

فهرست مطالب

بخش ۱: جنین شناسی عمومی

فصل ۱: مقدمه‌ای بر تنظیم مولکولی و پیام‌رسانی..... ۲۵	فصل ۴: هفته دوم تکامل: دیسک زایای دولایه..... ۸۱
رونویسی ژن..... ۲۵	روز هشتم..... ۸۱
دیگر تنظیم‌کننده‌های بیان ژن..... ۲۸	روز نهم..... ۸۲
القاء و تشکیل ارگان..... ۲۸	روز دهم و دوازدهم..... ۸۲
پیام‌رسانی سلولی..... ۲۹	روز سیزدهم..... ۸۵
مسیرهای پیام‌رسانی کلیدی تکامل..... ۳۳	
فصل ۲: گامت‌سازی: تبدیل سلول‌های زایا به گامت‌های نر و ماده..... ۳۹	فصل ۵: هفته سوم تکامل: دیسک زایای سه لایه..... ۹۱
سلول‌های زایای بدوی..... ۳۹	گاسترولاسیون: تشکیل مزودرم و اندودرم رویان ۹۱ ی.
فرضیه کروموزومی توارث..... ۴۰	تشکیل نوتوکورد..... ۹۴
تغییرات مورفولوژیکی در طی بلوغ گامت‌ها..... ۵۳	ایجاد محورهای بدن..... ۹۵
	نقشه سرنوشت ایجاد شده در طی گاسترولاسیون..... ۹۸
	رشد دیسک رویانی..... ۱۰۱
	تکامل بیشتر تروفوبلاست..... ۱۰۱
فصل ۳: هفته اول تکامل: تخمک‌گذاری تا لانه‌گزینی..... ۶۳	فصل ۶: هفته‌های سوم تا هشتم: دوره رویانی..... ۱۰۷
دوره تخمدانی (Ovarian Cycle)..... ۶۳	مشتقات لایه زایا اکتودرمی..... ۱۰۷
باروری یا لقاح (Fertilization)..... ۶۷	مشتقات لایه زایای مزودرمی..... ۱۱۶
کلیواژ یا تسهیم (Cleavage)..... ۷۳	مشتقات لایه زایای اندودرمی..... ۱۲۴
تشکیل بلاستوسیست..... ۷۴	الگوبندی محور قدامی - خلفی: تنظیم به وسیله ژن‌های
اپی‌بلاست، هیپوبلاست و تشکیل محورها..... ۷۵	
رحم در زمان لانه‌گزینی..... ۷۵	

۲۱۱	فصل ۱۱: دستگاه عضلانی
۲۱۱	عضلات اسکلتی مخطط
۲۱۲	عصب‌گیری عضلات اسکلتی محوری
۲۱۴	عضلات اسکلتی و تاندون‌ها
۲۱۴	تنظیم مولکولی تکامل عضله
۲۱۴	الگوبندی عضلات
۲۱۵	عضلات ناحیه سر
۲۱۵	عضلات اندام‌ها
۲۱۵	عضله قلبی
۲۱۶	عضلات الف
۲۱۶	

۲۱۹	فصل ۱۲: اندام‌ها
۲۱۹	رشد و تکامل اندام‌ها
۲۲۳	عضلات اندام‌ها

۲۲۳	فصل ۱۳: دستگاه قلبی عروقی
۲۳۳	تشکیل و الگوبندی ناحیه قلب اولیه
۲۳۵	تشکیل و موقعیت لوله قلبی
۲۳۷	تشکیل حلقه قلبی
۲۴۰	تنظیم مولکولی تکامل قلب
۲۴۱	جریان خون و رشد قلب
۲۴۲	تکامل سینوس وریدی
۲۴۴	تشکیل دیواره‌های قلبی
۲۶۰	تشکیل دستگاه هدایتی قلب
۲۶۲	تکامل عروقی
۲۷۴	گردش خون قبل و پس از تولد

۲۸۱	فصل ۱۴: دستگاه تنفس
۲۸۱	تشکیل جوانه‌های ریه
۲۸۳	حنجره
۲۸۴	نای، برنکوس‌ها و ریه‌ها
۲۸۵	بلوغ ریه‌ها

۱۲۷	هومئوباکس
۱۲۷	نمای خارجی بدن رویان در ماه دوم

۱۳۴	فصل ۷: تشکیل حفرات بدن
۱۳۴	لوله‌ای روی لوله‌ای دیگر
۱۳۴	تشکیل حفره بدن
۱۳۷	پرده‌های سرورزی
۱۴۰	دیافراگم و حفره‌ی قفسه سینه
۱۴۰	تشکیل دیافراگم

۱۴۷	فصل ۸: ماه سوم تا زمان تولد: جنین و جفت
۱۴۷	تکامل جنین
۱۵۱	پرده‌های جنینی و جفت
۱۵۵	کورویون پرزی و دسیدوای قاعده‌ای
۱۵۵	ساختمان جفت
۱۶۰	آمنیون و بند ناف
۱۶۲	تغییرات جفت در پایان بارداری
۱۶۲	مایع آمنیون
۱۶۲	پرده‌های جنینی در دو قلوها
۱۶۴	زایمان (تولد)

۱۷۱	فصل ۹: نقائص تولد و تشخیص قبل از تولد
۱۷۱	نقائص تولد
۱۸۴	تشخیص پیش از تولد
۱۸۹	درمان جنین

بخش ۲: جنین‌شناسی اختصاصی

۱۹۵	فصل ۱۰: اسکلت محوری
۱۹۶	مجمعه
۲۰۵	مهره‌ها و ستون مهره‌ها
۲۰۶	دنده‌ها و جناغ

۴۰۸.....	تنظیم مولکولی تکامل مغز	۲۸۹.....	فصل ۱۵: دستگاه گوارش
۴۱۴.....	اعصاب جمجمه‌ای	۲۸۹.....	تقسیمات لوله گوارش
۴۱۴.....	سیستم اعصاب خودمختار	۲۸۹.....	تنظیم مولکولی تکامل لوله گوارش
۴۲۳.....	فصل ۱۹: گوش	۲۹۰.....	مزانترها
۴۲۳.....	گوش داخلی	۲۹۳.....	پیشین روده
۴۲۷.....	گوش میانی	۳۰۳.....	تنظیم مولکولی القای کبد
۴۲۸.....	گوش خارجی	۳۰۴.....	لوزالمعده
۴۳۰.....	شنیدن	۳۰۶.....	میان روده
۴۳۵.....	فصل ۲۰: چشم	۳۱۹.....	فصل ۱۶: دستگاه ادراری تناسلی
۴۳۵.....	جام بینایی و حباب عدسی	۳۱۹.....	دستگاه ادراری
۴۳۷.....	شبکیه، عنبیه و جسم مژگانی	۳۳۰.....	دستگاه تناسلی
۴۳۹.....	عدسی	۳۵۱.....	فصل ۱۷: سر و گردن
۴۳۹.....	مسیمه، صلیبه و قرنیه	۳۵۳.....	قوس‌های حلقی
۴۴۰.....	بسم زجاجیه	۳۵۸.....	بن‌بست‌های حلقی
۴۴۰.....	عصب بینایی	۳۶۰.....	شکاف‌های حلقی
۴۴۱.....	تنظیم مولکولی تکامل چشم	۳۶۰.....	تنظیم مولکولی تکامل صورت
۴۴۷.....	فصل ۲۱: دستگاه پوششی	۳۶۵.....	زبان
۴۴۷.....	پوست	۳۶۶.....	غده تیروئید
۴۴۹.....	مو	۳۶۸.....	صورت
۴۴۹.....	ناخن‌های انگشتان دست و پا	۳۷۱.....	قطعه‌ی بین ماگزیلاری
۴۴۹.....	غدد عرق	۳۷۱.....	کام ثانویه
۴۵۱.....	غدد پستانی	۳۷۶.....	حفره بینی
۴۵۳.....	پاسخ به سؤالات	۳۷۶.....	دندان‌ها
۴۶۹.....	واژه‌نامه کلمات کلیدی	۳۷۹.....	تنظیم مولکولی تکامل دندان
۴۸۹.....	نمایه	۲۸۳.....	فصل ۱۸: سیستم اعصاب مرکزی
		۲۸۶.....	طناب نخاعی
		۳۹۳.....	مغز

هنگامی که سلول‌ها اینواژینه می‌شوند برخی از آن‌ها، بخشی از سلول‌های هیپوبلاست را جابجا کرده و اندودرم رویانی را بوجود می‌آورند. تعدادی دیگر نیز، بین اپی‌بلاست و اندودرم تازه ایجاد شده قرار گرفته و مزدورم را می‌سازند. سلول‌های باقیمانده در اپی‌بلاست اکتودرم را تشکیل می‌دهند. بدین ترتیب، اپی‌بلاست با فرآیند گاسترولاسیون منشأ هر سه لایه زایا بوده (شکل ۵-۲B)، سلول‌های این لایه‌ها تمامی بافت‌ها و ارگان‌های رویانی را به وجود می‌آورند.

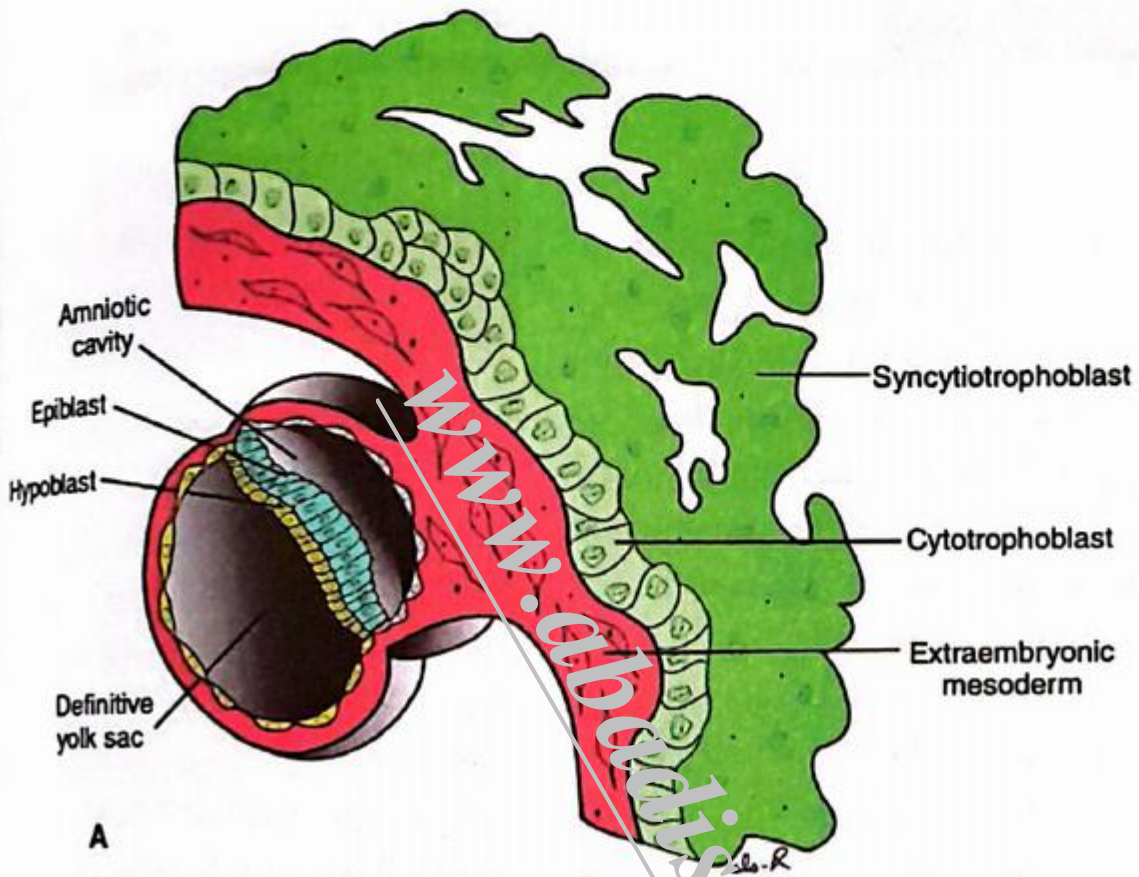
همان‌گونه که سلول‌های بیشتر و بیشتری بین لایه‌های اپی‌بلاست و هیپوبلاست قرار می‌گیرند، شروع به گسترش به سمت سری و خارجی می‌کنند (شکل ۵-۲) کم‌کم سلول‌ها به خارج از لبه‌های دیسک مهاجرت کرده و با مزدورم خارج رویانی پوشاننده کیسه زرده و آمنیون تماس برقرار می‌کنند. آن‌ها در جهت سری، از دو طرف صفحه‌ی پره‌کوردی می‌گذرند. صفحه پره‌کوردی^۶، در حد فاصل بین نوک نوتوکورد و غشاء دهانی - حلقی^۷ تشکیل می‌شود و از اولین سلول‌هایی مشتق می‌شود که از گوده اولیه در خط میانی به ناحیه سری حرکت می‌کنند. بعدها، صفحه پره‌کوردی نقش مهمی در القاء مغز پیشین دارد (شکل ۵-۲ و ۵-۳) غشاء دهانی - حلقی منطقه کوچکی در انتهای سری دیسک است که در آن سلول‌های اکتودرمی و اندودرمی محکم به هم می‌چسبند و نمایان‌گر حفره دهان آینده است.

گاسترولاسیون: تشکیل مزدورم و اندودرم رویانی

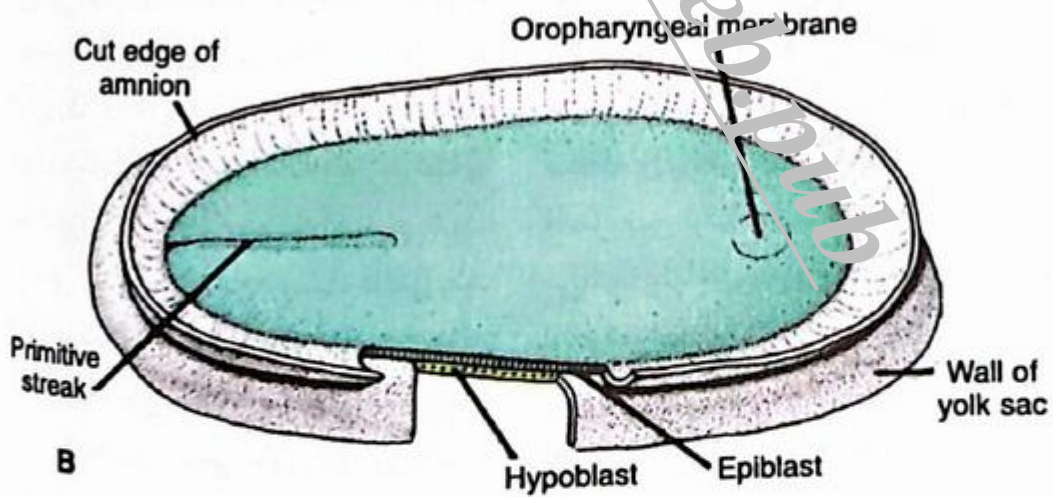
گاسترولاسیون یا لایه‌زایی شاخص‌ترین رخداد در طی هفته سوم بارداری است این فرآیند هر سه لایه زایا (اکتودرم، مزدورم و اندودرم) را در رویان به وجود می‌آورد. گاسترولاسیون با تشکیل شیار اولیه^۱ بر روی اپی‌بلاست آغاز می‌گردد (شکل ۵-۱ و ۵-۲A). در ابتدا شیار به خوبی مشخص نیست (شکل ۵-۱)، اما در رویان ۱۵-۱۶ روزه به صورت یک شیار باریک بالبه‌های کمی برجسته در هر طرف آن مشاهده می‌شود. انتهای سری شیار، گره اولیه^۲ نام دارد و به صورت یک ناحیه کمی برآمده در اطراف گوده اولیه^۳ تشکیل شده است (شکل ۵-۲). سلول‌های اپی‌بلاست به سمت شیار اولیه مهاجرت می‌کنند (شکل ۵-۲). این سلول‌ها به محض رسیدن به ناحیه شیار، فلاسکی شکل شده، از اپی‌بلاست جدا می‌گردد و به زیر آن می‌لغزند (شکل ۵-۲ C, B). به این حرکت رو به داخل سلول‌ها فرورفتگی (انواژیناسیون)^۴ گفته می‌شود. مهاجرت و اختصاصی شدن سلول‌ها به وسیله فاکتور رشد فیبروبلاستی ۸ (FGF8) کنترل می‌گردد که توسط سلول‌های شیار اولیه ترشح می‌شود. این فاکتور رشد، با کاهش بیان کادهرین E (پروتئینی که به طور طبیعی سلول‌های اپی‌بلاست را به یکدیگر متصل می‌کند) حرکت سلولی را کنترل می‌کند. سپس FGF8، با تنظیم بیان برایوری^۵ (T) اختصاصی شدن سلول‌ها به مزدورم را کنترل می‌کند.

6. Precordial plate
7. Oropharyngeal membrance

1. Primitive streak
2. Primitive node
3. Primitive pit
4. Invagination
5. Brachyury

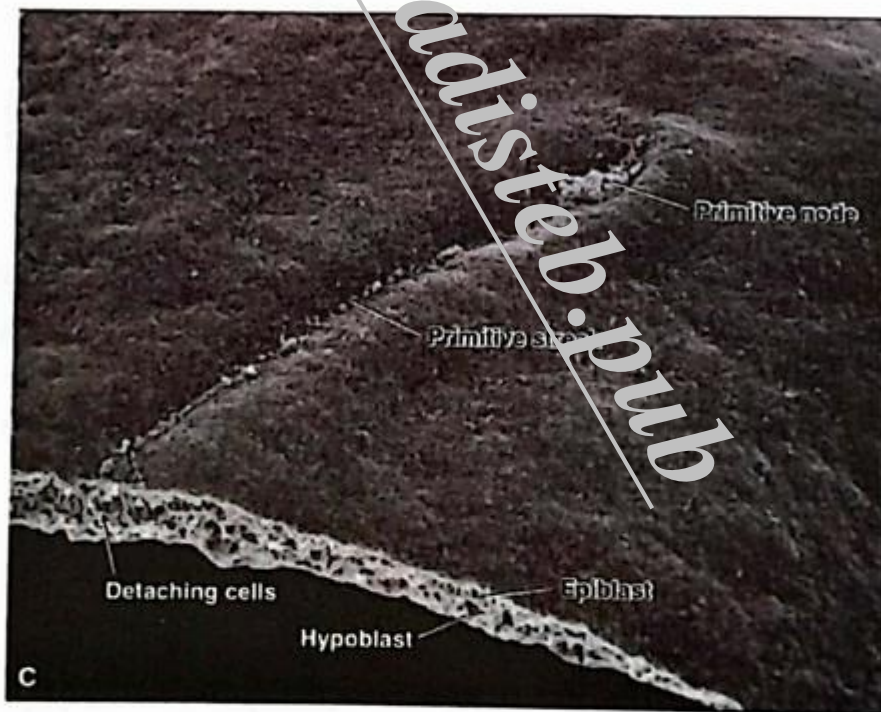
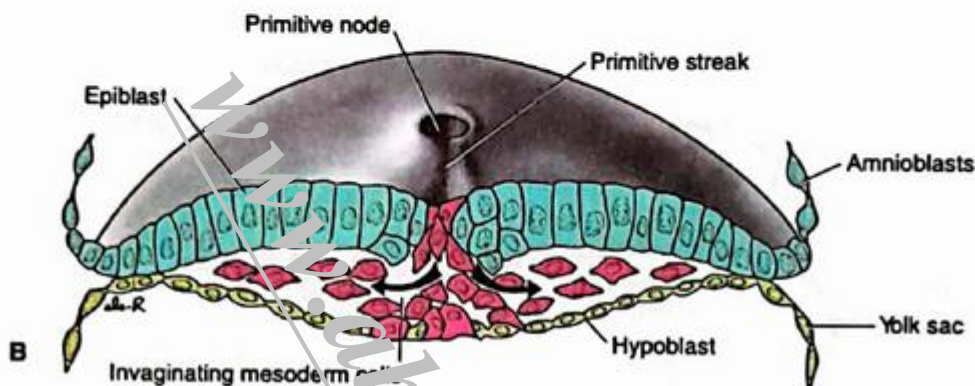
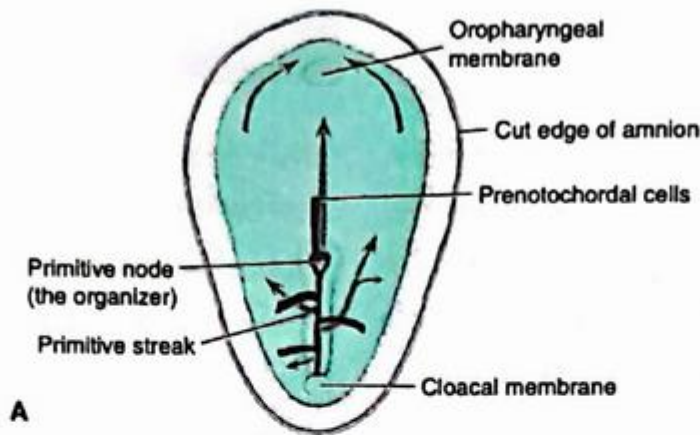


A



B

شکل ۱-۵. A. محل لانه‌گزینی در پایان هفته دوم. B. نمای مشخصی از دیسک زایا در پایان هفته دوم تکامل. برای نشان دادن پشتی اپی بلاست، حفره آمنیوتیک باز شده است. هیپوبلاست و اپی بلاست در تماس با یکدیگر بوده و شیار اولیه به صورت عمقی در ناحیه دمی رویان قرار دارد.

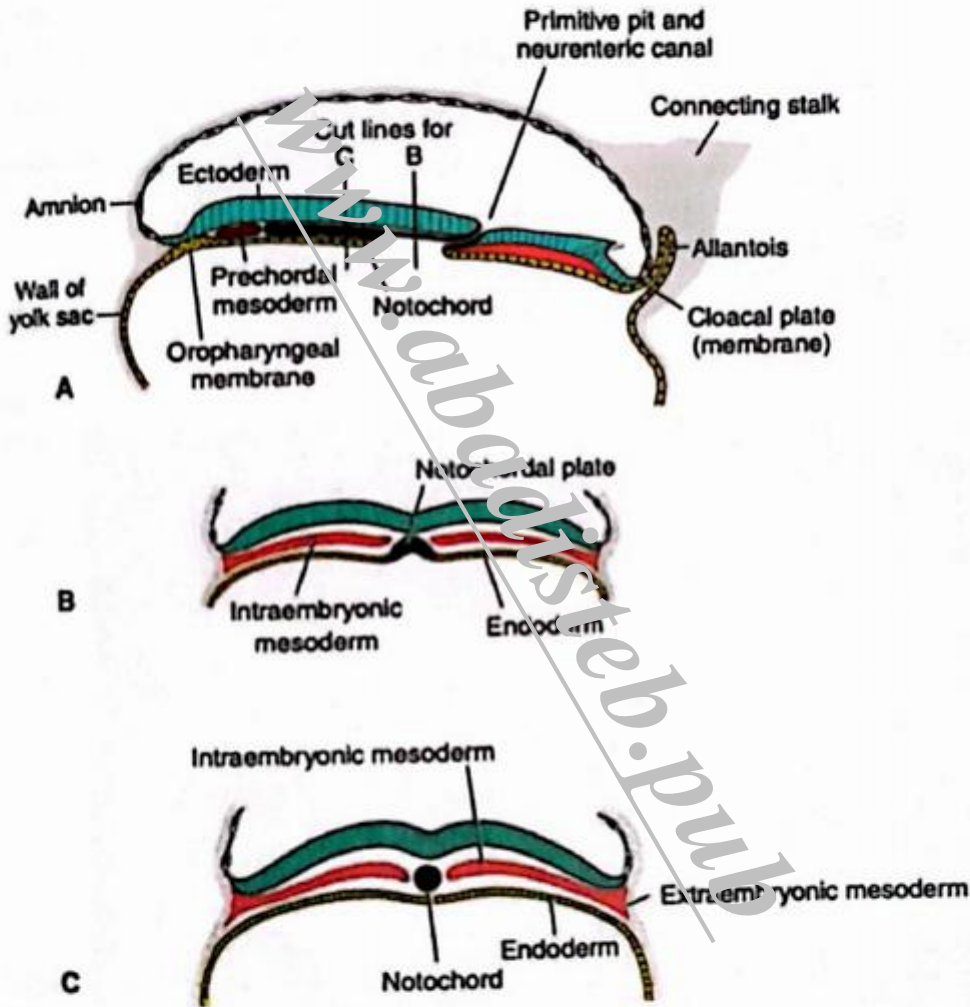


شکل ۲-۵ A. نمای پشتی دیسک زایا از یک رویان ۱۶ روزه که در آن حرکت سلول‌های اپی‌بلاست سطحی (خطوط مشکی توپر) از میان گره شیار اولیه و مهاجرت بعدی سلول‌ها بین هیپوبلاست و اپی‌بلاست (خطوط خط چین) نشان داده شده است. B. مقطع عرضی ناحیه سری شیار در روز ۱۵ که انوازیناسیون سلول‌های اپی‌بلاست را نشان می‌دهد. اولین سلول‌هایی که به داخل می‌روند هیپوبلاست را جابه‌جا کرده تا اندودرم را تشکیل دهند. بعد از ایجاد اندودرم نهایی، سلول‌های اپی‌بلاست به داخل رفته مزودرم را تشکیل می‌دهند. C. نمای پشتی از یک رویان که گره و شیار اولیه و یک مقطع عرضی از شیار را نشان می‌دهد. این نما مشابه نمای نشان داده شده در B است. پیکان، سلول‌های جدا شده اپی‌بلاست را در شیار اولیه نشان می‌دهد.

تشکیل نوتوکورد

هیپوبلاست توسط سلول‌های اندودرم که از شیار اولیه حرکت می‌کنند، سلول‌های صفحه نوتوکوردی تشکیل می‌دهند و از اندودرم جدا می‌شوند. سپس طناب سلولی توپریک با بنام نوتوکورد نهایی تشکیل می‌دهند (شکل ۳-۵) که در زیر لوله عصبی قرار می‌گیرد و یک مرکز پیام‌رسانی جهت القاء اسکلت محوری می‌باشد. از آن جایی که دراز شدن نوتوکورد یک فرآیند پویاست، نخست انتهای سری آن تشکیل می‌شود و همانگونه که شیار اولیه در موقعیت

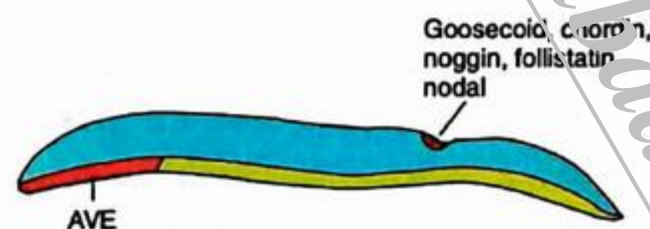
سلول‌های پره‌نوتوکوردی^۱ با فرو رفتن در گره اولیه، در خط میانی به طرف سری حرکت کرده تا به صفحه پره‌کوردی برسند (شکل ۳-۵). این سلول‌های پره‌نوتوکوردی، در هیپوبلاست جای می‌گیرند، به طوری که برای مدت کوتاهی خط میانی رویان شامل دو لایه سلولی است که صفحه نوتوکوردی^۲ را تشکیل می‌دهند (شکل ۳-۵). با جایگزینی



شکل ۳-۵ نماهای شماتیک تشکیل نوتوکورد را نشان می‌دهند، که به موجب آن سلول‌های پره‌نوتوکوردی از شیار اولیه مهاجرت کرده و مابین سلول‌های اندودرم قرار می‌گیرند تا صفحه نوتوکوردی را تشکیل دهند و در نهایت از اندودرم جدا شده و نوتوکورد نهایی را تشکیل می‌دهند. چون این رویدادها در توالی سری-دمی رخ می‌دهند، ابتدا بخش‌های سری نوتوکورد نهایی ایجاد می‌شوند.
A تصویر مقطع طولی از یک رویان ۱۷ روزه را نشان می‌دهد. سری‌ترین بخش نوتوکورد نهایی تشکیل شده است در حالی که سلول‌های پره‌نوتوکوردی در ناحیه دم‌تر آن هنوز به صورت صفحه نوتوکوردی با اندودرم خود یکی می‌شوند. توجه کنید که تعدادی از سلول‌های جلوی نوتوکورد هم مهاجرت می‌کنند. این سلول‌های مزودرمی، صفحه پره‌کوردال را تشکیل می‌دهند که به القامغز پیشین کمک می‌کند.
B مقطع عرضی شماتیک از ناحیه صفحه نوتوکوردی. صفحه نوتوکوردی برای تشکیل نوتوکورد نهایی از اندودرم جدا خواهد شد.
C شماتیک که نوتوکورد نهایی را نشان می‌دهد.

1. Prenotochordal cells
2. Notochordal plate

برای تشکیل اندودرم احشایی قدامی^۴ (AVE) در انتهای سری لایه اندودرم دیسک دو لایه مشخص شده‌اند، به طرف ناحیه سر آینده مهاجرت می‌کنند (شکل ۴-۵). در این مرحله از دیسک دو لایه، سلول‌های AVE، ژن‌های لازم برای تشکیل سر را بیان می‌کنند، که شامل عوامل نسخه‌برداری OTX2, LIM1, HESX1 و عوامل ترشحی سربروس^۵ و لفتی^۶ (اعضای خانواده TGF- β) هستند و فعالیت نودال^۷ (عضوی از خانواده TGF- β) را مهار می‌کنند و موجب به وجود آمدن انتهای سری رویان می‌شوند. عدم وجود سربروس و لفتی^۱ در انتهای سری رویان اجازه ادامه بیان نودال را می‌دهد که این پیام باعث ایجاد و حفظ شیار اولیه می‌گردد. هنگامی که شیار تشکیل می‌شود، نودال بیان تعدادی از ژن‌های مسئول تشکیل مزودرم شکمی و پشتی و ساختارهای سر و دم را افزایش می‌دهد.



شکل ۴-۵ برش سائیتال از گره و شیار اولیه که الگوی بیان ژن‌های تنظیم‌کننده‌ی محورهای سری-دمی و پشتی شکمی را نشان می‌دهد. سلول‌های انتهای سری آینده رویان در ناحیه AVE فاکتورهای نسخه‌برداری OTX2, LIM1 و HESX1 را بیان کرده و سربروس را ترشح می‌کند که باعث تکامل سر و ایجاد ناحیه سری می‌شود. با تشکیل شیار و تداوم گاسترولاسیون، BMP4 در سراسر دیسک دو لایه ترشح شده و همراه با FGF باعث حرکت به سمت شکمی مزودرم بینایی و مزودرم صفحه خارجی می‌شوند. گوسکوئید که در گره بیان می‌شود، بیان کوردین را تنظیم می‌کند و این محصول زنی همراه با نوگین و فولستاتین بیان BMP4 را مهار می‌کند و مزودرم پشتی را به نوتوکورد و مزودرم مجاور محوری تبدیل می‌کند. در مراحل بعدی بیان ژن براکیوری (T) و BMP4 را مهار کرده و مزودرم پشتی را به نوتوکورد و مزودرم مجاور محوری در نواحی دمی رویان تبدیل می‌کند.

دمی‌تر قرار می‌گیرد نواحی دمی نوتوکورد اضافه می‌گردد. نوتوکورد و سلول‌های پره‌نوتوکوردی از طرف سری تا صفحه پره‌کوردی (ناحیه‌ای که درست در ناحیه دمی غشاء دهانی - حلقی قرار دارد)، و از طرف دمی تا گوده اولیه امتداد دارد. در نقطه‌ای که گوده اولیه یک فرورفتگی در اپی‌بلاست ایجاد می‌کند، کانال عصبی - روده‌ای (نوروانتریک)^۱ به طور موقت کیسه‌های زرده و آمیون را به یکدیگر وصل می‌کند (شکل ۲۸-۵).

غشاء کلواکی^۲ در انتهای دمی دیسک رویانی تشکیل می‌شود (شکل ۲۸-۵). این غشاء که از نظر ساختاری شبیه غشاء دهانی - حلقی است، شامل سلول‌های اندودرمی و اکتودرمی محکم به هم چسبیده‌ای است که مزودرمی مابین آن‌ها وجود ندارد. وقتی غشاء کلواکی ظاهر شد، دیواره خلفی کیسه زرده یک دیورتیکول کوچکی را تشکیل می‌دهد که به درون ساقه اتصالی گسترش می‌یابد. دیورتیکول الانتوانتریک یا الاتونیس^۳ در حدود روز شانزدهم تکامل پدید می‌آید. اگر چه در برخی مهره‌داران رده‌های پایین‌تر، الاتونیس به عنوان مخزنی برای دفع تولیدات سیستم کلیوی عمل می‌کند، ولی در انسان بصورت تکامل نیافته (ابتدایی) باقی می‌ماند و ممکن است در ناهنجاری‌های تکاملی مثانه دخالت داشته باشد (فصل ۱۶ را ببینید).

ایجاد محورهای بدن

ایجاد محورهای بدن شامل محورهای سه‌گانه - خلفی (سری-دمی)؛ A-P این محور را بایستی محور سری-دمی نامید، اما نامگذاری رایج آن محور قدامی-خلفی است)، پشتی - شکمی (D-V) و چپ و راست (L-R)، در اوایل مرحله امبریونز اتفاق می‌افتد و احتمالاً در طی مراحل تکاملی اواخر مورولا تا بلاستوسیست با اختصاصی شدن محورهای A-P و D-V قبل از محور L-R شروع می‌شود (فصل سوم را ببینید). در مرحله بلاستوسیست، محور A-P تعیین می‌شود و سلول‌هایی که سرنوشته آن‌ها

4. Anterior visceral endoderm

5. Cerebrus

6. Lefty 1

7. Nodal

1. Neurenteric canal

2. Cloacal memberane

3. Allantoenteric diverticulum (allantois)