

Τα ασπόνδυλα που έχουν εσωτερική γονιμοποίηση, χρειάζονται εξειδικευμένα όργανα και συστήματα για να διευκολύνουν τη μεταφορά του σπέρματος από το αρσενικό στο θηλυκό, τα οποία μπορεί να είναι εξίσου πολύπλοκα με εκείνα των Σπονδυλοζώων (βλ. Εικόνα 7.11 & Εικόνα 20.6). Αντίθετα, τα αναπαραγωγικά συστήματα των ασπονδύλων που απελευθερώνουν τους γαμέτες τους στο υδάτινο περιβάλλον για εξωτερική γονιμοποίηση, αποτελούν απλά κέντρα γονιμοποίησης (βλ. Εικόνες 16.10, 16.31 & 22.2). Για παράδειγμα, οι Πολύχαιτοι Δακτυλιοσκώληκες δεν διαθέτουν μόνιμα όργανα αναπαραγωγής. Οι γαμέτες προκύπτουν από τον πολλαπλασιασμό κυττάρων που επενδύουν την σωματική κοιλότητα. Όταν οι γαμέτες ωριμάσουν, απελευθερώνονται μέσω κοιλωματικών ή νεφριδιακών αγωγών ή, σε μερικά είδη, μέσω ρωγμών του σωματικού τοιχώματος (βλ. [σελ....](#) και Εικόνες 17.6 & 17.7).

Τα έντομα είναι γονοχωριστικοί οργανισμοί (δίοικα), έχουν πολύπλοκα αναπαραγωγικά συστήματα (Εικόνα 7.11), και η εσωτερική γονιμοποίηση γίνεται με σύζευξη και σπερματέγχυση. Το σπέρμα ξεκινώντας από τους όρχεις περνά μέσα από τους σπερματογωγούς και καταλήγει στις σπερματοκύστες, όπου και αποθηκεύεται. Από εκεί, μέσω ενός μονού εκσπερματικού αγωγού οδηγείται στο πέος. Σπερματικό υγρό, το οποίο παράγεται από ένα ή περισσότερους βοηθητικούς αδένες, προστίθεται στο σπέρμα κατά τη διέλευση του από τον εκσπερματικό αγωγό. Τα θηλυκά άτομα διαθέτουν ένα ζεύγος ωοθηκών που σχηματίζονται από μια σειρά σωληνοειδών δομών (ωοθήκια). Τα ωάρια περνούν μέσω των ωαγωγών σε ένα κοινό γεννητικό θάλαμο και στη συνέχεια σε ένα μικρό όργανο σύζευξης (κόλπος). Σε πολλά Έντομα, το αρσενικό μεταφέρει το σπέρμα με εισαγωγή του πέους στο κόλπο του θηλυκού, από όπου τα σπερματοζώαρια μεταναστεύουν και αποθηκεύονται στη σπερματοθήκη (βλ. [σελ....](#) και Εικόνα 21.21). Οι αράχνες, οι σκορπιοί και κάποια έντομα στοιβάζουν το σπέρμα μέσα σε ένα σπερματοφόρο, το οποίο το αποθέτουν κατευθείαν μέσα στο κόλπο του θηλυκού ή κοντά στο θηλυκό και στη συνέχεια αυτό το μεταφέρει στο κόλπο του. Στους σκορπιούς παρατηρείται σύνθετο τελετουργικό για το ζευγάρισμα, κατά το οποίο το αρσενικό οδηγεί το θηλυκό σε κατάλληλη θέση έτσι ώστε να αποθέσει το σπερματοφόρο. Σε πολλές περιπτώσεις το σπερματοφόρο φέρει και θρεπτικά συστατικά. Σε πολλές περιπτώσεις μια μόνο σύζευξη είναι αρκετή για την εξασφάλιση της αναγκαίας ποσότητας σπέρματος για όλη την αναπαραγωγική ζωή του θηλυκού.

Αναπαραγωγικά Συστήματα Σπονδυλοζώων

Στα Σπονδυλόζωα, το αναπαραγωγικό και το απεκκριτικό σύστημα ονομάζονται **ουρογεννητικό σύστημα**, λόγω της στενής ανατομικής τους σύνδεσης, ιδίως στα αρσενικά. Η σύνδεση αυτή είναι αρκετά εντυπωσιακή κατά τη διάρκεια της εμβρυϊκής ανάπτυξης. Στα αρσενικά ψάρια και στα αμφίβια, ο αγωγός των νεφρών (**οπισθονεφρικός αγωγός** ή **αγωγός του Wolff**) λειτουργεί και ως σπερματογωγός (βλ. Εικόνα 30.9, για την ανάπτυξη του νεφρού και των αναπαραγωγικών αγωγών των αρσενικών από εξελικτική σκοπιά). Στα αρσενικά ερπετά, πτηνά και θηλαστικά, στα οποία οι νεφροί αναπτύσσουν ανεξάρτητο αγωγό μεταφοράς των μεταβολικών αποβλήτων (**ουρητήρα**), ο εμβρυϊκός **μεσονεφρικός αγωγός** μετατρέπεται αποκλειστικά σε **σπερματογωγό** (ή σπερματικό πόρο). Σε όλους αυτούς του οργανισμούς, εξαιρουμένων των θηλαστικών, οι σπερματογωγοί καταλήγουν στην **αμάρα** (ή αλλιώς **κλούακη**), ένα κοινό θάλαμο, στον οποίο καταλήγουν το πεπτικό, αναπαραγωγικό και απεκκριτικό σύστημα. Σχεδόν όλα τα πλακουντοφόρα θηλαστικά δεν έχουν αμάρα. Αντίθετα, το ουρογεννητικό τους σύστημα διαθέτει αυτόνομη έξοδο, ανεξάρτητη από την έδρα. Οι ωαγωγοί ή σάλπιγγες των θηλυκών αποτελούν ανεξάρτητους αγωγούς οι οποίοι, στην περίπτωση όπου υπάρχει αμάρα, καταλήγουν σε αυτή.

Εικόνα 7.11

Αναπαραγωγικό σύστημα σε τριζύγια. Το σπέρμα από το ζεύγος των όρχεων των αρσενικών, φθάνει, δια μέσου του σπερματογωγών σε ένα εκσπερματικό αγωγό μέσα στο πέος. Στα θηλυκά, τα ωάρια από τις ωοθήκες φθάνουν δια μέσου των ωογωγών στο γεννητικό σάκο (κόλπο). Κατά τη σύζευξη, τα σπερματοζωάρια, ελκυσμένα μέσα σε ένα μεμβρανώδη σάκο (σπερματοφόρο) που σχηματίζεται από τις εκκρίσεις των βοηθητικών αδένων, εναποτίθενται στο γεννητικό σάκο του θηλυκού. Στη συνέχεια, μεταναστεύουν στις σπερματοθήκες, όπου και αποθηκεύονται. Το θηλυκό ελέγχει την απελευθέρωση μικρής ποσότητας σπέρματος για να γονιμοποιήσει τα αυγά την στιγμή που τα γεννά, και χρησιμοποιεί το βελονοειδή ωαποθήτη για να τα εναποθέσει στο έδαφος.

Αρσενικό Αναπαραγωγικό Σύστημα

Το αναπαραγωγικό σύστημα των αρσενικών Σπονδυλοζώων, όπως π.χ. του ανθρώπου (Εικόνα 7.12), περιλαμβάνει του όρχεις, τα σπερματοφόρα σωληνάρια, τον σπερματογωγό, βοηθητικούς αδένες και - σε μερικά πτηνά και ερπετά και σε όλα τα θηλαστικά -, πέος.

Το ζεύγος των **όρχεων** είναι ο τόπος παραγωγής του σπέρματος. Κάθε όρχις αποτελείται από πολυάριθμα **σπερματικά σωληνάρια**, μέσα στα οποία αναπτύσσονται τα σπερματοκύτταρα (Εικόνα 7.8). Τα σπερματοκύτταρα περιβάλλονται από τα **κύτταρα Sertoli** (ή **υποστηρικτικά κύτταρα**), τα οποία παρέχουν τα απαραίτητα θρεπτικά για τα αναπτυσσόμενα σπερματοζωάρια. Ανάμεσα στα σωληνάρια, υπάρχουν τα **διάμεσα κύτταρα** (ή **κύτταρα Leydig**), τα οποία παράγουν την φυλετική ορμόνη των αρσενικών (**τεστοστερόνη**). Στα περισσότερα θηλαστικά, οι δυο όρχεις εδρεύουν μόνιμα μέσα σε ένα σακοειδές όσχεο, που κρέμεται έξω από την κοιλιακή κοιλότητα ή, σε άλλες περιπτώσεις, οι όρχεις κατέρχονται στο όσχεο κατά τη διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου. Αυτή η παράδοση διαμόρφωση παρέχει ένα περιβάλλον ελαφρά χαμηλότερης θερμοκρασίας, μιας και στα περισσότερα θηλαστικά (συμπεριλαμβανομένου και του ανθρώπου), βιώσιμο σπέρμα δεν παράγεται στις υψηλότερες θερμοκρασίες που παρατηρούνται στο εσωτερικό του σώματος. Στα θαλάσσια θηλαστικά και στα υπόλοιπα Σπονδυλόζωα, οι όρχεις εδρεύουν μόνιμα στο εσωτερικό της σωματικής κοιλότητας.

Τα σπερματοζωάρια από τα σπερματικά σωληνάρια προωθούνται στα **σπερματοφόρα σωληνάρια**, μικρούς σωληνίσκους, οι οποίοι καταλήγουν στην περιελιγμένη **επιδυδιμίδα** (μια για κάθε όρχι). Στην επιδυδιμίδα ολοκληρώνεται η τελική ωρίμανση των σπερματοζωαρίων, που τελικά καταλήγουν, μέσω του **σπερματογωγού** ή **σπερματικού πόρου**, στον **εκσπερματικό αγωγό** (Εικόνες 7.8 και 7.12). Στα θηλαστικά, ο σπερματογωγός καταλήγει στην **ουρήθρα**, σε ένα αγωγό δηλαδή που εξυπηρετεί τη μεταφορά τόσο του σπέρματος όσο και των ούρων διαμέσου του **πέους** (εξωτερικό όργανο διείσδυσης).

Τα περισσότερα θαλάσσια Σπονδυλόζωα δεν χρειάζονται πέος, γιατί το σπέρμα και τα ωάρια απελευθερώνονται στο υδάτινο περιβάλλον. Αντίθετα, στα χερσαία (αλλά και σε ορισμένα θαλάσσια) Σπονδυλόζωα που γεννούν απογόνους είτε ζωντανούς ή εγκλεισμένους σε αυγό που περιβάλλεται από κέλυφος ή θήκη, τα σπερματοζωάρια πρέπει να μεταφερθούν στο θηλυκό. Ελάχιστα πτηνά διαθέτουν πραγματικό πέος (παραδείγματα τέτοιων εξαιρέσεων είναι η στρουθοκάμηλος και η λιμναία πάπια της Αργεντινής) και το ζευγάριωμα γίνεται με απλή επαφή και πίεση της μιας αμάρας με την άλλη. Τα περισσότερα ερπετά και θηλαστικά διαθέτουν πέος. Στα θηλαστικά, το όργανο αυτό, το οποίο συνήθως είναι χαλαρό, έρχεται σε σύση, όταν κατακλυσθεί από αίμα.

Ορισμένα θηλαστικά φέρουν ένα οστό στο πέος τους (baculum), το οποίο προφανώς συνεισφέρει στην ακαμψία και κατά συνέπεια στην επιτυχή μεταφορά του σπέρματος.

Στα περισσότερα θηλαστικά υπάρχουν τρεις ομάδες βοηθητικών αδένων που καταλήγουν στους αναπαραγωγικούς αγωγούς: ένα ζεύγος **σπερματοδόχων κύστεων**, ο **προστάτης αδένας** και ένα ζεύγος **βολβουρηθρικών αδένων** (Εικόνα 7.12). Το υγρό που εκκρίνουν οι αδένες αυτοί παρέχει θρεπτικές ουσίες στο σπέρμα, λιπαίνει τους αγωγούς του θηλυκού απ' όπου περνά το σπέρμα και εξουδετερώνει την οξύτητα του κόλπου. Με αυτό τον τρόπο, εξασφαλίζεται η βιωσιμότητα του σπέρματος για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα αφότου εισαχθεί στο θηλυκό.

Εικόνα 7.12

Οβελιαία τομή του ανδρικού αναπαραγωγικού συστήματος.

Εικόνα 7.13

Οβελιαία τομή στη λεκάνη, για να φανεί το γυναικείο αναπαραγωγικό σύστημα.

Θηλυκό αναπαραγωγικό σύστημα

Οι ωοθήκες των θηλυκών Σπονδυλοζώων παράγουν τόσο ωάρια όσο και φυλετικές ορμόνες (οιστρογόνα και προγεστερόνη). Σε όλα τα Γναθόστομα Σπονδυλόζωα (βλ. σελ...), τα ώριμα ωάρια από κάθε ωοθήκη εισέρχονται στο χοανοειδές άνοιγμα του **ωαγωγού** (ή **σάλπιγγας** ή **φαλλοπιανού πόρου**) που τυπικά διαθέτει ένα κροσσωτό άκρο, με το οποίο περιβάλλει την ωοθήκη κατά την ωορρηξία. Στα περισσότερα ψάρια και αμφίβια, το τελικό άκρο του ωαγωγού είναι αδιαφοροποίητο, αλλά στους Χονδριχθύες, στα ερπετά και στα πτηνά που παράγουν μεγάλα αυγά με κέλυφος, έχουν αναπτυχθεί εξειδικευμένες περιοχές για την παραγωγή της αλβουμίνης και του κελύφους. Στα αμνιωτά (ερπετά, πτηνά και θηλαστικά, βλ. Αμνιωτά και Αμνιωτικό Αυγό, σελ...), η τελική περιοχή του ωαγωγού διευρύνεται σε μια μυώδη **μήτρα**. Εκεί φυλάσσονται τα αυγά που φέρουν κέλυφος, πριν από την ωοτοκία, ή τα έμβρυα μέχρι να ολοκληρώσουν την ανάπτυξή τους. Στα πλακουντοφόρα θηλαστικά, τα τοιχώματα της μήτρας και οι εμβρυϊκές μεμβράνες διαμορφώνουν, διαμέσου του **πλακούντα**, ένα πυκνό αγγειακό δίκτυο (βλ. σελ...).

Στις γυναίκες, το ζεύγος των ωοθηκών (Εικόνα 7.13) είναι μικρότερο από τους όρχεις και περιέχει αρκετές χιλιάδες ωοκύτταρα. Το κάθε ωοκύτταρο αναπτύσσεται μέσα σε ένα **ωοθηλάκιο** το οποίο αυξάνει σε μέγεθος και τελικά διαρρηγνύεται, για να απελευθερώσει ένα δευτερογενές ωοκύτταρο (Εικόνα 7.10). Κατά τη διάρκεια της γόνιμης αναπαραγωγικής περιόδου της ζωής μιας γυναίκας, με εξαίρεση την περίοδο μετά τη γονιμοποίηση, περίπου 13 ωοκύτταρα ωριμάζουν κάθε χρόνο και συνήθως οι δυο ωοθήκες εναλλάσσονται στην παραγωγή των ωοκυττάρων. Επειδή οι γυναίκες είναι γόνιμες για περίπου 30 χρόνια, από τα 400.000 πρωτογενή ωοκύτταρα που φέρουν οι ωοθήκες τη στιγμή της γέννησης, μόνο τα 300 με 400 κατορθώνουν να ωριμάσουν, ενώ τα υπόλοιπα εκφυλίζονται και απορροφούνται.

Σύμφωνα με μια εδραιωμένη αρχή της αναπαραγωγικής βιολογίας, στα αρσενικά, η βλαστοκυτταρική σειρά παραμένει ενεργή και παράγει σπέρμα καθ' όλη τη διάρκεια της ενήλικης ζωής τους, ενώ τα θηλυκά διαθέτουν έναν πεπερασμένο αριθμό γεννητικών κυττάρων και η παραγωγή των ωοκυττάρων σταματά κατά τη γέννηση. Πράγματι, μόλις τώρα περιγράψαμε την ανάπτυξη των ωοκυττάρων στον άνθρωπο, όπου τα πρωτογενή ωοκύτταρα που υπάρχουν κατά τη γέννηση, αποτελούν και τη μοναδική πηγή ωοθυλακίων. Πρόσφατα όμως, σημαντικά δεδομένα από έρευνες σε ποντικούς απειλούν ισχυρά αυτό το δόγμα. Παρατηρήσεις σε ωοθήκες τόσο νεαρών όσο και ενήλικων ατόμων, έδειξαν ότι διαθέτουν ενεργώς διαιρούμενα γεννητικά κύτταρα τα οποία συμπληρώνουν το απόθεμα των ωοκυττάρων. Επίσης, σε ωοθήκες ηλικιωμένων ποντικών αλλά και σε ωοθήκες γυναικών μετά την εμμηνόπαυση, βρέθηκαν στελεχικά κύτταρα βλαστοκυτταρικής σειράς. Εάν τα ευρήματα αυτά ισχύουν και σε άλλα είδη θηλαστικών, τότε είναι δυνατό, μέσω προγραμμάτων υποβοηθούμενης αναπαραγωγής, να προκύψουν σημαντικές εφαρμογές για είδη υπό εξαφάνιση.

Οι **ωαγωγοί** (ή **σάλπιγγες**) επενδύονται εσωτερικά από βλεφαρίδες, για να προωθούν τα αυγά στον προορισμό τους. Οι δυο αυτοί αγωγοί καταλήγουν στις άνω γωνίες της μήτρας, η οποία φιλοξενεί το έμβρυο κατά τη διάρκεια της ενδομήτριας ανάπτυξης. Η μήτρα έχει παχιά μυώδη τοιχώματα, άφθονα αιμοφόρα αγγεία και μια εξειδικευμένη εσωτερική επένδυση, το **ενδομήτριο**. Η μήτρα ποικίλλει σε μορφή στα διάφορα θηλαστικά, και σε πολλά από αυτά είναι διαμορφωμένη έτσι, ώστε να φιλοξενεί περισσότερα από ένα αναπτυσσόμενα έμβρυα. Σε αρχέγονη, προγονική μορφή εμφανίστηκε ως ένα ζεύγος δομών, οι οποίες συγχωνεύτηκαν σε ένα ενιαίο μεγάλο θάλαμο σε πολλά Ευθήρια θηλαστικά.

Ο κόλπος είναι ένας μυώδης σωλήνας προσαρμοσμένος για την είσοδο του πέους και λειτουργεί ως δίαυλος τοκετού κατά την εξώθηση του εμβρύου από την μήτρα. Στο σημείο που ενώνονται ο κόλπος με τη μήτρα, παρατηρείται μια προβολή της μήτρας προς τον κόλπο και σχηματίζεται ο **τράχηλος**.

Το εξωτερικό γεννητικό όργανο των γυναικών, δηλαδή το **αιδοίο**, αποτελείται από δερματικές πτυχές, τα **μεγάλα** και **μικρά χείλη** και από ένα μικρό στυτικό όργανο, την **κλειτορίδα** (το θηλυκό ομόλογο της βαλάνου του πέους των αρσενικών). Το άνοιγμα στον κόλπο μειώνεται σε μέγεθος στις παρθένας, λόγω της παρουσίας μιας μεμβράνης, του **παρθενικού υμένα**, ο οποίος μειώνεται σημαντικά σε έκταση στις σεξουαλικά ενεργές γυναίκες.

ΕΝΔΟΚΡΙΝΙΚΑ ΓΕΓΟΝΟΤΑ ΠΟΥ ΡΥΘΜΙΖΟΥΝ ΤΗΝ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ

Ορμονική Ρύθμιση για το Συγχρονισμό του Αναπαραγωγικού Κύκλου

Η αναπαραγωγή στα Σπονδυλόζωα, από τα ψάρια έως τα θηλαστικά, είναι μια εποχιακή ή κυκλική δραστηριότητα. Ο συγχρονισμός της αναπαραγωγής είναι σημαντικός, γιατί οι απόγονοι θα πρέπει να γεννηθούν την περίοδο εκείνη όπου υπάρχει άφθονη τροφή και όπου οι άλλες περιβαλλοντικές συνθήκες είναι βέλτιστες για την επιβίωση. Η διαδικασία της εγγενούς αναπαραγωγής είναι ορμονικά ελεγχόμενη. Οι ορμόνες αυτές ρυθμίζονται με τη σειρά τους από περιβαλλοντικά ερεθίσματα, όπως η κατανάλωση τροφής, οι εποχιακές αλλαγές στη φωτοπερίοδο, στις βροχοπτώσεων ή στη θερμοκρασία, αλλά και βάσει κοινωνικών συνθηκών. Μια περιοχή του πρόσθιου εγκεφάλου, ο **υποθάλαμος** (σλ.), ρυθμίζει την απελευθέρωση ορμονών από την πρόσθια υπόφυση, οι οποίες με τη σειρά τους διεγείρουν τους ιστούς των γονάδων (η νευρο-έκκριση και η υπόφυση περιγράφονται στο Κεφάλαιο 34). Αυτό το ορμονικό σύστημα ελέγχει την ανάπτυξη των γονάδων, των βοηθητικών φυλετικών δομών, των

δευτερογενών χαρακτηριστικών του φύλου (βλ. επόμενη ενότητα), αλλά και τον χρονισμό της αναπαραγωγής.

Στα θηλυκά άτομα των θηλαστικών παρατηρούνται δυο ειδών αναπαραγωγικά πρότυπα: ο **οιστρικός κύκλος**, που χαρακτηρίζει τα περισσότερα είδη των θηλαστικών, και ο **έμμηνος κύκλος**, που χαρακτηρίζει μόνο τα Ανθρωποειδή Πρωτεύοντα (πίθηκοι, μεγάλοι πίθηκοι και άνθρωπος). Οι δυο αυτοί κύκλοι διαφέρουν σε δυο σημαντικά σημεία. Πρώτον, στον οιστρικό κύκλο, τα θηλυκά είναι δεκτικά στα αρσενικά μόνο για σύντομα χρονικά διαστήματα (**οίστρος** ή «έξαψη») του κύκλου, ενώ στον έμμηνο κύκλο η δεκτικότητα των θηλυκών μπορεί να διαρκέσει καθ' όλη τη διάρκεια του κύκλου (αν και υπάρχουν δεδομένα που δεικνύουν αυξημένη δεκτικότητα την χρονική περίοδο γύρω από την ωορρηξία). Δεύτερο, ο έμμηνος κύκλος, καταλήγει σε καταστροφή και αποβολή του ενδομητρίου. Αντίθετα, ο οιστρικός κύκλος ολοκληρώνεται με επαναφορά του ενδομητρίου στην αρχική του κατάσταση χωρίς την αποβολή των υπολειμμάτων του.

Ο Ρόλος των Γοναδικών Στεροειδών

Οι ωθήκες των θηλυκών Σπονδυλοζώων παράγουν δυο τύπους φυλετικών στεροειδών ορμονών: τα **οιστρογόνα** και την **προγεστερόνη** (Εικόνα 7.14). Υπάρχουν τρία είδη οιστρογόνων, η οιστραδιόλη, η οιστρόνη και η οιστριόλη. Από τα τρία αυτά οιστρογόνα, η οιστραδιόλη εκκρίνεται σε μεγαλύτερες ποσότητες κατά τη διάρκεια του αναπαραγωγικού κύκλου. Τα οιστρογόνα στα θηλυκά άτομα είναι υπεύθυνα για την ανάπτυξη των δευτερευόντων βοηθητικών φυλετικών δομών (ωαγωγοί, μήτρα, κόλπος), καθώς και για τη διέγερση της αναπαραγωγικής δραστηριότητας. Επίσης, ελέγχουν και διατηρούν τα δευτερογενή χαρακτηριστικά του φύλου, τα χαρακτηριστικά δηλαδή εκείνα που δεν εμπλέκονται άμεσα στο σχηματισμό και στην απελευθέρωση των ωαρίων (ή του σπέρματος στην περίπτωση των αρσενικών), αλλά είναι απαραίτητα για την εκδήλωση της κατάλληλης αναπαραγωγικής συμπεριφοράς και την επιτυχή ολοκλήρωση της αναπαραγωγής. Τα δευτερογενή φυλετικά χαρακτηριστικά περιλαμβάνουν χαρακτηριστικά, όπως ο διακριτός χρωματισμός του δέρματος ή του φτεράματος, η ανάπτυξη των οστών και το μέγεθος του σώματος και στην περίπτωση των θηλαστικών, η αρχική ανάπτυξη των μαστικών αδένων. Επίσης, στα θηλυκά των θηλαστικών, τόσο τα οιστρογόνα όσο και η προγεστερόνη ευθύνονται για την κατάλληλη προετοιμασία της μήτρας, έτσι ώστε να δεχθεί το αναπτυσσόμενο έμβρυο. Οι ορμόνες αυτές ελέγχονται από τις **γοναδοτροπίνες**, οι οποίες εκκρίνονται από το πρόσθιο τμήμα της υπόφυσης. Υπάρχουν δυο τύποι γοναδοτροπινών: η **θηλακιοτρόπος ορμόνη (FSH)** και η **ωχρινοποιητική ορμόνη (LH)** (Εικόνα 7.15). Η απελευθέρωση αυτών των ορμονών με τη σειρά της ελέγχεται από την **εκλυτική ορμόνη των γοναδοτροπινών (GnRH)**, που παράγεται στα νευροεκκριτικά κύτταρα του υποθαλάμου (βλ. σελ... και Πίνακα 34.1). Περιβαλλοντικοί παράγοντες (όπως η φωτοπερίοδος, η θερμοκρασία και η διατροφή), εσωτερικοί (όπως η φυσιολογική κατάσταση του οργανισμού και το στρες), αλλά και εξωτερικοί παράγοντες με προέλευση όμως από το εσωτερικό του οργανισμού (φερομόνες), μπορούν να επηρεάσουν τον αναπαραγωγικό κύκλο, μέσω αυτού του ρυθμιστικού μηχανισμού. Τα οιστρογόνα και η προγεστερόνη δρουν μέσω αναδραστικού μηχανισμού στον υποθάλαμο και στην πρόσθια περιοχή της υπόφυσης έτσι ώστε να εξασφαλίζουν την έκκριση των GnRH, FSH και LH στα κατάλληλα κάθε φορά επίπεδα (βλ. Κεφάλαιο 34, για περιγραφή της αρνητικής ανάδρασης των ορμονών).

Η **τεστοστερόνη**, η κύρια στεροειδής ορμόνη στα αρσενικά άτομα (Εικόνα 7.14), παράγεται από τα **διάμεσα κύτταρα** των όρχεων. Η τεστοστερόνη, μαζί με την **διυδροτεστοστερόνη (DHT)**, είναι απαραίτητες για την αύξηση και ανάπτυξη των βοηθητικών

φυλετικών δομών των αρσενικών ατόμων (πέος, σπερματογιοί και αδένες), την ανάπτυξη των δευτερογενών χαρακτηριστικών του φύλου (όπως αύξηση οστών και μυών, χρωματισμός φτερώματος ή τριχώματος αρσενικών, κέρατα ελαφιών και φωνητική χροιά στους ανθρώπους), καθώς και τη σεξουαλική συμπεριφορά. Η ανάπτυξη των όρχεων και η έκκριση της τεστοστερόνης είναι υπό τον έλεγχο των FSH και LH, των ίδιων δηλαδή υποφυσιακών ορμονών που ρυθμίζουν και τον αναπαραγωγικό κύκλο των θηλυκών, και κατ' επέκταση από τη GnRH του υποθαλάμου. Η τεστοστερόνη και η DHT, ακριβώς όπως τα οιστρογόνα και η προγεστερόνη στα θηλυκά, ασκούν αναδραστική ρύθμιση στον υποθάλαμο και στην πρόσθια υπόφυση για τη ρύθμιση της έκκρισης των GnRH, FSH και LH.

Ο πρόσφατος προσδιορισμός στον υποθάλαμο πτηνών και θηλαστικών, ενός πεπτιδίου που αναστέλλει την έκκριση των GnRH και LH, θεωρήθηκε από μερικούς επιστήμονες ως ισχυρή ένδειξη για την παρουσία μιας **ορμόνης που αναστέλλει την έκκριση της γοναδοτροπίνης (GnIH)**. Όμως, το θέμα αυτό χρειάζεται περαιτέρω μελέτη, πριν οδηγηθούμε σε γενικευμένα συμπεράσματα.

Αξίζει να σημειωθεί, ότι τόσο οι ωθήκες όσο και οι όρχεις, εκκρίνουν μια πεπτιδική ορμόνη, την **ινχιμπίνη**, η οποία παράγεται από τα αναπτυσσόμενα ωκύτταρα στα θηλυκά και από τα κύτταρα Sertoli στα αρσενικά. Η ορμόνη αυτή, μέσω αρνητικής ανάδρασης, αποτελεί έναν επιπλέον ρυθμιστικό παράγοντα στην έκκριση της FSH από την πρόσθια περιοχή της υπόφυσης.

Ο Έμμηνος κύκλος

Ο ανθρώπινος έμμηνος κύκλος αποτελείται από δυο διακριτές φάσεις, οι οποίες συμβαίνουν μέσα στις ωθήκες, την ωοθυλακική και την ωχρινική φάση, και από τρεις χαρακτηριστικές φάσεις που συμβαίνουν μέσα στην μήτρα, την εμμυνορρυσιακή, την παραγωγική και την εκκριτική φάση (Εικόνα 7.15). Η έμμηνη ρύση (ή αλλιώς «περίοδος») σηματοδοτεί την **εμμυνορρυσιακή φάση**, κατά την οποία τμήμα του ενδομητρίου εκφυλίζεται και σχηματίζει το έμμηνο απέκκριμα. Παράλληλα, συμβαίνει στις ωθήκες η **ωοθυλακική φάση**, όπου μέχρι και την 3^η ημέρα του κύκλου παρατηρείται σταδιακή αύξηση στις συγκεντρώσεις των FSH και LH στο αίμα, οδηγώντας στην αύξηση ορισμένων ωοθυλακίων και στην παραγωγή οιστρογόνων. Όσο αυξάνουν τα επίπεδα των οιστρογόνων στο αίμα, παρατηρείται επούλωση και πάχυνση του ενδομητρίου καθώς και μεγέθυνση των αδένων που βρίσκονται στο ενδομήτριο (**παραγωγική φάση**). Μέχρι τη 10^η ημέρα, τα περισσότερα ωοθυλάκια που είχαν αρχίσει από την 3^η ημέρα να αναπτύσσονται, εκφυλίζονται (μετατρέπονται σε **ατρησικά ωοθυλάκια**), αφήνοντας μόνο ένα (και ορισμένες φορές δύο ή τρία) να συνεχίζει την ωρίμανση του, έως ότου σχηματιστεί μια διόγκωση στην επιφάνεια της ωθήκης. Αυτό το ωοθυλάκιο ονομάζεται ώριμο ή **γραφιανό ωοθυλάκιο**. Κατά το τέλος της παραγωγικής φάσης, το γραφιανό ωοθυλάκιο εκκρίνει περισσότερα οιστρογόνα καθώς και ινχιμπίνη. Καθώς αυξάνονται τα επίπεδα της ινχιμπίνης, τα επίπεδα της FSH μειώνονται.

Την 13^η ή 14^η ημέρα του κύκλου, τα υψηλά επίπεδα οιστρογόνων στο γραφιανό ωοθυλάκιο διεγείρουν την παραγωγή και έκκριση της GnRH από τον υποθάλαμο, η οποία με την σειρά της προκαλεί αύξηση των επιπέδων της LH (και σε μικρότερο βαθμό της FSH) από την πρόσθια υπόφυση. Η αύξηση της LH προκαλεί τη ρήξη του γραφιανού ωοθυλακίου (**ωορρηξία**), απελευθερώνοντας ένα ωκύτταρο από την ωθήκη. Το ώριμο ωκύτταρο παραμένει βιώσιμο για περίπου 12 ώρες, διάστημα μέσα στο οποίο μπορεί να γονιμοποιηθεί από το σπέρμα. Κατά τη διάρκεια της **ωχρινικής φάσης** της ωθήκης, τα υπολείμματα του διαρραγέντος ωοθυλακίου που απελευθέρωσε το ωκύτταρο κατά την ωορρηξία, σχηματίζει μία νέα δομή που ονομάζεται

ωχρό σωματίο (Εικόνες 7.10 και 7.15). Το σωματίο αυτό παίρνει την ονομασία του από την κιτρινωπή χροιά που εμφανίζει στις ωοθήκες των αγελάδων, όπου και περιγράφηκε για πρώτη φορά. Το ωχρό σωματίο κάτω από τη συνεχή διέγερση της LH, μετασχηματίζεται σε έναν μεταβατικό ενδοκρινή αδένα που εκκρίνει προγεστερόνη (και οιστρογόνα στα Πρωτεύοντα). Η προγεστερόνη, διεγείρει τη μήτρα έτσι ώστε να προχωρήσει στις τελικές αλλαγές που χρειάζονται για την κυοφορία (**εκκριτική φάση**). Η μήτρα είναι τώρα απολύτως έτοιμη να φιλοξενήσει και να θρέψει το έμβρυο. Στην περίπτωση που δεν επέλθει γονιμοποίηση, το ωχρό σωματίο εκφυλίζεται και οι ορμόνες του σταματούν να εκκρίνονται. Εφόσον η διατήρηση του τοιχώματος της μήτρας, δηλαδή του ενδομητρίου, εξαρτάται από την προγεστερόνη και τα οιστρογόνα, η πτώση των επιπέδων τους οδηγεί στον εκφυλισμό του ενδομητρίου, προκαλώντας έτσι στο έμμηνο απέκκριμα του επόμενου κύκλου.

Εικόνα 7.14

Φυλετικές ορμόνες. Βασική στεροειδής δομή τεσσάρων δακτύλιων. Η κύρια φυλετική ορμόνη των θηλυκών, η οιστραδιόλη (ένα οιστρογόνο) είναι ένα C₁₈ (δηλ. 18 άτομα άνθρακα) στεροειδές με ένα αρωματικό A δακτύλιο (πρώτος δακτύλιος από τα αριστερά). Η κύρια φυλετική ορμόνη των αρσενικών, η τεστοστερόνη (ένα ανδρογόνο) είναι ένα C₁₈ στεροειδές με καρβονυλική ομάδα (C=O) στον A δακτύλιο. Η θηλυκή φυλετική ορμόνη προγεστερόνη είναι ένα C₂₁ στεροειδές, που επίσης φέρει μια καρβονυλική ομάδα στον A δακτύλιο.

Εικόνα 7.15

Ο έμμηνο κύκλος στον άνθρωπο, όπου φαίνονται οι αλλαγές στα επίπεδα των ορμονών στο αίμα και στο ενδομήτριο κατά τη διάρκεια κύκλου 28 ημερών. Η FSH επάγει την ωρίμανση των ωοθηλακίων, τα οποία εκκρίνουν οιστρογόνα. Τα οιστρογόνα προετοιμάζουν το ενδομήτριο και προκαλούν αύξηση της LH, η οποία με τη σειρά της προκαλεί ωορρηξία και διεγείρει το ωχρό σωματίο να παράγει και να εκκρίνει προγεστερόνη και οιστρογόνα. Η παραγωγή αυτή θα συνεχιστεί μόνο εάν το ωάριο γονιμοποιηθεί. Χωρίς κύηση, τα επίπεδα της προγεστερόνης και των οιστρογόνων πέφτουν και ακολουθεί η εμμηνόρροια (περίοδος).

Τα αντισυλληπτικά που λαμβάνονται από το στόμα (το «χάπι»), αποτελούν συνδυασμό οιστρογόνων και προγεστερόνης και στοχεύουν στη μείωση των επιπέδων της FSH και LH στην υπόφυση. Αυτό αποτρέπει την πλήρη διάρρηξη των ωοθηλακίων και συνήθως και την ωορρηξία. Τα αντισυλληπτικά είναι πολύ αποτελεσματικά, με ποσοστό αποτυχίας μικρότερο από 1%, εφόσον η διαδικασία ακολουθείται συστηματικά. Η χορήγηση οιστρογόνων και προγεστερόνης μπορεί να γίνει και μέσω του δέρματος (έμπλαστρα Ortho Evra) ή ως κολπικός δακτύλιος NuvaRing). Η προγεστερόνη δρα στους αναπαραγωγικούς αγωγούς δημιουργώντας ένα αφιλόξενο περιβάλλον τόσο για το σπέρμα όσο και για το γονιμοποιημένο ωάριο. Αυτός ο μηχανισμός έχει χρησιμοποιηθεί σε αντισυλληπτικά μόνο με προγεστερόνη (“mini-pill,” Depo-Provera, Implanon), που μπορεί να μην εμποδίσουν την ανάπτυξη των ωοθηλακίων ή την ωορρηξία, καθώς και στο «χάπι της επόμενης ημέρας», ένα αντισυλληπτικό έκτακτης ανάγκης που χρησιμοποιείται μετά τη σεξουαλική επαφή και το οποίο είναι σε πολλές χώρες διαθέσιμο σε γυναίκες ηλικίας 18 ετών και άνω.

Η GnRH από τον υποθάλαμο και οι LH και FSH από τον πρόσθιο λοβό της υπόφυσης, ρυθμίζονται από τα στεροειδή των ωοθηκών (αλλά και την ινχμπίνη), μέσω **αρνητικής**

ανάδρασης. Αυτή η αρνητική ανάδραση συμβαίνει καθόλη τη διάρκεια του έμμηνου κύκλου, εκτός λίγων ημερών πριν από την ωορρηξία. Όπως προαναφέρθηκε, η ωορρηξία οφείλεται στα υψηλά επίπεδα των οιστρογόνων που προκαλούν αυξημένη παραγωγή και έκκριση των GnRH, LH (και FSH). Τέτοιου είδους **θετικές αναδράσεις** είναι σπάνιες στον οργανισμό, διότι διαταράσσουν την ομοιόσταση (οι μηχανισμοί ανάδρασης περιγράφονται στο Κεφάλαιο 34, **σελ...**). Όμως, στη συγκεκριμένη περίπτωση, υπάρχει ένα τελικό σημείο – η ωορρηξία – οπότε και τα επίπεδα των οιστρογόνων μειώνονται με την απελευθέρωση του ωοκυττάρου από το ωοθηλάκιο.

Εικόνα 7.16

Οι πολλαπλοί ρόλοι της προγεστερόνης και των οιστρογόνων σε φυσιολογική κίνηση στον άνθρωπο. Μετά την εμφύτευση του εμβρύου στην μήτρα, η τροφοβλάστη (η δομή στην οποία αναπτύσσεται το μελλοντικό έμβryo και ο πλακούντας) εκκρίνει μια ορμόνη, την ανθρώπινη χοριακή γοναδοτροπίνη (hCG), η οποία διατηρεί το ωχρό σωματίο μέχρις ότου ο πλακούντας, περίπου την έβδομη εβδομάδα κύησης, αρχίσει να παράγει προγεστερόνη και οιστρογόνα.

Ορμόνες Κύησης και Τοκετού Στον Άνθρωπο

Η γονιμοποίηση λαμβάνει χώρα στο πρώτο τρίτο του ωαγωγού (σάλπιγγας), στην αποκαλούμενη **λήκυθο**. Ο **ζυγώτης** μεταναστεύει από τη λήκυθο στη μήτρα, όπου δια μέσου μιτωτικών διαιρέσεων σχηματίζει τη βλαστοκύστη (βλ. Κεφάλαιο 8, **σελ...**). Η αναπτυσσόμενη βλαστοκύστη θα έρθει σε επαφή με την επιφάνεια της μήτρας, μετά από 6 περίπου ημέρες, και θα εμφυτευτεί στο ενδομήτριο. Αυτή η διαδικασία καλείται **εμφύτευση**. Η ανάπτυξη του εμβρύου συνεχίζεται σχηματίζοντας μια σφαιρική δομή, την **τροφοβλάστη**. Σ' αυτό το εμβρυϊκό στάδιο διακρίνονται τρεις κύριες στιβάδες ιστών, το άμνιο, το χόριο και το κυρίως έμβryo, δηλαδή η εσωτερική κυτταρική μάζα (βλ. Εικόνα 8.26, **σελ...**). Το **χόριο** εκκρίνει την **ανθρώπινη χοριακή γοναδοτροπίνη (hCG)**, η οποία ανιχνεύεται στο αίμα λίγο μετά την εμφύτευση. Η hCG διεγείρει το ωχρό σωματίο, έτσι ώστε να συνεχίσει την σύνθεση και απελευθέρωση των οιστρογόνων και της προγεστερόνης (Εικόνα 7.16).

Το σημείο σύνδεσης μεταξύ της τροφοβλάστης και της μήτρας σχηματίζει τον **πλακούντα** (η εξέλιξη και η ανάπτυξη του πλακούντα περιγράφεται στο Κεφάλαιο 8, **σελ...**). Ο πλακούντας χρησιμεύει τόσο στη μεταφορά συστατικών μεταξύ του μητρικού και του εμβρυϊκού κυκλοφορικού συστήματος, όσο και ως ενδοκρινής αδένας. Ο πλακούντας συνεχίζει να εκκρίνει hCG, αλλά και να παράγει οιστρογόνα (κυρίως οιστριόλη) και προγεστερόνη. Μετά τον τρίτο περίπου μήνα της κύησης, το ωχρό σωματίο εκφυλίζεται σε μερικά θηλαστικά, αλλά ήδη τότε ο πλακούντας αποτελεί την κύρια πηγή οιστρογόνων και προγεστερόνης (Εικόνα 7.17).

Η προετοιμασία των μαστικών αδένων για την έκκριση γάλακτος απαιτεί τη συμβολή δυο άλλων ορμονών, της **προλακτίνης (PRL)** και του ανθρώπινου πλακουντικού γαλακτογόνου (**hPL**) (ή **ανθρώπινη χοριακή σωματομαστοτροπίνη**). Η προλακτίνη παράγεται από το πρόσθιο λοβό της υπόφυσης, αλλά η παραγωγή της αναστέλλεται στις μη εγκύους. Κατά τη διάρκεια της κύησης, τα αυξημένα επίπεδα της προγεστερόνης και των οιστρογόνων καταστέλλουν το ανασταλτικό σήμα, με αποτέλεσμα την έκκριση PRL στο αίμα. Η PRL παράγεται και από τον πλακούντα κατά την κύηση. Η PRL, σε συνδυασμό με το hPL, προετοιμάζουν τους μαστικούς αδένες για την έκκριση του γάλακτος. Το hPL, σε συνδυασμό με την **ανθρώπινη πλακουντική αυξητική ορμόνη (hPGH)** και τη μητρική αυξητική ορμόνη, προκαλούν αύξηση των διαθέσιμων θρεπτικών συστατικών στη μητέρα, έτσι ώστε να

διατίθενται περισσότερες ουσίες στο αναπτυσσόμενο έμβρυο. Ο πλακούντας εκκρίνει επίσης β-ενδορφίνη και άλλα ενδογενή οπιοειδή (βλ. Κεφάλαιο 33, [σελ...](#)), ρυθμίζοντας την όρεξη και τη ψυχική διάθεση της μητέρας κατά τη διάρκεια της κύησης. Τα οπιοειδή συμβάλουν επίσης στη δημιουργία μια αίσθησης ευεξίας καθώς και στην ανακούφιση της μέλλουσας μητέρας από τη δυσφορία που σχετίζεται με τους τελευταίους μήνες της εγκυμοσύνης. Αργότερα, ο πλακούντας αρχίζει να παράγει ένα πεπτίδιο, τη **ρελαξίνη**. Η ορμόνη αυτή επιτρέπει τη διαστολή της λεκάνης αυξάνοντας την ευκαμψία της ηβικής σύμφυσης (βλ. Εικόνα 29.9), ενώ επίσης διαστέλλει τον τράχηλο, προετοιμάζοντας τον τοκετό.

Εικόνα 7.17

Επίπεδα ορμονών που εκκρίνονται από το ωχρό σωματίο και τον πλακούντα κατά τη διάρκεια της κύησης. Το πλάτος των βέλων δείχνει τα σχετικά επίπεδα των ορμονών που απελευθερώνονται. Η hCG (ανθρώπινη χοριακή γοναδοτροπίνη) παράγεται αποκλειστικά από τον πλακούντα. Η σύνθεση της προγεστερόνης και των οιστρογόνων μειωτοποιείται κατά τη διάρκεια της κύησης από το ωχρό σωματίο στον πλακούντα.

Η γέννηση ή **τοκετός**, έρχεται μετά από περίπου 9 μήνες και αρχίζει με μια σειρά από δυνατές, ρυθμικές συστολές των μυών της μήτρας, τις **ωδίνες τοκετού**. Δεν είναι ακόμη πλήρως γνωστό ποιο είναι το ακριβές σήμα που πυροδοτεί την έναρξη του τοκετού, αλλά η **πλακουντική κορτικοεκλυτίνη** (ή πλακουντική εκλυτική ορμόνη της κορτικοτροπίνης) (**CRH**) φαίνεται ότι σηματοδοτεί την έναρξη της διαδικασίας. Ακριβώς πριν από τη γέννα, μέσα στον πλακούντα και στη μήτρα, αυξάνει κατακόρυφα η έκκριση οιστρογόνων, με αποτέλεσμα τη διέγερση των συσπάσεων της μήτρας, ενώ παράλληλα τα επίπεδα της προγεστερόνης, η οποία παρεμποδίζει τις συσπάσεις, μειώνονται (Εικόνα 7.17). Το γεγονός αυτό απομακρύνει το «φραγμό της προγεστερόνης», η οποία διατηρεί τη μήτρα σε ηρεμία καθ' όλη τη διάρκεια της εγκυμοσύνης. Οι **προσταγλανδίνες**, μια μεγάλη ομάδα ορμονών (παράγωγα μακρών αλυσίδων λιπαρών οξέων), αυξάνονται επίσης κατά την περίοδο αυτή, καθιστώντας τη μήτρα περισσότερο «ευερέθιστη» (βλ. Κεφάλαιο 34, [σελ...](#) για περισσότερες πληροφορίες για τις προσταγλανδίνες). Τέλος, η διάταση του τραχήλου της μήτρας ενεργοποιεί νευρικά ανακλαστικά τα οποία διεγείρουν την έκκριση της **ωκυτοκίνης** από τον οπίσθιο λοβό της υπόφυσης. Η ωκυτοκίνη διεγείρει τις συσπάσεις των λείων μυών της μήτρας προκαλώντας δυνατότερες και συχνότερες ωδίνες. Η έκκριση της ωκυτοκίνης αποτελεί ένα ακόμη παράδειγμα **θετικής ανάδρασης**. Στη περίπτωση αυτή η ανάδραση σταματά με τη γέννηση του νεογνού.

Η γέννηση ολοκληρώνεται σε τρία στάδια. Στο πρώτο στάδιο, ο τράχηλος μεγεθύνεται λόγω της πίεσης που ασκεί το νεογνό μέσα στο αμνιακό σάκο, ο οποίος και μπορεί να σπάσει τη χρονική αυτή στιγμή (**διαστολή**, Εικόνα 7.18B). Στο δεύτερο στάδιο, το νεογνό ωθείται έξω από τη μήτρα μέσω του κόλπου (**εξώθηση**, Εικόνα 7.18Γ). Στο τρίτο στάδιο, ο πλακούντας αποβάλλεται από το σώμα της μητέρας στα πρώτα 10 λεπτά μετά τη γέννηση (**αποβολή πλακούντα**, Εικόνα 7.18Δ).

Οι αυτόματες αποβολές κατά τη διάρκεια της κύησης είναι πολύ συχνές και αποτελούν ένα μηχανισμό απόρριψης προγεννητικών ανωμαλιών, όπως χρωμοσωμικές βλάβες και άλλα γενετικά σφάλματα. Η έκθεση σε φαρμακολογικές ουσίες ή τοξίνες, ανοσολογικές διαταραχές και η ακατάλληλη ορμονική προετοιμασία της μήτρας, αποτελούν επίσης αιτίες αυτόματων αποβολών. Με τις σύγχρονες ορμονικές εξετάσεις έχει βρεθεί ότι το 30% περίπου των ζυγωτών αποβάλλονται αυτόματα, πριν ή αμέσως μετά την εμφύτευση. Οι αποβολές αυτές δεν γίνονται αντιληπτές από την μητέρα ή εκλαμβάνονται ως

καθυστερημένη εμμηνόρροια. Ένα άλλο 20% των κήσεων καταλήγουν σε αποβολή σε πιο προχωρημένο στάδιο της κύησης (αυτές γίνονται αντιληπτές από την μητέρα). Επομένως παρατηρούνται αυτόματες αποβολές σε ποσοστό της τάξης του 50%

Μετά τον τοκετό, η έκκριση γάλακτος διεγείρεται όταν το νεογνό αρχίζει να θηλάζει τις θηλές της μητέρας του. Αυτό οδηγεί σε μια αντανάκλαστική απελευθέρωση ωκυτοκίνης από την οπίσθια υπόφυση. Όταν η ωκυτική φτάσει στους μαστικούς αδένες, προκαλεί συσπάσεις των λειών μυών που επενδύουν τους αγωγούς και τις κοιλότητες των μαστικών αδένων, οδηγώντας σε έκχυση γάλακτος. Ο θηλασμός διεγείρει, επίσης, την έκκριση προλακτίνης από την πρόσθια υπόφυση, η οποία συντηρεί την παραγωγή γάλακτος από τους μαστικούς αδένες.

Πολλαπλές κήσεις

Πολλά θηλαστικά γεννούν περισσότερους από ένα απογόνους σε μια δεδομένη κύηση (**πολύτοκα**), καθένας από τους οποίους έχει προέλθει από ξεχωριστά ωάρια. Υπάρχουν, όμως και ορισμένα θηλαστικά που γεννούν ένα μόνο απόγονο κάθε φορά (**μονότοκα**), αν και περιστασιακά μπορούν να γεννήσουν περισσότερους. Ο αρμαδίλλος (*Dasyurus*), αποτελεί μια μοναδική περίπτωση θηλαστικού που γεννά τέσσερα νεογνά σε κάθε κύηση, τα οποία είναι όλα του ίδιου φύλου (είτε αρσενικά ή θηλυκά) και έχουν προέλθει από τον ίδιο ζυγώτη.

Στους ανθρώπους, τα δίδυμα μπορεί να προέρχονται από τον ίδιο ζυγώτη (**μονοζυγωτικά** ή **μονοωικά** δίδυμα, Εικόνα 7.19A) ή από δυο διαφορετικούς ζυγώτες (**διζυγωτικά** ή **διωικά** δίδυμα, Εικόνα 7.19B). Τα διζυγωτικά δίδυμα δεν εμφανίζουν μεταξύ τους ομοιότητες μεγαλύτερες από εκείνες που έχουν αδέρφια της ίδιας οικογένειας που έχουν γεννηθεί από ανεξάρτητες κήσεις. Τα μονοζυγωτικά, όμως, δίδυμα εμφανίζουν εκπληκτικές ομοιότητες και είναι πάντοτε του ίδιου φύλου. Τα τρίδυμα, τετράδυμα και πεντάδυμα μπορεί να περιλαμβάνουν ένα ζεύγος μονοζυγωτικών διδύμων, ενώ τα υπόλοιπα νεογνά προέρχονται από διαφορετικούς ζυγώτες. Το 33% περίπου των μονοζυγωτικών διδύμων έχουν ξεχωριστούς πλακούντες, υποδηλώνοντας ότι τα βλαστομερίδια διαχωρίστηκαν πιθανότητα στο πρώιμο στάδιο των δυο κυττάρων (Εικόνα 7.19 πάνω). Το υπόλοιπο ποσοστό μονοζυγωτικών διδύμων έχουν κοινό πλακούντα, υποδηλώνοντας ότι ο διαχωρισμός έγινε μετά το σχηματισμό της εσωτερικής μάζας κυττάρων (βλ. Εικόνα 8.26 **σελ. 8**). Εάν ο διαχωρισμός γίνει μετά το σχηματισμό του πλακούντα, αλλά πριν το σχηματισμό του αμνιακού σάκου, τότε τα δίδυμα περιβάλλονται από ξεχωριστούς αμνιακούς σάκους (Εικόνα 7.19 μέση), κάτι το οποίο εμφανίζεται στο μεγαλύτερο μέρος των μονοζυγωτικών διδύμων. Τέλος, ένα πολύ μικρό ποσοστό μονοζυγωτικών διδύμων μοιράζονται κοινό πλακούντα και τον ίδιο αμνιακό σάκο (Εικόνα 7.19 κάτω), δηλώνοντας ότι ο διαχωρισμός έγινε μετά την 9^η ημέρα της κύησης και ενώ είχε σχηματιστεί ο αμνιακός σάκος. Στην περίπτωση αυτή, υπάρχει σοβαρός κίνδυνος τα μονοζυγωτικά δίδυμα να συγκολληθούν σε ορισμένα σημεία (σιαμαία δίδυμα) Τα διζυγωτικά δίδυμα από εμβρυολογικής απόψεως έχουν ανεξάρτητους πλακούντες και αμνιακούς σάκους (Εικόνα 7.19B).

Η συχνότητα των διδύμων σε σχέση με τις απλές κήσεις είναι περίπου 1 προς 86, των τριδύμων 1 προς 86² και των τετραδύμων 1 προς 86³. Η συχνότητα εμφάνισης μονοζυγωτικών διδύμων σε σχέση με το σύνολο των κήσεων είναι παρόμοια σε όλες τις χώρες του κόσμου (1 προς 250 – 300). Χαρακτηριστική εξαίρεση αποτελεί ένα χωριό στην Ινδία, το Mohammad Pur Umri, στο οποίο τα μονοζυγωτικά δίδυμα αντιστοιχούν σε 1 στις 10 γεννήσεις. Η συχνότητα

εμφάνισης διζυγωτικών διδύμων ποικίλει ανάλογα με τη χώρα και τη φυλή. Στις ΗΠΑ τα $\frac{3}{4}$ των διδύμων κυήσεων είναι διζυγωτικές, ενώ στην Ιαπωνία μόνο το $\frac{1}{4}$ περίπου. Η τάση για τη γέννηση διζυγωτικών διδύμων (όχι όμως και μονοζυγωτικών) μπορεί να είναι κληρονομήσιμη από γενιά σε γενιά. Επίσης, η συχνότητα για τη γέννηση διζυγωτικών διδύμων (όχι όμως και μονοζυγωτικών) αυξάνει όσο αυξάνει και η ηλικία της μητέρας.

Εικόνα 7.18

Γέννηση ή τοκετός στον άνθρωπο.

Εικόνα 7.19

Σχηματισμός διδύμων στον άνθρωπο. **A**, Μονοζυγωτικά δίδυμα (όμοια). **B**, Διζυγωτικά (ανόμοια) δίδυμα. Βλέπε κείμενο για επεξηγήσεις.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η αναπαραγωγή είναι η δημιουργία μιας νέας ζωής που προσφέρει στην εξέλιξη τη δυνατότητα να δράσει. Η αγενής αναπαραγωγή είναι μια άμεση και γρήγορη διαδικασία, μέσω της οποίας ένας μόνο οργανισμός παράγει γενετικά πανομοιότυπα αντίγραφα του εαυτού του. Οι βασικές μορφές της αγενούς αναπαραγωγής περιλαμβάνουν τη διαίρεση, την εκβλάστηση, τη σπορίωση και την κατάτμηση. Η εγγενής αναπαραγωγή περιλαμβάνει την παραγωγή γαμετών (ή φυλετικών κυττάρων), συνήθως από δυο γονείς (αμφιγονική αναπαραγωγή), οι οποίοι συντήκονται με τη γονιμοποίηση, για τη δημιουργία ενός ζυγώτη που αναπτύσσεται στο νέο άτομο. Οι γαμέτες σχηματίζονται με μείωση και φέρουν απλοειδή αριθμό χρωμοσωμάτων. Η διπλοειδής κατάσταση αποκαθίσταται με τη γονιμοποίηση. Η εγγενής αναπαραγωγή ανασυνδυάζει τα γονικά χαρακτηριστικά και με αυτό τον τρόπο ενισχύει την γενετική ποικιλότητα. Ο γενετικός ανασυνδυασμός διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στη διαδικασία της εξέλιξης. Δυο εναλλακτικές μορφές της εγγενούς αναπαραγωγής αποτελούν ο ερμαφροδιτιτισμός, η παρουσία δηλαδή αρσενικών και θηλυκών φυλετικών οργάνων στο ίδιο άτομο, και η παρθενογένεση, η ανάπτυξη δηλαδή του νέου ατόμου από ένα αγονιμοποίητο ωάριο.

Η εγγενής αναπαραγωγή είναι χρονοβόρα και ενεργοβόρα, απαιτεί πολύπλοκες συμπεριφορές για την επίτευξη της σύζευξης και καταλήγει στην απώλεια του 50% του γενετικού υλικού του κάθε γονέα προς τον απόγονο. Η κλασική αντίληψη για την αναγκαιότητα ύπαρξης των φύλων είναι ότι διατηρεί την ποικιλομορφία των απογόνων μέσα σε ένα πληθυσμό, αποτελώντας με αυτό τον τρόπο συγκριτικό πλεονέκτημα για την επιβίωση του σε ένα μεταβαλλόμενο εξωτερικό περιβάλλον.

Στα Σπονδυλόζωα, τα αρχέγονα γεννητικά κύτταρα σχηματίζονται από το ενδόδερμα του λεκιθικού σάκου και στη συνέχεια μεταναστεύουν στις γονάδες. Στα θηλαστικά, οι γονάδες του αρσενικού ατόμου, κάτω από την επίδραση αρρενοποιητικών σημάτων που κωδικοποιούνται από το χρωμόσωμα Y, θα διαφοροποιηθούν σε όρχεις και το αναπαραγωγικό σύστημα θα αρρενοποιηθεί κάτω από την επίδραση των αρσενικών φυλετικών στεροειδών ορμονών που κυκλοφορούν στο αίμα. Οι αναπαραγωγικές δομές των θηλυκών ατόμων (ωοθήκες, ωαγωγοί - σάλπιγγες, μήτρα και κόλπος) αναπτύσσονται απουσία σημάτων από το χρωμόσωμα Y, και παρουσία «ωοθητικών» γονιδίων που εδράζονται στα δυο χρωμοσώματα X, σε δοσο-εξαρτώμενη βάση.

Τα γεννητικά κύτταρα ωριμάζουν στις γονάδες μέσω μιας διαδικασίας που καλείται γαμετογένεση (σπερματογένεση στα αρσενικά και ωογένεση στα θηλυκά) και η οποία περιλαμβάνει τόσο μιτωτικές όσο και μειωτικές διαιρέσεις. Στη σπερματογένεση, κάθε πρωτογενές σπερματοκύτταρο δίνει, μέσω μείωσης και αύξησης, τέσσερα κινητικά σπερματοζώαρια, καθένα από τα οποία φέρει απλοειδή αριθμό χρωμοσωμάτων. Στην ωογένεση, κάθε πρωτογενές ωοκύτταρο παράγει ένα μόνο ώριμο, μη-κινητικό, απλοειδές ωάριο. Το υπόλοιπο πυρηνικό υλικό που πλεονάζει απομακρύνεται με την μορφή πολικών σωματίων. Κατά τη διάρκεια της ωογένεσης το ωάριο συσσωρεύει στο κυτταρόπλασμα του μεγάλες ποσότητες θρεπτικών με τη μορφή της λεκίθου.

Τα αναπαραγωγικά συστήματα των εγγενώς αναπαραγόμενων οργανισμών εμφανίζουν αξιοσημείωτη πολυπλοκότητα, που ποικίλλει από την απουσία μόνιμων αναπαραγωγικών δομών, όπως στην περίπτωση των ασπονδύλων Πολυχαίτων, μέχρι την παρουσία πολύπλοκων συστημάτων, όπως αυτών των Σπονδυλοζώων αλλά και αρκετών ασπονδύλων, που περιλαμβάνουν μόνιμες γονάδες αλλά και βοηθητικές δομές για τη μεταφορά, συσκευασία, αποθήκευση και διατροφή των γαμετών και των εμβρύων.

Το αρσενικό αναπαραγωγικό σύστημα στον άνθρωπο περιλαμβάνει τους όρχεις, οι οποίοι αποτελούνται από τα σπερματικά σωληνάκια μέσα στα οποία αναπτύσσονται εκατομμύρια σπερματοζώαρια, ένα σύστημα αγωγών (σπερματοφόρα σωληνάκια και σπερματοαγωγός) που καταλήγουν στην ουρήθρα, αδένες (σπερματοδόχες κύστες, προστάτης, βολβουρηθρικοί αδένες) και το πέος. Το αναπαραγωγικό σύστημα των γυναικών περιλαμβάνει τις ωοθήκες, οι οποίες φέρουν μέσα στα ωοθηλάκια χιλιάδες ωάρια, τις σάλπιγγες, τη μήτρα και τον κόλπο.

Η εποχιακή ή κυκλική φύση της αναπαραγωγής στα Σπονδυλόζωα απαιτεί την εξέλιξη ορμονικών μηχανισμών ακριβείας, οι οποίοι ρυθμίζουν την παραγωγή των γεννητικών κυττάρων, σηματοδοτούν την προετοιμασία για σύζευξη, καθώς και την προετοιμασία των αγωγών και των αδένων για επιτυχή γονιμοποίηση των ωαρίων. Νευροεκκριτικά κέντρα στον υποθάλαμο εκκρίνουν την εκλυτική ορμόνη των γοναδοτροπινών (GnRH), η οποία διεγείρει συγκεκριμένα ενδοκρινή κύτταρα του πρόσθιου λοβού της υπόφυσης για την απελευθέρωση της ωοθυλακιοτρόπου ορμόνης (FSH) και της ωχρινοποιητικής ορμόνης (LH), οι οποίες με τη σειρά τους διεγείρουν τις γονάδες. Τα οιστρογόνα και η προγεστερόνη στα θηλυκά και η τεστοστερόνη και η διυδροτεστοστερόνη (DHT) στα αρσενικά ελέγχουν την ανάπτυξη των βοηθητικών φυλετικών δομών και των δευτερογενών χαρακτηριστικών του φύλου μέσω ενός αναδραστικού μηχανισμού στην έκκριση των GnRH, FSH και LH από τον υποθάλαμο.

Κατά τον ανθρώπινο έμμηνο κύκλο, τα οιστρογόνα επάγουν τον αρχικό πολλαπλασιασμό του ενδομητρίου. Στη μέση του κύκλου, η αύξηση των συγκεντρώσεων της GnRH και της LH, η οποία προκαλείται από την αύξηση των επιπέδων των οιστρογόνων στο(α) αναπτυσσόμενο(α) ωοκύτταρο(α), επάγει την ωορρηξία και διεγείρει το ωχρό σωματίο να εκκρίνει προγεστερόνη (και οιστρογόνα στον άνθρωπο), έτσι ώστε να προετοιμαστεί η μήτρα για την εμφύτευση του εμβρύου. Αν πραγματοποιηθεί η γονιμοποίηση, η κύηση διατηρείται από ορμόνες που παράγονται από τον πλακούντα και από τη μητέρα. Η ανθρώπινη χοριακή γοναδοτροπίνη (hCG) διατηρεί την έκκριση της προγεστερόνης και των οιστρογόνων από το ωχρό σωματίο, ενώ ο πλακούντας αναπτύσσεται και εκκρίνει σταδιακά οιστρογόνα, προγεστερόνη, hCG, ανθρώπινο πλακουντικό γαλακτογόνο (hPL), ανθρώπινη πλακουντική αυξητική ορμόνη (hPGH), προλακτίνη (PRL), ενδογενή οπιοειδή, πλακουντική εκλυτική ορμόνη της κορτικοτροπίνης (CRH) και ριλαξίνη. Τα οιστρογόνα, η προγεστερόνη, η προλακτίνη, η hPL, καθώς και η μητρικής προέλευσης προλακτίνη, επάγουν την ανάπτυξη των μαστικών αδένων και τους

προετοιμάζουν για την παραγωγή του γάλακτος. Η hPL, η hPGH, και η μητρικής προέλευσης αυξητική ορμόνη αυξάνουν επίσης τη διαθεσιμότητα θρεπτικών ουσιών στο αναπτυσσόμενο έμβryo.

Η γέννηση ή τοκετός (τουλάχιστο στα περισσότερα θηλαστικά) φαίνεται να επάγεται από την απελευθέρωση της πλακουντικής CRH. Επίσης, παρατηρείται μείωση της προγεστερόνης και αύξηση των επιπέδων των οιστρογόνων, έτσι ώστε οι μύες της μήτρας να αρχίσουν τις συσπάσεις. Η ωκυτοκίνη, η οποία εκκρίνεται από την οπίσθια περιοχή της υπόφυσης, και οι προσταγλανδίνες που παράγονται στη μήτρα συντελούν στη συνέχιση αυτής της διαδικασίας μέχρι ότου απελευθερωθεί το έμβryo (μαζί με τον πλακούντα). Η ρελαξίνη που παράγεται από τον πλακούντα διευκολύνει τον τοκετό, καθώς αυξάνει την ευκαμψία της ηβικής σύμφυσης και τη διαστολή του τραχήλου.

Οι πολλαπλές κηύσεις στα θηλαστικά μπορεί να οφείλονται είτε στη διαίρεση ενός ζυγώτη, με αποτέλεσμα την παραγωγή όμοιων μεταξύ τους μονοζυγωτικών διδύμων ή στο διαχωρισμό διαφορετικών ζυγωτών, οπότε παράγονται ανόμοια ή διζυγωτικά δίδυμα. Τα μονοζυγωτικά δίδυμα στον άνθρωπο, μπορούν να φέρουν ξεχωριστούς πλακούντες ή (όπως και στις περισσότερες περιπτώσεις) να μοιράζονται τον ίδιο πλακούντα, αλλά να έχουν διαφορετικούς αμνιακούς σάκους.

ΕΡΩΤΗΣΕΙΣ ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗΣ

1. Δώστε τον ορισμό της αγενούς αναπαραγωγής και περιγράψτε τέσσερις τύπους αγενούς αναπαραγωγής στα ασπόνδυλα.
2. Δώστε τον ορισμό της εγγενούς αναπαραγωγής και εξηγήστε γιατί η μείωση αποτελεί το μεγαλύτερο της πλεονέκτημα.
3. Εξηγήστε γιατί οι γενετικές μεταλλάξεις στους αγενώς αναπαραγόμενους οργανισμούς οδηγούν σε ταχύτερες εξελικτικές αλλαγές σε σχέση με μεταλλάξεις που συμβαίνουν σε εγγενώς αναπαραγόμενους οργανισμούς. Γιατί οι επιβλαβείς μεταλλάξεις μπορεί να είναι περισσότερο καταστροφικές για τους αγενώς αναπαραγόμενους οργανισμούς παρά στους εγγενώς;
4. Δώστε τους ορισμούς δύο εναλλακτικών μορφών εγγενούς αναπαραγωγής, - ερμαφροδιτισμό και παρθενογένεση - και παραθέστε από ένα συγκεκριμένο παράδειγμα για την κάθε μια περίπτωση στο ζωικό βασίλειο. Ποια είναι η διαφορά μεταξύ αμειωτικής και μειωτικής παρθενογένεσης;
5. Δώστε τον ορισμό των όρων δίοικος και μόνοικος οργανισμός. Μπορεί ένας από αυτούς τους όρους να χαρακτηρίσει έναν ερμαφρόδιτο οργανισμό;
6. Ένα παράδοξο χαρακτηριστικό της εγγενούς αναπαραγωγής είναι ότι, παρά το γεγονός ότι αυτή είναι ευρέως διαδεδομένη στη φύση, παραμένει αδιευκρίνιστος ο λόγος ύπαρξής της. Αναφέρετε ορισμένα μειονεκτήματα της ύπαρξης των φύλων. Ποιες είναι οι συνέπειες της ύπαρξης φύλων, που κάνουν την εγγενή αναπαραγωγή τόσο σημαντική;
7. Τι είναι η βλαστοκυτταρική σειρά; Πως μεταφέρονται τα γεννητικά κύτταρα από τη μια γενιά στην άλλη;
8. Εξηγήστε πως ένα σπερματογόνο, που περιέχει διπλοειδή αριθμό χρωμοσωμάτων, σχηματίζει τέσσερα απλοειδή λειτουργικά σπερματοζώαρια με

- απλοειδή αριθμό χρωμοσωμάτων. Ποιες είναι οι σημαντικές διαφορές της ωογένεσης από τη σπερματογένεση;
9. Δώστε τον ορισμό και της διαφορές μεταξύ των όρων: ωοτόκος, ωοζωοτόκος και ζωοτόκος οργανισμός.
 10. Που εδράζονται και ποια η λειτουργικότητα των ακόλουθων αναπαραγωγικών δομών: σπερματικό σωληνάριο, σπερματογωγός, ουρήθρα, σπερματοδόχες κύστεις, προστάτης, βολβουρηθρικοί αδένες, ώριμο ωοθηλάκιο, ωαγωγοί, μήτρα, κόλπος, ενδομήτριο.
 11. Σε τι διαφέρουν οι δυο τύποι αναπαραγωγικών κύκλων - έμμηνος και οιστρικός - των θηλαστικών;
 12. Ποιες είναι οι αρσενικές φυλετικές ορμόνες και ποια η λειτουργία τους;
 13. Περιγράψτε τις αλληλεπιδράσεις των θηλυκών ορμονών GnRH, FSH, LH και των οιστρογόνων κατά τη διάρκεια του έμμηνου κύκλου που οδηγούν στην ωορρηξία και στο σχηματισμό του ωχρού σωματίου.
 14. Εξηγήστε τη λειτουργία του ωχρού σωματίου κατά τον έμμηνο κύκλο. Περιγράψτε τις ενδοκρινολογικές διαδικασίες που ακολουθούν τη γονιμοποίηση για την υποστήριξη της κύησης.
 15. Περιγράψτε τη σημασία των ορμονών κατά τη διάρκεια της κύησης. Ποιες ορμόνες προετοιμάζουν τους μαστικούς αδένες για το θηλασμό και ποιες ορμόνες συμμετέχουν στη διατήρηση της παραγωγής γάλακτος;
 16. Εάν μονοζυγωτικά δίδυμα αναπτυχθούν από διαφορετικούς πλακούντες, τότε έχει γίνει ο διαχωρισμός τους; Εάν μονοζυγωτικά δίδυμα διαθέτουν κοινό πλακούντα, αλλά αναπτύσσονται σε διαφορετικό άμνιο, τότε έγινε ο διαχωρισμός τους;

Προς περαιτέρω μελέτη Τα ψάρια και τα αμφίβια φαίνεται να έχουν λιγότερο πολύπλοκα αναπαραγωγικά συστήματα από τα αντίστοιχα των ερπετών, πτηνών και θηλαστικών. Γιατί νομίζεται ότι συμβαίνει αυτό;

ΕΠΙΛΕΓΜΕΝΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Arukwe, A., and A. Goksoyr. 2003. Eggshell and egg yolk proteins in fish: hepatic proteins for the next generation: oogenetic, population, and evolutionary implications of endocrine disruption. *Comp. Hepatology* **2**: 4–25. *Η επισκόπηση αυτή αφορά στη σύνθεση των πρωτεϊνών της λεκίθου στα αυγά των τελεόστεων ιχθύων και στη δυνατότητα των ξένο-οιστρογόνων να μιμούνται τη διαδικασία αυτή.*
- Crow, J. F. 1994. Advantages of sexual reproduction. *Developmental Genetics* **15**: 205–213. *Μια εξαιρετική μελέτη των πλεονεκτημάτων και μειονεκτημάτων της εγγενούς αναπαραγωγής, καθώς και μια εκτενής κριτική στις διάφορες υποθέσεις που αναφέρονται σε αυτό το θέμα. Πολύ καλογραμμένο άρθρο.*
- Cyranoski, D. 2009. Two by two. *Nature* **458**: 826–829. *Μελέτη για τον μοναδικό ποσοστό διδύμων κήσεων σε ένα μικρό χωριό της Ινδίας.*
- Ferguson-Smith, M. 2007. The evolution of sex chromosomes and sex determination in vertebrates and the key role of *DMRT1*. *Sex Development* **1**: 2–11. *Ανασκόπηση των μηχανισμών που εμπλέκονται στον καθορισμό του φύλου των Σπονδυλοζώων από εξελικτική σκοπιά.*
- Johnson, J., J. Cannling, T. Kaneko, J. P. Pru, and J. L. Tilly. 2004. Germline stem cells and follicular renewal in the postnatal mammalian ovary. *Nature* **428**: 145–150.

- Συγκλονιστικά δεδομένα ότι τα θηλυκά θηλαστικά διαθέτουν ανανεώσιμη βλαστοκυτταρική σειρά, απορρίπτοντας μια παλιά υπόθεση της αναπαραγωγικής βιολογίας.*
- Johnson, M. H., and B. J. Everitt. 2000. Essential reproduction, ed. 5. Oxford, U.K., Blackwell Sciences Ltd. *Εξαιρετική ανάλυση της αναπαραγωγικής φυσιολογίας με έμφαση στον άνθρωπο.*
- Jones, R. E. 2006. Human reproductive biology, ed. 3. San Diego, Academic Press. *Εκτενής μελέτη της αναπαραγωγικής φυσιολογίας του ανθρώπου.*
- Kiessling, A. A. 2005. Eggs alone. Human parthenotes: an ethical source of stem cells for therapies? *Nature* **434**: 145. *Συνοπτική παράθεση των πλεονεκτημάτων και μειονεκτημάτων της χρήσης στελεχικών κυττάρων από ωοθήκες ενήλικων γυναικών για θεραπευτικούς σκοπούς*
- Kinsley, C. H., and K. G. Lambert. 2006. The maternal brain. *Sci. Am.* **294**: 72–79. *Μια εξαιρετική επισκόπηση του πως οι ορμόνες που εκκρίνονται κατά τη διάρκεια της κύησης και της γαλουχίας των θηλαστικών, ασκούν μακρόχρονη δράση στον εγκέφαλο και επάγουν συμπεριφορές και δεξιότητες που σχετίζονται με καλύτερη γονική φροντίδα.*
- Kriegsfeld, L. J., D. F. Mei, G. E. Bentley, Y. Ubuka, A. O. Mason, K. Inoue, K. Ukena, K. Tsutsui, and R. Silver. 2006. Identification and characterization of a gonadotropin-inhibitory system in the brains of mammals. *Proceedings of the National Academy of Science* **103**: 2410–2415. *Μια πρωτότυπη ερευνητική εργασία η οποία παραθέτει ισχυρά δεδομένα για την παρουσία μιας ορμόνης που αναστέλλοντας την έκκριση γοναδοτροπίνης, καταστέλλει τον αναπαραγωγικό άξονα.*
- Lee, D. M., R. R. Yeoman, D. E. Battaglia, R. L. Stouffer, M. B. Zelinski-Wooten, J. W. Fanton, and D. P. Wolf. 2004. Live birth after ovarian tissue transplant. *Nature* **428**: 137–138. *Πρόσφατες μελέτες επιτυχούς μεταμόσχευσης ωοθηκικού ιστού σε πιθήκους δίνει ελπίδα για το μέλλον σε πρώιμα στείρες καρκινοπαθείς ασθενείς.*
- Lombardi, J. 1998. Comparative vertebrate reproduction. Boston, Kluwer Academic Publishers. *Συγκριτική μελέτη της αναπαραγωγικής φυσιολογίας των Σπονδυλοζώων.*
- Niikura, Y., T. Niikura, and J. L. Tilly. 2009. Aged mouse ovaries possess rare premeiotic germ cells that can generate oocytes following transplantation into a young host environment. *Aging* **1** (12) : 971–978. *Άρθρο που παραθέτει ισχυρά δεδομένα για την παρουσία στελεχικών βλαστικών κυττάρων σε ενήλικα θηλυκά ποντίκια..*
- Piñón, R. 2002. Biology of human reproduction. Sausalito, University Science Books. *Σύγχρονη ανάλυση στην αναπαραγωγική φυσιολογία του ανθρώπου.*
- Ridley, M. 2001. The advantage of sex. www.pbs.org/wgbh/evolution/sex/advantage/ *Δοκίμιο βασισμένο σε δημοσίευση του περιοδικού New Scientist (4 Dec, 1993), όπου εξετάζονται περιληπτικά οι διαφορετικές υποθέσεις σχετικά με την εξέλιξη των φύλων.*
- Sekido, R., and R. Lovell-Badge. 2008. Sex determination and SRY: down to a wink and a nudge? *Trends in Genetics* **25**: 19–29. *Μια εξαιρετική επισκόπηση για τον καθορισμό του φύλου και την εξέλιξή του.*
- Tilly, J. L., Y. Niikura, and B. R. Rueda. 2009. The current status of evidence for and against postnatal oogenesis in mammals: a case of ovarian optimism versus pessimism? *Biol. Reprod.* **80**: 2–12. *Μια εξαιρετική σύντομη επισκόπηση που παραθέτει πειραματικά δεδομένα τα οποία υποστηρίζουν την πιθανότητα ωογένεσης (και κατά συνέπεια συμπλήρωσης της δεξαμενής ωοκυττάρων που φέρει το θηλυκό όταν γεννηθεί) σε ενήλικα θηλυκά άτομα θηλαστικών.*

Για περισσότερες πληροφορίες, ερωτήσεις και βιβλιογραφία, επισκεφθείτε τον ιστότοπο www.mhhe.com/hickmanipz16