

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 7

Η ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΗ ΔΙΑΔΙΚΑΣΙΑ

[unf]

Ωάριο και σπέρμα ανθρώπου κατά τη στιγμή της γονιμοποίησης

“Omne vivum ex ovo”

Το 1615, και σε προχωρημένη ηλικία, ο William Harvey, Άγγλος φυσιολόγος και ιδρυτής του κλάδου της πειραματικής φυσιολογίας στην εργασία του σχετικά με την επεξήγηση της κυκλοφορίας του αίματος, δημοσίευσε μια πραγματεία για τη διαδικασία της αναπαραγωγής. Ο Harvey, υποστήριξε ότι η ζωή αναπτύσσεται εξ’ ολοκλήρου από το αυγό - *omne vivum ex ovo*. Η ιδέα αυτή ήταν εξαιρετικά διορατική, αν ληφθεί υπόψη ότι ο Harvey δεν είχε τη δυνατότητα παρατήρησης των αυγών πολλών ζωικών οργανισμών και ιδιαίτερα την παρατήρηση του μικροσκοπικού ωαρίου των θηλαστικών, το οποίο - για το γυμνό μάτι - δεν είναι μεγαλύτερο από έναν κόκκο σκόνης. Επιπροσθέτως, υποστήριξε ότι τα αυγά ξεκινούν την αναπτυξιακή τους πορεία μετά από κάποια επίδραση του σπέρματος, ένα συμπέρασμα το οποίο για εκείνη την εποχή ήταν αποτέλεσμα είτε εξαιρετικής έμπνευσης ή τυχαίας εικασίας, δεδομένου ότι ούτε τα σπερματοζωάρια ήταν ορατά. Οι απόψεις αυτές διέφεραν σημαντικά από τις υφιστάμενες ιδέες περί βιογένεσης, οι οποίες θεωρούσαν ότι η ζωή προέρχεται από πολλές πηγές, μια εκ των οποίων ήταν και τα αυγά. Ο Harvey περιέγραψε τα χαρακτηριστικά της εγγενούς (φυλετικής) αναπαραγωγής, κατά την οποία δυο γονείς, αρσενικό και θηλυκό, παράγουν γαμέτες οι οποίοι πρέπει να συντηχθούν έτσι ώστε να σχηματιστεί ο νέος οργανισμός.

Όμως, παρά τη σπουδαιότητα της θέσης του Harvey ότι η ζωή προέρχεται εξολοκλήρου από τα αυγά, αυτός ο ισχυρισμός δεν ήταν τελείως σωστός. Η ζωή προέρχεται από την αναπαραγωγή προϋπάρχουσας ζωής, και η αναπαραγωγή δεν περιορίζεται μόνο στη σύντηξη ωαρίων και σπέρματος. Η αγενής (αφυλετική) αναπαραγωγή, η δημιουργία δηλαδή νέων, γενετικά πανομοιότυπων ατόμων μέσω εκβλάστησης, κατάτμησης ή διαίρεσης από ένα και μόνο γονέα είναι συχνή και χαρακτηρίζει αρκετά ζωικά φύλα. Παρ’ όλα αυτά, για τους περισσότερους ζωικούς οργανισμούς η εγγενής αναπαραγωγή αποτελεί μια επιτυχημένη στρατηγική, πιθανά γιατί προωθεί την ποικιλομορφία και την μακρόχρονη επιβίωση του είδους σε ένα διαρκώς μεταβαλλόμενο περιβάλλον.

Η αναπαραγωγή αποτελεί θεμελιώδη ιδιότητα της ζωής. Η εξέλιξη, είναι άρρηκτα συνδεδεμένη με την αναπαραγωγή, γιατί η αδιάκοπη αντικατάσταση των ηλικιωμένων προγόνων με νέους απογόνους προσφέρει τη δυνατότητα στους ζωικούς πληθυσμούς να προσαρμόζονται και να εξελίσσονται σε ένα περιβάλλον που αλλάζει. Στο κεφάλαιο αυτό αναπτύσσονται οι δυο τρόποι αναπαραγωγής, αγενής και εγγενής, και αναφέρονται οι λόγοι για τους οποίους η εγγενής αναπαραγωγή αποτελεί, τουλάχιστο για τους πολυκύτταρους οργανισμούς, τον πλέον διαδεδομένο τρόπο αναπαραγωγής. Στη συνέχεια, περιγράφεται η εμβρυική προέλευση και η διαδικασία ωρίμανσης των γεννητικών κυττάρων, τα συστήματα και πρότυπα αναπαραγωγής των ζωικών οργανισμών καθώς και η ενδοκρινική ρύθμιση της αναπαραγωγής.

Η ΦΥΣΗ ΤΗΣ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΗΣ ΔΙΑΔΙΚΑΣΙΑΣ

Υπάρχουν δυο τρόποι αναπαραγωγής: η αγενής και η εγγενής. Στην αγενή αναπαραγωγή (Εικόνα 7.1Α και Β) υπάρχει μόνο ένας γονέας ο οποίος δεν φέρει εξειδικευμένα αναπαραγωγικά όργανα ή κύτταρα. Έτσι, ο κάθε οργανισμός όταν ενηλικιωθεί μπορεί να παράγει γενετικά πανομοιότυπα αντίγραφα του. Στην εγγενή αναπαραγωγή (εικόνα 7.1Γ και Δ), συμμετέχουν, κατά κανόνα, δυο γονείς καθένας από τους οποίους παράγει εξειδικευμένα

γεννητικά κύτταρα (βλαστικά κύτταρα ή γαμέτες), τα οποία συντήκονται κατά τη στιγμή της γονιμοποίησης για να δώσουν το νέο απόγονο. Ο **ζυγώτης** ο οποίος σχηματίζεται από την ένωση των δύο γαμετών, περιέχει γενετικό υλικό και από τους δυο γονείς και, κατά συνέπεια, ο συνδυασμός των γονιδίων (**σελ....**) αυτών οδηγεί στη δημιουργία ενός γενετικά μοναδικού απογόνου. Ο απόγονος αυτός θα φέρει ασφαλώς τα χαρακτηριστικά του είδους, αλλά και χαρακτηριστικά τα οποία θα τον διαφοροποιούν από τους γονείς του. Η εγγενής αναπαραγωγή, μέσω του ανασυνδυασμού των γονικών χαρακτηριστικών, ενισχύει την ποικιλότητα και καθιστά εφικτή την εξέλιξη διαφοροποιημένων μορφών. Οι μηχανισμοί για την ανταλλαγή γονιδίων μεταξύ ατόμων είναι πιο περιορισμένοι σε οργανισμούς οι οποίοι αναπαράγονται μόνο με αγενή αναπαραγωγή.

Αγενής αναπαραγωγή: Αναπαραγωγή χωρίς γαμέτες

Ως αγενής αναπαραγωγή (Εικόνα 7.1Α και Β, βλ. επίσης Κεφάλαιο 13, **σελ....** και Κεφάλαιο 17, **σελ....**) ορίζεται η δημιουργία νέων ατόμων χωρίς τη συνεισφορά γαμετών (ωάρια ή σπερματοζωάρια). Συμπεριλαμβάνει μια σειρά διακριτών διαδικασιών, οι οποίες όμως στο σύνολό τους δεν αφορούν στην παρουσία φύλων ή στη συμμετοχή δεύτερου γονέα. Οι απόγονοι οι οποίοι προκύπτουν από την αγενή αναπαραγωγή διαθέτουν τον ίδιο γονότυπο (εκτός από την περίπτωση της παρουσίας μεταλλάξεων) και, κατά συνέπεια, είναι **κλώνοι** του προγονικού ατόμου.

Η αγενής αναπαραγωγή παρατηρείται σε βακτήρια και μονοκύτταρους ευκαριωτικούς οργανισμούς καθώς και σε αρκετά φύλα σπονδυλίων, όπως Κνιδόζωα (βλ. Κεφάλαιο 13, **σελ....**), Βρυόζωα (βλ. Κεφάλαιο 15, **σελ....**), Δακτυλιοσκόληκες (βλ. Κεφάλαιο 17, **σελ....**), Εχινόδερμα (βλ. Κεφάλαιο 22, **σελ....**) και Ημιχορδωτά (βλ. Κεφάλαιο 22, **σελ....**). Αξίζει να σημειωθεί ότι πολλοί οργανισμοί έχουν τη δυνατότητα να ακολουθήσουν τόσο τον αγενή όσο και τον εγγενή τρόπο αναπαραγωγής. Η αγενής αναπαραγωγή εξασφαλίζει την ταχεία αριθμητική αύξηση του πληθυσμού ενός είδους, πριν φτάσουν τα άτομα αυτού του είδους σε σεξουαλική ωρίμανση. Αυτός ο τρόπος αναπαραγωγής είναι σπάνιος στα Σπονδυλόζωα. Παρόλα αυτά υπάρχουν τουλάχιστο 50 είδη σπονδυλοζώων τα οποία αναπαράγονται με παρθενογένεση (βλ. **σελ....**), μεταξύ των οποίων και κάποια είδη στα οποία δεν επέρχεται μείωση στους γαμέτες ή η μείωση σταματά πριν από τον σχηματισμό απλοειδούς αριθμού χρωμοσωμάτων. Αυτοί οι οργανισμοί είναι κλώνοι και αυτός ο τρόπος αναπαραγωγής, σύμφωνα με ορισμένους επιστήμονες, χαρακτηρίζεται ως αγενής αναπαραγωγή.

Οι βασικές μορφές αγενούς αναπαραγωγής είναι η διαίρεση (διχοτόμηση και πολλαπλή διαίρεση), η εκβλάστηση, η sporίωση και η κατάτμηση.

Εικόνα 7.1

Παραδείγματα αγενούς και εγγενούς αναπαραγωγής σε ζωικούς οργανισμούς. **Α**, Η διχοτόμηση στο *Paramecium*, έναν μονοκύτταρο ευκαριωτικό οργανισμό, δημιουργεί δυο θυγατρικά άτομα από ένα μόνο προγονικό. **Β**, Η εκβλάστηση, μια απλή μορφή αγενούς αναπαραγωγής στην *Hydra*, ένα ακτινωτό ζώο. Τα εκβλαστήματα, που προβάλλουν από τον κεντρικά τοποθετημένο γονέα, τελικά αποκόπτονται, αυξάνουν και σχηματίζουν πλήρως ανεπτυγμένα νέα άτομα. **Γ**, Οι γεωσκόληκες αναπαράγονται εγγενώς, αλλά είναι ερμαφρόδιτοι οργανισμοί, κάθε άτομο φέρει δηλαδή τόσο αρσενικά όσο και θηλυκά όργανα. Κάθε άτομο μεταβιβάζει το σπέρμα από τους γεννητικούς πόρους του κατά μήκος αυλάκων, στις σπερματοθήκες του άλλου ατόμου. **Δ**, Βάτραχοι σε σύζευξη (συζευκτικός εναγκαλισμός) που αντιπροσωπεύουν την αμφιγονική

αναπαραγωγή, τον πλέον κοινό τρόπο εγγενούς αναπαραγωγής, που προϋποθέτει την ύπαρξη ξεχωριστών θηλυκών και αρσενικών ατόμων.

Η διχοτόμηση παρατηρείται κυρίως σε βακτήρια και πρωτόζωα (Εικόνα 7.1Α). Κατά τη διχοτόμηση, ο μονοκύτταρος οργανισμός διαιρείται με μίτωση (σελ...) σε δυο ίσα περίπου τμήματα, καθένα εκ των οποίων αναπτύσσεται σε ένα νέο άτομο παρόμοιο με το προγονικό. Η διχοτόμηση μπορεί να γίνει κατά μήκος, όπως στα Μαστιγοφόρα πρωτόζωα, ή εγκάρσια, όπως στα Βλεφαριδοφόρα πρωτόζωα (βλ. Κεφάλαιο 11, σελ...). Στην **πολλαπλή διαίρεση** ή **σχιζογονία**, έχουμε πολλαπλές διαιρέσεις του πυρήνα πριν από τη διαίρεση του κυτταροπλάσματος, δημιουργώντας ταυτόχρονα πολλά θυγατρικά κύτταρα. Η δημιουργία σπόρων (σπορογονία), αποτελεί μια μορφή πολλαπλής διαίρεσης η οποία είναι συχνή μεταξύ ορισμένων παρασιτικών πρωτόζωων, όπως για παράδειγμα του παρασίτου της ελονοσίας (βλ. Εικόνα Figure 11.30, σελ...).

Η εκβλάστηση είναι η άνοιξη διαίρεση ενός οργανισμού. Ο νέος οργανισμός προκύπτει ως βλάστημα (ή φυτό) από τον αρχικό οργανισμό, αναπτύσσει όργανα πανομοιότυπα με αυτά του γονέα του και μετά αποκόπτεται. Η εκβλάστηση παρατηρείται σε αρκετά ζωικά φύλα και αποτελεί τον κύριο τρόπο αναπαραγωγής στα Κνιδόζωα (Figure 7.1B ; βλ επίσης Κεφάλαιο 17, σελ...).

Η σπορίωση είναι η δημιουργία ενός νέου ατόμου από μια συσσώρευση κυττάρων που περιβάλλονται από μια ανθεκτική κάψα, το αποβλάστημα (βλ. Εικόνα 12.11, σελ...). Σε πολλούς σπόγγους γλυκέων υδάτων, τα αναπτύσσονται το φθινόπωρο και επιβιώνουν κατά τη διάρκεια του χειμώνα μέσα στο ξηρό ή παγωμένο σώμα του γονέα. Την άνοιξη τα έγκλειστα στην κάψα κύτταρα ενεργοποιούνται, εξέρχονται από τον σπόγγο και αναπτύσσονται σε ένα νέο σπόγγο. Στην **κατάτμηση** ένας πολυκύτταρος οργανισμός διασπάται σε δυο ή περισσότερα τμήματα, και το κάθε τμήμα έχει τη δυνατότητα να αναπτυχθεί σε ένα νέο πλήρες άτομο. Πολλά ασπόνδυλα μπορούν να αναπαράγονται αγενώς με απλό διαχωρισμό του σώματός τους σε δυο μέρη, και στη συνέχεια με αναγέννηση των τμημάτων που υπολείπονται. Ο τρόπος αναπαραγωγής με κατάτμηση παρατηρείται στις περισσότερες ανεμώνες και σε πολλά Υδρόζωα (βλ. Κεφάλαιο 13, σελ...). Επίσης, πολλά εχινόδερμα μπορούν να αναγεννήσουν τμήματα του σώματός τους, αλλά αυτό δεν αποτελεί αναπαραγωγή με κατάτμηση.

Εγγενής Αναπαραγωγή: Αναπαραγωγή με γαμέτες

Εγγενής αναπαραγωγή είναι δημιουργία νέων ατόμων από γαμέτες. Η πιο συνήθης μορφή εγγενούς αναπαραγωγής είναι η **αμφιγονική** αναπαραγωγή, η οποία περιλαμβάνει δυο διαφορετικά άτομα. Ο **ερμαφροδιτισμός** και η **παρθενογένεση** είναι δυο λιγότερο συνηθισμένες μορφές εγγενούς αναπαραγωγής.

Αμφιγονική αναπαραγωγή

Η αμφιγονική παραγωγή είναι η *δημιουργία απογόνου από την ένωση γαμετών που προέρχονται από δυο γενετικά διαφορετικά άτομα* (Εικόνες 7.1Γ, Δ και 7.2). Κατά συνέπεια, ο απόγονος θα έχει ένα νέο γονότυπο, ο οποίος θα διαφέρει από τον γονότυπο που φέρουν οι γονείς (βλ. Κεφάλαιο 5, σελ...). Οι γονικοί οργανισμοί ανήκουν σε διαφορετικά **φύλα**, αρσενικό και θηλυκό (εξαιρέση αποτελούν βακτήρια και κάποια πρωτόζωα που ακολουθούν τον εγγενή τρόπο αναπαραγωγής, αλλά δεν έχουν διαφορετικά φύλα). Κάθε γονέας έχει το δικό του αναπαραγωγικό σύστημα το οποίο παράγει μόνο ένα είδος γεννητικών κυττάρων, σπερματοζωάριο ή ωάριο, σπάνια και τα δύο. Σχεδόν όλα τα Σπονδυλόζωα και πολλά είδη

ασπόνδυλων αποτελούνται από άτομα που έχουν διαφορετικά φύλα και ονομάζονται **δίοικα** (ελλην. *δυο + οίκος*) ή **γονοχωριστικά**. Οργανισμοί που φέρουν τόσο αρσενικές όσο και θηλυκές γονάδες καλούνται **μόνοικοι** (ελλην. *μόνος + οίκος*) ή **ερμαφρόδιτοι** (από τον συνδυασμό των ονομάτων των Ελληνικών Μυθολογικών θεών Ερμή και Αφροδίτη) και ο τρόπος αναπαραγωγής τους θα περιγραφεί στην επόμενη ενότητα.

Εικόνα 7.2

Κύκλος ζωής εγγενώς αναπαραγόμενων οργανισμών. Ο κύκλος της ζωής αρχίζει με απλοειδή γεννητικά κύτταρα, τα οποία σχηματίζονται με μειωτική διαίρεση και στη συνέχεια συνδιάζονται για να σχηματίσουν διπλοειδή ζυγώτη. Αυτός αναπτύσσεται με μιτωτικές διαιρέσεις σε ενήλικο άτομο. Στο μεγαλύτερο μέρος του κύκλου ζωής οι οργανισμοί είναι διπλοειδείς.

Η διάκριση μεταξύ θηλυκών και αρσενικών ατόμων δεν βασίζεται σε διαφορές στο μέγεθος ή στην εμφάνιση μεταξύ των ατόμων του άλλου φύλου, αλλά στο μέγεθος και στην κινητικότητα των γαμετών που παράγουν. Τα **ωάρια** τα οποία παράγονται από το θηλυκό έχουν μεγάλο μέγεθος (επειδή αποτελεί την πρωταρχική πηγή του κυτταροπλάσματος του ζυγώτη και επειδή περιέχει συνήθως λέκιθο η οποία εξασφαλίζει τις ενεργειακές απαιτήσεις των πρώτων αναπτυξιακών σταδίων), δεν έχουν την ικανότητα ενεργητικής κίνησης και παράγονται σε σχετικά μικρό αριθμό. Τα σπερματοζωάρια τα οποία παράγονται από το αρσενικό έχουν μικρό μέγεθος, αυξημένη κινητικότητα και παράγονται σε τεράστιους αριθμούς. Το κάθε σπερματοζωάριο αποτελεί ένα υψηλά συμπυκνωμένο γενετικό υλικό με μοναδικό στόχο να προσεγγίσει και να γονιμοποιήσει το ωάριο.

Ένα άλλο σημαντικό στοιχείο το οποίο διαφοροποιεί την εγγενή από την αγενή αναπαραγωγή είναι η **μείωση**, ένας χαρακτηριστικός δηλαδή τύπος κυτταρικών διαιρέσεων που οδηγεί στην παραγωγή των γαμετών (αναπτύσσεται λεπτομερώς στη [σελ...](#)). Η μείωση διαφέρει από το συνήθη τρόπο κυτταρικής διαίρεσης (μίτωση) στο ότι είναι μια διπλή κυτταρική διαίρεση. Τα μεν χρωμοσώματα διαιρούνται μια μόνο φορά, το δε κύτταρο *δυο*, οδηγώντας στην παραγωγή τεσσάρων κυττάρων, καθένα εκ των οποίων φέρει τον μισό αριθμό χρωμοσωμάτων από τον αρχικό (**απλοειδής** αριθμός). Την μείωση ακολουθεί η γονιμοποίηση, κατά την οποία δυο απλοειδείς γαμέτες ενώνονται για να αποκαταστήσουν τον φυσικό (**διπλοειδή**) αριθμό χρωμοσωμάτων των κυττάρων του είδους.

Το νέο κύτταρο (ζυγώτης), το οποίο τώρα αρχίζει να διαιρείται με μίτωση (περιγραφή στη [σελ...](#)), διαθέτει ίσο αριθμό χρωμοσωμάτων από τον κάθε γονέα και αποτελεί ταυτόχρονα ένα μοναδικό άτομο που φέρει ανασυνδυασμένα τα γονικά χαρακτηριστικά. Ο γενετικός συνδυασμός είναι η μεγάλη δύναμη της εγγενούς αναπαραγωγής, παρέχοντας στον πληθυσμό νέους γενετικούς συνδυασμούς.

Πολλοί μονοκύτταροι οργανισμοί αναπαράγονται τόσο εγγενώς όσο και αγενώς. Στην περίπτωση της εγγενούς αναπαραγωγής, δεν είναι απαραίτητη η συμμετοχή των αρσενικών και των θηλυκών γαμετών. Εκείνο που συμβαίνει είναι ότι δυο γεννητικά ώριμα κύτταρα ενώνονται μεταξύ τους ανταλλάσσοντας το πυρηνικό τους υλικό ή συγχωνεύοντας το κυτταρόπλασμά τους (βλ. **παροδική σύζευξη**, [σελ...](#) Κεφάλαιο 11). Σε αυτές τις περιπτώσεις δεν υπάρχουν διακριτά φύλα.

Η διάκριση σε αρσενικά και θηλυκά άτομα είναι αρκετά εμφανής στους περισσότερους ζωικούς οργανισμούς. Τα όργανα τα οποία παράγουν τους γαμέτες ονομάζονται **γονάδες**. Η γονάδα που παράγει τα σπερματοζωάρια καλείται **όρχις** (Εικόνα 7.12), ενώ εκείνη που παράγει

ωάρια ονομάζεται **ωοθήκη** (Εικόνα 7.13). Οι γονάδες αποτελούν τα **πρωτεύοντα αναπαραγωγικά όργανα** και σε ορισμένους ζωικούς οργανισμούς τα μοναδικά αναπαραγωγικά όργανα. Τα περισσότερα όμως Μετάζωα έχουν και διάφορα **δευτερεύοντα ή βοηθητικά αναπαραγωγικά όργανα** (όπως το πέος, τον κόλλο, τους ωαγωγούς, τη μήτρα), τα οποία μεταφέρουν ή δέχονται τους γαμέτες. Στις γονάδες, τα γεννητικά κύτταρα υπόκεινται σε μια σειρά από πολύπλοκες αναπτυξιακές αλλαγές, οι οποίες θα αναφερθούν στις **σελίδες ...-...**

Ερμαφροδιτισμός

Οι ζωικοί οργανισμοί που διαθέτουν τόσο αρσενικά όσο και θηλυκά αναπαραγωγικά όργανα στο ίδιο άτομο καλούνται **ερμαφρόδιτοι** και το φαινόμενο χαρακτηρίζεται ως **ερμαφροδιτισμός**. Σε αντίθεση με τους δίοικους οργανισμούς που χαρακτηρίζονται από διαφορετικά φύλα, οι ερμαφρόδιτοι οργανισμοί είναι μόνοικοι, δηλαδή το ίδιο άτομο φέρει τόσο τα θηλυκά όσο και τα αρσενικά αναπαραγωγικά όργανα. Αρκετοί εδραίοι, διεισδύοντες ή ενδοπαρασιτικοί απόνδυλοι οργανισμοί, όπως για παράδειγμα οι περισσότεροι Πλατυέλμινθες (βλ. Κεφάλαιο 14, **σελ...**), μερικά Υδρόζωα και Δακτυλιοσκώληκες, όλα τα Θυσανόποδα (βλ. Κεφάλαιο 20, **σελ...**) και τα Πνευμονοφόρα Γαστερόποδα (βλ. Κεφάλαιο 16, **σελ...**), καθώς και λίγα Σπονδυλόζωα (μερικοί ιχθείς) είναι ερμαφρόδιτοι οργανισμοί. Ορισμένοι ερμαφρόδιτοι οργανισμοί έχουν την ικανότητα αυτο-γονιμοποίησης, αλλά οι περισσότεροι αποφεύγουν αυτή τη διαδικασία και επιλέγουν την ανταλλαγή των γαμετών με άλλα άτομα που ανήκουν στο ίδιο είδος (Εικόνες 7.11 και 7.3). Οι οργανισμοί αυτοί καλούνται σύγχρονοι ερμαφρόδιτοι οργανισμοί. Ένα πλεονέκτημα του ερμαφροδιτισμού είναι ότι εφόσον το κάθε άτομο μπορεί να παράγει ωάρια, ένα ερμαφρόδιτο είδος μπορεί δυνητικά να παράγει τον διπλάσιο αριθμό απογόνων από ότι θα μπορούσε ένα δίοικο είδος, στο οποίο τα μισά άτομα είναι αρσενικά. Ορισμένοι ιχθύες είναι **διαδοχικά ερμαφρόδιτοι** οργανισμοί, υπόκεινται δηλαδή σε μια γενετικά προγραμματισμένη αλλαγή φύλου, κάποια στιγμή του κύκλου της ζωής τους. Αρκετά είδη ιχθύων που ζουν σε υφάλους, όπως τα Labridae, ξεκινούν τη ζωή τους ως θηλυκά ή αρσενικά (ανάλογα με το είδος) αλλά στη συνέχεια αλλάζουν φύλο.

Παρθενογένεση

Ως παρθενογένεση ορίζεται η ανάπτυξη ενός εμβρύου από ένα μη γονιμοποιημένο ωάριο ή από ένα αυγό στο οποίο δεν επέρχεται σύντηξη του πυρήνα του ωαρίου και του σπερματοζωαρίου μετά τη γονιμοποίηση. Η ταξινόμηση της παρθενογένεσης σε ένα από τους δυο τρόπους αναπαραγωγής, εγγενή ή αγενή, είναι δύσκολη καθώς υπάρχουν πολλά πρότυπα παρθενογένεσης. Στην **αμειωτική ή διπλοειδή παρθενογένεση**, δεν επέρχεται μείωση και το αυγό σχηματίζεται με μιτωτική κυτταρική διαίρεση του ωαρίου. Αυτή η μορφή «αγενούς» αναπαραγωγής εμφανίζεται σε κάποια είδη Πλατυελμίνθων, Τροχοφόρων (βλ. Εικόνα 14.32, **σελ...**), Κιρκινοειδών, εντόμων και πιθανώς άλλων ειδών. Στις περιπτώσεις αυτές, οι απόγονοι θεωρούνται ως κλώνοι του αρχικού οργανισμού διότι, απουσία μείωσης, λαμβάνουν τα γονικά χρωμοσώματα ακέραια. Σε κάποια είδη ιχθύων, το θηλυκό άτομο παράγει διπλοειδή ή τριπλοειδή αυγά τα οποία απελευθερώνονται στο υδάτινο περιβάλλον και δέχονται το σπέρμα ενός αρσενικού από το ίδιο ή συγγενικό είδος. Το γενετικό υλικό όμως του σπέρματος, απορρίπτεται πριν από την είσοδό του στο αυγό και έτσι το σπέρμα χρησιμεύει μόνο για την ενεργοποίηση των κυτταρικών διαιρέσεων. Αυτή η μορφή παρθενογένεσης καλείται **γυνογένεση** (βλ. Κεφάλαιο 24 **σελ...**).

Εικόνα 7.3

Σύζευξη ερμαφρόδιτων γεωσκωλήκων. Οι γεωσκωλήκες είναι «σύγχρονοι» ερμαφρόδιτοι και κατά τη διάρκεια της σύζευξης, κάθε άτομο μεταβιβάζει το σπέρμα από τους γεννητικούς πόρους μέσω αυλάκων, στις σπερματοθήκες του άλλου ατόμου. Βλεννώδεις εκκρίσεις συγκρατούν τα άτομα ενωμένα κατά τη διάρκεια της σύζευξης.

Στην **μειωτική παρθενογένεση**, ένα απλοειδές ωάριο το οποίο σχηματίζεται με μείωση, έχει τη δυνατότητα να ενεργοποιηθεί ή μη μετά από την επίδραση του σπέρματος. Σε αρκετά είδη Πλατυελμίνθων, Τροχοφόρων (βλ. Εικόνα 14.32, *σελ...*), Δακτυλιοσκωλήκων, Ακάρων και Εντόμων, παρατηρείται αυθόρμητη έναρξη της ανάπτυξης του απλοειδούς αυγού, χωρίς να είναι απαραίτητη η ενεργοποίησή του ωαρίου από σπερματοζωάρια. Στη συνέχεια η διπλοειδία αποκαθίσταται με διπλασιασμό των χρωμοσωμάτων ή με αυτογαμία (επανασύνδεση των απλοειδών πυρήνων). Μια παραλλαγή αυτής της μορφής παρθενογένεσης εμφανίζεται στις μέλισσες, στις σφήκες και στα μυρμήγκια. Στις μέλισσες, για παράδειγμα, η βασίλισσα, η οποία έχει την ικανότητα αποθήκευσης του σπέρματος, επιλέγει αν θα γονιμοποιήσει ή όχι το κάθε αυγό που περνά από τους ωαγωγούς της. Τα γονιμοποιημένα αυγά θα αναπτυχθούν σε διπλοειδή θηλυκά άτομα (βασίλισσες ή εργάτριες), ενώ τα αγονιμοποιημένα θα αναπτυχθούν παρθενογενετικά σε απλοειδή αρσενικά (κηφήνες). Αυτός ο τύπος φυλετικού καθορισμού καλείται **απλοδιπλοειδία** (βλ. Κεφάλαιο 21, *σελ...*). Σε ορισμένους ζωικούς οργανισμούς η μείωση μπορεί να είναι τόσο έντονα τροποποιημένη, ώστε οι απόγονοι να είναι κλώνοι του αρχικού οργανισμού. Κάτι τέτοιο έχει παρατηρηθεί σε ορισμένους πληθυσμούς κνημιδοφόρων σαυρών ενδημικών στη Ν.Δ. Αμερική όπου οι παραγόμενοι κλώνοι αποτελούνται αποκλειστικά από θηλυκά άτομα (Εικόνα 7.4). Στις σαύρες αυτές, ο αριθμός των χρωμοσωμάτων διπλασιάζεται σε $4n$ πριν από την ελάττωση του (με μειωτικού τύπου διαιρέσεις) σε $2n$. Παρόλα αυτά το κάθε αυγό αποτελεί κλώνο της μητέρας του.

Η παρθενογένεση είναι πολύ διαδεδομένη στους ζωικούς οργανισμούς. Αποτελεί, κατά κάποιο τρόπο μια συντομογραφία των διαδικασιών της αμφιγονικής αναπαραγωγής. Είναι πιθανό να εξελίχθηκε για την αποφυγή του προβλήματος της εύρεσης σεξουαλικά ώριμων αρσενικών και θηλυκών ατόμων στην κατάλληλη για γονιμοποίηση χρονική περίοδο, γεγονός το οποίο μπορεί να είναι ιδιαίτερα δύσκολο για κάποια είδη. Το μειονέκτημα της παρθενογένεσης είναι ότι σε πιθανές ξαφνικές περιβαλλοντικές αλλαγές, τα είδη που ακολουθούν αυτό το αναπαραγωγικό πρότυπο έχουν περιορισμένες δυνατότητες γονιδιακών μεταβολών, οι οποίες θα συνέβαλαν στην προσαρμογή τους στις νέες συνθήκες. Τα αμφιγονικά είδη, μέσω του ανασυνδιασμού των γονικών χαρακτηριστικών, διαθέτουν μεγαλύτερες πιθανότητες παραγωγής διαφοροποιημένων απογόνων που μπορούν να εκμεταλλευτούν νέα περιβάλλοντα.

Μελέτες έχουν δείξει ότι η διαδικασία της παρθενογένεσης είναι πιθανή και σε θηλαστικά, αλλά τα κύτταρα που προκύπτουν (*parthenotes*) δεν οδηγούν στην παραγωγή βιώσιμων απογόνων. Τα κύτταρα αυτά, στα ποντίκια και στα κουνέλια, σχηματίζουν μια μικρή ομάδα πολυδύναμων στελεχικών κυττάρων (*stem cells*), δηλαδή κυττάρων τα οποία μπορούν να διαφοροποιηθούν σε οποιοδήποτε τύπο κυττάρου. Στους ανθρώπους, αντίστοιχα στελεχικά κύτταρα μπορούν να χρησιμοποιηθούν για θεραπευτικούς σκοπούς και συγκεκριμένα για την αντικατάσταση ελαττωματικών ή κατεστραμμένων κυττάρων σε ασθένειες όπως η καρδιακή ανεπάρκεια, ο διαβήτης, η νόσος του Parkinson και οι κακώσεις του νωτιαίου μυελού.

Γιατί όμως τόσο πολλοί ζωικοί οργανισμοί αναπαράγονται εγγενώς και όχι αγενώς?

Παρατηρώντας κάποιος ότι η αμφιγονική αναπαραγωγή είναι αρκετά διαδεδομένη στο ζωικό βασίλειο, μπορεί να οδηγηθεί στο συμπέρασμα ότι είναι πολύ πλεονεκτική. Και όμως, είναι πιο εύκολο να παραθέσει κανείς τα μειονεκτήματα της ύπαρξης των φύλων παρά τα πλεονεκτήματα. Η εγγενής αναπαραγωγή είναι περίπλοκη, χρονοβόρα και απαιτεί μεγαλύτερη κατανάλωση ενέργειας από την αγενή αναπαραγωγή. Τα αρσενικά μπορεί να δαπανούν πολύτιμη ενέργεια σε ανταγωνισμούς και αντιπαραθέσεις με άλλα αρσενικά για τη διεκδίκηση του θηλυκού, και συχνά φέρουν φυλετικά χαρακτηριστικά που μπορούν να αποβούν επιζήμια για την επιβίωση, όπως για παράδειγμα η μακριά ουρά στα παγώνια. Επίσης, οι σύντροφοι προκειμένου να έρθουν σε συνένωση πρέπει να συναντηθούν, γεγονός που αποτελεί σοβαρό μειονέκτημα για ορισμένα είδη που διαβιούν σε αραιοκατοικημένες περιοχές. Επιπροσθέτως, είναι απαραίτητο να υπάρχει συντονισμός των δραστηριοτήτων του ζεύγους των γονέων για να δώσουν απογόνους. Τέλος, πολλοί βιολόγοι θεωρούν ότι ένα ακόμα σημαντικό πρόβλημα είναι το «κόστος της μείωσης». Συγκεκριμένα, όταν ένα θηλυκό αναπαράγεται αγενώς, μεταφέρει όλα του τα γονίδια στους απογόνους, αλλά, όταν αναπαράγεται εγγενώς, το γονιδίωμα διαιρείται κατά τη διάρκεια της μείωσης και έτσι μόνο τα μισά από τα γονίδιά του μεταφέρονται στους απογόνους. Επίσης, μεγάλο κόστος αποτελεί η παραγωγή αρσενικών ατόμων πολλά από τα οποία θα αποτύχουν να αναπαραχθούν, με αποτέλεσμα να καταναλώνουν πόρους που θα μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν για την παραγωγή θηλυκών ατόμων. Οι κνημιδοφόρες σαύρες στη ΝΑ Αμερική αποτελούν ένα συναρπαστικό παράδειγμα του πλεονεκτήματος της παρθενογένεσης. Όταν μονο- και δι-φυλετικοί πληθυσμοί του ίδιου γένους εκτρέφονται κάτω από πανομοιότυπες συνθήκες στο εργαστήριο, ο μονο-φυλετικός πληθυσμός (δηλαδή ο πληθυσμός του παρθογενετικά αναπαραγόμενου είδους) αυξάνει σε αριθμό με γρηγορότερο ρυθμό, γιατί όλες οι σαύρες είναι θηλυκές και παράγουν ωάρια, ενώ στον δι-φυλετικό πληθυσμό (ο οποίος αναπαράγεται εγγενώς) μόνο το 50% των ατόμων παράγει ωάρια (Εικόνα 7.4). Ένα επιπλέον κόστος είναι ότι λόγω διαχωρισμού και ανασυνδυασμού του γενετικού υλικού, η εγγενής αναπαραγωγή μπορεί να «σπάσει» ευνοϊκούς συνδυασμούς γονιδίων που θα μπορούσαν να διαιωνίζονται σε κλώνους.

Εικόνα 7.4

Σύγκριση της αύξησης του πληθυσμού μεταξύ κνημιδοφόρων σαυρών που αναπαραγονται αγενώς ή εγγενώς. Οι πληθυσμοί που αναπαράγονται αγενώς αποτελούνται μόνο από θηλυκά άτομα και επομένως όλα γεννούν αυγά, ενώ στους διφυλετικούς πληθυσμούς (αυτούς δηλαδή που αναπαραγονται εγγενώς) μόνο τα μισά άτομα είναι θηλυκά που παράγουν αυγά. Στο τέλος του τρίτου χρόνου οι μονοφυλετικές σαύρες είναι υπέρ-διπλάσιες σε αριθμό από τις διφυλετικές.

Είναι προφανές ότι το κόστος της εγγενούς αναπαραγωγής είναι αρκετά υψηλό. Το ερώτημα είναι, πως μπορεί να αντισταθμιστεί; Η ερώτηση αυτή απασχολεί τους επιστήμονες για πολλά χρόνια. Μια υπόθεση είναι ότι η εγγενής αναπαραγωγή, μέσω του διαχωρισμού και του ανασυνδυασμού του γονιδιώματος, εμπλουτίζει το γενετικό υλικό ενός είδους με τη συνεχή δημιουργία νέων γονοτύπων οι οποίοι σε περιόδους περιβαλλοντικών αλλαγών μπορεί να είναι πλεονεκτικοί ως προς την επιβίωση και την επιτυχή αναπαραγωγή του οργανισμού, ενώ αντίθετα τα περισσότερα άλλα ζώα μπορεί να εξαφανιστούν. Τα παράσιτα, αποτελούν ένα παράδειγμα που αναφέρεται συχνά. Τα παράσιτα, με τη συνεχή εξέλιξη των μηχανισμών προσβολής των ξενιστών τους, δημιουργούν ένα ταχύτατα μεταβαλλόμενο περιβάλλον που ευνοεί τον ανασυνδυασμό του γενετικού υλικού του ξενιστή. Οι υποστηρικτές αυτής της

άποψης θεωρούν ότι η γενετική ποικιλότητα αποτελεί το «ισχυρό χαρτί» της εγγενούς αναπαραγωγής. Μια άλλη υπόθεση υποστηρίζει ότι ο ανασυνδυασμός παρέχει το μέσο για τη ταχεία εξάπλωση ωφέλιμων μεταλλάξεων, χωρίς να επιβραδύνεται η εξέλιξη του πληθυσμού από τις επιβλαβείς μεταλλάξεις. Πειραματικές μελέτες που έχουν διεξαχθεί στη μύγα του ξυδιού *Drosophila*, υποστηρίζουν αυτή την υπόθεση, δείχνοντας μεγαλύτερη αύξηση των ωφέλιμων μεταλλάξεων σε πληθυσμούς που αναπαράγονται εγγενώς από ότι σε κλώνους (αγενής αναπαραγωγή). Ωστόσο, οι υποθέσεις αυτές δεν αλληλοαναιρούνται και παρέχουν και οι δύο πιθανές εξηγήσεις για την εξέλιξη της εγγενούς αναπαραγωγής.

Παρ' όλα αυτά παραμένει το ερώτημα, γιατί η εγγενής αναπαραγωγή διατηρήθηκε κατά την εξέλιξη ενώ έχει τόσο υψηλό κόστος; Σημαντικές ενδείξεις υποδεικνύουν ότι η αγενής αναπαραγωγή είναι περισσότερο επιτυχημένη για τον εποικισμό νέου περιβάλλοντος. Αυτό που έχει μεγαλύτερη σημασία στην περίπτωση εμφάνισης νέων ενδιαιτημάτων, είναι η ταχύτερη αναπαραγωγή και όχι η ποικιλότητα και η αυξημένη αρμοστικότητα (*fitness*) που παρέχεται στα είδη μέσω του ανασυνδυασμού του γονιδιώματος. Όσο όμως αυξάνονται οι πληθυσμοί σε ένα βιότοπο, τόσο περισσότερο μεγαλώνει και ο ανταγωνισμός μεταξύ των ειδών για τους διαθέσιμους πόρους. Η διαδικασία της επιλογής εντατικοποιείται, και η γενετική ποικιλότητα (νέοι ωφέλιμοι γονότυποι παράγονται μέσω του ανασυνδυασμού που εξασφαλίζει η εγγενής αναπαραγωγή) εξασφαλίζει την ποικιλομορφία και ενισχύει τη δυνατότητα ενός πληθυσμού να αποφύγει την εξαφάνιση. Κατά συνέπεια, σε γεωλογική χρονολογική κλίμακα, οι αγενείς εξελικτικές γραμμές ακριβώς επειδή δεν διαθέτουν γενετική ευελιξία, μπορεί να είναι περισσότερο επιρρεπείς στην εξαφάνιση σε σχέση με τις εγγενείς εξελικτικές γραμμές. Συνεπώς, η εγγενής αναπαραγωγή ευνοείται κατά την επιλογή των ειδών (η οποία έχει περιγραφεί στη [σελ....](#)). Αξίζει, βέβαια, να σημειωθεί ότι υπάρχουν πολλά ασπόνδυλα τα οποία χρησιμοποιούν και τους δυο τρόπους αναπαραγωγής εκμεταλλευόμενα με αυτό τον τρόπο τα πλεονεκτήματα και των δυο αυτών διαδικασιών.

ΠΡΟΕΛΕΥΣΗ ΚΑΙ ΔΙΑΔΙΚΑΣΙΑ ΩΡΙΜΑΝΣΗΣ ΤΩΝ ΓΕΝΝΗΤΙΚΩΝ ΚΥΤΤΑΡΩΝ

Πολλοί οργανισμοί που αναπαράγονται εγγενώς αποτελούνται από δυο βασικούς τύπους κυττάρων, τα μη-αναπαραγωγικά **σωματικά κύτταρα**, τα οποία είναι διαφοροποιημένα για να εκτελούν εξειδικευμένες λειτουργίες και πεθαίνουν με τον θάνατο του ατόμου, **και τα γεννητικά ή βλαστικά κύτταρα** (*germ cells*), τα οποία σχηματίζουν τους γαμέτες, δηλαδή τα ωάρια και τα σπερματοζωάρια. Η διατήρηση των γεννητικών κυττάρων από γενιά σε γενιά ονομάζεται **βλαστοκυτταρική σειρά**.

Η βλαστοκυτταρική σειρά των Σπονδυλοζώων, παρατηρείται και σε κάποια ασπόνδυλα, όπως για παράδειγμα σε Νηματώδεις και στα Αρθρόποδα. Στα περισσότερα όμως ασπόνδυλα, τα γεννητικά κύτταρα αναπτύσσονται απευθείας από τα σωματικά κύτταρα σε κάποια συγκεκριμένη περίοδο του κύκλου ζωής του οργανισμού.

Μετανάστευση των γεννητικών κυττάρων

Στα Σπονδυλόζωα, ο ιστός από τον οποίο προέρχονται οι γονάδες διαμορφώνεται κατά τα πρώιμα στάδια της εμβρυικής ανάπτυξης (η οποία έχει περιγραφεί στο Κεφάλαιο 8), ως ένα ζεύγος **γεννητικών επαρμάτων** (*genital ridges*). Τα γεννητικά επάρματα αναπτύσσονται στο εσωτερικό του κοιλώματος ως μια πάχυνση του ραχιαίου τοιχώματος του, εκατέρωθεν του οπίσθιου εντέρου και κοντά στο πρόσθιο άκρο του εμβρυικού νεφρού (μεσόνεφρος).

Είναι εκπληκτικό το γεγονός ότι τα γεννητικά κύτταρα ή για την ακρίβεια οι πρόγονοί τους, **τα αρχέγονα γεννητικά κύτταρα**, δεν προέρχονται από τις αναπτυσσόμενες γονάδες,

αλλά από μια άλλη περιοχή του εμβρύου, το ενδόδερμα του λεκιθικού σάκου (σελ. 8.8B). Μελέτες σε βατράχους και φρύνους έδειξαν ότι η βλαστοκυτταρική σειρά ανιχνεύεται σε μια συγκεκριμένη περιοχή του κυτταροπλάσματος του γονιμοποιημένου ωαρίου, η οποία καλείται **γεννητικό πλάσμα** (germ plasm) και εδράζεται στον φυτικό πόλο του αδιαίρετου ακόμα ζυγώτη (Εικόνα 8.8B, σελ. 8.8B). Το γεννητικό πλάσμα μπορεί να παρατηρηθεί καθόλη τη διάρκεια των διαδοχικών κυτταρικών διαιρέσεων του εμβρύου, μέχρις ότου τοποθετηθεί στα αρχέγονα γεννητικά κύτταρα του εντερικού ενδοδέρματος. Από την περιοχή αυτή τα κύτταρα μεταναστεύουν με αμοιβαδοειδείς κινήσεις στα γεννητικά επάρματα εκατέρωθεν του οπίσθιου εντέρου. Παρόμοια είναι και η μεταναστευτική πορεία των αρχέγονων γεννητικών κυττάρων των θηλαστικών (Εικόνα 7.5). Τα αρχέγονα γεννητικά κύτταρα αποτελούν το μελλοντικό απόθεμα των γαμετών του οργανισμού. Τα κύτταρα αυτά, μόλις φτάσουν στα γεννητικά επάρματα και στην πορεία της γοναδικής ανάπτυξης, αρχίζουν να διαιρούνται με μίτωση και να αυξάνονται σε αριθμό από μερικές δεκάδες σε πολλές χιλιάδες.

Οι γονάδες αποτελούνται και από σωματικά κύτταρα. Τα κύτταρα αυτά δεν σχηματίζουν τα ωάρια ή το σπέρμα, αλλά είναι απολύτως απαραίτητα για την υποστήριξη, προστασία και διατροφή των γεννητικών κυττάρων κατά τη διάρκεια της ανάπτυξής τους (**γαμετογένεση**).

Φυλοκαθορισμός

Στην αρχή της ανάπτυξης οι γονάδες είναι φυλετικά ουδέτερες. Τα αρσενικά άτομα των θηλαστικών φέρουν στο χρωμόσωμα Y ένα «γονίδιο καθορισμού του φύλου» το οποίο καλείται **SRY** (περιοχή φυλοκαθορισμού Y) και οργανώνει την ανάπτυξη της γονάδας σε όρχι και όχι σε ωοθήκη. Το γονίδιο *DMRT1* φαίνεται να έχει παρόμοια λειτουργία στα πτηνά. Το γονίδιο *SRY* ενεργοποιεί με τη σειρά του ένα άλλο γονίδιο, το *SOX9*, το οποίο προάγει την παραγωγή των κυττάρων Sertoli (σελ. 7.5) που εξασφαλίζουν την απαραίτητη υποστήριξη, προστασία και διατροφή των αναπτυσσομένων σπερματοκυττάρων. Όταν σχηματιστεί ο όρχις, εκκρίνει το στεροειδές **τεστοστερόνη**. Η ορμόνη αυτή, σε συνεργασία με τον μεταβολίτη της **διυδροτεστοστερόνη (DHT)**, αρρενοποιεί το έμβρυο και προκαλεί τη διαφοροποίηση του πέους, τον σχηματισμό του όσχεου καθώς και των αρσενικών αγωγών και αδένων. Επίσης, καταστρέφει τις αρχέγονες καταβολές των μαστών, αλλά δεν επηρεάζει τον σχηματισμό των θηλών, οι οποίες αποτελούν μια «ανάμνηση» της πρωταρχικής ουδέτερης καταγωγής των γονάδων. Αξίζει να σημειωθεί ότι η τεστοστερόνη είναι υπεύθυνη - με έμμεσο τρόπο - και για την αρρενοποίηση του εγκεφάλου. Συγκεκριμένα, είναι εντυπωσιακό ότι η τεστοστερόνη στον εγκεφαλο μετατρέπεται με ενζυματική δράση σε **οιστρογόνα**, τα οποία με τη σειρά τους καθορίζουν την οργάνωση του εγκεφάλου σύμφωνα με την αρσενικού τύπου συμπεριφορά.

Εικόνα 7.5

Μετανάστευση των αρχέγονων γεννητικών (ή βλαστικών) κυττάρων. **A**, Τα αρχέγονα γεννητικά κύτταρα μεταναστεύουν από το λεκιθικό σάκο στην περιοχή όπου αναπτύσσεται το οπισθέντερο. **B**, Έμβρυο σε μεταγενέστερο στάδιο ανάπτυξης στο οποίο το οπισθέντερο είναι πιο ανεπτυγμένο. Στη μεγέθυνση, φαίνεται καθαρά η μετανάστευση των γεννητικών κυττάρων, διαμέσου του οπισθέντερου, στα γεννητικά επάρματα. Στα ανθρώπινα έμβρυα, η μετανάστευση ολοκληρώνεται στο τέλος της πέμπτης εβδομάδας της κύησης.

Πολλοί βιολόγοι υποστηρίζουν συχνά ότι στα θηλαστικά, οι ουδέτερες πρωτογενείς γονάδες έχουν την εγγενή τάση να διαφοροποιηθούν σε ωοθήκες. Η αλήθεια είναι ότι κλασσικά πειράματα σε κουνέλια παρέχουν υποστήριξη στην ιδέα ότι το θηλυκό φύλο είναι το «εξ

ορισμού» φύλο στα πρώτα στάδια της ανάπτυξης. Η αφαίρεση των εμβρυικών γονάδων πριν από τη διαφοροποίησή τους, οδηγεί πάντοτε σε παραγωγή θηλυκών που φέρουν σάλπιγγες, μήτρα και κόλπο, ακόμα και στην περίπτωση εκείνη όπου το άτομο διαθέτει αρσενικό γονότυπο. Πρόσφατα μοριακά δεδομένα δείχνουν ότι το X χρωμόσωμα εκφράζει γονίδια, όπως τα *WNT4* και *DAX1*, τα οποία καταστέλλουν ένα ή περισσότερα από τα γονίδια που εμπλέκονται στην ανάπτυξη των όρχεων και με αυτό τον τρόπο επάγουν την ανάπτυξη των ωοθηκών. Επιπλέον, ο καθορισμός του φύλου φαίνεται ότι εξαρτάται από τη δόση του γονιδίου. Έτσι, η παρουσία του χρωμοσώματος Y στα αρσενικά, υπερισχύει των γονιδίων του χρωμοσώματος X όταν υπάρχει μόνο ένα χρωμόσωμα X. Ο αναπτυσσόμενος εγκέφαλος ενός θηλυκού εμβρύου χρειάζεται όμως ιδιαίτερη προστασία από τα οιστρογόνα, γιατί, όπως αναφέρθηκε προηγουμένως, τα οιστρογόνα προκαλούν αρρενοποίηση του εγκεφάλου. Στους αρουραίους υπάρχει μια πρωτεΐνη στο αίμα (η άλφα-εμβρυϊκή πρωτεΐνη), η οποία προσδένεται στα οιστρογόνα και παρεμποδίζει την είσοδο τους στον αναπτυσσόμενο εγκέφαλο των θηλυκών ατόμων. Κάτι τέτοιο, όμως, δεν φαίνεται να συμβαίνει στον ανθρώπινο εγκέφαλο και, παρά το γεγονός ότι τα επίπεδα των εμβρυϊκών οιστρογόνων μπορεί να είναι αρκετά υψηλά, ο εγκέφαλος των θηλυκών εμβρύων δεν αρρενοποιείται. Μια πιθανή ερμηνεία για αυτό το γεγονός είναι ότι ο εγκέφαλος των θηλυκών έχει χαμηλά επίπεδα υποδοχέων των οιστρογόνων, με αποτέλεσμα οι υψηλές συγκεντρώσεις των ορμονών αυτών στην κυκλοφορία να μην έχουν καμία επίδραση.

Οι γενετικοί μηχανισμοί του φυλοκαθορισμού αναπτύσσονται στο Κεφάλαιο 5 (σελ...). Ο καθορισμός του φύλου στα θηλαστικά, τα πτηνά, στα περισσότερα αμφίβια και ερπετά και σε αρκετά είδη ψαριών είναι χρωμοσωμικός. Ορμονικοί παράγοντες καθορίζουν το φαινοτυπικό φύλο καθώς και πλευρές της σεξουαλικής συμπεριφοράς (σελ...). Το φύλο σε πολλά είδη ψαριών και σε κάποια ερπετά καθορίζεται από μη-γενετικούς παράγοντες όπως η θερμοκρασία ή ηθολογικοί παράγοντες. Στα Κροκοδείλια, σε πολλές χελώνες και σε κάποιες σαύρες, η θερμοκρασία επώασης των αυγών στη φωλιά καθορίζει την αναλογία του φύλου, πιθανά με έμμεση ενεργοποίηση ή/και καταστολή των γονιδίων που κατευθύνουν τη διαφοροποίηση και ανάπτυξη των γονάδων. Υπάρχουν ενδείξεις ότι η θερμοκρασία ρυθμίζει την έκφραση του γονιδίου *DMRT1*, το οποίο εκφράζεται σε υψηλότερες δόσεις στους εμβρυϊκούς όρχεις από ότι στις ωοθήκες των θηλυκών εμβρύων. Στις χελώνες, παρατηρείται σε χαμηλές θερμοκρασίες υπερ-έκφραση του *DMRT1* και παραγωγή αρσενικών ατόμων. Αντίθετα, στους αλιγάτορες η επώαση των αυγών σε χαμηλές θερμοκρασίες οδηγεί στην παραγωγή μόνο θηλυκών, ενώ η επώαση σε υψηλές θερμοκρασίες μόνο αρσενικών ατόμων (Εικόνα 7.6). Σε πολλά είδη ψαριών ο καθορισμός του φύλου εξαρτάται από τη συμπεριφορά. Τα περισσότερα από αυτά τα είδη είναι ερμαφρόδιτα και διαθέτουν τόσο ορχικό όσο και ωοθηκικό ιστό μέσα στις γονάδες. Διάφορα ερεθίσματα από το κοινωνικό περιβάλλον καθορίζουν το εάν το άτομο θα γίνει θηλυκό ή αρσενικό.

Γαμετογένεση

Γαμετογένεση είναι η διαδικασία η οποία έχει ως αποτέλεσμα την παραγωγή ώριμων γαμετών από διαφοροποιημένα γεννητικά (βλαστικά) κύτταρα. Παρά το γεγονός ότι στα Σπονδυλόζωα οι ίδιες διαδικασίες εμπλέκονται τόσο στην ωρίμανση των σπερματοζωαρίων όσο και των ωαρίων, υπάρχουν ορισμένες ουσιαστικές διαφορές οι οποίες θα αναφερθούν στη συνέχεια. Η γαμετογένεση στους όρχεις καλείται **σπερματογένεση** και στις ωοθήκες **ωογένεση**.

Σπερματογένεση

Τα τοιχώματα των σπερματικών σωληναρίων περιέχουν διαφοροποιημένα γεννητικά κύτταρα τοποθετημένα σε στιβάδες πάχους 5-8 κυττάρων (Εικόνα 7.7). Τα γεννητικά κύτταρα αναπτύσσονται σε στενή επαφή με τα ευμεγέθη κύτταρα **Sertoli**, τα οποία εκτείνονται από την περιφέρεια των σπερματικών σωληναρίων έως το κέντρο του αυλού, και εξασφαλίζουν τις διατροφικές ανάγκες των γεννητικών κυττάρων κατά τη διάρκεια της διαφοροποίησής και ανάπτυξής τους (Εικόνα 7.8). Οι εξωτερικές στιβάδες του αναπτυσσόμενου όρχι περιέχουν **σπερματογόνια**, τα οποία είναι διπλοειδή κύτταρα που αυξάνονται σε αριθμό μέσω μιτωτικών διαιρέσεων. Κάθε σπερματογόνιο αυξάνει σε μέγεθος και μετατρέπεται σε **πρωτογενές σπερματοκύτταρο**. Αυτό με τη σειρά του υφίσταται την πρώτη μειωτική διαίρεση, όπως περιγράφηκε στο Κεφάλαιο 5 (πλ. 5), για να δώσει δυο **δευτερογενή σπερματοκύτταρα** (Εικόνα 7.8).

Εικόνα 7.6

Θερμο-εξαρτώμενος φυλοκαθορισμός. Σε πολλά ερπετά που δεν φέρουν φυλετικά χρωμοσώματα, το φύλο των απογόνων καθορίζει η θερμοκρασία επώασης στη φωλιά. Η γραφική παράσταση δείχνει ότι τα έμβρυα πολλών χελωνών που εκτίθενται σε χαμηλή θερμοκρασία εξελίσσονται σε αρσενικά άτομα, ενώ σε πολλές σαύρες και αλιγάτορες η έκθεση των εμβρύων σε υψηλές θερμοκρασίες οδηγεί στην παραγωγή αρσενικών. Τα έμβρυα των κροκοδείλων, σαμιαμιδών-λεοπαρδάλων και χελυδρών δίνουν αρσενικά σε ενδιάμεσες θερμοκρασίες και θηλυκά σε υψηλότερες ή χαμηλότερες.

Πηγή: Δοσόμενη από David Crews, "Animal Sexuality," *Scientific American* 270(1):108-114, January 1994

Figure 7.7

Τομή ενός σπερματικού σωληναρίου το οποίο περιέχει αρσενικά γεννητικά κύτταρα. Με συνολικό μήκος μεγαλύτερο από 200 μέτρα, τα πολύ περιελιγμένα σπερματικά σωληνάρια είναι στοιβαγμένα μέσα σε κάθε ανθρώπινο όρχι. Σε αυτή την μικροφωτογραφία, από ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης, διακρίνεται στον αυλό (κεντρική κοιλότητα) του σωληναρίου, μεγάλος αριθμός ουρών από ώριμα σπερματοζωάρια που διαφοροποιήθηκαν από γεννητικά κύτταρα που κατανέμονται στην περιφέρεια του σωληναρίου (x 525).

Από R. G. Kessel and R. H. Kardon, *Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, 1979, W. H. Freeman and Co.

Κάθε δομή του αναπαραγωγικού συστήματος των αρσενικών ή των θηλυκών διαθέτει μια ομόλογη δομή στο αντίθετο φύλο. Αυτό συμβαίνει γιατί κατά τη διάρκεια των πρώτων αναπτυξιακών σταδίων, τόσο τα αρσενικά όσο και τα θηλυκά χαρακτηριστικά των γονάδων αρχίζουν να διαφοροποιούνται από το εμβρυϊκό γεννητικό έπαρμα, όπου και σχηματίζονται δυο συστήματα αγωγών, που αρχικά είναι πανομοιότυπα και στα δυο φύλα. Τα γεννητικά επάρματα κάτω από την επίδραση των φυλετικών ορμονών, διαφοροποιούνται σε όρχεις στα αρσενικά και σε ωοθήκες στα θηλυκά έμβρυα. Το ένα σύστημα αγωγών (το μεσονεφρικό ή των αγωγών Wolff) μετασχηματίζεται στα αρσενικά στους αγωγούς των όρχεων, ενώ υποπλάσσεται στα θηλυκά. Το άλλο σύστημα αγωγών (παραμεσονεφρικό ή αγωγός του Müller) σχηματίζει τους ωαγωγούς, τη μήτρα και τον κόλπο των θηλυκών, ενώ υποπλάσσεται στα αρσενικά. Κατ' αντιστοιχία, η κλειτορίδα και τα χείλη του αιδοίου είναι ομόλογα του πέους και του όσχεου των αρσενικών, μιας και αναπτύσσονται από τις ίδιες εμβρυϊκές δομές.

Κάθε δευτερογενές σπερματοκύτταρο εισέρχεται στη δεύτερη μειωτική διαίρεση και παράγει δυο **σπερματίδες**, η κάθε μια εκ των οποίων διαθέτει απλοειδή αριθμό χρωμοσωμάτων (23 στον άνθρωπο). Έτσι, χάρη στις δυο αυτές μειωτικές διαιρέσεις το κάθε πρωτογενές σπερματοκύτταρο παράγει τέσσερις σπερματίδες. Η κάθε σπερματίδα διαθέτει συνήθως ένα συνδυασμό γονικών χρωμοσωμάτων, αλλά είναι πιθανόν να φέρει όλα τα χρωμοσώματα που το αρσενικό κληρονόμησε είτε από τη μητέρα του ή από τον πατέρα του. Οι σπερματίδες μετασχηματίζονται σε ώριμα **σπερματοζωάρια** χωρίς περαιτέρω διαιρέσεις (Εικόνα 7.8). Οι απαραίτητες τροποποιήσεις περιλαμβάνουν μεγάλη μείωση του κυτταροπλάσματος, συμπύκνωση του πυρήνα στην κεφαλή του σπερματοζωαρίου, σχηματισμό του μεσαίου τμήματος που περιέχει μιτοχόνδρια και διαμόρφωση μιας μαστιγοειδούς ουράς για την κίνηση του (Εικόνες 7.8 και 7.9). Η κεφαλή του σπερματοζωαρίου αποτελείται από τον πυρήνα που περιέχει όλα τα κληρονομούμενα χρωμοσώματα και από το **ακρόσωμα**, το οποίο αποτελεί χαρακτηριστικό γνώρισμα όλων των μεταζώων (εξαιρέση αποτελούν οι Τελεόστοι ιχθείς και ορισμένα ασπόνδυλα). Σε πολλά είδη Σπονδυλοζώων και ασπονδύλων, το ακρόσωμα περιέχει ένζυμα που όταν απελευθερωθούν συμβάλλουν στη δημιουργία διόδου ανάμεσα στα κυτταρικά στρώματα που περιβάλλουν το ωάριο. Στα θηλαστικά τουλάχιστον, ένα από αυτά τα ένζυμα είναι η υαλουρονιδάση, η οποία επιτρέπει στα σπερματοζωάρια να διαπεράσουν τα θυλακιοκύτταρα που περιβάλλουν το ωάριο. Ένα εντυπωσιακό χαρακτηριστικό των σπερματοζωαρίων πολλών ασπονδύλων είναι το ακροσωμικό νημάτιο, το οποίο ποικίλλει σε μέγεθος από είδος σε είδος, και αποτελεί μια προέκταση της κεφαλής που προβάλλεται απότομα όταν το σπερματοζωάριο έρχεται σε επαφή με την επιφάνεια του ωαρίου. Η σύντηξη των κυτταρικών μεμβρανών του ωαρίου και του σπερματοζωαρίου αποτελεί την έναρξη της γονιμοποίησης (βλ. Επαφή και Αναγνώριση μεταξύ ωαρίου και Σπερματοζωαρίου, [πάλ...](#)).

Εικόνα 7.3

Σπερματογένεση. Τομή σπερματοφόρου σωληναρίου όπου απεικονίζεται η σπερματογένεση. Τα γεννητικά κύτταρα αναπτύσσονται μέσα στις εσοχές των μεγάλων κυττάρων Sertoli (ή αλλιώς υποστηρικτικών κυττάρων), που εκτείνονται από την περιφέρεια του σπερματοφόρου σωληναρίου μέχρι τον αυλό. Τα κύτταρα Sertoli διατρέφουν τα γεννητικά κύτταρα. Τα αρχέγονα γεννητικά κύτταρα από τα οποία προέρχονται τα σπερματοζωάρια είναι τα σπερματογόνια, διπλοειδή δηλαδή κύτταρα που κατανέμονται στην περιφέρεια του σωληναρίου. Τα κύτταρα αυτά διαιρούνται με μίτωση και παράγουν περισσότερα σπερματογόνια ή πρωτογενή σπερματοκύτταρα. Η μείωση αρχίζει όταν τα πρωτογενή σπερματοκύτταρα διαιρούνται για να δώσουν πλοειδή δευτερογενή σπερματοκύτταρα με δίκλινα χρωμοσώματα. Καθώς αναπτύσσονται, τα σπερματοζωάρια προωθούνται βαθμιαία προς τον αυλό του σπερματοφόρου σωληναρίου.

Εικόνα 7.9

Διάφορες μορφές σπερματοζωαρίων Σπονδυλοζώων και ασπονδύλων. Η κεφαλή και η μεσαία περιοχή του ανθρώπινου σπερματοζωαρίου παρατίθεται με μεγαλύτερη λεπτομέρεια.

Το συνολικό μήκος ενός ανθρώπινου σπερματοζωαρίου είναι 50 με 70 μm . Ορισμένοι φρύννοι διαθέτουν σπερματοζωάρια που ξεπερνούν σε μήκος τα 2 mm (2.000 μm) (Εικόνα 7.9) και είναι ορατά ακόμα και με γυμνό μάτι. Τα περισσότερα όμως σπερματοζωάρια έχουν μικροσκοπικό μέγεθος (βλ. Εικόνα 8.1, όπου παρουσιάζεται ένα σχέδιο του σπέρματος των

θηλαστικών όπως ήταν κατανοητό στις αρχές του 17^{ου} αιώνα). Σε όλους τους οργανισμούς που αναπαράγονται εγγενώς, ο αριθμός των σπερματοζωαρίων είναι πολύ μεγαλύτερος του αντιστοίχου αριθμού των ωαρίων του θηλυκού. Ο αριθμός των παραγόμενων ωαρίων σχετίζεται με τις πιθανότητες του νεαρού οργανισμού να εκκολαφθεί και να φθάσει στη σεξουαλική ωρίμανση.

Ωογένεση

Τα πρώιμα γεννητικά κύτταρα στις ωοθήκες καλούνται **ωογόνια** και πολλαπλασιάζονται με μίτωση. Κάθε ωογόνο διαθέτει ένα διπλοειδή αριθμό χρωμοσωμάτων. Όταν τα ωογόνα σταματήσουν να πολλαπλασιάζονται, αρχίζουν να αυξάνονται σε μέγεθος και μετατρέπονται σε **πρωτογενή ωοκύτταρα** (Εικόνα 7.10). Πριν από την πρώτη μειωτική διαίρεση, τα πατρικά και μητρικά ομόλογα χρωμοσώματα κάθε πρωτογενούς ωοκυττάρου σχηματίζουν ζεύγη, όπως και κατά τη σπερματογένεση. Κατά τη διάρκεια της πρώτης μειωτικής διαίρεσης, παρατηρείται άνιση διαίρεση του κυτταροπλάσματος. Το ένα από τα δυο θυγατρικά κύτταρα καλείται **δευτερογενές ωοκύτταρο**, είναι μεγάλο σε μέγεθος και περιέχει το μεγαλύτερο μέρος του κυτταροπλάσματος. Το άλλο θυγατρικό κύτταρο ονομάζεται **πρώτο πολικό σωματίο** και είναι πολύ μικρότερο σε μέγεθος (Εικόνα 7.10). Το καθένα από αυτά τα δυο θυγατρικά κύτταρα περιέχει το μισό αριθμό χρωμοσωμάτων του πρωτογενούς ωοκυττάρου.

Με τη δεύτερη μειωτική διαίρεση, το δευτερογενές ωοκύτταρο διαιρείται σε ένα μεγάλο **ωοτίδιο** και σε ένα μικρότερου μεγέθους πολικό σωματίο. Σε ορισμένες περιπτώσεις μπορεί να διαιρεθεί και το πρώτο πολικό σωματίο, με αποτέλεσμα να προκύψουν τρία πολικά σωματίδια και ένα ωοτίδιο (Εικόνα 7.10). Το ωοτίδιο θα εξελιχθεί σε λειτουργικό, απλοειδές, **ωάριο**. Τα πολικά σωματίδια δεν είναι λειτουργικά και αποσυντίθεται. Ο σχηματισμός των πολικών σωματίων είναι απαραίτητος γιατί επιτρέπει την απαλλαγή από τα πλεονάζοντα χρωμοσώματα. Επίσης, εξυπηρετεί και την άνιση κατανομή του κυτταροπλάσματος έτσι ώστε να εξασφαλιστεί η δημιουργία ενός μεγάλου κυττάρου που θα περιέχει όλα τα απαραίτητα για την ανάπτυξη του εμβρύου συστατικά του κυτταροπλάσματος. Με αυτόν τον τρόπο, το ώριμο ωάριο διαθέτει απλοειδή αριθμό (N) χρωμοσωμάτων, όπως και το σπερματοζωάριο. Εν τούτοις, κάθε πρωτογενές ωοκύτταρο παράγει ένα μόνο λειτουργικό γαμέτη αντί για τέσσερεις που παράγονται με τη σπερματογένεση.

Στα περισσότερα Σπονδυλόζωα, αλλά και σε αρκετά ασπόνδυλα, το ωάριο δεν ολοκληρώνει τη μειωτική διαίρεση πριν συμβεί η γονιμοποίηση. Ο γενικός κανόνας είναι ότι η ανάπτυξη διακόπτεται στην πρόφαση της πρώτης μειωτικής διαίρεσης (στη φάση δηλαδή του πρωτογενούς ωοκυττάρου). Η μείωση συνεχίζεται και ολοκληρώνεται είτε κατά την ωορρηξία (στα πτηνά και στα θηλαστικά) ή αμέσως μετά τη γονιμοποίηση (πολλά ασπόνδυλα, Τελεόστοι ιχθείς, αμφίβια και ερπετά). Στον άνθρωπο, τα ωοκύτταρα ξεκινούν την πρώτη τους μειωτική διαίρεση την 13^η εβδομάδα της εμβρυϊκής ανάπτυξης. Η ανάπτυξη τους σταματά στην πρόφαση I, όπου και παραμένουν στη φάση των πρωτογενών ωοκυττάρων μέχρι την εφηβεία. Στη συνέχεια, και κατά τη διάρκεια της έμμηνου ρύσης, ένα από αυτά τα πρωτογενή ωοκύτταρα αναπτύσσεται σε δευτερογενές ωοκύτταρο. Στον άνθρωπο, η μείωση II ολοκληρώνεται μόνο όταν το σπερματοζωάριο καταφέρει να εισχωρήσει στο δευτερογενές ωοκύτταρο.

Σε πολλούς ζωικούς οργανισμούς, το γνώρισμα που χαρακτηρίζει την ωρίμανση του ωοκυττάρου είναι η εναπόθεση της λεκίθου. Στα ωοτόκα ζώα (βλ. επόμενη ενότητα), η λεκίθος αποτελείται κυρίως από πρωτεΐνες και λιπίδια και σε μικρότερο βαθμό από υδατάνθρακες και φωσφορικές ομάδες. Επιπροσθέτως, κάποιες πρωτεΐνες και λιπίδια που υπάρχουν στη λεκίθο μπορεί να δεσμεύουν μέταλλα τα οποία είναι απαραίτητα για την ωρίμανση του ωοκυττάρου. Η

λέκιθος, συνήθως βρίσκεται αποθηκευμένη μέσα σε κοκκία ή κυστίδια τα οποία κατανέμονται στο κυτταρόπλασμα του ωοκυττάρου. Η λέκιθος μπορεί να συντίθεται μέσα στο ωάριο από πρώτες ύλες που παρέχονται από τα θυλακιοκύτταρα που την περιβάλλουν ή από πρωτεΐνες και λιπίδια που σχηματίζονται στο ήπαρ και μεταφέρονται μέσω της κυκλοφορίας του αίματος (βλ. Κεφάλαιο 31, [σελ...](#)) στο ωοκύτταρο, όπου και προσλαμβάνονται με πινοκυττάρωση ([σελ...](#))

Figure 7.10

Η ωογένεση στον άνθρωπο. Τα πρώια γεννητικά κύτταρα (ωογόνια), αυξάνονται κατά τη διάρκεια της εμβρυϊκής ανάπτυξης με μίτωση, για να σχηματίσουν διπλοειδή πρωτογενή ωοκύτταρα. Πριν από τη γέννηση του νέου θηλυκού ατόμου, κάθε πρωτογενές ωοκύτταρο εισέρχεται στη διαδικασία της μείωσης και φτάνει μέχρι τη πρόφαση της πρώτης μειωτικής διαίρεσης, όπου και παραμένει σε αυτή τη φάση μέχρι την εφηβεία. Στη συνέχεια, σε κάθε έμμηγο κύκλο, ένα διπλοειδές πρωτογενές ωοκύτταρο διαιρείται μειωτικά (μείωση I) και δίνει ένα απλοειδές δευτερογενές ωοκύτταρο και ένα απλοειδές πολικό σωματίο. Τόσο το δευτερογενές ωοκύτταρο, όσο και το πολικό σωματίο, απελευθερώνονται από την ωοθήκη και εάν το δευτερογενές ωοκύτταρο γονιμοποιηθεί, τότε εισέρχεται στη δεύτερη μειωτική διαίρεση. Τα δίκλινα χρωμοσώματα χωρίζονται και κατανέμονται σε ένα μεγάλο ωοτίδιο και ένα δεύτερο μικρό πολικό σωματίο. Το ωοτίδιο εξελίσσεται σε ωάριο. Τόσο το ωάριο όσο και το δεύτερο πολικό σωματίο περιέχουν N αριθμό χρωμοσωμάτων. Η σύντηξη του απλοειδούς πυρήνα του ωαρίου με τον απλοειδή πυρήνα του σπέρματος δημιουργεί ένα διπλοειδή ($2N$) ζυγώτη.

Τα ωάρια περιέχουν επίσης, μεγάλη ποσότητα mRNA το οποίο δεν μεταφράζεται ([σελ...](#)) σε πολυπεπίδια/πρωτεΐνες, έως ότου η γονιμοποίηση ενεργοποιήσει αυτά τα μόρια. Τα πολυπεπίδια/πρωτεΐνες αμέσως μόλις συντεθούν αρχίζουν να κατευθύνουν τα επόμενα αναπτυξιακά στάδια (βλ. Κεφάλαιο 8, [σελ...](#)).

Το αποτέλεσμα της τεράστιας συσσώρευσης λεκιθικών κοκκίων, άλλων θρεπτικών συστατικών (γλυκογόνου και σταγόνων λιπιδίων), καθώς και ανενεργού mRNA, οδηγούν στο σχηματισμό ενός ωαρίου που ξεπερνά κατά πολύ τα όρια που αναγκάζουν τα συνήθη σωματικά κύτταρα να διαιρεθούν. Για παράδειγμα, ένα ωοκύτταρο βατράχου στα πρώτα στάδια της ανάπτυξης του έχει διάμετρο 50 μm , και μετά από 3 χρόνια ανάπτυξης στις ωοθήκες, στη φάση της ωρίμανσης μπορεί να φθάσει τα 1.500 μm και να αυξηθεί σε όγκο κατά 27.000 φορές. Τα ωάρια των πτηνών έχουν ακόμα μεγαλύτερα απόλυτα μεγέθη. Για παράδειγμα, τα ωάρια της όρνιθας αυξάνονται σε όγκο κατά 200 φορές, μόνο κατά τη διάρκεια των τελευταίων 6-14 ημέρες πριν την ωορρηξία.

Τα αυγά, λοιπόν, αποτελούν αξιοσημείωτες εξαιρέσεις του γενικού κανόνα που θέλει όλους τους οργανισμούς να αποτελούνται από σχετικά μικροσκοπικές κυτταρικές μονάδες. Το μεγάλο μέγεθος του ωαρίου δημιουργεί μια προβληματική αναλογία εμβαδού επιφάνειας προς κυτταρικό όγκο ([βλ. σελ...](#)), λαμβανομένου υπόψη ότι οποιαδήποτε ουσία που εισέρχεται ή εξέρχεται από το ωάριο (θρεπτικές ουσίες, αναπνευστικά αέρια, μεταβολικά απόβλητα κλπ), πρέπει να διαπεράσει την κυτταρική μεμβράνη. Καθώς το ωάριο αυξάνεται σε μέγεθος, η διαθέσιμη επιφάνεια ανά μονάδα κυτταροπλασματικού όγκου (μάζας) μειώνεται. Κατά συνέπεια, ο μεταβολικός ρυθμός του ωαρίου βαθμιαία μειώνεται, έως ότου, το δευτερογενές ωοκύτταρο ή το ωάριο (ανάλογα με το είδος) πέσει σε λήθαργο μέχρι τη γονιμοποίησή του (η σχέση μεταξύ μεταβολικού ρυθμού και κυτταρικού μεγέθους παρουσιάζεται στη [σελ...](#)).

ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΑ ΠΡΟΤΥΠΑ

Η πλειονότητα των ασπονδύλων, καθώς και πολλά Σπονδυλόζωα, απελευθερώνουν τα αυγά τους στο περιβάλλον για να προχωρήσει περαιτέρω η αναπτυξιακή διαδικασία. Οι οργανισμοί αυτοί καλούνται **ωοτόκοι**. Σε αυτή την περίπτωση, η γονιμοποίηση μπορεί να είναι εσωτερική (τα ωάρια δηλαδή γονιμοποιούνται μέσα στο σώμα του θηλυκού, πριν από την απελευθέρωση τους στο περιβάλλον) ή εξωτερική (τα ωάρια γονιμοποιούνται από το αρσενικό, αφού το θηλυκό τα αποθέσει στο περιβάλλον). Πολλοί από του ωοτόκους οργανισμούς, απλά απελευθερώνουν τα αυγά τους στο περιβάλλον και μετά τα εγκαταλείπουν, άλλοι όμως τα φροντίζουν με εξαιρετική επιμέλεια, επιλέγοντας κατάλληλη τοποθεσία (ή και κατασκευάζοντας φωλιές) η οποία θα εξασφαλίζει στα νεογνά, μετά από την εκκόλαψη, προστασία αλλά και άμεση πρόσβαση στις κατάλληλες πηγές τροφής.

Ορισμένα είδη διατηρούν τα αυγά στο σώμα τους (κυρίως στους ωαγωγούς ή στη μήτρα), τα έμβρυα διατρέφονται από τη λέκιθο που βρίσκεται αποθηκευμένη σε αυτά και στη συνέχεια τα νεαρά άτομα απελευθερώνονται στο περιβάλλον. Οι οργανισμοί αυτοί καλούνται **ωοζωοτόκοι**. Αυτό το αναπαραγωγικό πρότυπο παρατηρείται σε πολλές ομάδες ασπονδύλων (για παράδειγμα, σε διάφορους Δακτυλιοσκόληκες, στα Βραχιονόποδα, στα έντομα και στα Γαστερόποδα Μαλάκια) και είναι αρκετά συχνό σε ορισμένα είδη ψαριών (σελ...) και ερπετών (σελ...).

Στο τρίτο πρότυπο της αναπαραγωγής, στη **ζωοτοκία**, τα αυγά αναπτύσσονται μέσα στους ωαγωγούς ή στη μήτρα και τα έμβρυα διατρέφονται απευθείας από την μητέρα. Συνήθως δημιουργείται μια ιδιαίτερη ανατομική σχέση μεταξύ του αναπτυσσόμενου εμβρύου και της μητέρας του. Τόσο στην ωοζωοτοκία, όσο και στη ζωοτοκία, η γονιμοποίηση πρέπει να είναι εσωτερική (μέσα στο σώμα του θηλυκού) και η μητέρα γεννά τους απογόνους, όταν αυτοί βρίσκονται σε προχωρημένο στάδιο ανάπτυξης. Η ζωοτοκία περιορίζεται κυρίως στις σαύρες, τα φίδια, τα θηλαστικά και στους Ελασματοβράγχιους Χονδριχθύες, αν και υπάρχουν ορισμένα ζωοτόκα ασπόνδυλα (για παράδειγμα, ορισμένοι σκορπιοί) και αμφίβια. Η ανάπτυξη του εμβρύου μέσα στο σώμα της μητέρας, είτε στην περίπτωση της ωοζωοτοκίας ή της ζωοτοκίας, παρέχει προφανώς πολύ μεγαλύτερη προστασία στους απογόνους σε σχέση με την απόθεση των αυγών στο περιβάλλον. Μερικοί φυσιολόγοι, θεωρούν την ωοζωοτοκία ως μια ειδική περίπτωση της ζωοτοκίας και την ονομάζουν **λεκιθοτροφική ζωοτοκία**.

Η ΔΟΜΗ ΤΟΥ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ

Τα βασικά στοιχεία του αναπαραγωγικού συστήματος είναι παρόμοια σε όλους τους ζωικούς οργανισμούς που αναπαράγονται εγγενώς, αν και υπάρχουν πολλές παραλλαγές που οφείλονται σε διαφορές στις αναπαραγωγικές συνήθειες και στις μεθόδους γονιμοποίησης. Τα αναπαραγωγικά συστήματα αποτελούνται από: (1) τα **πρωτεύοντα όργανα**, δηλαδή τις γονάδες που παράγουν τα σπερματοζωάρια, τα ωάρια και τις φυλετικές ορμόνες και (2) τα **βοηθητικά όργανα**, τα οποία βοηθούν τις γονάδες στο σχηματισμό και στην απελευθέρωση των γαμετών, ή και στην υποστήριξη του εμβρύου. Τα βοηθητικά όργανα εμφανίζουν αρκετή ποικιλομορφία και περιλαμβάνουν δομές όπως, οι γεννητικοί αγωγοί (σπερματοαγωγοί και ωαγωγοί), βοηθητικά όργανα για την μεταφορά του σπέρματος στο θηλυκό, αποθηκευτικά όργανα για τα σπερματοζωάρια ή τη λέκιθο, συστήματα «πακετοποίησης» των αυγών και διατροφικά όργανα, όπως οι λεκιθικοί αδένες και ο πλακούντας.

Συστήματα Αναπαραγωγής των Ασπονδύλων