدن آنها کاهش یافته و توسط پارانشیم پر شده است. بخاطر عدم وجود پاراپدیوم و ضمائم سری، تک جنسی بودن و وجود کمربند تناسلی ، محدود بودن غدد جنسی در چند بند جلویی به کم تاران شباهت دارند.

کم تاران و و زالوها از نظر طرح بدن جانور بالغ و مراحل اولیه ی جنین شناسی با پرتاران شباهت های زیادی دارند. آنها دارای یک سری خصوصیاتی هستند که باعث می شود که کم تاران و زالوها را در طبقه کلیتلوم داران (clitellata) قرار دارند.کلیتلوم داران تخم های خود را در یک پیله نفوذ ناپذیر به نام کوکون می

ریزند. کوکون ها توسط اندام غده ای تخصص یافته به نام کلیتلوم ترشح می شود.درون این کوکون تخم ها تکوین مستقیم را طی کرده و یک مرحله لاروی خاصی اکثر پلی کیتا از آن ها بوجود می آید که لارو شناگرآزاد می باشد.

از نقطه نظر جنین شناسی طرح بدن زالوها شامل دو ناحیه می باشد.

۱:ناحیه ی سری که فاقد بندبندی می باشد.

۲: ناحیه تنه که بزرگتر بوده و حالت بند بندی دارد.

ناحیه ی سری از سلولها های پیش ساز جنینی که در انتهای قدامی صفحه زایا واقع هستند تشکیل می شود .و قسمت خارجی این ناحیه پروستومیوم نام دارد، که شامل بخش های جلویی پوست گانگلیون فوق مری سیستم عصبی مرکزی می باشد. قسمت داخلی ناحیه ی سری شامل لوله ی گوارشی جلویی می باشد که شامل تشکیلات تغذیه ای و اندام های جلویی لوله ی گوارش است.تنه بسیار وسیعتر از ناحیه ی سری می باشد.

در تنه آرایش متوالی بندها دیده میشود . هر بند در بیرون به چندین حلقه (Annuli) تقسیم میشود که روی یکی از این حلقه ها (یا هما ن حلقه عصبی) یک ردیف دایره ای از اندام های حسی (sensilla) وجود دارد .طرح بدن زالو مطابق با سازمان دهی سیستم عصب مرکزی به چهار قطعه روسترال (R1-R4) و ۲۱ قطعه میانی (M1-M21)و ۷ قطعه دمی (C1-C7) تقسیم میشود و قطعات هر ناحیه به صورت قدامی –خلفی قرار گرفته اند

علی رغم شباهتهای آشکار بین قطعات ،هریک از قطعات تنه از نظر ساختار سلولی اختلاف بسیار ظریفی با هم دارند. واین امر به خاطر جای گیری این قطعات یا سلولها در طول محور قدامی خلفی است.

۵-۱-۲ سیستم تولید مثلی زالو ها

زالوها هرما فرودیت میباشند در بند ۱۱بدن آنها دو تخمدان کوچک وجود دارد از هر تخمدان یک اویداکت کوتاه جدا میشود. و نهایتا دو لوله اویداکت بهم پیوسته و واژن یا رحم کوتاه را میسازند. که در نهایت از طریق یک منفذ جنسی واقع در همان بند به خارج را می یابد .در بند های ۱۲ تا ۲۰ بدن آنها ۹ جفت بیضه زرد رنگ قرار دارد . هر یک از آنها یک مجرای انتقال دهنده کوتاه جدا میشود این مجاری کوتاه به یک کانال اسپرمی بزرگ منتهی میشوند که تا بند ۱۰ امتداد دارند . هر کانال در بند ۱۰ و ایجاد چندین بار پیچیدن دور خود اپیدیدیم را ایجاد میکنند در بند ۱۰ آلت جفت گیری هم قرار دارد.

در زالو ها لقاح داخلی است که یا بوسیله جفت گیری حقیقی و یا اسپرم ریزی زیر پوستی انجام میشود یعنی اسپرم از طریق پوست به داخل حفره ی سلومی تزریق میشوند از محل تزریق اسپرمها به سمت تخمدان ها میروند.

به هنگام لقاح در زالو ها تخمک تا مرحله پروفاز میوز ۱ پیش میرود اما سریعا دراین مرحله میوز متوقف میشود و تا زمانیکه در تخمدان است در این مرحله می ماند و تا از بدن آزاد نشود نمیتواند تکوین جنینی خود را ادامه دهد . پس از تخم گذاری ، تخم لقاح یافته پیشرفت رشد و نموی دارد .

تخم هادر یک پیله یا کوکون مقاوم و بسیار نفوذ ناپذیر محصور می شود .

کوکون و مایع داخل آن توسط کلیتلوم ترشح می شود. کلیتلوم ناحیه غده ای اپیدرم می باشد که در طی تخم گذاری با منفذ تناسلی ماده مرتبط می شود . مایع کوکون غنی از آلبومین است و این مایع توسط جنین در حال رشد و نمو به عنوان منبع تغذیه ای مصرف می شود .

۵-۱-۳ تسهیم

تسهیمات اولیه از نوع کامل یا هولو بلاستیک می باشد. واین نوع تسهیم از نوع مارپیچی یا spiral می باشد. در تسهیم مارپیچی اولین دو صفحه ای که ایجاد می شود موازی محور جانبی گیاهی می باشد در اثر تسهیمات تخم به ۴ ماکرومر تبدیل می شود که شامل D،C،B،Aمی باشد ویژگی مارپیچی در سومین دور تقسیمات ظاهر می شود. و هر یک از ۴ ماکرومر به طور نا متقارن تقسیم می شود تا یک سلول دختری کوچک به نام میکرو در قطب جانوری ایجاد شود .

باتوجه به همین تقسیم مارپیچی میکرو مر های ۴تایی نسبت به ماکرومر ها ۴۵ درجه حالت چرخیدگی دارند در نهایت در قطب جانوری یک کلا هک میکرومری شکل می گیرد . لازم به ذکر است که جانورانی که تسهیم مارپیچی دارند ماکرومر D ایجاد شده دارای خصوصیاتی است که میتواند قسمت عمده تنه را در موجود بالغ بسازد. در زالوها و بسیاری از کرمهای حلقوی تقسیمات اول و دوم نا مساوی بوده در نتیجه همین امر ماکرومر D ایجاد میشود. ماکرومر Dبا توجه به در یافت نا متقارن سیتو پلاسم سلول تخم بزرگترین ماکرومر محسوب می شود و بخش عمده ای از تلو پلاسم قطبی (polar teloplasm)در اختیار سلول D قرار می گیرد . در زالو ها ماکرو مر Dیک بلاستومر بزرگ جانوری (سلول (DNOPQ و یک بلاستومر بزرگ گیاهی (سلول

DM))را به همراه میکرو مرهای مربوطه را می سازند سلولهایDM .و DNOPQ بخش عمده ای از تلو پلاسم را به ارث می برند آنها با ایجاد میکرو مرهای اضافی باعث میشوند که DNOPQ نهایتا اکتودرم تنه وDM مزودرم تنه را بسازند .تحقیقات نشا داده است که تلو پلاسم برخی از فاکتور هایی رادارد که دو بلاستومر یادشده را برای ایجاد سلول های بنیادی تنه متعهد میکند.

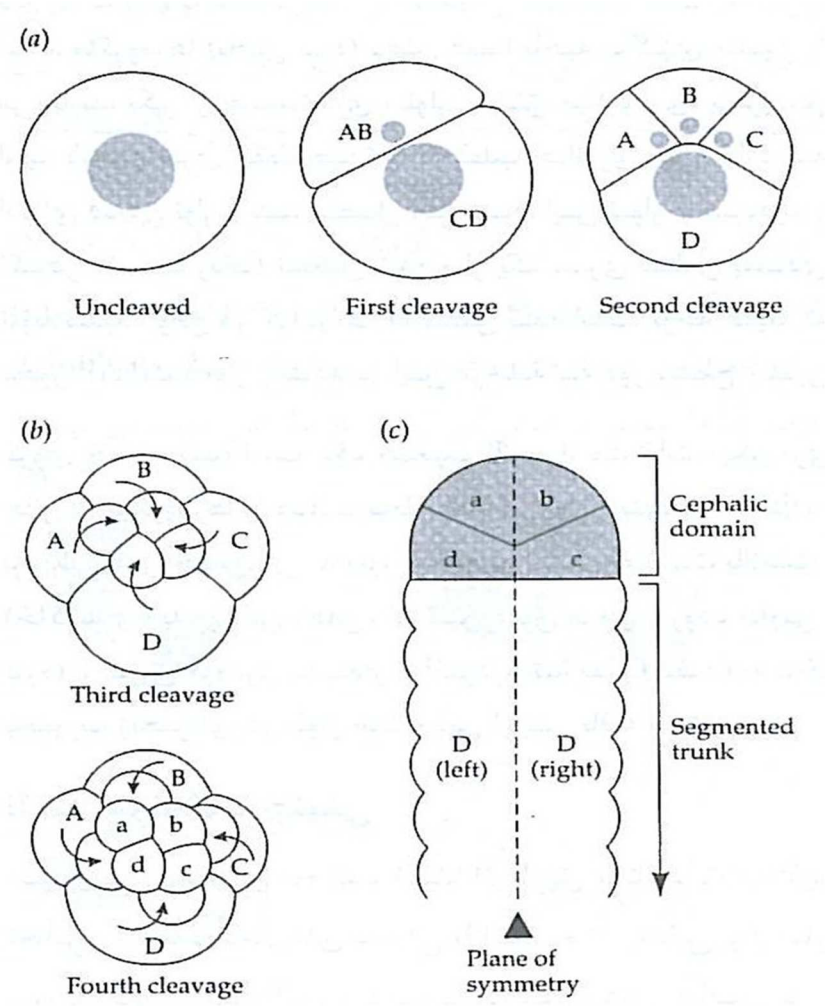
درجنین پرتاران که تسهیم مار پیچی دارند تنه نیز توسط یک جفت سلو ل پیش سازاکتودرمی ومزودرمی مجزا تشکیل می شود آنها میکرومر های دوم و چهارم ماکرومرD می باشند .

۵-۱-۴گاسترولاسیون در زالو

در زالو گاسترولاسیون توسط یکسری نو ترتیبی های سلولی هم زمان به وقوع می پیوندد که بر روی سطح ماکرومرهای بزرگ و غنی از زرده رخ می دهد. اولین علامت گاسترولاسیون جنین زالو تشکیل نوار زاینده دو لایه می باشد این نوار شامل مزودرم در زیر اکتودرم میباشد در گام بعدی لایه اندودرم به مجموع دو لایه قبلی اضافه میشود. درزالو اندودرم توسط فرایندی به نام روخزیدگی ایجاد میشود . برای انجام این عمل نوار زاینده از قطب گیاهی گسترش پیدا میکند و ماکرومرهای حاصل از تسهیم را احاطه میکند . در طی افزایش طول نوار زاینده انتهای قدامی آن که در قطب جانوری مستقر است ، ثابت می ماند و انتهای خلفی آن که در محدوده ماکرومر D میباشد تثبیت میگردد. نوار یاد شده که در دو انتهای خود ثابت است در حال طویل شدن به سمت بیرون بین دو انتهای خود حلقه میزند به این ترتیب در دوطرف چپ وراست تخم نوارهای زاینده در حال رشد پدید می آید (شکل) در نهایت صفحه زاینده به مانند یک روبان اطراف ماکرمرها پدید می آید در این

حالت پروستومیوم که در آینده بخشهای سری جانور را پدید می آورند در انتهای قدامی روبان و تلوبلاستهاییی که تنه را میسازند در انتهای خلفی آن قرار میگیرند بعد از اینکه نوارهای چپ وراست در ناحیه شکمی به هم ادغام شدند بخش اپیدرمی این نوارها در هم آمیخته می شوند نهایتا یک لایه یک پارچه اپیدرمی در بخش بیرونی پدید می آید که این نشان دهنده پایان گاسترولاسیون میباشد . در این حالت ماکرومرهایی که در آینده بخشهای اندودرمی را میسازند درون پوشش اپیدرمی محصور شده اند و لایه عضلانی آینده بین آنها قرار گرفته است . باگسترش صفحه زاینده ، جنین سر خود را به طرف غشای زرده ای می کشد و با این عمل تغییر شکل جنین از حالت کروی به استوانه ای آغاز میشود. (شکل)

.



شکل . طرح شماتیک از تسهیم اولیه در کرمهای حلقوی a) دو تسهیم که به صورت کامل ونامساوی بوده و زمینه ساز ماکرومر D میشود ماکرومر D فاکتورهایی را به ارث میبرد که در آینده نواحی تنه را میسازد. b) تسهیمات بعدی را نشان میدهد که طی آن محور تسهیم نسبت به محور گیاهی جانوری ۴۵ درجه چرخیده و تسهیم مارپیچی را نشان میدهد میکرومرها نسبت به ماکرومرها حالت چرخیدگی پیدا میکنند d) سرنوشت اولیه بلاستورها را نشان میدهد که طی آن بلاستومر D متعهد به ساخت تنه میشود (منبع شماره ۳ ص۳۲۱).

۵-۲ خارپوستان

خارپوستان یا اکینودرماتا (Echinodemata) موجوداتی دریازی هستند به لحاظ الگوهای تکوین از گروه سه لایه ایها یا تریپلو بلاستیک به حساب می آیند این شاخه جانوری دارای سلوم واقعی هستند تقارن در آنها از نوع شعاعی است ونوعی از تقارن پنج شعاعی در آنها دیده می شود که طی آن بخشهای مختلف بدن در پنج قسمت متناظر دیده میشود البته در مرحله لاروی تقارن دو طرفی دارند وبرخی از اعضای این شاخه با توجه به زندگی آزاد خود تقارن دو طرفی در طی بلوغ دارند. حفره عمومی آنها که همان سلوم میباشد از نوع انتروسل میباشد یعنی این که سلوم آنها منشا روده میانی دارد. خارپوستان در مناطق کم عمق تا عمیق وهمچنین نواحی جزر ومدی زندگی می کنند.

سر در آنها وجود ندارد واکثر اندامهای بدن آنها مژه دار میباشند یک اپیدرم ظریف بدن آنها را می پوشاند البته در برخی مثل خیاران دریایی پوست چرمی میباشد در زیر اپیدرم یک اسکلت داخلی مزودرمی قرار دارد که این بخش شامل صفحات آهکی ثابت یا متحرک و معمولا خاردار میباشد دستگاه گوارشی ساده دارند سلوم آنها مژه دار میباشد وبه چند قسمت تقسیم میشود که شامل سلوم دور احشاء ؛ سیستم عروقی-آبی Water-vascular system وسیستم خونی میباشند. سیستم عروقی-آبی به پاهای لوله ای مجهز است و اساسا از این پاهای لوله ای برای حرکت استفاده میشود این سیستم عروقی-آبی با صفحه غربالی یا مادرپورایت Madreporite با محیط خارج ارتباط برقرار میکند .

دستگاه عصبی در آنها شامل یک حلقه عصبی وچند طناب عصبی شعاعی میباشد تنفس در آنها از طریق یک سری آبششهای ریز جلدی Dermal branchiae ویا استطاله های سلومی که به بیرون راه دارند صورت میگیرند. تنفس در خیاران دریایی از طریق درخت تنفسی کلواکی صورت میگیرد .

بیشتر اعضا جدا جنس هستند لقاح خارجی دارند ومرحله لاروی در چرخه زندگی آنها دیده میشود.

۵-۲-۱ رده بندی خارپوستان

۵-۲-۱-۱ رده لاله وشان (Crinoidae)

اعضا این رده شناگر میباشند البته برخی از آنها از سطح مقابل دهانی به جایی تکیه میدهند لاله های دریایی وستاره های پر مانند از اعضای امروزی این رده به حساب می آیند اغلب آنها ساکن نواحی عمیق میباشند صفحه بدن توسط یک پوست چرمی حاوی صفحات آهکی احاطه شده است. این صفحه ها طوری قرار گرفته اند که شکل یک جام یا کالکس (calyx) را بوجود آورده اند دهان در مرکز کالیکس قرار دارد در امتداد بازوها ؛آمبولاکرال مژه دار قرار دارند که ذرات غذایی را به طرف دهان هدایت میکنند جدا جنس میباشند وغدد جنسی ساده ای دارند در آنها لقاح خارجی بوده ومرحله لاروی دارند.

۵-۲-۱-۲ رده ستاره سانان (Asteroidea)

این موجودات در نواحی خلیجی دریاها از بخشهای جزری-مدی تا اعماق زیاد وبر روی کف دریا زندگی میکنند بدن آنها به صورت مشخص از یک صفحه مرکزی ساخته شده که تعداد بازو از آن انشعاب میگیرد که تعداد بازوها ۵ عدد میباشد دهان در مرکز صفحه مرکزی قرار دارد وتوسط غشاء دور دهانی و تعدادی خار دهانی احاطه شده است. از دهان پنج شیار باریک به نام شیارهای آمبولاکرال در خط میانی هر بازو وجود دارد

در حاشیه های جانبی این شیارها خارهای آهکی متحرکی به نام خارهای آمبولاکرال دیده میشود .بیشتر ستاره های دریایی جدا جنس هستند در فضای سلومی هر بازو یک جفت غده جنسی وجود دارد واز هر غده یک لوله خارج میشود وبه صفحه منفذ دار و نهایتا به سطح مقابل دهانی منتهی میشود. لقاح در آنها خارجی میباشد از رشد و نمو تخم نوعی لارو به نام دی پلورا (Dipleura)ایجاد میشود که آزادوشناگر بوده وتقارن دو طرفی دارد. بعد از مدتی در بخش جلویی آنها چند بازو پدیدار میشود وتوسط ساقه ای به جایی تکیه کرده و دگردیسی را آغاز میکنند از سطح جدا شده شنا کرده ومراحل لاروی مانند بی پی ناریا Bipinnaria .اوری کولاریا Auricularia را ایجاد میکنند.

پس از طی این مراحل لاروی یک ستاره دریایی کوچک ایجاد میشود ستاره های دریایی دارای قدرت ترمیم بالا هستند در ضمن قدرت خود بری (Autotomy) نیز دارند وطی آن قادرند بازوها را از پایه قطع کنند و طی چند ماه آن را ترمیم کنند .

۵-۲-۱-۳ رده خیار سانان (Holothuroidae)

اعضای این رده شبیه به خیار میباشند وبه خیاران دریایی معروفند بدن آنها در امتداد محورهای مقابل دهانی کشیده شده است یک طرف بدن آنها دارای ضخامتی کمتر ازطرف مقابل میباشند ودر همانجا دهان قرار دارد. صفحات آهکی در آنها بسیار ریز میباشد پوشش بدن آنها چرمی است در زیر این پوست چرمی عضلات قرار میگیرند. در خیارسانان سیستم خونی نسبت به سایر خار پوستان توسعه یافته تر میباشد. خیار سانان جدا جنس هستند آنها لقاح خارجی داشته وبه لارو آنها اوریکولاریا گفته میشود.

۵-۲-۱-۴ رده خارسانان Ecuinoidea

اعضای این رده کروی یا تخم مرغی ویا صفحه مانند میباشند ودر آنها بازو دیده نمیشود. توتیای دریایی در این رده قرار میگیرد آن نیمه کروی ودارای تقارن شعاعی میباشد بدن توتیای دریایی شامل یک پوشش خارجی میباشد این پوشش خارجی تقریبا از ده ردیف صفحه آهکی پوشیده شده است این صفحات آهکی دارای خارهای بلند ومتحرک میباشندکه جانور از آنها برای حرکت هم استفاده میکند .

این موجودات جداجنس هستند و غدد جنسی در افراد نر و ماده در نواحی بین محور قرار میگیرند سلولهای جنسی تولید شده در غدد جنسی از طریق منافذ جنسی که در سطح دهانی قرار دارند به بیرون راه پیدا میکنند در آنها لقاح خارجی بوده ولاروی که تولید میکنند لاروپلوتئوس نام دارد که یک لارو شناگر میباشد.

۵-۲-۱-۵ رده مارسانان Ophiuoidea

ستاره های شکننده وستاره های سبدی متعلق به این رده میباشند بیشتر مارسانان دو جنسی هستند در آنها غدد جنسی شامل کیسه های ساده ای میباشند که در بخشهای بین محوری سطح دهانی صفحه مرکزی آنها قرار میگیرند این کیسه ها از طریق منافذ به بیرون راه می یابند لقاح در مارسانان خارجی میباشد. لارو آنها را پلوتئوس مینامند مارسانان دارای قدرت ترمیم بسیار بالایی هستند .

۵-۲-۱-۶ رده کانسنتری سیکلوایدهConcentricycloidae

در صفحه مرکزی آنها دو حلقه عروقی-آبی به صورت هم مرکز وجود دارد آنها سیستم گوارشی نداشته وذرات غذایی را از سطح بدن جذب میکنند. گونه معروف آنها Sea diasis میباشد در داخل بدن آنها پنج جفت کیسه تخم وجود دارد که در آنها مراحل رشد ونمو جنینی صورت میگیرد مکانیزمهای لقاح ورشد ونمو لاروی در آنها شناخته نشده است.

۵-۲-۲ لقاح در خارپوستان

تخک خارپوستان سلول بزرگی است که در حدود ۸۰ تا ۲۰۰۰ میکرومتر اندازه دارد. یک لایه پوشش ژله ای محافظ و ضخیم اطراف سلول تخم را احاطه میکند پروتیئن و تیلوژنین Vitellogenin به صورت گرانولهای زرده در سیتو پلاسم پراکنده میباشند در ضمن در سیتو پلاسم تخم گرانو لهای قشری دیده می شود که این گرانولهای قشری پس از لقاح محتویات خود را آزاد میکنند.

تخم خار پوستان به صورت غیر معمولی دارای غلظت بالایی از مولکو لهای لازم برای بیان ژن و تقسیم سلولی میباشند. گامت ها پس از آزاد شدن درون آب، عمر محدودی دارند. اسپرم به مدت ۱۰ تا ۳۰ دقیقه شنا میکند .تخمک ها تا حدود ۲ ساعت توانایی لقاح دارند. اسپرم با استفاده از تاژک های بلند وشلاق مانند خود شنا می کند. اسپرم به داخل لایه ژله ای نفوذ میکند که در اثر این فعل و انفعالات واکنش آکروزومی در اسپرم آغاز میشود. وزیکول آکروزمی یک وزیکول بزرگ در غشاء سر اسپرم می باشد. که در اثر اگزوسیتوز آنزیم های پروتئو لیتکی آزاد می شود. که درنهایت موجب هضم لایه ژله ای شده و اسپرم به سطح تخمک را پیدا می کند. ادغام شدن غشاء اسپرم و تخمک یک سری پاسخ های متوالی را فراهم میکند یکی از این پاسخ ها جلو گیری از پلی اسپرمی می باشد. همان طور که می دانید پلی اسپرمی به عنوان یک معضل در نظر گرفته می شود. در توتیای دریایی دو فرایند مکمل موجب جلو گیری از پلی اسپرمی میشود: اولی دپلاریزاسیون سریع و موقتی غشای پلا سمایی تخم ودیگری ایجاد سد فیزیکی دائمی می باشد. این سد فیزیکی با سرعت کمتری شکل می گیرد. این سد یک پوسته محکم اطراف تخم ایجاد می کند که به آن غشای زرده ای(vitellin invelope) یا پوشش لقاحی گفته می شود.

این سد از طریق اگزوسیتوز گرانولهای قشری ایجاد می شود که نهایتاَ پروتئینهایی آزاد می کنند و سریعاَ این پروتئینها به کمک پراکسیداز ها درهم فرو می رود.

درضمن در اثر ادغام غشاهای اسپرم و تخمک پروتئین چسبنده ای به نام هیالین آزاد می شود این پروتئین ماتریکس خارج سلولی محکمی به نام لایه هیالین را ایجاد می کند. لایه هیالین سلولهای جنینی تازه تشکیل شده را در کنار هم نگه می دارد.

در اثر دپلاریزاسیون غشایی، تخمک از لحاظ فیزیولوژیکی فعال می شود بدین ترتیب تنفس سلولی و ترجمه پروتئین ها به شدت افزایش می یابد.پیش هسته ماده میوز خود را کامل می کند. در نهایت دو پیش هسته نر و ماده با هم ادغام می شوند تا نهایتاَ تخم با هسته ی دیپلوئید شکل بگیرد. چند دقیقه بعد هم اولین تسهیم آغاز می شود.

۵-۲-۳ تسهیم در خارپوستان

اولین تقسیمات سلولی در خارپوستان از طرح هندسی ویژه ای تبعیت می کند این طرح در بین گونه های مختلف آنها تا حدی متفاوت می باشد اولین و دومین تسهیم طولی است. و قطب های جانوری گیاهی را تقسیم می کنند. این تسهیمات نسبت به هم زاویه ۹۰درجه دارند و ۴ بلاستومر هم اندازه تولید می کنند. تسهیم سوم استوایی است و عمود بر دو تسهیم اولی می باشد تا این مرحله تقسیمات سلولها مساوی است و در اکثر گرو ه های خارپوستان بقیه تسهیمات به صورت مساوی ادامه می سابد در اکثر توتیاهای دریایی در تقسیم چهارم، چهار سلول قطب گیاهی به صورت نامساوی تقسیم می شود و ۴ سلول قطب جانوری تسهیم مساوی

دارندکه نهایتاً جنین ۱۶ سلولی با ۳ ردیف سلولی ایجاد می شود که هر ردیف دارای بلاستومرهای متفاوت با ردیف بعدی دارد این سلولها به ترتیب از قطب جانوری یه پایین مزومرها، ماکرومرها و میکرومرها نام دارند و هرکدام سرنوشت خاص خود را دنبال می کنند در توتیای دریایی طی تقسیم پنجم میکرومرها به صورت نامساوی تقسیم می شوند و میکروهای کوچک را پدید می آورند.مزومرها و ماکرومرها به طور مساوی تقسیم می شوند و از تقسیم پنجم به بعد تمام تقسیمات مساوی است.

تقسیمات کلیواژی سریع، ثابت و هم زمان در خارپوستان ۹ تا ۱۱ دور ادامه می یابد و پروتئین cyclin این تقسیمات را تنظیم می کند و در نهایت یک فضای مشخص در داخل جنین ایجاد می شود که به آن بلاستوسل گفته می شود و به جنین در این مرحله، بلاستولا گفته می شود.

سلول های آستر بلاستوسل در آغاز گرد و مدور هستند و توسط لایه ای شفاف در طی تقسیم کنار هم قرار گرفته اند. در پایان تسهیم چندین اتفاق به طور هم زمان رخ می دهد.سلولهابه صورت یک اپیتلیوم حقیقی سازماندهی می شوند که دارای اتصالات سلولی دائمی هستند .در سطح داخلی و خارجی آنها ماتریکس خارج سلولی پیچیده ای یافت می شود در سطح خارجی هر سلول یک مژه منفرد شکل می گیرد و شروع به ضربه زدن می کنند. چرخه سلولی کند می شود.

در اکثر خارپوستان یک آنزیم پروتئولیتیک به نام hatching enzyme در این زمان آزاد می شود که پوشش وتیلینی را پاره می کند و بلاستولا از آن خارج می شود.

۵-۲-۳-۱ سرنوشت بلاستولای توتیای دریایی

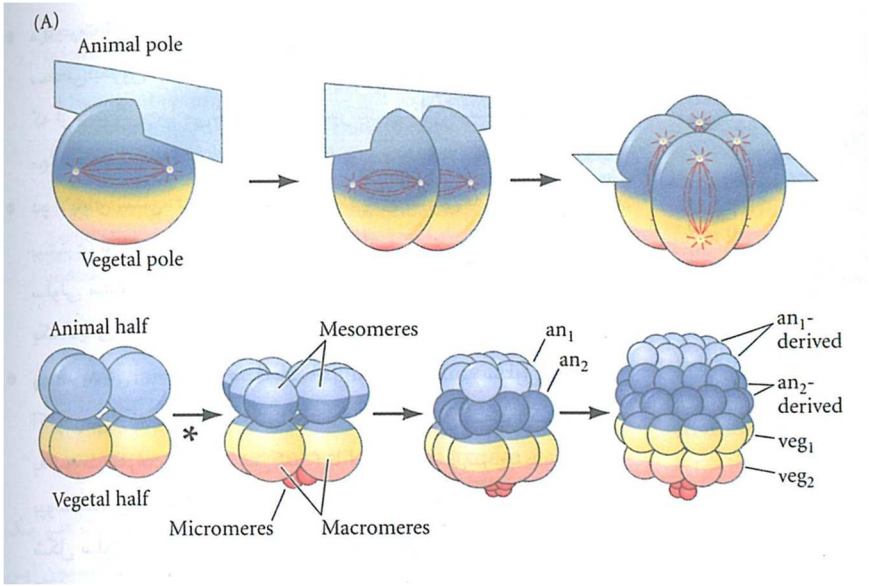
اغلب دانشمندان با دنبال کرد سرنوشت سلول های منفرد توسط زنگ های فلورسنت سرنوشت آنها را مطالعه می کنند.

نیمه جانوری جنین به طور ثابت اکتودرم(پوست و نورونهای) لارو را بوجود می آورد. لایه اول نباتی سلولهایی را ایجاد می کنند که می توانند وارد اندام های اندودرمی یا اکتودرمی شوند.

لایه دوم گیاهی سلولهایی را بوجود می آورند که قادر هستند سه نوع ساختار متفاوت را تشکیل دهند که عبارتند از اندودرم ، سلوم و مزانشیم ثانویه.

اولین ردیف میکرومرهاسلولهای مزانشیمی اولیه را بوجود می آورند که غشاء اسکلت لاروی هستند در حالی که ردیف دوم میکرومرها در تشکیل سلولهای سلومی شرکت می کنند . میکرومرهای تولید کننده اسکلت تنها سلول هایی هستند که سرنوشت آنهابه صورت خود به خود تعیین شده است.

در واقع پس از تسهیم هشتم بلاستومرها سعی میکنند که از مرکز توده جنینی دور شوند. به تدریج یک حفره بلاستوسل ایجاد میشود وبه مرور بزرگتر میشود. بلاستوسل با شمار زیادی از سلولها احاطه میگردد. برخی از سلولهای سطحی واجد مژه میشوند وبه این ترتیت بلاستولای مژه دار ایجاد میشود. واین زمان تقریبا ۲۴ ساعت پس از لقاح بوده و جنین قادر است زندگی آزادانه ای در آب دریا داشته باشد. در مرحله ۶۴ سلولی دوره بلاستولایی جنینی پایان یافته و مرحله گاسترولایی آغاز میشود.


(A)
Animal pole
Vegetal pole
Animal half
Vegetal half
*
Mesomeres
Micromeres
Macromeres
an1
an2
an1-derived
an2-derived
veg1
veg2

۵-۲-۴ گاسترولاسیون در توتیای دریایی

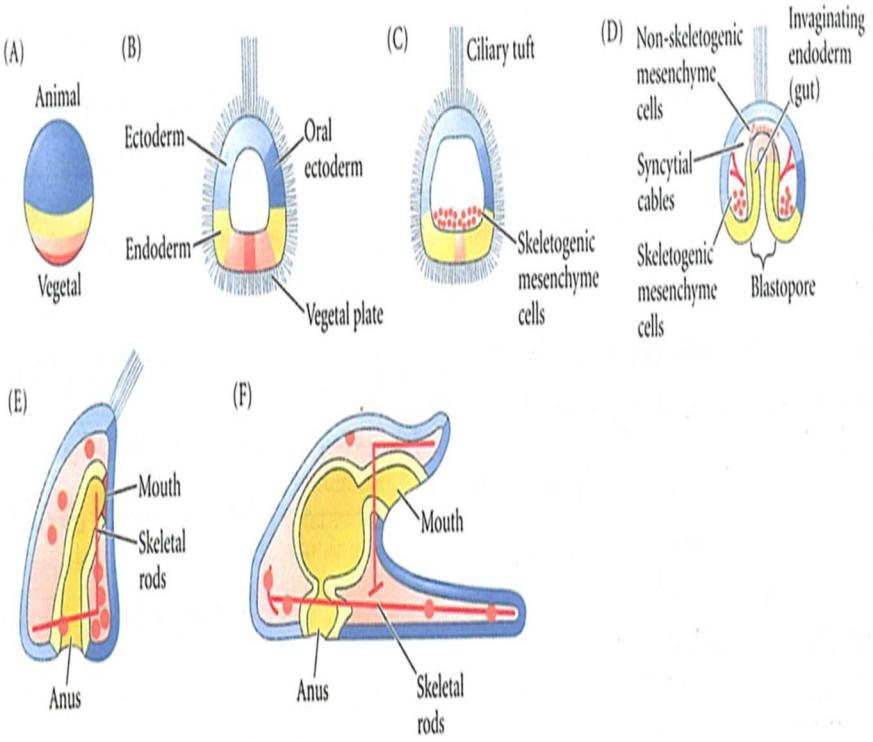
در طی فرایند گاسترولاسیون سلولهای بلاستولا برای ایجاد لایه های زایشی جابه جا میشوند. حرکات گاسترولایی در توتیای دریایی ترکیبی از حرکات مختلف میباشد. مهمترین این حرکات شامل ،حرکات تورفتگی و مهاجرت میباشد. البته با شروع حرکات گاسترولایی یک سری مژه های حسی روی قطب جانوری جنین پدید می آید. میکرومرهای قطب گیاهی شروع کننده اولین حرکات گاسترولایی هستند آنها به داخل بلاستوسل مهاجرت میکنند این میکرومرها مزانشیم ابتدایی را پدید می آورند آنها بعدها اسکلت دوران لاروی را میسازند.بعد از مهاجرت اولیه میکرومرها جنین شکل تورفته ای ایجاد میکند و نفوذ میکرومرها بیشتر میشود به طوری که دیگر اثری از میکرومرها در سطح باقی نمی ماند. پس از مهاجرت میکرومرها ما شاهد درون رفتگی ماکرومرهای قطب گیاهی خواهیم بود. این سلولها به شکل انگشت دستکش به داخل بلاستوسل ورود کرده و در نهایت حفره گوارشی اولیه ایجاد میشود به مدخل آن بلاستوپور گفته میشود. در ادامه بقیه سلولهای قطب گیاهی به درون مهاجرت میکنند به طوری که سلولهای طبقه دوم گیاهی به مزانشیم ثانویه تمایز میابند آنها در قعر آرکنترون مستقر میشوند این سلولها در آینده به بافت پیوندی تمایز پیدا میکنند. در ادامه در اطراف لوله گوارشی دو حباب پدید می آید در دیواره این حبابها سلولهای مزوبلاست ایجاد میشود در اثر گسترش این حبابها سلوم جانور پدید می آید بعدها در این سلوم سیستم عروق- آبی جانور ایجاد میشود به محض تشکیل سلوم مرحله گاسترولاسیون خاتمه یافته و مرحله لاروی آغاز میشود.

۵-۲-۵ مرحله لاروی در توتیای دریایی

با پایان یافتن گاسترولاسیون جنین تغییر شکل میدهد به طوری که یک طرف آن پهن شده و سطح شکمی ایجاد میشود . دروسط سطح شکمی مخرج ایجاد میشود. سطح مقابل فرو رفتگی پیدا میکند در آن گودال دهانی ایجاد میشود در اثر گسترش بیشتر گودال دهانی با لوله گوارشی اولیه تماس یافته و دهان باز میشود . موقعی که گودال دهانی شکل گرفت اطراف آن بازوهای دهانی به تعداد پنج تا شش جفت ایجاد میشود. در اطراف مخرج هم بازوهای مخرجی ظاهر میشوند بعد از این مرحله جنین شکل چند وجهی به خود میگیرد ومجموعه اندامها توسط خارهای آهکی احاطه میشوند این ویژگیها مشخص کننده مرحله لاروی پلوتئوس میباشد . در این مرحله لارو با کمک گرفتن از مژه های خود در آب شنا میکند.

از سلولهای جانوری واقع در طبقات ۱و۲ اکتودرم پدید می آید این سلولها در خارجی ترین بخش مستقر شده در نهایت اپیدرم،پوست ،ضمائم پوستی و اعصاب از آنها ایجاد میشود.

سلولهای گیاهی لایه اول ودوم ،اندوبلاستها را میسازند که ازآنها لوله گوارشی وسیستم تنفسی ایجاد میشود البته سیستم تنفسی این جانوران کمی پیچیده بوده و با گردش خونی آنها توام شده و در این بین دستگاه عروقی – آبی به این روند کمک میکند.


(A)
Animal
Vegetal
(B)
Ectoderm
Oral ectoderm
Endoderm
Vegetal plate
(C)
Ciliary tuft
Skeletogenic mesenchyme cells
(D)
Non-skeletogenic mesenchyme cells
Invaginating endoderm (gut)
Syncytial cables
Skeletogenic mesenchyme cells
Blastopore
(E)
Mouth
Skeletal rods
Anus
(F)
Mouth
Anus
Skeletal rods

فصل ششم

دوزیستان

۶- ۱ لقاح در دوزیستان

در هر جایی از بخش حیوانی تخمک دوزیستان لقاح می تواند رخ دهد . نقطه ی ورود اسپرم جهت گیری محور پشتی– شکمی لاور بچه قورباغه را تعیین می کند. به نحوی که نقطه ی ورود اسپرم سمت شکمی جنین و نقطه ی مقابل آن (که ۱۸۰ درجه با آن اختلاف دارد)سمت پشتی جنین را مشخص می سازد.

سانتریول اسپرم میکروتوبول های را سازماندهی کرده و باعث می شود که آنها آرایش خود را در سیتوپلاسم گیاهی بصورت موازی تنظیم نموده و سیتوپلاسم قشری را از سیتوپلاسم داخلی زرده ای جدا کنند این مسیر های میکروتوبولی به سیتوپلاسم قشری اجازه میدهد که نسبت به سیتوپلاسم داخلی بچرخند.آرایش میکروتوبول ها درست قبل از شروع چرخش پدیدار شده و زمانیکه چرخش سیتوپلاسمی متوقف میشود ناپدید می گردد. سیتوپلاسم قشری نسبت به سیتوپلاسم داخلی ۳۰ درجه چرخیده و در بعضی از تخم ها باعث میشود تا در نقطه مقابل ورود اسپرم به تخم نواری از سیتوپلاسم خاکستری داخلی در معرض ناحیه حاشیه ای جنین تک سلولی قرار گیرد. این ناحیه همان هلال خاکستری است که گاسترولاسیون از آنجا آغاز می شود. حتی در تخم های زنوپوس نیز که هلال خاکستری مشاهده نمی شود چرخش قشری رخ می دهد و می توان حرکات سیتوپلاسمی را مشاهده کرد. همانطور که بعدا خواهیم دید، محل مقابله نقطه ورود اسپرم جایی است که گاسترولاسیون شروع می شود، این آرایش میکروتوبول ها در ایجاد محور های پشتی – شکمی و قدامی – خلفی لارو بی نهایت مهم خواهد بود.

۶-۲ تسهیم کامل شعاعی نا مساوی

عمل تسهیم در اغلب جنین های قورباغه و سمندر مشابه تسهیم خارپوستان و به صورت متقارن شعاعی و کامل است. اما تخم دوزیستان حاوی زرده بیشتری می باشد. این زرده که در نیمکره نباتی متمرکز شده مانعی برای انجام تسهیم است بنابراین اولین تقسیم در قطب حیوانی آغاز می شود و به آرامی به طرف پایین، به ناحیه گیاهی گسترش می یابد. در نوعی سمندر شیار تسهیم در نیمکره حیوانی با سرعتی نزدیک به یک میلیمتر در دقیقه گسترش می یابد اما به محض اینکه به قطب نباتی نزدیک میشود به ۰,۰۲ , ۰,۰۳ میلیمتر در دقیقه کاهش می یابد. در بعضی گونه ها اولین تسهیم هلال خاکستری را به دو نیم تقسیم می کند.

در اولین تسهیم تخم قورباغه، می توان تفاوت ایجاد شکاف بین نیم کره های حیوانی وگیاهی را مشاهده کرد. وقتی که شیار تسهیم اول هنوز در حال شکافتن سیتوپلاسم زرده ای نیم کره نباتی است، دومین تسهیم در قطب حیوانی شروع می شود . این تسهیم نیز به صورت نصف النهاری بوده و عمود بر تسهیم اول می باشد. همچنان که انتظار می رود، سومین تسهیم استوایی است. با این وجود به دلیل این که در قطب گیاهی مقدار زیادی زرده وجود دارد شیار این تسهیم در تخم های دوزیستان کاملاً استوایی نبوده، بلکه بطرف قطب حیوانی منحرف می شود. این تسهیم جنین را به چهار بلاستومر حیوانی کوچک(میکرومرها) و چهار بلاستومر بزرگ(ماکرومرها) در ناحیه گیاهی تقسیم میکند. این بلاستومرها علی رغم اندازه های نا مساویشان تا دوازدهمین چرخه سلولی (تنها با تأخیر کوچکی در تسهیم نباتی) با یک نسبت یکسان به تقسیم ادامه می دهند.همچنان که تسهیم پیش می رود، ناحیه حیوانی با سلول های کوچک متعددی پر می شود، در حالیکه ناحیه گیاهی حاوی تعداد نسبتاً کمی از ماکرومر های بزرگ و پر زرده است.

چرخه های سلولی بلاستومر های اولیه زنوپوس توسط میزان عامل پیش برنده ی میتوزی(MPF)موجود در سیتوپلاسم تنظیم می شود. تا ۱۲ تقسیم اول در چرخه سلولی زنوپوس مراحل استراحت وجود نداشته و در بین تقسیمات سلولی رشدی صورت نمی گیرد. اندازه جنین تا زمانی که بچه قورباغه شروع به غذا خوردن بکند افزایش نمی یابد. جنین ۱۶ تا ۶۴ سلولی دوزیستان را مورولا می نامند . در مرحله ۱۲۸ سلولی که بلاستوسل ظاهر می شود ،جنین را بلاستولا می نامند .

بلاستوسل دوزیستان دو عملکرد اصلی دارد:

-1 به سلول ها اجازه می دهد تا در حین گاسترولاسیون مهاجرت کنند و ۲- از برهمکنش سلول های زیرین با سلول های بالایی حفره، پیش از بلوغ جلوگیری می کند. دانشمندی به نام Nieuwkoop در سال ۱۹۷۳ سلول های جنینی سمندر را از سقف بلاستوسل در نیم کره حیوانی (ناحیه ای که اغلب کلاهک حیوانی نامیده می شود)برداشت و آنها را در بین سلول های نباتی زرده ای قاعده بلاستوسل قرار داد، سلول های کلاهک بجای اکتودرم به بافت مزودرمی تمایز یافتند. بطور طبیعی نیز بافت مزودرمی از سلول های حیوانی که مجاور پیش سازهای اندودرمی نباتی قرار دارند تشکیل می شود ، زیرا سلول های نباتی سلول های مجاور خود را برای تمایز به بافت های مزودرمی القا می کنند. بنابراین بلاستوسل از تماس سلول های نباتی که برای تبدیل به اندودرم متعهد شده اند با سلول هایی که در اکتودرم برای تولید پوست و اعصاب متعهد گردیده اند جلوگیری می کند. مولکول های چسبندگی سلولی متعددی بلاستومرهای در حال تسهیم را در کنار یکدیگر نگه می دارند.یکی از مهم ترین آنهاEP -کادهرین است .mRNA.ی این پروتئین در سیتوپلاسم تخمک تولید می شود . اگر این پیام توسط الیگونوکیوتید های آنتی سنس تخریب شود به طوری که EP -کاهرین ساخته نشود،چسبندگی بین بلاستومرها به مقدار قابل توجهی کاهش یافته در نتیجه بلاستوسل از بین می رود .

۶-۳ مراحل اولیه گاسترو لاسیون در دوزیستان

ژنوم اولین پیش شرط برای انجام گاسترولاسیون میباشند. در زنوپوس تنها تعداد کمی از ژن ها در جریان تسهیم اولیه رونویسی شده ، و بیشتر ژن های هسته ای تا بعد از دوازدهمین چرخه سلولی فعال نمی شوند. در این زمان ، ژن های متفاوتی در سلول های مختلف شروع به رونویسی کرده و بلاستومرها ظرفیت تحرک را کسب می کنند . این تغییر قابل توجه مرحله گذار بلاستولای میانی نامیده می شود. به نظر می رسد که عیار بعضی از عوامل موجود توسط کروماتین تازه ساخته شده تعیین می شوند. به همین علت می توان زمان این مرحله را بطور آزمایشگاهی و با تغییر نسبت کروماتین به سیتوپلاسم تغییر داد. یکی از حوادثی که مرحله گذار بلاستوی میانی را به راه می اندازد دمتیلاسیون پروموترهای معین است . در زنوپوس (بر خلاف پستانداران)سطوح بالایی از DNA متیله شده در کروموزوم های پدری مشاهده می شود ، با این وجود در مراحل انتهایی بلاستولا ژن هایی که در MBT (مرحله گذر از بلاستولای میانی)فعال شده متیله نمی شوند . لازم به ذکر است این دمتیلاسیون نه بر روی پروموترهایی که در مرحله MBT فعال نشده بودند ، و نه در نواحی لمس کننده واقعی ژن های فعال شده در مرحله MBT مشاهده نمی شوند .بنابراین به نظرمی رسد دمتیلاسیون پروموترها معین ممکن است نقش اساسی در تنظیم زمان بندی بیان ژن در مرحله ی گذار بلاستولای میانی داشته باشد.

۶-۴ گاسترولاسیون دوزیستان

مطالعه ی گاسترولاسیون دو زیستان هم یکی از قدیمی ترین و هم یکی از جدید ترین حوزه های جنین شناسی تجربی است . هرچند به نظر می رسد گاسترولاسیون دو زیستان به طور گسترده ای در قرن گذشته مطالعه شده اما بیشتر تئوریها ی ما که مربوط به مکانیسم های حرکات تکوینی است در طی دهه گذشته مورد

تجدید نظر قرار گرفته است . مطالعه گاسترولاسیون دوزیستان با توجه به این حقیقت که برای گاسترولاسیون همه آنها یک مسیر وجود ندارد ، قدری پیچیده شده ، در واقع گونه های مختلف مسیر های متفاوتی را برای رسیدن به یک هدف یکسان بکار می گیرند. در سال های اخیر قوی ترین تحقیقات روی Xenopus متمرکز شده ، بنابراین ما نیز بر روی روش گاسترولاسیون این دو زیست متمرکز خواهیم شد.

بلاستولادر دوزیستان باعث می شود مناطق داخلی جنین برای تشکیل اندام های اندودرمی تخصیص یابند، جنین با سلول هایی که ظرفیت تشکیل اکتودرم را دارند احاطه شود ، وسلول های مزودرمی در موقعیت های مناسب بین این دو لایه قرار گیرند .دانشمندان مختلفی با پیگیری سرنوشت سلول های بلاستولای زنوپوس نشان دادند که سلول ها بسته به این که در لایه های عمقی یا سطحی قرار گرفته باشند سرنوشت مختلفی میابند معمولا پیش سازهای مزودرمی در لایه عمقی سلول ها قرار دارند ، در حالی که اکتودرم و اندودرم از سلول های لایه سطحی جنین ایجاد می شوند.بیشتر پیش ساز های نوتوکورد و سایر بافت های مزودرمی در زیر سطح ناحیه استوایی (حاشیه ای) جنین قرار دارند .

در قورباغه ها شروع حرکات گاسترولاسیون از سمت پشتی آینده جنین ، درست در زیر ناحیه استوایی و در ناحیه هلال خاکستری (ناحیه مقابل نقطه ورود اسپرم) صورت میگیرد . در این قسمت سلول ها برای تشکیل بلاستوپور بداخل می روند . این سلول ها به مقدار قابل توجهی شکل شان را تغییر می دهند . بدنه اصلی هر سلول بدرون جنین کشیده می شود ، درحالی که اتصال سلول با سطح بیرونی توسط گردن باریک آن حفظ می گردد . این سلول های بطری شکل همچنان که آرکنترون (لوله گوارش اولیه) شکل می گیرد آن را آستر می کنند. بنابراین همانند روند گاسترولاسیون توتیای دریایی ، تشکیل آرکنترون با درون روی سلول ها آغاز می گردد.اما برخلاف توتیای دریایی گاسترولاسیون قورباغه نه در گیاهی ترین ناحیه بلکه در ناحیه حاشیه ای آغاز

می گردد، ناحیه ای که منطقه استوایی بلاستولا را احاطه می کند و نیمکره های حیوانی و نباتی به یکدیگر می رسند . بنابراین سلول های اندودرمی نسبت به گیاهی ترین پلاستومرها کوچک تر بوده و ذخیره زرده ای کمتری دارند . به نظر می رسد که در سمندرها ، سلول های بطری شکل نقش فعالی در حرکات اولیه گاسترولاسیون دارند . به علاوه همچنان که فرو می روند یک گودی یا شیار شبیه بلاستوپور اولیه ایجاد می کنند.

در زنوپوس عامل اصلی حرکت سلول به درون جنین، درون خزیدگی سلول های زیرسطحی می باشد. و قرارگیری اندودرم و مزودرم در داخل جنین با حرکتی که چرخش نباتی نامیده می شود آغاز می گردد.

حداقل ۲ساعت قبل از تشکیل سلول های بطری شکل با باز آرایی سلول های داخلی، سلول های پشتی کف بلاستوسل به طرف کلاهک حیوانی رانده می شوند. این چرخش باعث می شود اندودرم حلقی آینده در مجاورت بلاستوسل و بلا فاصله بالای مزودرمی که در حال درون خزیدگی است قرار گیرد . سپس این سلول ها در طول سطح قائده ای سطح بلاستوپور مهاجرت می کنند.

۶-۵ درون خزیدگی در لبه ی بلاستوپور.

فاز بعدی گاسترولاسیون شامل دورن خزیدگی سلول های ناحیه حاشیه ای همزمان با عمل رو خزیدگی و همگرایی سلول های حیوانی در بلاستو پوراست وقتی سلول های حاشیه ای در حال مهاجرت به لبه پشتی بلاستوپور می رسند و به لبه پشتی بلاستو پور تشکیل می شوند، به طرف داخل بر می گردند و در طول سطح درونی سلول های نیم کره حیوانی بیرونی حرکت می کنند.بنابراین سلول های سازنده ی لبه ی بلاستوپوردائما تغییرمی کنند. دستورپیشروی به درون توسط چرخش نباتی تعیین می شود که باعث می گردد اندوردم حلقی

آینده در مقابل سطح درونی بافت کلاهک حیوانی قرار می گیرد اولین سلول هایی که با لبه ی پشتی بلاستوپور ترکیب شده و وارد جنین می گردند(که شامل سلول های بطری شکل می باشند)، اندودرم حلقی لوله ی گوارش قدامی را ایجاد خواهند نمود . همچنان که این سلول ها به درون جنین فرو می روند،سلول های دیگری در لبه ی پشتی بلاستوپور قرار می گیرند که آنها نیز با به درون خزیدن خود صفحه ی پری کوردال (پیش ساز مزودرم سری) را ایجاد می کنند. سلول های بعدی که از طریق لبه ی پشتی بلاستوپور به درون جنین می خزند سلول های کوردامزودرم هستند این سلول ها تشکیل نوتوکورد را خواهند داد که میله ای مزودرمی و موقت بوده و نقش مهمی در القا و الگوبندی سیستم عصبی بازی می کند بنابراین سلول های تشکیل دهنده ی لبه ی پشتی بلاستوپور دائما تغییر می کند به طوری که سلول های ابتدایی این لبه به درون جنین مهاجرت کرده و توسط سلول های در حال مهاجرتی که به طرف پایین داخل و بالا حرکت می کنند جایگزین می شوند.همچنان که سلول های جدید وارد جنین می شوند.بلاستوسل به سمت مقابل لبه ی پشتی بلاستوپور منتقل می گردد.ضمنا همان طور که مراحل تشکیل و درون خزیدگی سلول های بطری شکل پیرامون بلاستوپر ادامه می یابد، این لبه به طور جانبی و شکمی نیز گسترده می شود. با گسترش یافتن «هلال» بلاستوپور لبه های جانبی با سرانجام لبه ی شکمی بلاستوپور، که از بالای آن سلول های پیش ساز مزودرمی و اندودرمی اضافی عبور می کنند ،تکوین می یابد.بلاستوپور با تشکیل لبه ی شکمی ،حلقه ای را پیرامون سلول های اندودرمی بزرگ که همچنان روی سطح نباتی نمایان هستند ایجاد می کند.این قطعه ی باقی مانده از اندودرم که در پوش زرده ای نامیده می شود نیز نهایتا در داخل جنین قرار می گیرد .در این هنگام همه ی پیش سازهای اندودرمی به درون جنین کشیده شده،اکتودرم سطح جنین را احاطه کرده و مزودرم در بین آن ها قرار گرفته است.عمل درون خزیدگی از ناحیه ی پشتی آغاز شده و توسط اندودرم حلقی و مزوردم سری هدایت

می شود ،سپس این بافت ها در زیر اکتودرم سطحی به سمت ناحیه قدامی مهاجرت می کند.بافت های بعدی که به لبه ی پشتی بلاستوپور وارد می شودند شامل پیش سازهای نوتوکوردی و سومایتی می باشند.ضمنا همچنان که بلاستوپور به سمت پشتی_جانبی،جانبی و شکمی گسترش می یابد قلب کلیه و مزودرم های شکمی آینده وارد جنین می شوند.

.ناحیه ی حاشیه ای در حال درون خزیدگی (imz)در ابتدا شامل چندین لایه ی ضخیم است کمی قبل از درون خزیدگی این ناحیه از طریق لبه ی بلاستوپور چندین لایه از سلول های (imz) عمقی به شعاعی برای تشکیل یک لایه ی نازک و پهن در هم آمیخته می شود.این در آمیختگی، IMZرا به مقدار بیشتری به سمت ناحیه ی نباتی گسترش می دهد.در همین زمان سلول های سطحی با تقسیم و پهن شدن گسترش می یابند.وقتی سلول های عمقی به لبه ی بلاستور می رسند به درون جنین می خزند.و نوع ثانویه ای از در آمیختگی باعث گسترش همگرا در طول محور داخلی_خارجی می شود،که در طی آن چندین دسته از سلول های مزودرمی برای تشکیل نواری باریک و بلند با یک دیگر یک پارچه می شوند.این حرکت همانند ترافیک در بزرگراهی است که با باریک شدن آن چندین خط برای یک خط درهم ادغام می شوند(یا شبیه حرکات سلولی آرکنترون در توتیای دریایی).قست قدامی این نوار به کلاهک حیوانی مهاجرت می کند.بدین ترتیب این دسته ی مزودرمی به مهاجرت خود به قطب حیوانی ادامه داده و سلول های سطحی پوشاننده ی خود را (که شامل سلول های بطری شکل می باشد)به طور منفعل به طرف قطب حیوانی کشیده و موجب تشکیل سقف اندودرمی آرکنترون می شوند.به نظر می رسد که دو نیروی اصلی موجب انجام گسترش همگرا می گردد.

اولین نیروی چسبندگی سلولی متغیر است.در جریان گاسترولاسیون،ژن هایی که پروتئین چسبندگی پروتوکادهرین مجاور محوری و پروتوکادهرین محوری را رمز گردانی می کنند به ترتیب و به طور اختصاصی

در مزودرم مجاور محوری (تشکیل دهنده ی سومایت)و نوتوکورد بیان می شوند.ایجاد پروتوکادهرین منفی غالب به صورت آزمایشگاهی باعث عدم جدا سازی نوتوکوردی احتمالی مزودرم مجاور محوری گردیده و مانع از تشکیل محور طبیعی بدن می شود.همچنین پروکادهرین مجاور محوری منفی غالب (که به جای اتصال به غشای سلولی ترشح می شود) از گسترش همگرا جلوگیری می کند.علاوه بر آن قلمروی بیان پروتوکادهرین مجاور محوری باعث جدا سازی سلول های مزودرمی تنه(که گسترش همگرا را انجام می دهند) از سلول های مزودرمی سری (که این کار را نمی کنند) می گردد.

عامل دوم تنظیم کننده ی گسترش همگرا ، جربان کلسیم است . موج های قابل توجه ای از یون های کلسیم در سرتاسر بافت های پشتی که گسترش همگرا را انجام میدهند ایجاد شده و باعث تولید موج های انقباضی در داخل این بافت میشوند این یون های کلسیم که از ذخایر داخل سلولی ازاد میشوند برای انجام گسترش همگرا مورد نیاز میباشند . کلسیم انقباض میکروفیلا مان های اکتین را تنظیم میکنند.

در ناحیه سری گسترش همگرا دیده نمیشوداین وظعیت ممکن است به خاطر ژن OTX2 باشد آن عاملی رو نویسی را رمز گردانی میکند که در قدامی ترمین ناحیه جنین بیان میشود. پروتئین OTX2 عاملی حیاتی در تشکیل سر بوده و ژن های دخیل در تشکیل مغز غدامی را فعال میکند .

OTX2علاوه بر تخصصی کردن بافت های قدامی جنین ، از گسترش همگرای سلول هایی که ان را بیان میکنند جلو گیری میکنند

یکی از ژن هایی که OTX2 را فعال میکند ژن CALPONIN است.

CALPONIN پروتئنی است که به اکتین و میوزین متصل شده و از انقباظ میکروفیبلا مان های اکتین جلوگیری میکنند .

همچنان که حرکت مزودرمی پیش میرود ، گسترش همگرا برای باریک و طبیعی شدن ناحبه ی حاشیه ای که در حال درون خزیدگی شامل سلول های سقف اندودرمی میشود. ارکنترون و لایه عمقی ان شامل سلول های مزودرمی اینده از جمله نوتوکورد میباشد با نزدیک شدن به پایان گاسترولاسیون ، نوتوکورد که در مرکز قرار گرفته در دو طرف از مزودرم سومایتی جدا شده و با ادامه روند درآمیختگی سلول هایش طویل میگردد این وضعیت ممکن است تا حدودی تحت تاثیر ملوکول های چسبندگی مختلف مزودرم های محوری و مجاور محوری رخ دهد .

۶-۶ رو خزیدگی اکتودرم اینده

در جریان گاسنرولاسیون ، کلاهک حیوانی و سلول های ناحیه ی حاشیه ای فاقد درون خزیدگی با انجام حرکت رو خزیدگی برای پوشاندن کل جنین گسترش می یابد این سلول ها تشکیل اکتودرم سطحی را میدهند به نظر میرسد که مکانیزم اصلی رو خزیدگی در گاسترولاسیون زنوپوس شامل افزایش تعداد سلول ها از طریق تقسیم همراه با یک باز شدن همزمان چندیدن لایه عمقی در یک لایه میباشد همچنان که در اکتودرم بر روی کل جنین گسترش می یابد تمامی اندودرم را در داخل جنین قرار میدهد. بنا بر این در این مرحله اکتودرم جنین را پوشانده ، اندودرم در داخل جنین قرار گرفته و مزودرم بین انها جای میگیردد.

بخش پشتی ناحیه ی حاشیه ای فاقد درون خزیدگی با سرعت بیشتری به طرف بلاستوبور و تا بحش شکمی گسترش می یابد ، و باعث میشود لبه های بلاستوبور به طرف لایه شکمی حرکت کنند در حالی که سلول های

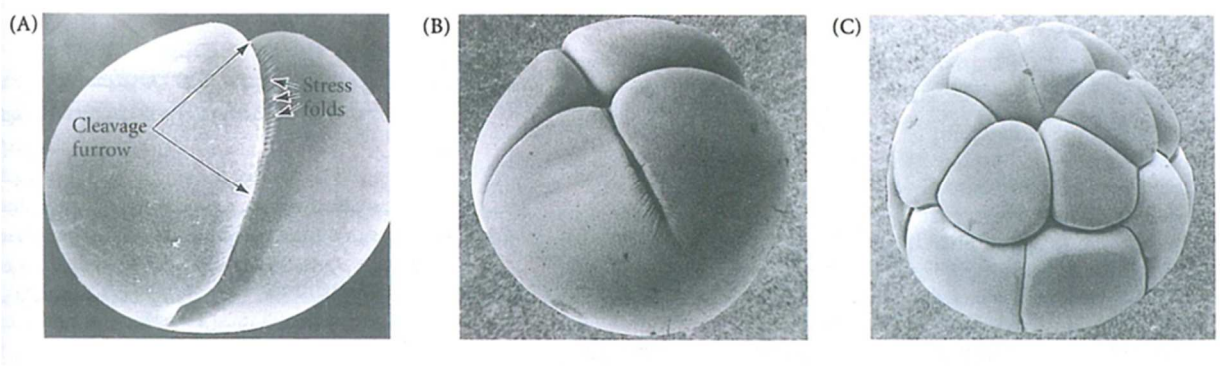
مزودرمی که از طریق لبه پشتی بلاستوبور وارد میشود به مزودرم پشتی مرکزی (نوتوگورد و سومایت ها) تبدیل می گردند بقیه مزودرم بدن (که قلب ، کلبه ها ، استخوان ها و قسمت هایی از جندین اندام دیگر را تشکیل میدهند)، از طریق لبه های شکمی و جانبی بلاستوبور وارد شده و جبه ی مزودرمی را به وجود میاورند.

اندودرمی که از سلول های سطحی ناحیه حاشیه ای در حال درون خزیدگی مشتق می شود پوشش سقف ارکنترون و اندودرمی که از سلول های نباتی زیر بلاستو بور مشتق میشود کف ارکنترون را تشکیل میدهند بقیه بلاستوبور (جایی که اندودرم و اکتودرم به یکددیگر میرسند) تبدیل به مقعد میشود.

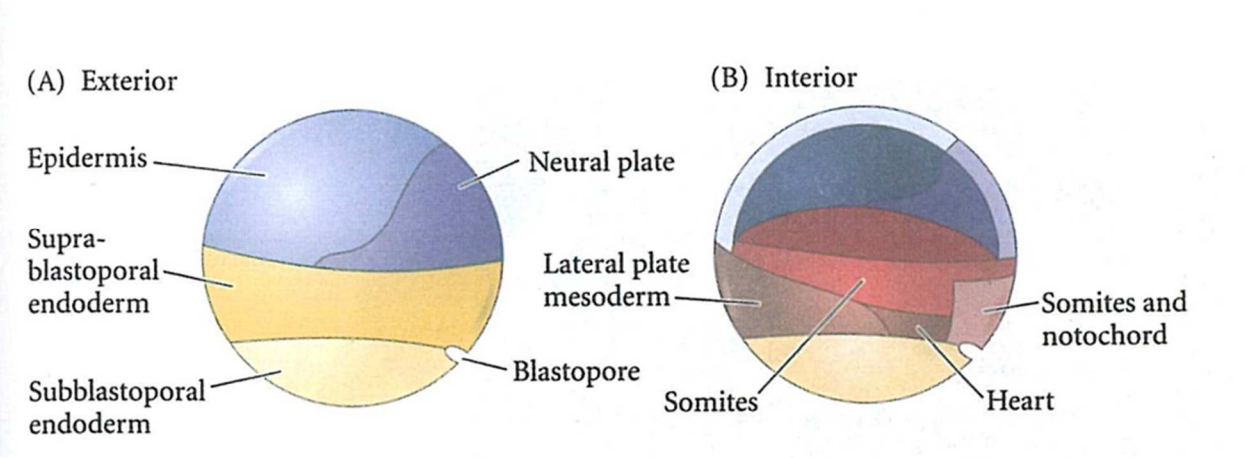
در زنوپوس (و دیگر مهره داران) تشکلی محور قدامی – خلفی بطور پیچیده ایی با تشکیل محور پشتی – شکمی مرتبط است. به محض اینکه بخش پشتی جنین تثبیت می شود ، حرکت درون خزی مزودرم محور قدامی– خلفی را تثبیت می کند. اندومزودرمی که در ابتدا از بالای لبه ی پشتی بلاستوپور مهاجرت می کند.ساختارهای قدامی را ایجاد نموده و مزودرمی که از بالای لبه های جانبی و شکمی هاجرت میکند ساختار های خلفی را تشکیل می دهند. در حال حاضر عقیده بر این است که سلول های سازمان دهنده نهایتا در تشکیل چهار نوع سلول یعنی اندودرم حلقی، مزودرم سری (صفحه پری کوردال) مزودرم پشتی (عمدتاً نوتوکورد) و لبه ی پشتی بلاستوپور شرکت می کنند آندودرم حلقی و صفحه ی پری کوردال روند مهاجرت بافت سازمان دهنده را هدایت کرده و مغز قدامی و میانی را القاء می کند مزودرم پشتی نیز مغز خلفی و تنه را القاء می کند. لبه ی پشتی بلاستوپور مزودرم پشتی را تشکیل می دهد و نهایتا به بند کوردانورال تبدیل می شود که راس دم را القا می کند.

همانطور که ملاحظه شد در تشکیل بیشتر قسمتهای جنینی فرایند القاء و به دنبال آن سازمان دهنده های جنینی بسیار مهم میباشد اسپمان به سلولهای لبه پشتی ومشتقات آنها (نوتوکورد واندومزودرم سری) سازمان دهنده

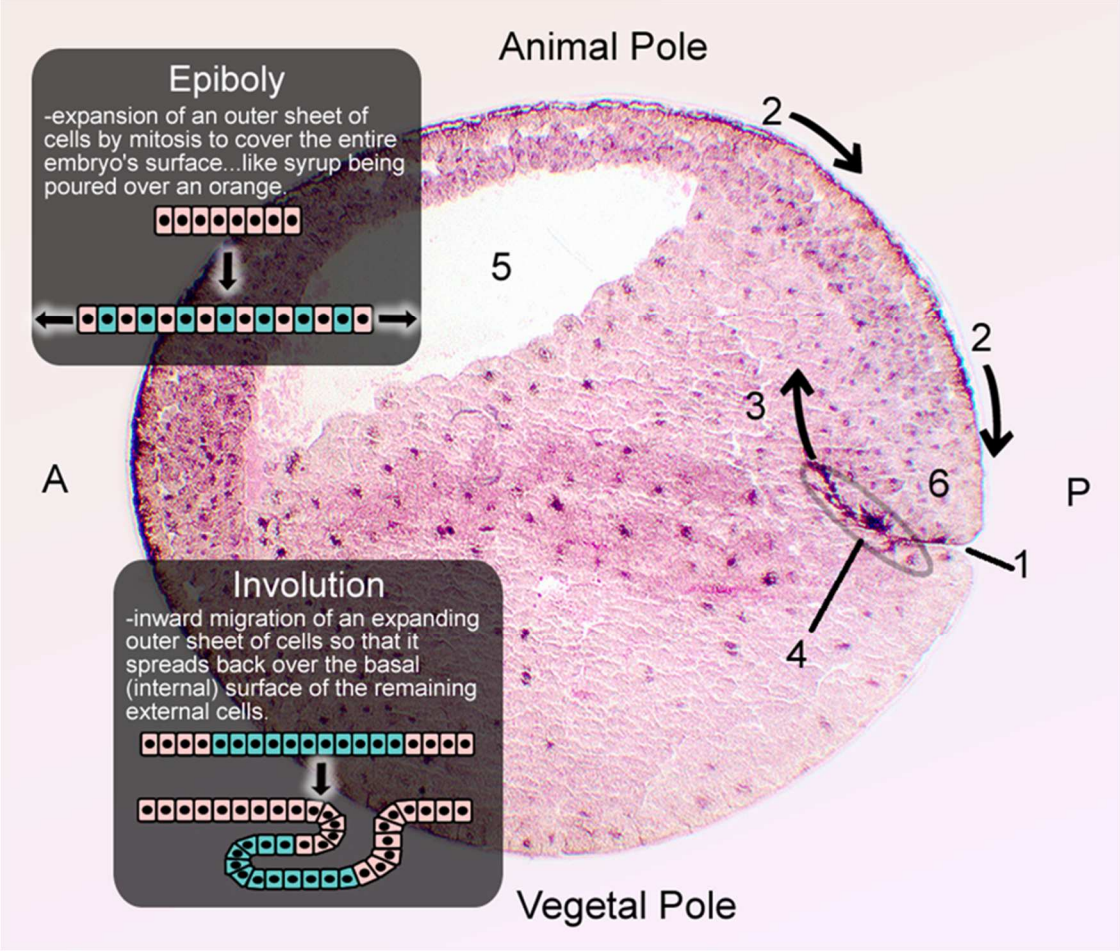
گفت چرا که این سلولها با القاء خود در سرنوشت لوله عصبی و سومایتها نقش دارند.فعال شدن چندین ژن باعث تشکیل مزودرم پشتی(سازمان دهنده) می شود.



شکل ۶-۱. تسهیم در دوزیستان

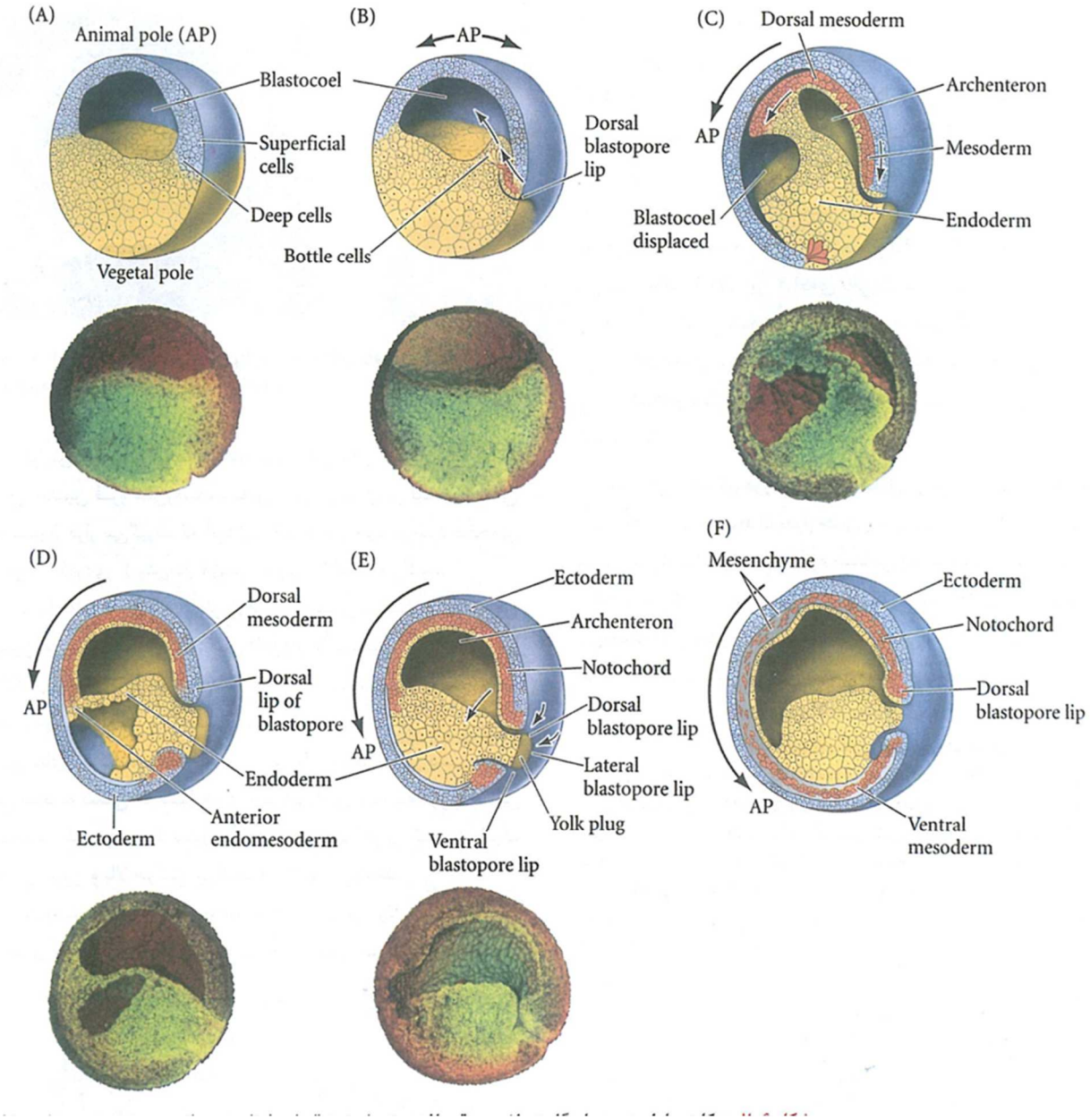


شکل ۶-۲. نقشه سرنوشت تخم لقاح یافته دوزیستان



شکل ۶-۳. حرکات مهم گاسترولایی در قورباغه

این حرکات شامل روخزیدگی و درون خزیدگی می باشد



شکل ۶-۴ رشد نمو جنینی شامل بلاستولاسیون و گاسترولاسیون در دوزیستان

القای اکتودرم عصبی و مزودرم پشتی:مهار کننده هایBMP

بررسیها نشان داده است که اتصال پروتئین های ریخت زای استحوان(BMPS) به اکتودرم باعث القای تشکیل بافت اپیدرمی میشود و سیستم عصبی توسط ناجیه ای از اکتودرم تشکیل میشود که از القای اپیدرمی در امان مانده است به عبارت دیگر میتوان عنوان نمود که:

– 1سرنوشت اولیه اکتودرم تبدیل شدن به بافت عصبی است

– 2قسمت های معینی از جنین با ترشح BMP ها اکتو درم را برای تبدیل به بافت اپیدرمی القا میکنند

-3بافت سازمان دهنده با ترشح مولوکول هایی که BMP را متوقف میکنند اکتودرم را از اثر BMP ها مصون داشته و به ان اجازه میدهد تا به بافت عصبی تبدیل شوند.

سه تا از مهار کننده های اصلی BMP که توسط سازمان دهنده ترشح میشوند , Noggin , Chordin : Follistatinمیباشد

Nogginپروتئینی ترشحی است که قادر است دو تا از اعمال اصلی سازمان دهنده را انجام دهد

این پروتیئن اکتودرم پشتی را برای تشکیل بافت عصبی القا کرده ، همچمین باعث پشتی شدن سلول های مزودرمی میشود عدم جضور آن منجر به شکمی شدن مزودرم میگردد بررسیها نشان داده است که MRNA ی Noggin ی که ابتدا در ناحیه لبه پشتی بلاستوپور قرار میگیرد و سپس در نوتوکورد بیان میشود .

Nogginبه BMP4 و BMP2 متصل شده و از اتصال انها به گیرند ها جلوگیری میشود

Chordin ,نیز همانند Noggin به طور مستقیم به BMP2 و BMP4 متصل شد و از اتصال انها با گیرنده هایشان جلوگیری میکنند .

Follistatinدر لبه پشتی بلاستوپور و نوتوکورد رو نویسی میشود کشف آن در سازمان دهنده به شکلی غیر منتظره و در هنگامی که در جستجوی موارد دیگری بودند رخ داد.

بررسیها نشان داده که وقتی سلول های کل جنین یا کلاهک حیوانی آن از یکدیگر جدا شوند باز هم میتوانند بافت عصبی را تشکیل دهند . این نتیجه بدین صورت تفسیر میشود که اگر سرنوشت اکتودرم تبدیل شدن به بافت عصبی باشد و نه بافت اپیدرمی القا گردد. پس سازمان دهنده این القای اپیدرم کننده را متوقف میکند القا کننده های اپیدرمی زنوپوس شامل پروتئین های ریخت زای استخوان ینی bmp4 و خویشانوندان نزدیک آن bmp7 , bmp2 و admp می باشد..

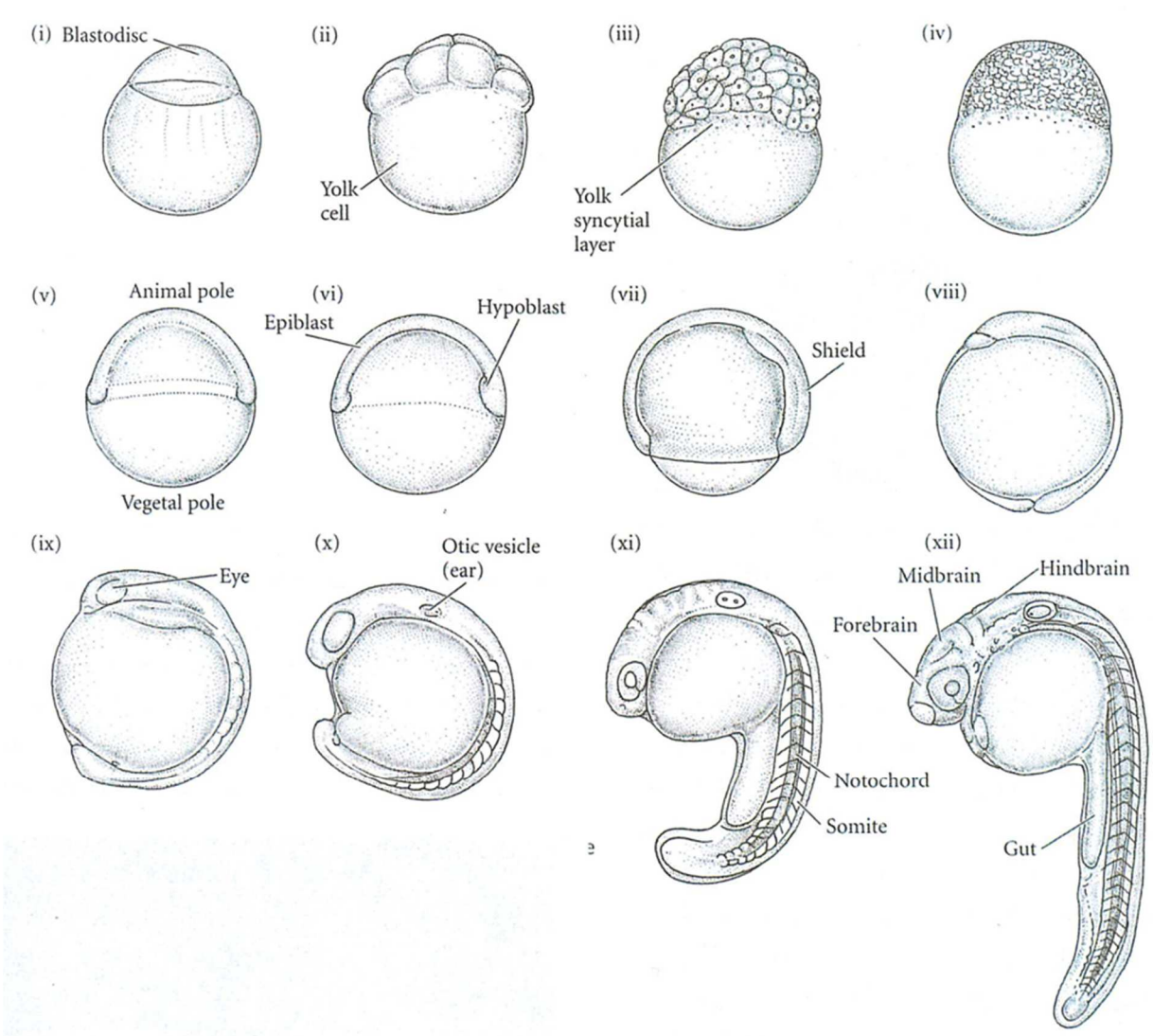
مشخص شده که رابطه معکوسی بین bmp ها و سازمان دهنده وجود دارد تا سال ۱۹۹۶ چندین آزمایشگاه ثابت کردند که noggin و cordin و follistition و هریک از آنها از اتصال bmp به اکتودرم و مزودرم نزدیک سازماندهنده جلوگیری میکند bmp4 ابتدا در سرتاسر نواحی اکتودرمی و مزودرمی بلاستولای انتهایی بیان میشود اما در جریان گاسترولاسیون رو نوشت های bmp4 به ناحیه حاشیه ای شکمی – حانبی محدود میشود به نظر میرسد که مقادیر متفاوت bmp4 مجموعه مختلفی از ژن های مزودرمی را فعال کرده و بدین وسیله با بافت های مزودرمی پشتی بینا بینی و جانبی را تخصصی میکند

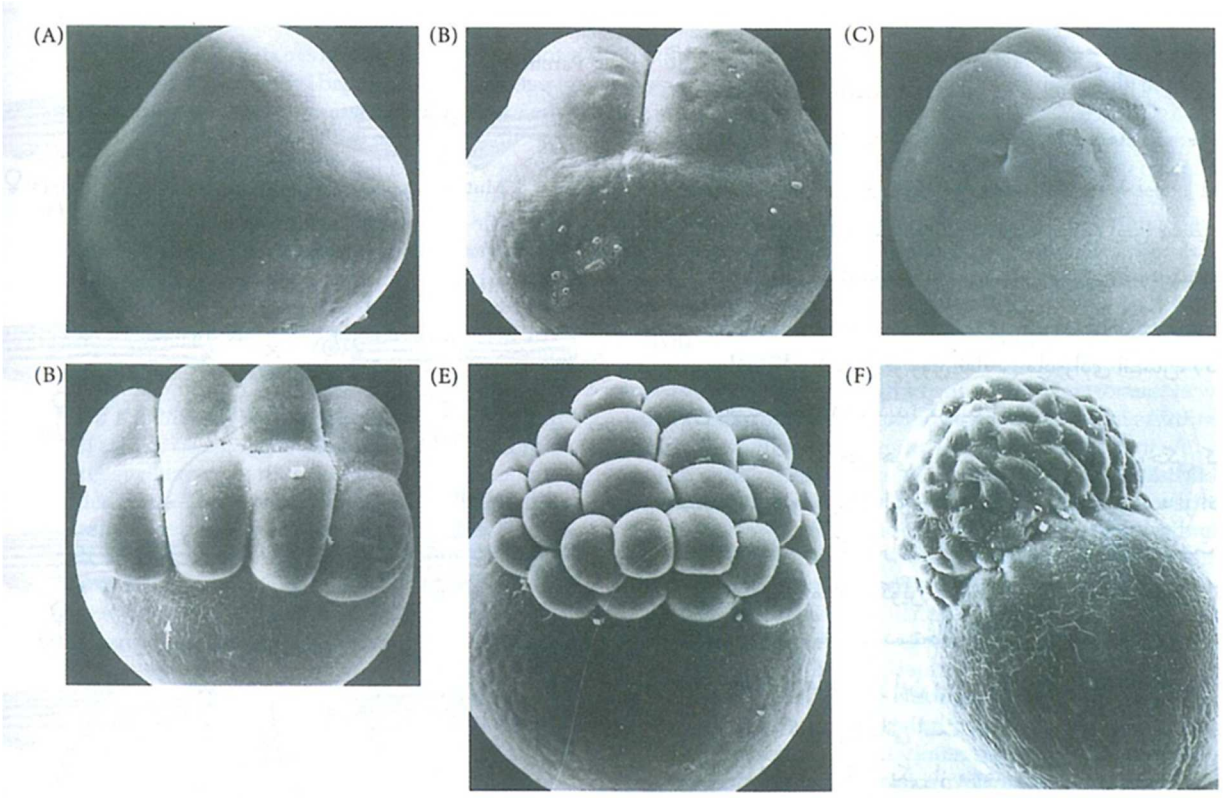
تخصصی شدن محور چپ – راست

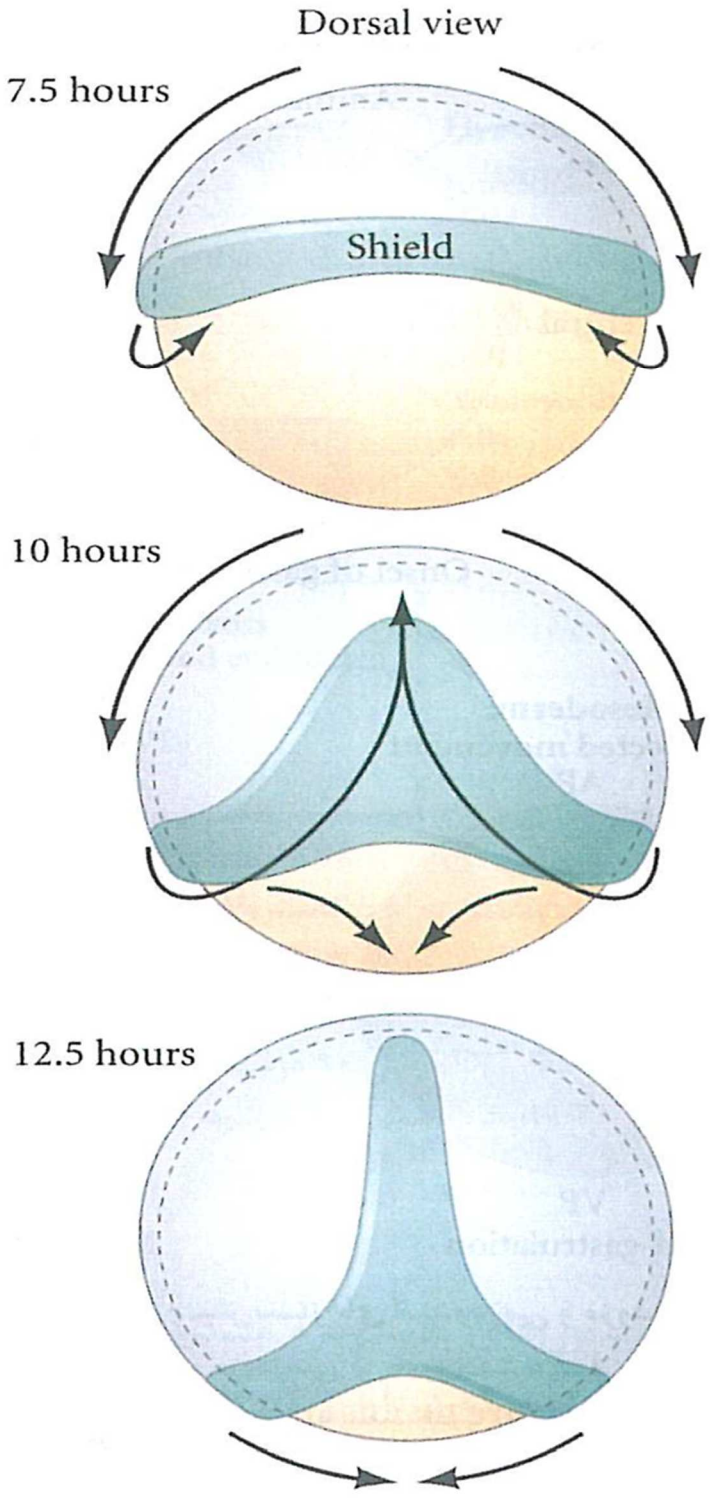
در کلیه ی مهره دارنی که مطالعه شده اند بیان ژن NODAL در مزودرم صفحه جانبی طرف چپ جنین منجر به تشکیل محور چپ – راست میشود زنوپوس این ژن Xnrl (Xenopus nodal-related 1) میباشد اگر این ژن اجازه یابد که در طرف راست بیان گردد موقعیت قلب وچرخش لوله گوارش به صورت تصادفی در سمت چپ تعیین می شود اما چه عواملی بیان xnrl را به سمت چپ محدود میکند ؟

در زنوپوس ممکن است اولین عامل در هنگام لقاح ایجاد شود به نظر میرسد میکروتو بول هایی که در چرخش سیتو پلاسمی شرکت میکنند در این امر ضروری هستند زیرا اکر تشکیل انها مهار شود هیچ محور چپ و راست ظاهر نمیشود عامل احتمالی دیگر میتواند پروتیئن vg1 باشد این پروتیئن که درسراسر نیم کره ی نباتی بیان میشود به نظر میرسد که به طور عمده در سمت چپ جنین بهشکل فعال خود تبدبل میشود تزریق پروتیئن vg1 فعال به بلاستومر های نباتی چپ هیچ اثری ندارند اما اضافه کردن ان به بلاستومر های نباتی راست منجر به بیان xnr1 در هر دو صفحات جانبی سمت راست و چپ شده و موقعیت های قلب و لوله گوراش را تصادفی میکنند این موضوع هنوز مشخص نشده که چگونه حوادث زمان لقاح منجر به بیان xnr1 در مزودرم صفحه جانبی چپ در طی گاسترولاسیون میشود مسیری که xznr1 توسط ان چرخش صحیح قلب و لوله گوارش را هدایت میکند ناشناخته است ، اما به نظر میرسد یکی از ژن های کلیدی که توسط xnr1فعال میشود pitx 2 باشد از ان جایی که ژن pitx2 توسط xnr1 فعال میشود بنابر این ژن به طور طبیعی تنها در طرف چپ جنین بیان میگردد پروتیئن pitx2 همچنان که قلب و لوله گوارش مییابد در طرف چپ جنین باقی مانده و موقعیت آینده آنها را کنترل میکند اگر pitx 2 به طرف راست جنین تزریق شود جا گیری قلب و چرخش لوله گوارش تصادفی میگردد همان طورکه خواهیم دید مسیری که از طریق ان پروتیئن

Noodalها فعال کردن pitx 2در طرف چپ جنین قطبیت چپ – راست را تسبیط میکند در تمامی دودمان های مهرداران حفظ شده است


(i) Blastodisc
(ii)
Yolk cell
(iii)
Yolk syncytial layer
(iv)
(v)
Animal pole
Vegetal pole
(vi)
Epiblast
Hypoblast
(vii)
Shield
(viii)
(ix)
Eye
(x)
Otic vesicle (ear)
(xi)
Notochord
Somite
(xii)
Midbrain
Hindbrain
Forebrain
Gut


(A)
(B)
(C)
(B)
(E)
(F)


Dorsal view
7.5 hours
Shield
10 hours
12.5 hours

فصل هفتم

پرندگان

۷-۱تسهیم در تخم پرندگان

از آن زمان که ارسطو برای نخستین بار تکوین سه هفته ای جوجه محلی(Gallus gallus)را دنبال کرد،تا به امروز این موجود نمونه ی مناسبی برای مطالعات جنین شناسی بوده است.این جانور در تمام طول سال به مقدار زیاد در دسترس است و به راحتی می توان آن را پرورش داد .علاوه بر این می توان مرحله ی تکوینی آن را در هر دمایی پیش بینی کرد. بنابراین، به راحتی می توان تعداد زیادی جنین که همگی در یک مرحله تکوینی هستند به دست آورد.جنین جوجه را می توان با جراحی دستکاری کرد و از آنجا که تشکیل اندام جوجه توسط ژن ها وحرکات سلولی مشابه تشکیل اندام پستانداران صورت می گیرد، می توان ازآن به عنوان جانشینی ارزان برای جنین های انسانی استفاده کرد.درسال های نخست قرن بیست و یکم هدف گیری ژنی،سلول های بنیادی جنینی،و توالی کامل ژنوم جوجه،جنین جوجه را از جمله معدود سامانه های تکوینی که می توان روی آن ها دستکاری های تجربی و ژنتیکی را توأما انجام داد در آورده است.

تخمک جوجه قبل از این که توسط آلبومین وپوسته پوشیده شود،در اوایداکت بارور می گردد.تخم این جانور تلولیستال بوده(مثل تخم ماهی)و صفحه ی کوچکی از سیتوپلاسم روی حجم زیادی از زرده قرار دارد.تخم های زرده دار پرندگان هم مثل تخم ماهی تسهیم ناقص صفحه ای انجام می دهد.تسهیم در این تخم تنها در بلاستودیسک صورت می گیرد. این دیسک کوچک سیتوپلاسمی که ۳-۲ متر قطر دارد،در قطب جانوری سلول

تخم جا می گیرد.نخستین شیار تسهیم در مرکز بلاستودیسک ظاهر می شود و تسهیمات بعدی منجر به شکل گیری یک بلاستودرم تک لایه می شود،همانند آنچه در مورد جنین ماهی اتفاق افتاد،در اینجا هم تسهیم ها به درون سیتوپلاسم زرده دارپیش نمی رود.به این ترتیب سلول های حاصل از تسهیم اولیه،مجموعه ای از سلول هایی هستند که با یکدیگر و با زرده ی زیر خود ارتباط دارند.پس از آن تسهیم افقی و عمودی،بلاستودرم را به بافتی با ضخامت ۵تا۶ لایه ی سلولی تبدیل می کند.سلول ها با اتصالات محکم به یکدیگر متصل می شوند.بین بلاستودرم و زرده فضایی به نام حفره ی زیر لایه های زاینده وجود دارد.این فضا وقتی به وجود می آید که سلول های بلاستودرم ازآلبومین(سفیده تخم مرغ)آب را جذب کرده،سپس آن را بین خودشان و زرده ترشح کنند.در این مرحله سلول های عمقی مرکز بلاستودرم کنده شده می میرند و ناحیه ای با ضخامت یک لایه ی سلول به نام منطقه شفاف به جا می گذارند.این بخش از بلاستوردم،بیشترین قسمت های یک جنین واقعی را می سازد.حلقه ی محیطی سلول های بلاستودرم که سلول های عمقی خود را از دست نداده اند،منطقه مات را می سازند.بین ناحیه شفاف و ناحیه مات ،لایه نازکی از سلول هابه نام ناحیه حاشیه ای(یا کمربند حاشیه ای)وجود دارد .بعضی از سلول های ناحیه حاشیه ای در تعیین سرنوشت سلولی در طی نمو اولیه جوجه نقش بسیار مهمی ایفا می کنند.

۷-۲ گاسترولاسیون جنین پرنده

زمانی که مرغ تخم می گذارد،بلاستودرم تخمش حاوی حدود ۲۰۰۰۰سلول است. در این زمان اکثر سلول های ناحیه شفاف در سطح باقی مانده اپی بلاست را تشکیل می دهند.در حالی که سایر سلول های ناحیه شفاف آرایش لایه ای را از دست داده و تک تک به سمت حفره ی زیر لایه های زاینده مهاجرت کرده و

جزایری(هیپوبلاست اولیه) را می سازند.این گروه های سلولی ناپیوسته(جزایر سلولی)هر کدام حاوی۵تا۲۰ سلول هستند.کمی پس از آن،صفحه ای از سلول های حاشیه ی خلفی بلاستودرم(که به وسیله ضخامت موضعی به نام هلال کولر،از سایر نواحی حاشیه ای قابل تشخیص است) به سمت جلو مهاجرت کرده و سلول های هیپوبلاست اولیه را جلو می راند ،در نتیجه هیپوبلاست ثانویه یا اندوبلاست را تشکیل می دهد.دولایه ی بلاستودرم حاصل (اپی بلاست و هیپوبلاست)در ناحیه ی حاشیه ای منطقه ی مات به یکدیگر می پیوندند.و در فاصله ی بین لایه ها ،بلاستوسل به وجود می آید.بنابراین گرچه شکل و نحوه ی تشکیل بلاستودیسک پرنده با آنچه که در بلاستولای دوزیست ماهی یا خارپوست اتفاق می افتد متفاوت است،اما روی هم رفته نزدیکی فضای آنها حفظ شده است.

جنین پرنده به طور کامل از اپی بلاست به وجود می آید و هیچ یک از سلول های هیپوبلاست در ساخت بدن جنین در حال نمو مشارکت نمی کنند.بلکه بخش هایی از غشاهای برون جنینی،به خصوص کیسه زرده و ساقه ی اتصال دهنده ی توده ی زرده به لوله ی گوارشی اندودرمی را می سازند.علاوه بر این ها،این سلول های هیپوبلاستی پیام های شیمیایی لازم برای تخصصی شدن مهاجرت سلول های اپی بلاستی را فراهم می کنند.با این وجودسه لایه ی زاینده ی جنین(به اضافه ی مقدار قابل توجهی از غشای برون جنینی)تنها از اپی بلاست مشتق می شوند.

۷-۳ خط اولیه

اصلی ترین مشخصه ی ساختاری گاسترولاسیون پرندگان ،خزندگان و پستانداران،خط اولیه است.نشانه گذاری سلول ها با ترکیبات رنگی،و تصایر میکروسکوپ الکترونی نگاره نشان می دهد که سلول های خط اولیه از ناحیه ی حاشیه ای خلفی منشأ می گیرند و سلول های سایر نواحی جنین در تشکیل این خط هیچ نقشی ندارند.پس از ضخیم شدن اپی پلاست در ناحیه ی حاشیه ای خلفی، درست در جلوی هلال کولر،سلول های خط اولیه در ناحیه میانی تجمع پیدا می کنند. این زمان نخستین باری است که خط اولیه را می توان دید.ضخیم شدگی اپی بلاست به علت افزایش ارتفاع(ضخامت)سلول های تشکیل دهنده مرکز خط اولیه است.سلول های اطراف خط فرضی گرد و متحرک شده و به نظر می رسد که ماده ی زمینه ی برون سلولی زیر خود را هضم می کنند.این فرآیند باعث می شود که آن ها بتوانند (به طور داخلی – خارجی)با یکدیگر درآمیخته و بسط همگرا پیدا کنند. این بسط همگراموجب پیشروی خط می شود به نحوی که طول آن دو برابر شده و عرض آن نصف می گردد.به نظر می رسد که سلول هایی که تشکیل خط اولیه را آغاز کردند یعنی سلول هایی که در خط میانی اپی بلاست در بالای هلال کولر بودند ، به سمت قدام مهاجرت کرده و احتمال دارد جمعیت سلولی غیر متغیری پدید آورند که کارش هدایت حرکت سلول های اپی بلاست به سمت این خط می باشد.

در همان حین که سلول ها برای تشکیل خط اولیه به هم نزدیک می شوند ،فرورفتگی درون خط به وجود می آید. این فرورفتگی را شیار اولیه می نامند.این شیار به مانند منفذی است که سلول های مهاجر از طریق آن وارد بلاستوسل می شوند.بنابراین شیار اولیه را می توان هومولوگ بلاستوپور در دوزیستان دانست.در انتهای قدامی خط اولیه ناحیه ی ضخیم شده سلولی به نام گره اولیه ،یا گره هنسن وجود دارد.در مرکز این گره فرورفتگی قیفی شکلی وجود دارد که گاهی اوقات آن را گودال اولیه می نامند. سلول ها می توانند از طریق این گودال

وارد بلاستوسل شوند.گره هنسن از نظر کاربردی معادل لبه ی پشتی و بلاستوپوردوزیستان (سازمان دهنده)وسپر جنینی ماهی است.

پیش سازهای اندودرمی اپی بلاست نخسین سلول هایی هستند که به طور انفرادی از خط اولیه به درون بلاستوسل مهاجرت می کنند.این سلول ها از حالت اپی تلیالی به مزانشیمی تغییر شکل داده و تیغه ی پایه ی زیر آنها تجزیه می شود.هنگامی که این سلول ها وارد خط اولیه می شوند ،این سمت ناحیه ی سری آینده ی جنین طویل می گردد.تقسیمات سلولی هم به این افزایش طول ناشی از بسط همگرا می افزاید.همچنین بخشی از سلول های بخش قدامی اپی بلاست در تشکیل گره هنسن مشارکت می کنند.

در همین زمان سلول های هیپوبلاست ثانویه (اندوپلاست)شروع به مهاجرت از ناحیه خلفی اپی بلاست به سمت قدامی می کنند.به نظر میرسد طویل شدن خط اولیه و مهاجرت رویه جلوی سلول های هیپوبلاست ثانویه با هم در یک زمان و یک مکان رخ می دهد و هیپوبلاست جرکت خط اولیه را هدایت می کند.انجام طول خط اولیه به۶۰تا۷۵ درصد از طول ناحیه شفاف می رسد.

خط اولیه محور های بدن جنین پرنده را معین می کند.این خط از ناحیه خلفی به قسمت قدامی بدن جنین کشیده شده و سلول های مهاجر از سمت پشتی آن به سمت شکمی حرکت می کنند.همچنین این خط سمت چپ جنین را از سمت راست آن جدا می کند.محور این خط معادل محور پشتی–شکمی دوزیست است.از انتهای قدامی این خط (گره هنسن)مزودرم پری کوردال،نوتوکوردو سومایت های قدامی به وجود می آیند . سلول هایی که از وسط این خط به صورت انفرادی مهاجرت می کنند سومایت ها،قلب و کلیه ها را می سازند. سلول های بخش خلفی این خط مزودرم صفحه ی جانبی و مزودرم برون جنینی را تشکیل می دهند.پس از

مهاجرت انفرادی سلول های مزودرمی ،سلول هایی که نزدیک به خط قرار می گیرند،ساختارهای میانی (مرکزی)را خواهند ساخت در حالی که سلول های دورتر ساختار های جانبی را می سازند.

به محض شکل گیری خط اولیه سلول هایی اپی بلاست از طریق این خط به درون بلاستوسل مهاجرت می کنند.پس خط اولیه دارای جمعیت سلولی متغیری است.سلول هایی که از طریق انتهای قدامی آن به درون بلاستوسل رفته،و سپس به سمت قدامی پیش می روند اندودرم ،مزودرم سری و نوتوکورد را خواهند ساخت، و سلول هایی که از میان قسمت های خلفی تر خط اولیه میگذرند قسمت اعظم بافت های مزودرمی را ایجاد می کنند.برخلاف تشکیل مزودرم در زنوپوس که در طی آن صفحات سلولی به درون پلاستوسل مهاجرت می کردند در جنین پرنده سلول هاپس از تغییر شکل از حالت اپی تلیالی به حالت مزانشیمی،هر کدام تک تک به درون بدن جنین مهاجرت می کنند.

۴-۷ مهاجرت از طریق خط اولیه،تشکیل اندودرم و مزودرم.

اولین سلول هایی که از طریق گره هنسن مهاجرت می کنند همان سلول هایی هستند که قصد تشکیل آندودرم حلقی لوله گوارشی قدامی را دارند.وقتی که این سلول های اندودرمی وارد بلاستوسل شدند به سمت جلو مهاجرت کرده جانشین سلول های هیپوبلاست شده وباعث محدود شدن سلول های هیپوبلاستی به ناحیه ای در بخش قدامی منطقه ای شفاف می شوند.این ناحیه که حلال زاینده نامیده می شود ،هیچ ساختار جنینی را نمی سازد،بلکه خود حاوی پیش ساز های سلول های زایایی است که بعد ها از طریق رگ های خونی به سمت گناد ها مهاجرت می کنند.سری بعدی سلول هایی که از طریق گره هنسن وارد بلاستوسل می شوندنیز به سمت قدامی جنین حرکت می کنند.ولی به اندازه سلول های اندودرمی لوله ی گوارش قدامی فرضی جنین به سمت شکمی پیش نمی روند.بلکه بین اندودرم و اپی بلاست باقی مانده م مزانشیم سری و مزودرم صفحه ی

پری کوردال را می سازند.به این ترتیب سر در جنین پرنده در سمت قدامی(نوکی)گره هنسن تشکیل می شود.دسته بعدی سلول هایی که از میان گره هنسن مهاجرت می کنند به کوردا مزودرم تبدیل می شوند.کوردا مزودرم دو جزء دارد،یکی زائده ی سری و دیگری نوتوکورد.قدامی ترین بخش یعنی زائده ی سری از سلول های مزودرمی مرکزی به وجود می آید.این سلول ها به سمت قدامی جنین تا پشت صفحه ی پری کوردال مهاجرت کرده و به طرف رأس نوکی جنین پیش می روند.زائده ی سری بستر سلول هایی است که قرار است مغز قدامی و مغز میانی را تشکیل دهند،خواهد بود همچنان که خط اولیه عقب نیشنی می کندسلول هایی که از طریق گره هنسن مهاجرت می کنند به نوتوکوردتبدل می شوند.مکان شروع تشکیل نوتوکورد همان جایی است که گوش ها و مغز عقبی شکل می گیرند.نوتوکورد به سمت دمی گسترش یافته و یا سلول های پوشاننده ی خود بر همکنش می کند تا نخاع را بسازند.

به نظر می رسد مهاجرت مزودرم از طریق بخش قدامی خط اولیه و سپس متراکم شدن آن به منظور تشکیل کوردامزودرم ،توسط پیام رسانی FGF کنترل می شودFgf8.که در خط اولیه بیان می شود باعث رانده شدن سلول های مهاجر از خط می شود. بر عکس، همین سلول ها توسط منابعی از قبیل کوردامزودرم اولیه که Fgf4ترشح می کند جذب می شوند.

در این میان سلول هایی هم هستند که از طریق بخش های کناری خط اولیه به سمت داخل مهاجرت می کنند.وقتی این سلول ها وارد بلاستوسل می شوند به دو لایه تقسیم می گردند .لایه عمقی در امتداد خط میانی به هیپوبلاست می پیوندد و سلول های هیپوبلاست را به طرفین می راند.این سلول های به عمق رونده تمام اندام های اندودرمی جنین و اکثر غشاهای خارج جنینی را می سازد.لایه مهاجرت کننده دوم بین این اندودرم و اپی بلاست پخش شده ،یک لایه سلولی سست را به وجود می آورد.این لایه ی میانی سلولی،بخش های

مزودرمی جنین و پوشش مزودرمی غشاهای برون جنینی را می سازد.به نظر می رسدآنچه باعث دور شدن سلول های از خط اولیه می شود اثر دفع کنندگی شیمیای باشد که توسط Fgf8 تنظیم می گردد.البته هنوز علائمی که باعث جذب سلول های مهاجر به سمت خلفی جنین می شود شناسایی نشده اند.پس از ۲۲ ساعت انکوباسیون اکثر سلول های اندودرم فرضی جنین به درون بدن جنین راه یافته اند.در حالی که برای مهاجرت سلول های مزودرم فرضی جنین زمان بیشتری مورد نیاز است.

۷-۵ عقب نشینی خط اولیه،

حالا مرحله ی جدیدی از گاسترولاسیون آغاز می شود در همان زمانی که سلول های مزودرمی در حال مهاجرت انفرادی به درون بدن جنین هستند ،خط اولیه کم کم شروع به عقب نشینی می کند.

به این ترتیب که گره هنسن از نزدیکی مرکز منطقه شفاف به مکانی عقب تر رانده می شود.خط اولیه ی در حال عقب نشینی محور پشتی خلفی جنین ،یعنی نوتوکوردرا درشیار خود باقی می گذراد.همچنان که گره هنسن به سمت دم پیش می رود،ناحیه ی خلفی نوتوکورد هم شکل می گیرد.بلاخره گره هنسن به مکان خلفی خود عقب نشینی کرده ناحیه مخرجی را می سازد.در این زمان تمام سلول های اندودرمی و مزودرمی فرضی آینده وارد جنین شده اند و اپی بلاست به طور کامل از سلول های اکتودرمی آینده تشکیل شده است.

نتیجه شکل گیری متوالی مزودرم سر و نوتوکورد این می شود که جنین پرنده (پستاندار،خزنده و ماهی استخوانی)یک شیب قدامی –خلفی مشخص و واضح از بلوغ تکوینی خود را به نمایش میگذارد در حالی که سلول های قسمت های خلفی جنین دستخوش انجام گاسترولاسیون هستند.سلول های انتهایی قدامی تقریبا در

حال آغاز تشکیل اندام ها می باشند.در طی روزهای آینده انتهای قدامی جنین نسبت به انتهای خلفی آن نمو بیشتری می یابد.

۶-۷ روخزیدگی اکتودرم

در حالی که سلول های مزودرمی و اندودرمی فرضی در حال حرکت به سمت داخل بدن جنین هستند،پیش سازه های اکتودرمی تکثیر یافته مهاجرت می کنند و با حرکت روخزیدگی زرده را در بر می گیرند .محصور شدن زرده به وسیله ی اکتودرم (یادآور روخزیدگی اکتودرم در دوزیست)کاری بسیار دشوار است که تکمیل آن چهار روز به طول می انجامد .این فرایند شامل تولید مستمر مواد سلولی جدیدو مهاجرت سلول های اکتودرمی فرضی شامل تولید مستمر مواد سلولی جدید و مهاجرت سلول های اکتودرمی فرضی در امتداد سطح زیرین پوشش زرده ای است.جالب این است که تنها سلول های حاشیه خارجی منطقه ی مات محکم به پوشش زرده ای می چسبند . این سلول ها به طور ذاتی متفاوت از سایر سلول های بلاستودرم هستند.زیرا می توانند زوائد سیتوپلاسمی (۵۰۰ میکرونی)بسیاری روی پوشش زرده ای بگسترانند.اعتقاد بر این است که این پاهای رشته ای طویل دستگاه حرکتی سلول های حاشیه ای می باشد.این سلول ها با استفاده از این پاهای رشته ای می توانند سایر سلول های اکتو درمی دور زرده را بکشند.

بنابراین همین طور که گاسترولاسیون پرنده رو به خاتمه می رود اکتودرم زرده را در بر گرفته ،اندودرم جایگزین هیپوپلاست شده و مزودرم هم خود را بین این دو ناحیه جای داده است.اگرچه ما بسیاری از

فرایندهای دخیل در گاسترولاسیون پرندگان را شناسایی کرده ایم ولی هنوز در ابتدای مسیر درک مکانیسم هایی که این فرایند ها را انجام می دهند هستیم.

۷-۷ تشکیل محور در جنین جوجه

اگرچه تشکیل محورهای بدنی جوجه در طی گاسترولاسیون انجام می شود ولی تخصص یافتگی محور زودتر و درطی تسهیم رخ می دهد.

۷-۷-۱نقش نیروهای جادبه در شکل گیری محور قدامی – خلفی

تبدیل بلاستودرم با تقارن شعاعی به ساختاری با تقارن دوطرفه ،توسط نیروی جاذبه زمین تعیین می شود. وقتی تخمک در حال عبور از مجرای تولید مثلی است حدود۲۰ ساعت در پوسته چرخانده می شود. این چرخش با سرعت۲۰-۱۰ دوران به ازای هر ساعت باعث می شود که اجزای سبک تر زرده (احتمالا عوامل تعیین کننده مادری ذخیره شده برای تکوین)در زیر یک سمت بلاستودرم قرار گیرد.این حالت عدم توازن باعث می شود که یک انتهای بلاستودرم بالاتر قرار گرفته و بخش خلفی جنین را به وجود آورد-قسمتی که تشکیل خط اولیه از آنجا شروع می شود.

هنوز مشخص نیست که چه برهمکنش هایی باعث می شود این قسمت به خصوص از بلاستودرم به ناحیه ی حاشیه ای خلفی(PMZ) تبدیل شده و گاسترولاسیون را آغاز کند.توانایی ایجاد خط اولیه خیلی سریع در سر تا سر ناحیه ی حاشیه ای خلفی ایجاد می شود.اگر بلاستودرم به دو بخش تقسیم شود هر بخش با PMZخودش میتواند یک خط اولیه برای خود بسازد با این وجود وقتیPMZ شکل گرفت می تواند سایر

نواحی حاشیه را کنترل کندسلول هایPMZ تنها گاسترولاسیون را به راه نمی اندازند بلکه سایر نواحی حاشیه ای را نیزاز تشکیل خط های اولیه باز می دارد.برخی مطالعات اخیر اینطور پیشنهاد میکنند که بیانNodal برای آغاز خط اولیه لازم و ضروری است و دیگر اینکه ترشحCerberus آنتاگونیست پروتئین(Nodal توسط سلول های هیپوبلاست اولیه جلوی شکل گیری خط های اولیه ی بیشتر در سرتاسر حاشیه را می گیرد.

هنگامی که سلول های هیپوبلاست اولیه ازpmz دور می شوند غیابCerberus باعث بیان پرتئین Nodalدرpmz شده و همین امر باعث تشکیل خط اولیه در آن جا می شود وقتی خط اولیه تشکیل شد این خط پروتئینی به نامLefty که آنتاگونیستNodal است را ترشح می کند.این پروتئین جلوی تشکیل خط های اولیه ی بیشتر را می گیرد.سر انجام سلول های هیپوبلاستی ترشح کننده یCerberus به سمت قسمت قدامی آینده ی جنین هل داده می شوند و آنجادر تشکیل سرکمک می کنند.

بنابراین به نظر می رسد که ناحیه ی حاشیه ای خلفی دارای سلول هایی است که معادل مرکزنیوکوپ دوزیستان عمل می کنند.وقتی بافت ناحیه ی حاشیه ای خلفی(که شامل هلال کولر نباشد)به قسمت قدامی ناحیه ی حاشیه ای پیوند زده شود یک خط اولیه و گره هنسن بدون سلول های شرکت کننده در هر ساختاری القا می شود این منطقه هم مثل مرکز نیوکوپ دوزیستVgl را بیان می کند.

۸-۷ سازمان دهنده در جوجه

"سازمان دهنده"جنین جوجه ی درست در جلویpmz تشکیل می شود.اپی بلاست و سلول های لایه ی میانی بخش قدامی هلال کولر گره هنسن را می سازند.بخش های خلفی هلال کولر در ساخت بخش خلفی خط اولیه مشارکت می کنند.سال هاست که گره ی هنسن پرندگان را معادل لبه ی پشتی بلاستوپوردوزیست می

دانند زیرااین گره مکانیست که۱-گاسترولاسیون از آن جا شروع می شود۲-سلول هایش کوردامزودرم را می سازند .۳-اگر سلول هایش به جای دیگری از گاسترولا پیوند زده شوند می توانند یک محور جنینی ثانویه را سازمانده ای کنند.

بیان ژن های سازمان دهی جوجه را می توان به دوسری ژن طبقه بندی کرد سری اول شامل ژن هایی است که اولین بار در بخش خلفی هلال کولر بیان می شوند واحتمالا به تشکیل بخش شبه نیوکوپی سلول هایpmzکمک می کنند.سپس این ژن ها یعنیVglوNodal در سرتاسر کل طول خط اولیه بیان می شوند.مطالعات اخیر حاکی از آن است کهVgl نقش حیاتی در شکل گیری خط اولیه دارد و اگرVgl به طور نابه جا در ناحیه ی حاشیه ای قدامی بیان شود، Nodalهم در آن قسمت بیان شده و یک محور ثانویه در آن جا تشکیل می شود.سری دوم ژن ها آن هایی هستند که بیانشان محدود به بخش قدامی خط اولیه و نهایتا گره هنسن است.این ژن ها عبارتند ازsonic hedgehog و .chordin

در تمام مهرداران مزودرم پشتی قادر به القای تشکیل سیستم عصبی مرکزی در اکتودرم روی خود است.سلول های گره هنسن ومشتقات آن مثل سازمان دهنده ی دوزیست عمل کرده،پروتئین های آنتاگونیست BMPازقبیلNodal وNoggin، chordinرا ترشح می کنند.این پروتئین ها پیام رسانیBMP را سرکوب کرده اکتودرم و مزودرم را پشتی می کنند.با این وجودبه نظر نمی رسد که پیامBMP به وسیله ی این آنتاگونیست ها برای القای عصبی کافی باشد.ظاهراعوامل رشد فیبروبلاستی(FGFs) ساخته شده توسط سلول های پیش ساز گره هنسن (دقیقا پیش از گاسترولاسیون)در آماده سازی اپی بلاست برای شکل گیری فنوتیپ نورونی نقش حیاتی دارند اینFGFهاپیام رسانی BMP را سد می کنند.

FGFها:القا کنندگان مزودرم ونورولاسیون.عوامل رشد فیبروپلاستی سه نقش اساسی در تخصصی شده سلول ها در طی گاسترولاسسیون ایفا می کنند.اول اینکه آن ها در تمام مهر داران مسئول تخصصی شدن مزودرم هستندFGF های ترشح شده از هیپوبلاست(باهمکاریNodal ترشح شده از(PMZبا فعال کردن ژن های Brachyuryو Tbx6در سلول هایی که از میان خط اولیه عبور می کنند،این کار را انجام می دهد.دوم اینکه FGFها تشکیل مزودرم را از نورولاسیون جدا می کنند.

۷-۹ الگو بندی قدامی –خلفی.

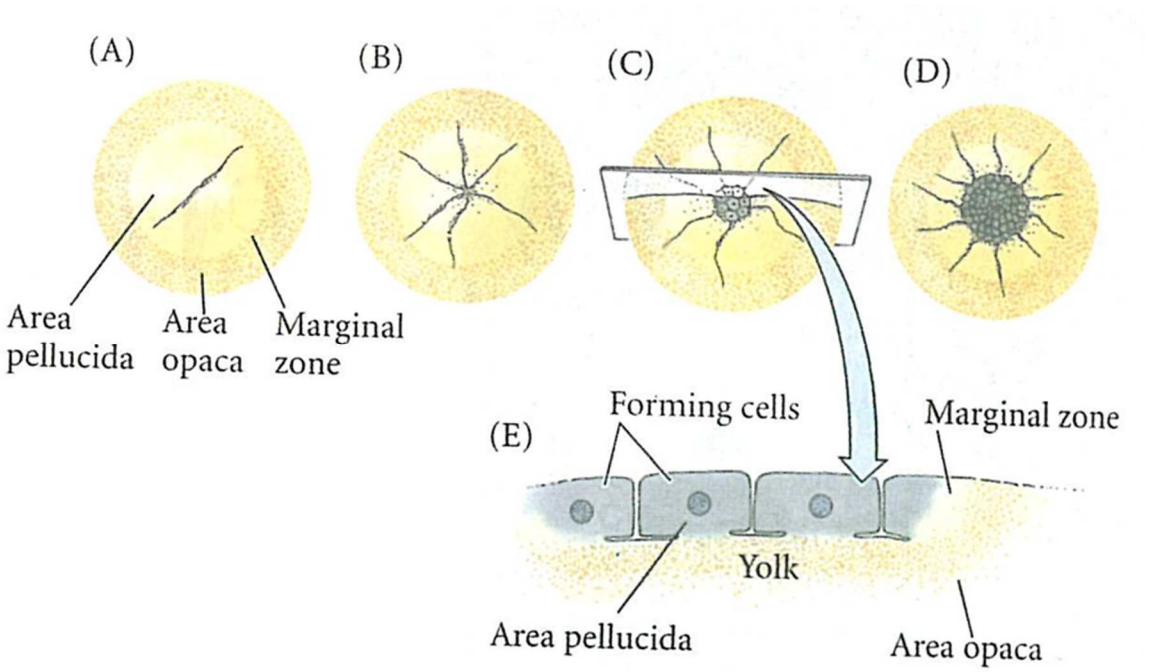
لایه زیرین(هیپوبلاست و اندودرم نهایی) در تعیین هویت قدامی جنین جوجه لازم و ضروری است.به نظر می رسد این تخصص یافتگی جدا از القای عصبی باشد .مجموع دستکاری های آزمایشگاهی واستفاده از نشانگرهای بیان ژنی نشان می دهد که هم زمان با فعالیت گره جهت القای عصبی شدن سلول ها ،لایه ی پایینی شروع به ترشحCerbreus و سایر القا کننده های سری در انتهای قدامی خود می کند.به این ترتیب ،مشابه آنچه در زنوپوس مشاهده شد به نظر می رسد اندودرم قدامی سر در هنگام تشکیل نقش مهمی در تخصصی شدن آن ایفا می کند.به نظر می رسد دمی شدن صفحه عصبی توسط ریتنوییک اسید که در مزودرم خلفی سنتز وترشح می شود انجام می گیرد.همان طور که در جنین قورباغه مشاهده نمودیم ،حضور رتینوییک اسید نتیجه توازن بین سنتز و تجزیه ی این ترکیب در مکان های مختلف است.

۷-۱۰ تشکیل محور چپ –راست

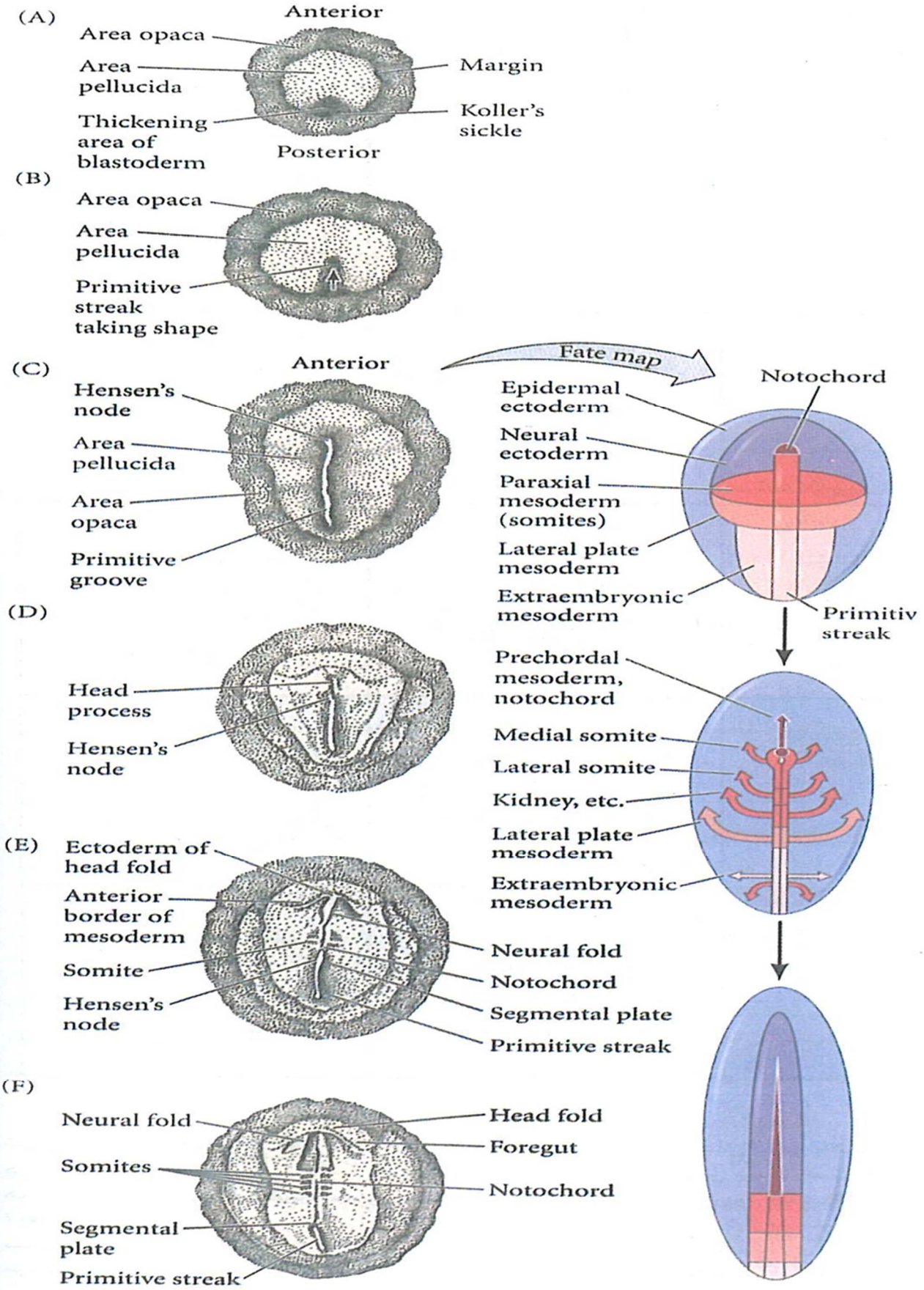
همان طور که دیدیم ،بدن مهره داران دارای سمت راست و چپ مشخص است . به عنوان مثال قلب و طحال عموما در سمت چپ بدن قرار دارند ،درحالی که کبد معمولا در سمت راست است.تفاوت بین دو طرف بدن توسط دو پروتیئن اصلی تنظیم می شود ،عامل پاراکراینNodal و عامل رونویسی.Pitx2 با این وجود ،مکانیسمی که بر اساس آن بیان ژن Nodal در سمت چپ بدن فعال می شود ،درمیان رده های مختلف مهره داران متفاوت است.سادگی دستکاری جنین جوجه موجب شده که دانشمندان بتوانند مسیرهای تعیین کننده ی سمت راست و چپ بدن در پرندگان را بهتر از سایر مهره داران روشن کنند.

وقتی خط اولیه به حداکثر طول خود رسید ،رونویسی از ژنsonic hedgehog(shh) در سمت راست جنین به علت بیانactivin وگیرنده اش متوقف می شود .پیام رسانیactivin از طریقBMP4 باعث مهار بیانshh وفعال شدنfgf8 در سمت راست بدن جنین می گرددFgf8.نیزsnail(cSnR) را فعال می کندsnail).عاملی رونویسی است که می تواند بیانPitx2 را مهار کند(.در ضمن shh در سمت چپ بدن ،Cerbreusرا فعال می کند) Cerbreus .عاملی رونویسی است که با مهارBMP ها جلوی سرکوب Nodalوlefty-2را می گیرد.پروتئینNodal ، Pitx2را فعال وsnail را مهار می کند.علاوه بر اینLefty-1در خط میانی شکمی ،جلوی عبور پیامCerbreus . به سمت راست بدن جنین را می گیرد.همانند آنچه در زنوپوس دیده شد.در پرندگان هم ، Pitx2نقش مهمی در هدایت و جهت دهی عدم تقارن بین ساختار های جنینی دارد.القای مصنوعی بیان Nodal یا Pitx2 در سمت راست بدن جنین،می تواند باعث معکوس شدن این عدم تقارن و یا عدم تقارن تصادفی در طرف راست و چپ بدن می شود.آنچه هنوز در پرده ی ایهام باقی مانده این است که چه چیزی بیان پروتیئن activin را تنها محدود به سمت راست بدن جنین می کند؟چندین

فرضیه در رابطه با نحوه ی بر هم خوردن تقارن وجود دارد.اما شناخت اولین مراحل مسیری که منجر به شکل گیری طرف چپ و راست جنین می شود.نیازمند مطالعات بیشتر است.



شکل ۷-۱ مراحل اولیه تسهیم در پرندگان و وجود نواحی مات وشفاف


(A)
Anterior
Area opaca
Area pellucida
Thickening area of blastoderm
Margin
Koller's sickle
Posterior
(B)
Area opaca
Area pellucida
Primitive streak taking shape
(C)
Anterior
Hensen's node
Area pellucida
Area opaca
Primitive groove
Fate map
Notochord
Epidermal ectoderm
Neural ectoderm
Paraxial mesoderm (somites)
Lateral plate mesoderm
Extraembryonic mesoderm
Primitiv streak
(D)
Head process
Hensen's node
Prechordal mesoderm, notochord
Medial somite
Lateral somite
Kidney, etc.
Lateral plate mesoderm
Extraembryonic mesoderm
(E)
Ectoderm of head fold
Anterior border of mesoderm
Somite
Hensen's node
Neural fold
Notochord
Segmental plate
Primitive streak
(F)
Neural fold
Somites
Segmental plate
Primitive streak
Head fold
Foregut
Notochord

فصل هشت

تکوین اولیه پستانداران

۸-۱ تسهیم در پستاندارن

تخم های پستاندارن از جمله کوچکترین تخم ها در سلسله ی جانوران به حساب می آیند و همین مسأله دستکاری آزمایشگاهی آنها را مشکل کرده است.به عنوان نمونه تخم انسان حدود ۱۰۰ میکرون قطر دارد.این تخم یا چشم به سختی دیده می شود .از طرف دیگر تولید تخم در پستاندارن به فراوانی تولید آن در توتیای دریایی یا قورباغه نیست.یک پستاندارد ماده معمولا در هر بار تخمک گذاری کمتر از ۱۰ تخمک رها می کند.همین امر فراهم کردن ماده ی کافی برای انجام مطالعات بیوشیمیایی را مشکل کرده است.مانع آخر این که تکوین جنین های پستانداران به جای محیط خارجی ،درون بدن موجود زنده دیگر صورت می گیرد.

.تسهیم درپستاندارن با اکثر الگو های دیگر تقسیم سلولی جنینی تفاوت دارد.تخمک پستاندارن پیش از لقاح درون سلول های کومولوس پیچیده شده و وقتی از تخمدان رها می شود توسط یک سری شرابه به سمت رحم حرکت میکند. پس از ورود اسپرم، میوز تخمک کامل می شود و اولین تسهیم حدود یک روز بعد اتفاق می افتد. تسهیم پستانداران از جمله کندترین تسهیمات در سلسله ی جانوری به حساب می آید.، و هر تسهیم حدود ۲۴-۱۲ ساعت به طول می انجامد. در این حین مژک های لوله ی رحم، جنین را به طرف رحم می راند و تسهیمات نخست در طی این سفر به وقوع می پیوندد.

تسهیم در پستانداران علاوه بر کندی سرعت تقسیم، ویژگی های دیگری نیز دارد. که از جمله می توان به موقعیت و جهت بلاستومرهای پستانداران و رابطه ی آنها با یکدیگر اشاره کرد. تسهیم اول، یک تقسیم نصف

النهاری عادی است، در حالی که تسهیم دوم یکی از بلاستومرها به طریق نصف النهاری و دیگری به صورت استوایی تقسیم می شود.به این نوع تسهیم، تسهیم چرخشی گویند.

تفاوت اصلی دیگری که بین تسهیم پستانداران با تسهیم پستانداران با تسهیم جنین های دیگر وجود دارد، ناهمزمانی بین تقسیمات سلولی اولیه است. بلاستومرهای پستانداران همگی در یک زمان با هم تقسیم نمی شوند. بنابراین، جنین پستاندار به طور نمادین از حالت دو سلولی به مرحله ی چهارسلولی و هشت سلولی افزایش پیدا نمی کند و جنین می تواند دارای تعداد سلول های متعددی باشد. ژنوم پستانداران بر خلاف ژنوم سایر جانوران، در طی تقسیمات اولیه فعال می شود و عمدتاَ این هسته ی تازه تشکیل شده است که پروتئین های لازم برای تسهیم و نمو را تولید می کند.

در موش و بز، تغییر از حالت کنترل مادری به کنترل زیگوتی، در مرحله ی دو سلولی اتفاق می افتد. در انسان ها ژن های زیگوتی نخستین بار بین مراحل چهار و هشت سلولی فعال می شوند.

بیشتر مطالعات مربوط به تکوین پستانداران روی موش انجام شده، زیرا موش ها به راحتی تولید مثل کرده، دارای تعداد زیادی نوزادند و به راحتی می توان از آنها در آزمایشگا ه ها استفاده کرد. از این رو اکثر مطالعاتی که در این جا روی آن بحث خواهد شد، مربوط به تکوین موش است.

۸-۲ متراکم شدن

یکی از مهم ترین تفاوت های اصلی تسهیم پستانداران با سایر انواع جانوران دیگر، وقوع پدیده ای به نام متراکم شدن است. بلاستورهای موشی در مرحله ی هشت سلولی آرایش سستی داشته و فضاهای زیادی بین

آنها وجود دارد. با این وجود به دنبال تسهیم سوم، بلاستومرها تغییر قابل توجهی در رفتار خود نشان می دهند. پروتئین های چسبنده ی سلولی مثل E- کادهرین بیان می شوند و بلاستومرها به طور ناگهانی با یکدیگر جمع شده و یک توپ فشرده ی سلولی به وجود می آورند.این آرایش و نظم به هم فشرده ی سلولی با مقایسه با برقراری اتصالات محکم بین سلول های خارجی کره ی سلولی، ثابت و پایدار می شود. به این ترتیب با ایجاد این ارتباطات محکم سطحی، درون کره غیر قابل نفوذ می شود. بین سلول های درون کره نیز اتصالات منفذ دار برقرار می شود که به موجب آن مولکول های کوچک و یون ها می توانند بین آنها مبادله شوند.

سلول های جنین هشت سلولی متراکم شده، تقسیم پیدا کرده، یک مورولای ۱۶ سلولی را می سازند. مورولا دارای گروه کوچکی از سلول های داخلی است که توسط گروه بزرگتری از سلول های خارجی احاطه شده است. اکثر زاده های سلول های خارجی به تروفوبلاست (تروفواکتودرم) تبدیل می شوند. این گروه سلولی هیچ ساختار جنینی را بوجود نمی آورند، بلکه بافت کوریون یا همان بخش جنینی جفت را می سازند. کوریون جنین را قادر می سازد که اکسیژن و مواد غذایی را از بدن مادر دریافت کند. به علاوه این بافت هورمون هایی را ترشح می کند که باعث نگهداری جنین توسط رحم مادر می شود، و از طرف دیگر تنظیم کننده های سیستم ایمنی را تولید می کند، تا بدن مادر جنین را پس نزند. مهم ترین نتیجه ی این تقسیم بندی اولیه، به وجودآمدن سلول هایی است که به رحم می چسبند. از این رو تشکیل تروفواکتودرم نخستین رخداد تمایزی در تکوین پستاندار است. این سلول های خارجی ابتدا به پوشش رحم می چسبند، سپس قسمت کوچکی از دیواره ی رحم را هضم می کنند بطوری که جنین بتواند در آنجا لانه گزینی کند.

یک جنین موش سالم از اخلاف سلول های داخلی مرحله ی ۱۶ سلولی، به انضمام سلول های حاصل از تقسیم سلول های خارجی مورولا، در طی عبور به مرحله ی ۳۲ سلولی پدید می آید. این سلول ها، توده ی سلولی داخلی را می سازند، که از آن جنین، کیسه ی زرده، آلانتوئیس، و آمنیون به وجود می آید.

در مرحله ی ۶۴ سلولی، توده ی سلولی داخلی (تقریباً ۱۳ سلول) و سلول های تروفوبلاست به صورت لایه های سلولی جدا از هم در می آیند و هیچ کدام سلول های خود را در اختیار دیگری قرار نمی دهند. توده ی سلولی داخلی با ترشح پروتئین هایی از قبیل Fgf4 که باعث تقسیم سلول های تروفوبلاست می شود، فعالانه تروفوبلاست را حفظ می کنند.

بلاستومرهای ابتدایی تر مثل بلاستومرهای یک جنین هشت سلولی می توانند هم سلول های تروفوبلاست و هم پیش سازهای جنینی را بسازند. این سلول های بسیار ابتدایی را همه توان می نامند. سلول های توده ی سلولی داخلی را پرتوان می نامند، زیرا هر یک از سلول های توده داخل سلولی می تواند همه ی انواع سلول های بدن را به وجود آورند،

وقتی که سلول ها تصمیم گرفتند که به تروفوبلاست یا توده ی سلولی داخلی تبدیل شوند آنگاه سلولی های این دو ناحیه، ژن های متفاوتی را بیان می کنند.

بیان سه عامل رونویسی توده ی سلولی داخلی oct4 ، stat3و nanog در شکل گیری جنین و حفظ پرتوانی توده ی سلولی داخلی بسیار مهم است. اول از همه oct4 بیان می شود. بیان oct4 در مورولا، توده ی سلولی داخلی و اپی بلاست اولیه مشاهده می شود. oct4 جلوی تبدیل شدن سلول ها به تروفوبلاست را می گیرد. مدتی بعد ترشح nanog باعث مهار تبدیل بلاستومرهای توده سلولی داخلی به هیپوبلاست شده،

علاوه بر این موجب تحریک خود نوزایی بلاستومرهای اپی بلاست نیز می گردد. فرم فعال(فسفریله) شده ی Stat3نیز موجب خود نوزایی بلاستومرهای توده سلولی داخلی می شود. اگر بلاستومرهای توده ی سلولی داخلی به گونه ای جدا شوند که بتوانند بیان سه پروتئینnanog ، oct4و stat3 فسفریله شده را حفظ کنند ، آنگاه این سلول ها تکثیر پیدا کرده وبه سلول های بنیادی جنینی تبدیل می شوند. پرتوانی این سلول های بنیادی به حفظ بیان این سه عامل رونویسی بستگی دارد.

در ابتدا مورولا فاقد حفره ی داخلی است. با این حال در طی فرایندی به نام حفره سازی، سلول های تروفوبلاست مایعی را به درون مورولا ترشح کرده، بلاستوسل را به وجود می آورند. غشای سلول های تروفوبلاستی دارای پمپ های سدیمی است(پمپ سدیم/پتاسیم ATP-آز و پمپ مبادله کننده ی سدیم/ هیدروژن)،این پمپ ها، یون سدیم را به درون حفره ی مرکزی پمپ می کنند.تجمع یون سدیم بر اساس فرایند اسمز موجب ورود آب به درون این حفره می شود. همین امر موجب ایجاد و وسیع شدن بلاستوسل می گردد. جالب این که ظاهراً عملکرد پمپ سدیمی توسط سلول های لوله ی رحمی در حین انتقال جنین به رحم تحریک می شود.

وقتی بلاستوسل وسیع می شود، توده ی سلولی داخلی در یک سمت حلقه ی سلول های تروفوبلاستی قرار می گیرد، در این حالت به بلاستولای حاصل بلاستوسیست گویند. تشکیل بلاستوسیست، یکی دیگر از ویژگی های تسهیم پستانداران است.

۸-۳ رهایی از زوناپلوسیدا

وقتی جنین از طریق لوله ی رحمی در حال حرکت به سمت رحم است، بلاستوسیست درون زونا پلوسیدا (ماده ی زمینه ی خارج سلولی تخمک) قرار دارد زونا پلوسیدا برای اتصال اسپرم لازم میباشد. البته زونا پلوسیدا در طی این مدت مانع چسبیدن بلاستوسیت به دیواره ی لوله ی رحم می شود.(اگر این اتفاق بیفتد- که البته بعضی وقت ها در انسان رخ می دهد- حاملگی نابه جا یا "لوله ای" ایجاد می شود. این رخداد خطرناک است چون جنینی که درون لوله ی رحم لانه گزینی کرده باشد با رشد خود می تواند باعث خون ریزی و تهدید حیات مادر شود.) وقتی جنین به رحم رسید، می بایست از زونا «خارج شود» تا بتواند به دیواره ی رحم بچسبد.

بلاستوسیست موش در حین بسط یافتن می تواند سوراخ کوچکی در زونا پلوسیدا ایجاد کرده و به زور از آن خارج شود. به نظر می رسد نوعی پروتئاز شبه تریپسین که از تروفوبلاست ترشح می شود، مسئول خارج شدن بلاستوسیست از زونا باشد. وقتی بلاستوسیست از زونا خارج شد می تواند مستقیماً با رحم تماس پیدا کند. اپی تلیوم رحم (اندومتریوم) بلاستوسیست را روی ماده ی زمینه ی برون سلولی حاوی قندهای مرکب، کلاژن ، لامینین، فیبرونکتین، اسید هیالورونی، و گیرنده های هپاران سولفات گیر می اندازد. مثل خیلی از چسبندگی های بین سلولی در طی نمو، به نظر می رسد مرحله ای از چسبندگی ناپایدار پیش از مرحله ی چسبندگی پایدارتر وجودداشته باشد. ظاهراً چسبندگی اول حاصل اتصال L-selectin سلول های تروفوبلاستی به پلی ساکاریدهای سولفاته تحت تاثیر استروژن و پروژسترون ترشح شده توسط جسم زرد(باقی مانده ی فولیکول تخمدانی پاره شده) سنتز می شود.

به نظر می رسد که پس از اتصال اولیه، چندین چسبندگی دیگر با هم به کار می افتند تا بلاستوسیست محکم به پوشش رحم بچسبد. سلول های تروفوبلاست اینتگرین ها به کلاژن، فیبرونکتین و لامینین رحم متصل می شوند. از طرف دیگر سلول های تروفوبلاست دقیقاً پیش از لانه گزینی پروتئوگلیکان هپاران سولفات را نیز سنتز می کند. وقتی سلول های تروفوبلاست با اندومتریوم تماس پیدا کردند، یک سری پروتئاز دیگر از جمله کلاژناز، و فعال کننده ی پلاسمینوژن را ترشح می کنند. به این ترتیب بلاستوسیست می تواند به درون دیواره ی رحم نفوذ کند.

۸-۴ گاسترولاسیون در پستانداران

پرندگان و پستانداران هر دو از نسل گونه های خزنده هستند. بنابراین جای تعجب نیست که نمو پستانداران مشابه نمو خزندگان و پرندگان باشد. آنچه در این میان تعجب برانگیز است این است که حرکات گاسترولاسیون همانند جنین خزندگان و پرندگان که دارای تخم های زرده دار هستند در جنین پستانداران نیز حفظ شده است. توده ی سلولی داخلی پستانداران را می توان به صورت نشسته روی یک توپ زرده ای فرضی تصور کرد که از دستوراتی تبعیت می کند که به نظر می رسد به اجداد خزنده اش اختصاص داشته باشد.

۸-۵ وابستگی تکوین جنین به مادر

جنین پستاندار غذای خود را مستقیما از بدن مادرش دریافت می کند و به زرده ی ذخیره شده در تخم وابسته نیست. این سازگاری موجب بازسازی اساسی اناتومی مادر (از قبیل وسیع شدن لوله ی رحمی و تشکیل رحم)

و تکوین اندامی اندامی جنینی که قادر باشد مواد غذایی را از بدن مادر جذب کند می گردد. این اندام جنینی (کوریون) در اصل از سلول های تروفوبلاست جنینی مشتق شده و سلول های مزودرمی منشا گرفته از توده ی سلولی داخلی آن را همراهی می کنند. کوریون بخش جنینی جفت را تشکیل می دهد و علاوه بر آن سلول های رحم را القا می کند تا بخش مادری جفت، یعنی دسیدوا را بسازند. دسیدوا پر از رگ های خونی شده، اکسیژن و مواد غذایی را در اختیار جنین قرار می دهد.

. نخستین جدایی سلولی درون توده ی سلولی داخلی موجب ایجاد دو لایه می شود. لایه ی پایین تر هیپوبلاست نام دارد (گاهی اوقات به آن آندودرم ابتدایی یا اندودرم احشایی نیز می گویند.) و باقی مانده ی توده ی سلولی داخلی اپی بلاست نامیده می شود. اپی بلاست و هیپوبلاست ساختاری به نام صفحه ی زاینده ی دو لایه ای را می سازند. سلول های هیپوبلاست به صورت ورقه ای از توده ی سلولی داخلی جدا شده، و حفره ی بلاستوسل را می پوشانند. این سلول ها بعدا اندودرم خارج جنینی را ایجاد می کنند که کیسه ی زرده را به وجود می آورند. مثل آنچه که در جنین پرندگان دیده شد این سلول ها نیز هیچ بخشی از بدن موجود زنده ی تازه متولد شده را نمی سازند. لایه ی سلولی اپی بلاستی با ایجاد شکاف های کوچکی شکافته شده ، نهایتا دو لایه ای می شود. تا اپی بلاست رویانی را از سایر سلول های اپی بلاستی که حفره ی آمنیونی را می پوشانند جدا کند. با تکمیل آستر حفره ی آمنیون این حفره پر از مایعی ترشحی به نام مایع آمنیونی می شود. این مایع از یک طرف مثل یک ضربه گیر عمل کرده، جنین را از ضربات وارده مصون می دارد و از طرف دیگر مانع خشک شدن بدن جنین می شود. اپی بلاست جنینی حاوی سلول هایی است که بدن جنین را می سازد، این اپی بلاست از خیلی جهات شبیه اپی بلاست پرندگان است.

گاسترولاسیون از انتهای خلفی جنین آغاز می شود و نقطه ی شروع گاسترولاسیون همان جایی است که گره شکل می گیرد. سلول های مزودرم و اندوردم پستانداران هم مثل سلول های مشابه در پرندگان از طریق خط اولیه مهاجرت می کنند. این سلول های مهاجر اپی بلاست پستانداران همانند سلول های همشابه در پرندگان E-کادهرین خود را از دست داده، از سلول های مجاورشان جدا می شوندو تک تک از طریق خط اولیه مهاجرت می کنند. آن دسته از سلول هایی که از طریق گره مهاجرت می کنند، نوتوکورد را خواهند ساخت. با این وجود، گمان می رود سلول هایی که نوتوکورد موش را می سازند بر خلاف سلول های تشکیل دهنده ی نوتوکورد در جوجه، با اندودرم لوله ی گوارش ابتدایی مخلوط می شود. این سلول ها را می توان به صورت نواری از سلول های کوچک مژه درا که از گره به سمت قدامی جنین در حال گسترش هستند مشاهده کرد. این سلول ها به طرف قسمت میانی همگرا شده و به سمت پشتی سقف لوله ی گوارش (جوانه) می زنند تا به این ترتیب نوتوکورد را تشکیل دهند. به نظر می رسد دو فرآیند مهاجرت سلولی و تخصصی شدن توسط عوامل فیبروبلاستی هماهنگ می شوند. ظاهرا سلول های خط اولیه هم قادر به سنتز FGF ها و هم قادر به پاسخ گویی به آن ها هستند. در جنین هایی که به صورت هموزیگوت فاقد ژن fgf8 هستند سلول ها نمی توانند از طریق خط اولیه مهجرت کنند ، در نتیجه نه مزودرم و نه آندودرم هیچ کدام تشکیل نمی شوند. احتمالا fgf8 با کاهش بیان E- کادهرین (که سلول های اپی بلاست را به هم متصل نگه می دارد) حرکت سلولی به درون خط اولیه را کنترل می کنند.

پیش سازهای اکتودرمی در قسمت قدامی خط اولیه ای که کاملا توسعه یافته قرار می گیرند (همانند جنین جوجه) با این وجود در برخی موارد اختلاف یک سلول ممکن است در پیش از یک لایه ی زاینده قرار گیرند، یا این که هم در ساختارهای جنینی و هم در ساختارهای غیر جنینی شرکت کنند. بنابراین در مرحله ی اپی

بلاستی، این دودمان ها هنوز از یکدیگر جدا نشده اند. همانطور که در جنین پرنده مشاهده شد سلول های مهاجرت کننده به درون فضای بین لایه های اپی بلاست و هیپوبلاست، توسط اسید هیولورونیک پوشانده می شود. آنها این پروتئوگلیکان را در هنگام ترک خط اولیه می سازند. این ماده سلول ها را در هنگام مهاجرت جدا از هم نگه می دارد. به نظر می رسد جانشین شدن سلول های هیپوبلاست به جای پیش سازهای اندودرمی در روزهای ۱۴-۱۵ حاملگی رخ می دهد. این در حالی است که مهاجرت سلول های تشکیل دهنده ی مزودرم تا روز شانزدهم آغاز نمی شود.

۸-۶ تشکیل پرده های خارج جنینی

در حالی که اپی بلاست رویانی یک سری حرکات سلولی انجام می دهد که یادآور گاسترولاسیون در پرندگان و خزندگان است. سلول های خارج جنینی، بافت هایی را می سازد که جنین را قادر به ادامه ی حیات در رحم مادر می کند. اگرچه سلول های اولیه موش و انسان مثل اکثر سلول های دیگر بدن تکثیر می شوند، اما جمعیتی از سلول ها را به وجود می آورند که در آنها تقسیم هسته در غیاب سیتوکینز انجام می شود. سلول های تروفوبلاست اصلی، لایه ای به نام سیتوتروفوبلاست را می سازند، در حالی که سلول های چند هسته ای ، سین سیشیو تروفوبلاست را می سازند. همان طور که قبلا دیدی در ابتدا سیتوتروفوبلاست به وسیله ی یک سری مولکول های چسبنده به اندومتر رحم می چسبند. علاوه بر این، سیتوتروفوبلاست حاوی آنزیم های پروتئولیتیکی است که آن را قادر می سازد وارد دیواره ی رحم شده و باعث تغییر آرایش رگ های خونی آن شود، به طوری که رگ های خونی جنین درون حمامی از خون مادر قرار می گیرند. به نظر می رسد بافت سین سیشیوتروفوبلاست با هضم بافت رحم، باعث پیشروی بیشتر جنین به درون دیواره ی رحم می شود.

سیتوتروفوبلاست با ترشح عوامل پاراکراین، باعث جذب رگ ها خونی مادر شده و بعد کم کم جانشین بافت رگی می شود، طوری که رگ ها با سلول های تروفوبلاست پوشیده می شوند. کمی بعد از آن، بافت مزودرمی جنینی در حال گاسترولاسیون به اطراف گسترش می یابد. مطالعات انجام شده روی جنین انسان و میمون نشان می دهد که کیسه ی زرده (و بنابراین هیپوبلاست) و سلول های مشتق شده از خط اولیه، در ساخت این مزودرم خارج رویانی شرکت می کنند.

مزودرم خارج جنینی به زوائد تروفوبلاستیک نفوذ کرده و رگ های خونی را ایجاد می نماید که مواد غذایی را از بدن مادر به جنین منتقل می کند. سرانجام ساقه ی اتصالی باریکی از جنس مزودرم خارج جنینی که جنین را به تروفوبلاست متصل می کند، رگ ها ی بند ناف را می سازد. این اندام خارج جنینی نمو یافته که شامل بافت تروفوبلاست و مزودرم حاوی رگ های خونی است، کوریون نام دارد. کوریون با دیواره ی رحم درهم می آمیزد و جفت را به وجود می آورد. بنابراین، جفت هم دارای بخش مادری(اندومتر رحم، یا دسیدوا که در طی حاملگی تغییر پیدا می کند) و هم دارای بخش جنینی (کوریون) است. کوریون ممکن است در حالی که خیلی به بافت های مادری نزدیک می شود قابل جدا شدن از آن باشد(مثل جفت خوک) یا این که می تواند به طور ذاتی با بافت مادری درهم بیامیزد، به گونه ای که جدا شدن کوریون و جفت بدون آسیب به مادر و جنین در حال نمو ممکن نباشد(مثل جفت دسیدوایی اکثر پستانداران، از جمله انسان.)

جنین درون آمنیون محصور شده و دور آن دو را کوریون احاطه کرده است. رگ های خونی که به درون کوریون وارد شده یا از آن خارج می شوند قابل مشاهده هستند. علاوه بر این پرزهایی که به صورت زوائدی از سطح خارجی کوریون بیرون زده اند را می بینید. این پرزها حاوی رگ های خونی هستند. وجود این پرزها

باعث می شود سطح تماس کوریون با خون مادری بیشتر شود. اگرچه به طور طبیعی سیستم گردش خون جنین و مادر هرگز به یکدیگر نمی پیوندند، اما انتشار مواد محلول از طریق این پرزها امکان پذیر است.

در این حالت، مادر مواد غذایی و اکسیژن را در اختیار جنین قرار می دهد و جنین هم مواد زائد خود (که عمدتاً شامل دی اکسید کربن و اوره است) را به درون سیستم گردش خون مادر می فرستد. با این وجود سلول های خون مادر و جنین هرگز با یکدیگر مخلوط نمی شوند.

۸-۷ تشکیل محور قدامی – خلفی در پستانداران

به نظر می رسد جنین پستاندار دو مرکز پیام رسانی دارند. یک مرکز در گره (معادل گره هنسن و قسمت تنه ی سازمان دهنده در دوزیست) و مرکزدیگر د ر اندودرم احشایی قدامی (AVE) معادل هیپوبلاست جوجه و مشابه قسمت سری سازمان دهنده ی دوزیست است به نظر می رسد گره مسئول خلق تمام بدن است. این دو مرکز پیام رسانی به همکاری یکدیگر ناحیه ی قدامی جنین را به وجود می آورند. نوتوکورد هم با چین خوردن پشتی سلول های کوچک مژکدار گره به وجود می آید .

AVE از اندودرم احشایی (هیپوبلاست) که به سمت جلو مهاجرت می کند منشا می گیرد. این ناحیه در حین مهاجرت دو آنتاگونیست پروتئین Nodal یعنی Lefty I و Cerberus را ترشح می کند (lefty I) .به گیرنده ی Nodal متصل شده مانع اتصال Nodal می شود Cerberus .هم به خود Nodal متصل می شود) در حالی که پروتئین Nodal درون اپی بلاست، ژن های خلفی که بیانشان برای تشکیل مزودرم ضروری است را فعال می کنند AVE .هم ناحیه ی قدامی را در محلی که Nodal نمی تواند فعالیت کند، بوجود می

آورد. علاوه بر این، AVEبیان Otx2 و مهارکننده یWnt ، یعنی Dickkopf را به راه می اندازد. مطالعه روی موش های جهش یافته نشان می دهد که AVE به وسیله ی پروتئین های Nodal و Wnt موجب مهار الگوزایی خلفی شده، و به پیشرفت تخصص یافتگی بخش قدامی کمک می کند. با این وجود AVE مثل گره نمی تواند به تنهایی بافت عصبی را القا نماید .

تشکیل گره به تروفوبلا ست وابسته است. همانطور که در جنین جوجه دیدید، به نظر می رسد مهار شدن پیام رسانی Nodal به وسیله ی Cerberus و Lefty-l که از AVE ترشح شده اند، موجب تشکیل گره وخط اولیه می شود. وقتی گره تشکیل شد، شروع به ترشح Chordin می کند. زائده ی سری و نوتوکورد هم بعداً Nogginترشح خواهند کرد. این دو آنتاگونیست BMP در AVE بیان نمی شوند. هرچند که از کار افتادن ژن های chordin یا noggin بر تکوین تاثیری ندارد، اما موش هایی که این دو ژن در آن ها از کار افتاده اند فاقد مغز قدامی، بینی، و سایر ساختارهای چهره ای هستند. احتمالاً AVE بیان Nodal را در اپی بلاست محدود کرده و بدین وسیله با همکاری مزودودرم ساخته شده توسط گره، باعث افزایش بیان ژن های تشکیل دهنده ی سر در قسمت قدامی اپی بلاست می شود .

۸-۸ الگوبندی محور قدامی – خلفی

ناحیه ی سری جنین فاقد پیام رسانی Nodal است. به علاوه، BMP، FGFها و Wnt ها نیز در این قسمت مهار می شوند. ناحیه ی خلفی توسطNodal ، BMPها، Wntها، FGFها و رتنوییک اسید (RA)مشخص می شود. به نظر می رسد شیب غلظتی بالایی از پروتئین هایFGF ، BMPو Wnt در قسمت خلفی جنین وجود دارد که در نزدیکی ناحیه ی قدامی جنین به شدت سقوط می کند. علاوه بر این، در

نیمه ی قدامی جنین غلظت بالایی از آنتاگونیست های BMP و Wnt از گره به سمت جلو وجود دارد که جلوی فعالیت Wnt ها و BMP ها را می گیرد

۸-۹ قطبیت قدامی – خلفی

در تمام مهره داران با بیان ژن های Hox مشخص می شود. ژن هایHox ، هومولوگ ژن های Homeotic selectorژن هایHom-C مگس سرکه هستند. مجموعه ژن های هومئوتیک Antennapediaو bithorax می باشد که می توان آن ها را یک واحد عملکردی در نظر گرفت. ژنوم پستانداران دارای چهار کپی از کمپلکس Hox به ازای هر سری هاپلوئید است. این نسخه ها روی چهار کروموزوم مختلف قرار گرفته اند ترتیب قرارگیری این ژن ها روی کروموزوم های مربوطه و الگوی بیان آن ها در انسان و حشرات بسیار شبیه است. آن دسته از ژن های پستانداران که هومولوگ ژن هایlabial ، proboscipediaو deformed دروزوفیلا هستند در قسمت قدامی و در ابتدای نمو بیان می شوند، حال آن که ژن هایی که هومولوگ ژن Abd-B دروزوفیلا هستند در سمت خلفی جنین و در مراحل بعدی نمود بیان می وشد. مشابه دروزوفیلا، در پستانداران هم یک مجموعه ی ژنی مجزا، عوامل رونویسی که نقش تنظیم کنندگی در تشکیل سردارند، را رمزدهی می کند. در دروزوفیلا این ژن ها عبارتند از orthodenticle :و empty spiracles.هومولوگ موشی این ژن ها Ottx2 و EmX نام دارندکه باعث شکلگرفتن مغز میانی و قدامی می شود .

هرچند که به نظر می رسد ژن های Hox محور قدامی – خلفی همه ی مهره داران با مشخص می کند، ما در اینجا از میان مهره داران روی موجودات پستانداراا بحث خواهیم کرد (چرا که شواهد آزمایشگاهی مستدلی در مورد این رده وجود دارد). ژن های Hox/HOX پستانداران از شماره ی ۱ تا ۱۳ شماره گذاری شده اند و هر

کدام از آن ها به ترتیب شماره از مجموعه ای که در قسمت قدامی تر بیان می شود شروع می گردد.. ژن های معادل در هر مجموعه ی ژنی موشی (از قبیلHoxal ، Hoxblو (Hooxdl را پارالوگ می نامند. تصور می شود که چهار کمپلکس Hox در پستاندارن بر اثر مضاعف شدن کروموزوم ها به وجود آمده باشد، زیراتطابق بین ژن های Hox موشی و ژن های Hom-C دروزوفیلا کاملاً برابر نیست. احتمالاً پس از واگرا شدن و از هم جدا شدن این دو گروه جانوری، مضاعف شدگی و حذف ژنی مستقل در آن ها صورت گرفته است. در واقع خلفی ترین ژن Hox موشی (معادل AbdB در دروزوفیلا) در برخی کروموزوم های پستانداران دچار مضاعف شدگی شده است .

۸-۱۰ بیان ژن های Hox در امتداد محور پشتی

از مرز جلویی مغز خلفی به طرف دم، شاهد بیان ژن Hox در امتداد محور پشتی (در لوله ی عصبی، تاج عصبی، مزودرم مجاور محوری و اکتودرم سطحی) هستیم. مناطقی که Hox در آن ها بیان می شود کاملاً ثبت نشده اند، ولی ژن های ۳) Hox'هومولوگ ژن هایlabial ، proboscopediaو Deformed در مگس سرکه) نسبت به ژن های ۵) Hox'هومولوگ ژن هایUbx ، Abdxو (AbdB در قسمت های قدامی تر بیان می شود. پس به این ترتیب ژن های پارالوگ ۴ قدامی تر از گروه پارالوگ ۵ بیان می شود و همین طور الی آخر. جهش در ژن های Hox نشان می دهد که هر ناحیه از بدن در امتداد محور قدامی – خلفی، در درجه اول توسط ژنHox ی که در قسمت خلفی آن بیان می شود، تعیین می گردد .

۸-۱۱ محورهای پشتی – شکمی و راست – چپ د رموش

اطلاعات ما درباره ی مکانیسم های شکل دهنده ی محور پشتی – شکمی در پستانداران محدود است. در موش و انسان هیپوبلاست در سمتی از توده ی سلولی داخلی که در مجاورت مایع بلاستوسیست است تشکیل می شود، در حالیکه محور پشتی از آن سلول هایی از توده سلولی داخلی که در تماس با تروفوبلاست و حفره ی آمنیونی هستند تشکیل می شوند. به این ترتیب محور پشتی – شکمی جنین تا اندازه ای به وسیله ی محور جنینی – غیر جنینی بلاستوسیست تعیین می شود. ناحیه ی جنیتی دارای توده سلولی داخلی است، در حالی که ناحیه ی غیر جنینی، نقطه ای مقابل توده سلولی داخلی در بلاستوسیست است .

بر سر رابطه ی بین نخستین صفحه ی تسهیم و تخصیص سلول ها به نواحی جنینی و غیر جنینی تروفوبلاست بحث است. اکثر زیست شناسان تکوینی معتقد به شانسی بودن تخصیص سلول ها به تروفوبلاست و توده ی سلولی داخلی هستند. در واقع تصویربرداری میکروسکوپی با میکروسکوپ زمان دار نشان می دهد که صفحه ی تقسیم اول، اصلاً ربطی به جای گیری بلاستومرها در امتداد محور جنینی/ غیرجنینی ندارد، و اخلاف هر دو بلاستومر نخستین در ساخت تروفوبلاست و توده ی سلولی داخلی شرکت می کنند. این محققین این طور نتیجه گیری می کنند که جنین هیچ نوع قطبیت از پیش تعیین شده ای ندارد، بلکه نسبت به تغییرات محیطی واکنش نشان می دهد تا محورش را با محور رحم متناسب سازد. نخستین قطبیت پشتی – شکمی در مرحله ی بلاستوسیست دیده می شود. در حین پیشرفت نمو، نوتوکورد با القای الگوهای خاص بیان ژنی در اکتودرم رویی خود باعث حفظ قطبیت پشتی-شکمی می شود .

با این وجود برخی دیگر از محققین ادعا می کنند که نخستین صفحه ی تسهیم، محور جنینی / غیرجنینی را مشخص می کند و به نظر می رسد که یک سلول از دو بلاستومر نخستین ICM را به وجود می آورد، در حالی که سلول دیگر سلول های تروفوبلاست را می سازد .

۸-۱۲ محور چپ – راست

بدن پستاندارن متقارن نیست. گرچه قلب انسان در خط میانی جنین شروع به نمو می کند، ولی به سمت چپ قفسه ی سینه حرکت کرده و به سمت راست پیچ می خورد. طحال به کلی در سمت چپ شکم قرار دارد.لوب اصلی کبد هم در سمت راست شکم شکل می گیرد. روده ی بزرگ در حین پیمودن شکم از راست به چپ می پیچد و شش راست هم یک لوب بیشتر از شش چپ دارد .

با مطالعه ی جمهش ها در موش معلوم شد که محور چپ – راست د دو سطح تنظیم می شود: یکی در سطح کلی و دیگری در سطح اندام. جهش ژن situs inversus viscerum(iv) باعث می شود که محور چپ –راست هر یک از اندام های نامتقارن بدنشان در سمت نادرست قرار گرفته اند. از آنجا که تمام اندام ها معکوس شده اند، پس این عدم تقارن عواقب وخیمی برای موش در پی نخواهد داشت .

اخیراً چند ژن اضافی دیگر که به صورت نامتقارن بیان می شوند نیز کشف شده اند، که مطالعه ی اثر آن ها بر یکدیگر، دانشمندان را قادر ساخت تا آن ها را در یک مسیر احتمالی سازماندهی کنند. به نظر می رسد پایان این مسیر که باعث فعال شدن پروتئین های Nodal و عامل رونویسی Pitx2 در سمت چپ مزودرم صفحه ی جانبیجنین پستانداران می شود، مشابه جنین های قورباغه و جوجه باشد البته راهی که هر یک ازآن ها در طی

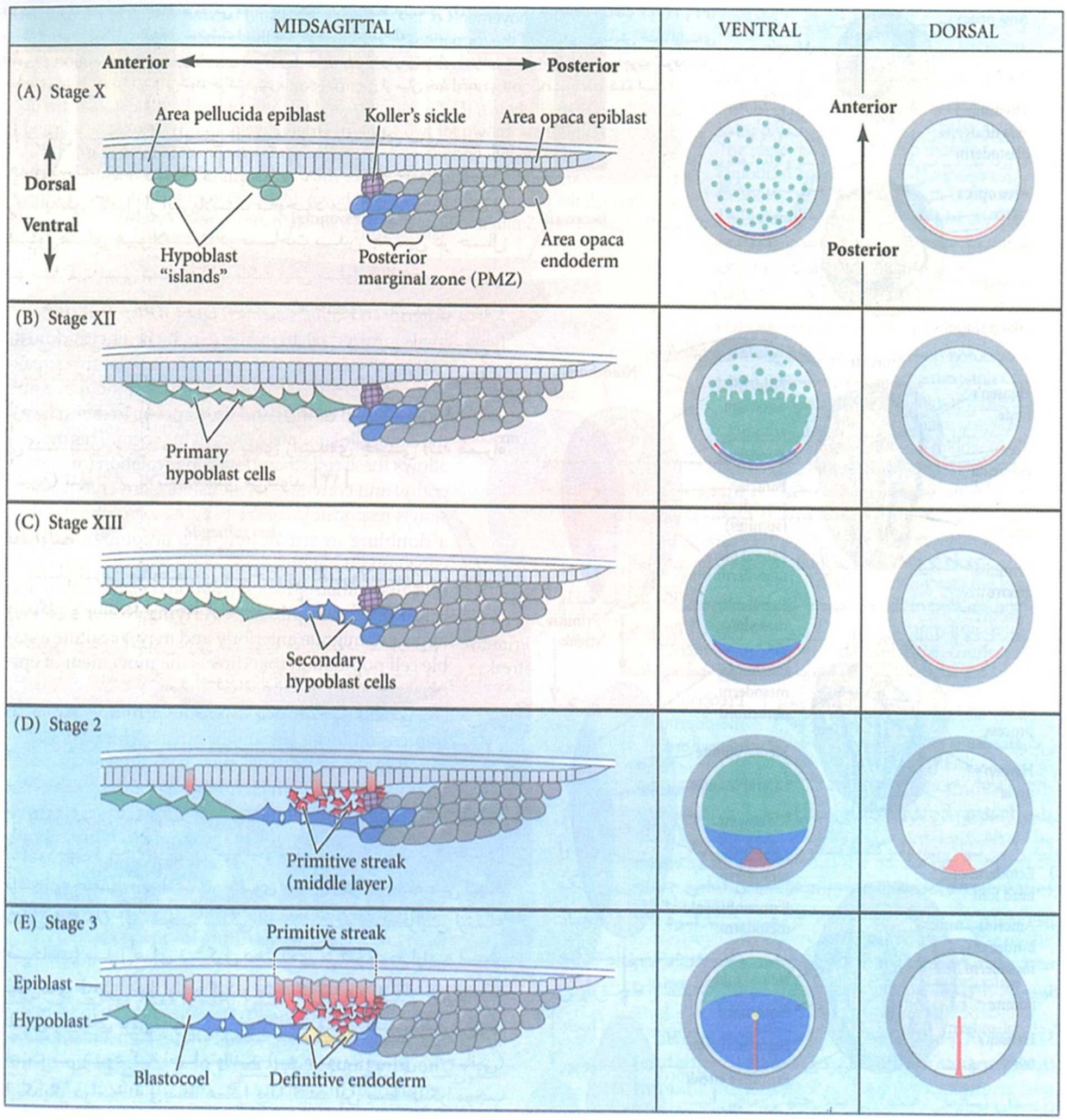
این مسیر می پیمایند، در گونه های مختلف متفاوت است. در قورباغه ها، این مسیر با گماشتن Vgl و در جوجه ها با سرکوب بیان sonic hedgehog آغاز می شود. در پستاندارن، تفاوت بین سمت چپ و راست در سلول های مژک دار گره آغاز می شود . مژه ها باعث حرکت مایع درون گره از سمت راست به چپ می شود. هنگامی که Nonaka و همکارانش در سال ۱۹۹۸ ژن موشی رمز کننده ی پروتئین دااینئین مژه را از کار انداختند. مژه ها گره ا زحرکت باز ایستاده و موقعیت هر اندام نامتقارن به طور تصادفی و اتفاقی تعیین شد.

این یافته با سایر اطلاعات قبلی هم خوانی زیادی داشت. اول این که، از مدت هاپیش معلوم شده بود که انسان ها دارای نقص دااینئین مژه های بی حرکتی دارند، و این که قلب آن ها در سمت چپ یا راست بدن قرار بگیرد، یک پدیده ی شانسی است. دوم این که، وقتی ژن iv که توصیف آن در بالا گفته شده راکلون کردند، معلوم شد که این ژن پروتئین مژه ای دااینئین را رمزدهی می کند. سوم این که، وقتی Nonaka و همکارانش در سال ۲۰۰۲ جنین های ابتدایی موش را تحت جریان مصنوعی محیط کشت از سمت چپ به راست قراردارند، محور چپ – راست بدن معکوس شد. به علاوه، این جریان مصنوعی قادر به هدایت قطبیت محور چپ– راست در موش های جهش یافته در ژن iv بود، در صورتی که مژه های آن ها همنان بی تحرک باقی ماند.

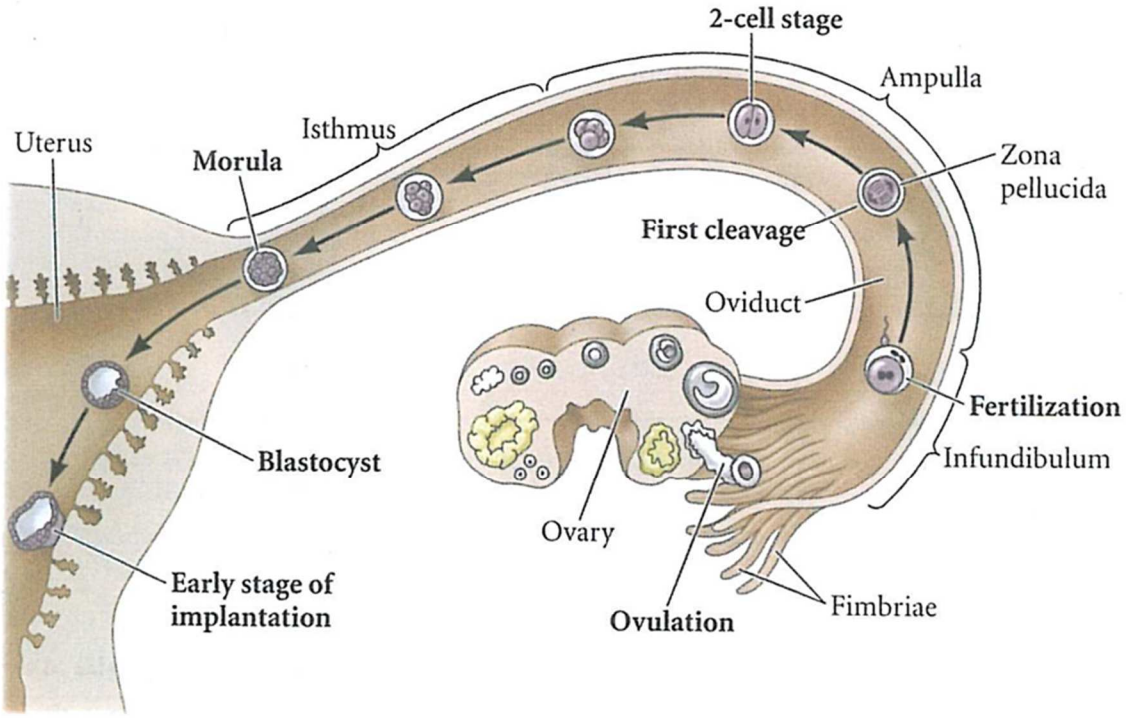
چرااصلاً باید جریان مایع در نامتقارن بودن سمت چپ و راست این قدر مهم باشد؟ پاسخ این سوال ممکن است در اجزای ریز محصور در غشاء به نام بسته های وزیکولی گرهی (NVPs) یافت شود. این بسته ها که حاوی پروتئین sonic hedgehehog و رتینوییک اسید هستند، از سلول های گره و تحت تاثیر پیام های FGFترشح می شوند. به نظر می رسد جریان مژه ای، NVPها را به سمت چپ بدون حمل می کند. اگر پیام رسانی FGF مهار شود، آنگاه بسته ها ترشح نشده و نامتقارنی چپ – راست شکل نمی گیرد. این روش

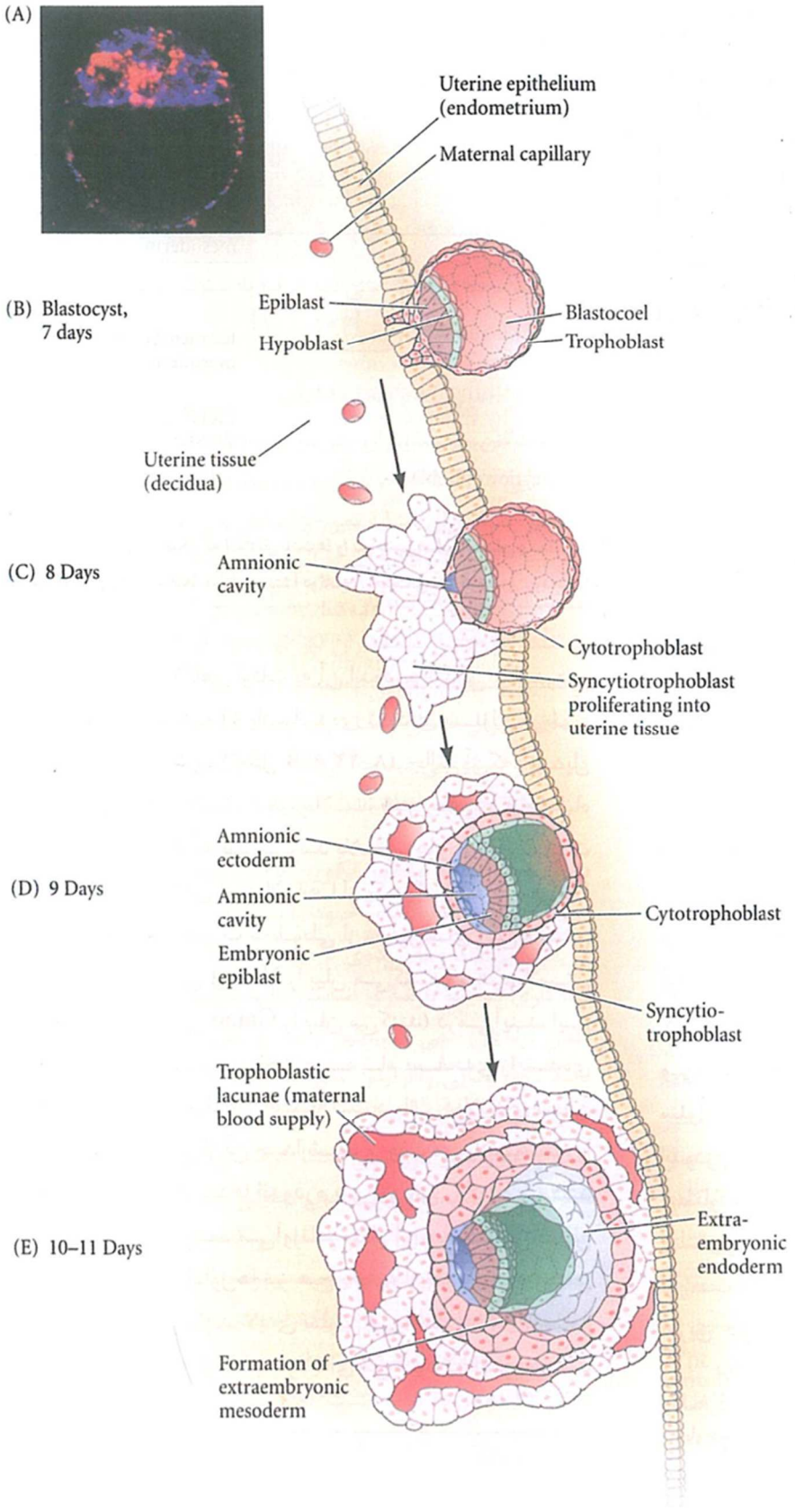
حمل عوامل پاراکراین ازیک سری سلول به سلول های دیگر نشان دهنده ی سبک جدیدی از روش های پیام رسانی است.

یکی از نتایج انتقال بسته های وزیکولی گرهی، افزایش یون های کلسیم، در سمت چپ گره است. هنوز معلوم نیست که چگونه بیان ژن هایی از قبیل Nadol می تواند تحت تاثیر این جریانات یونی قرار بگیرد. ما تازه در ابتدایی راه درک تفاوت های بین راست و چپ هستیم.



شکل۸-۱ مراحل اولیه گاسترولاسیون در پستانداران


2-cell stage
Ampulla
Isthmus
Uterus
Morula
Zona
pellucida
First cleavage
Oviduct
Fertilization
Blastocyst
Infundibulum
Ovary
Early stage of
implantation
Ovulation
Fimbriae


(A)
Uterine epithelium (endometrium)
Maternal capillary
(B) Blastocyst, 7 days
Epiblast
Hypoblast
Blastocoel
Trophoblast
Uterine tissue (decidua)
(C) 8 Days
Amnionic cavity
Cytotrophoblast
Syncytiotrophoblast proliferating into uterine tissue
(D) 9 Days
Amnionic ectoderm
Amnionic cavity
Embryonic epiblast
Cytotrophoblast
Syncytio-trophoblast
Trophoblastic lacunae (maternal blood supply)
(E) 10–11 Days
Extra-embryonic endoderm
Formation of extraembryonic mesoderm

منابع

۱- آذرنیا مهناز، یاسر تهمتنی و مجید رجبی (۱۳۸۶). مقدمه ای بر تولید مثل جانوری، تهران انتشارات جهاد دانشگاهی واحد تربیت معلم

۲- کرمی منیژه (۱۳۹۰) ،جانور شناسی (۱) بی مهرگان تهران ، انتشارات دانشگاه شاهد

۳- گیلبرت اسکات و رانیو آنه، جنین شناسی بی مهرگان (۱۳۹۲)ترجمه کاظم پریور، مجید رجبی و یاسرتهمتنی . تهران: انتشارات مبتکران

۴- گیلبرت اسکات ، (۱۳۹۲) ، زیست شناسی تکوینی ویرایش نهم : ترجمه عباس پیریایی و یاسرتهمتنی .تهران ،:خانه زیست شناسی ایران