

ΚΕΦΑΛΑΙΟ Ι

ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΤΟΥ ΓΕΝΝΗΤΙΚΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ ΠΡΙΝ ΤΗΝ ΕΓΚΥΜΟΣΥΝΗ

A. ΕΝΗΒΩΣΗ (Puberty/Pubertät)

Η ενήβωση είναι η ηλικία κατά την οποία αρχίζει η λειτουργία του αναπαραγωγικού συστήματος. Στο θηλυκό ζώο χαρακτηρίζεται από την περιοδική εμφάνιση των συμπτωμάτων του οίστρου, την ωοθυλακιορρηξία και την ικανότητα αναπαραγωγής, ενώ στο αρσενικό ζώο, εκτός από την εμφάνιση των δευτερογενών χαρακτηριστικών του φύλου, χαρακτηρίζεται από την ικανότητα επίβασης στο θηλυκό και την παραγωγή σπέρματος.

Η ενήβωση στα κατοικίδια ζώα, ιδιαίτερα σ' εκείνα που εκτρέφονται κάτω από ευνοϊκές συνθήκες, εμφανίζεται πολύ νωρίτερα από την πλήρη ανάπτυξη του οργανισμού, κατά την οποία και μόνο αποκτά το ζώο τη φυσική αναπαραγωγική του ωριμότητα. Το ότι η εμφάνιση της αναπαραγωγικής ικανότητας δε συμπίπτει με την αναπαραγωγική ωριμότητα φαίνεται καθαρά στην περίπτωση των νεαρών μοσχιδών, που, όταν γονιμοποιούνται κατά το πρώτο έτος της ηλικίας τους, παρουσιάζουν υψηλό ποσοστό δυστοκίας.

Το ζώο φθάνει στην ενήβωση αφού προηγουμένως στις ωοθήκες του αναπτυχθεί ένας αριθμός ωοθυλακίων σε βαθμό τέτοιο, ώστε να είναι δυνατή και η παραπέρα εξέλιξή τους υπό την επίδραση των γοναδοτροπινών που εκκρίνονται από την πρόσθια υπόφυση. Εξάλλου, η χορήγηση των ορμονών αυτών σε πρόσηβα ζώα είναι δυνατό να προκαλέσει την πρόωγη εμφάνιση της ενήβωσης και της αναπαραγωγικής ωριμότητας.

Ο χρόνος εμφάνισης της ενήβωσης είναι δυνατό να επηρεαστεί από:

1. Γενετικούς και φυλετικούς παράγοντες

Ζώα που γεννιούνται ύστερα από συγγενή αναπαραγωγή παρουσιάζουν καθυστέρηση της ενήβωσης, ενώ ζώα που γεννιούνται ύστερα από διασταύρωση ζώων διαφορετικών φυλών παρουσιάζουν επιτάχυνση του ρυθμού της ενήβωσης.

Τα ζώα μεγαλόσωμων φυλών βοοειδών και ιπποειδών ενηβώνονται

αργότερα απ' ό,τι τα ζώα μικρόσωμων φυλών.

2. Το περιβάλλον

Η ενήβωση εμφανίζεται ενωρίτερα, όταν τα ζώα διατρέφονται με πλήρες και άφθονο σιτηρέσιο. Αντίθετα, η εμφάνιση της ενήβωσης καθυστερεί, όταν ο οργανισμός του ζώου επηρεάζεται από διάφορους δυσμενείς παράγοντες, όπως οι τροφопενιες, οι νοσηρές καταστάσεις, οι στρεσογόνες καταστάσεις (όπως η μεγάλη διάρκεια του χειμώνα) κτλ.

Ως γονιμότητα (fertility) χαρακτηρίζεται η ικανότητα του ζώου ν' αναπαραχθεί, ενώ πολυδυμία (fecundity) είναι η ικανότητα του ζώου να γεννήσει δύο ή περισσότερα νεογέννητα.

Η γονιμότητα εμφανίζεται με την ενήβωση, ενώ η πολυδυμία αυξάνεται αρχικά και μειώνεται στη συνέχεια με την πρόοδο της ηλικίας.

Οι αμνάδες γεννούν μόνο έναν αμνό, ενώ τα ενήλικα πρόβατα δύο ή περισσότερους. Οι πρωτοτόκες χοίροι γεννούν λιγότερα χοιρίδια απ' ό,τι οι χοίροι ηλικίας 2-4 ετών.

Η εμφάνιση της γονιμότητας σε νεαρή ηλικία, σε συνδυασμό με μεγάλη αρχική πολυδυμία, αποτελεί ένδειξη ότι το ζώο θα έχει αυξημένη παραγωγικότητα μελλοντικά.

Κάτω από ευνοϊκούς περιβαλλοντικούς παράγοντες, η ενήβωση ενδέχεται να επέλθει τόσο ενωρίς, ώστε ενδεχόμενη σύζευξη και σύλληψη είναι δυνατό να απολήξει σε δυστοκία και σε επιπλοκές σοβαρής μορφής, εξαιτίας της μη πλήρους ανάπτυξης του σώματος του ζώου. Έτσι, τα νεαρά θηλυκά ζώα πρέπει να υποβάλλονται σε σύζευξη μόνο εφόσον προηγουμένως η ανάπτυξη του σώματός τους εξασφαλίζει απρόσκοπτη εξέλιξη της εγκυμοσύνης και του τοκετού. Οι μοσχίδες, ειδικότερα των φυλών Holstein και Brown Swiss, πρέπει να υποβάλλονται σε σύζευξη ή τεχνητή σπερματέγχυση με βασικά κριτήρια το μέγεθος και το σωματικό βάρος τους και όχι μόνο την ηλικία τους. Έτσι, με εξαίρεση το χοίρο, στα αγροτικά ζώα η ενήβωση συνδέεται στενότερα με το βάρος παρά με την ηλικία.

Οι μοσχίδες γαλακτοπαραγωγικών φυλών φθάνουν στην ενήβωση όταν το βάρος του σώματός τους φθάσει το 30-40% του βάρους της ενήλικης αγελάδας και οι αμνάδες όταν το βάρος τους φθάσει το 40-60% του βάρους της προβατίνας.

Η ενήβωση στα κατοικίδια ζώα εμφανίζεται στα παρακάτω χρονικά όρια της ηλικίας τους:

Αγελάδα: Τον 6-18^ο μήνα. Σε εξαιρετικές περιπτώσεις, οι μοσχίδες είναι δυνατό να παρουσιάσουν οίστρο τον 3-4^ο μήνα, ή, εάν εκτρέφονται κάτω από δυσμενείς συνθήκες, μετά τον 24^ο μήνα της ζωής τους.

Φορβάδα: Τον 10-24^ο μήνα και, κατά μέσο όρο, τον 18^ο μήνα.

Αιγοπρόβατα: Τον 6-12^ο μήνα και, συνήθως, το φθινόπωρο.

Χοίρος: Τον 5-8^ο μήνα και, κατά μέσο όρο, τον 6^ο μήνα.

Σαρκοφάγα: Τον 6-12^ο μήνα και, κατά μέσο όρο, τον 7-10^ο μήνα.

Σύμφωνα με τα παραπάνω, η φυσιολογική εξέλιξη της εγκυμοσύνης και του τοκετού εξασφαλίζονται καλύτερα όταν η υποβολή σε σύζευξη ή τεχνητή σπερματέγχυση πραγματοποιείται όταν οι μοσχίδες γαλακτοπαραγωγής φθάσουν στην ηλικία των 14-18 μηνών και έχουν αποκτήσει βάρος 300 kg περίπου, ενώ οι μοσχίδες γαλακτοπαραγωγής σε όχι καλή θρεπτική κατάσταση, όπως και οι μοσχίδες κρεοπαραγωγικών φυλών, όταν φθάσουν στην ηλικία των 18-24 μηνών.

Οι νεαροί χοίροι πρέπει να υποβάλλονται σε σύζευξη ή τεχνητή σπερματέγχυση σε ηλικία 8-9 μηνών ή λίγο ενωρίτερα εφόσον η ανάπτυξη του σώματός τους είναι πολύ καλή.

Οι αμνάδες πρέπει να υποβάλλονται σε σύζευξη ή τεχνητή σπερματέγχυση στην ηλικία των 12 μηνών.

Οι νεαροί σκύλοι και γάτες δεν πρέπει να υποβάλλονται σε σύζευξη πριν από την ηλικία των 12 μηνών.

Το σιτηρέσιο των ζώων κατά την πρώτη εγκυμοσύνη πρέπει να καλύπτει τις ανάγκες της ανάπτυξης του σώματος και της εγκυμοσύνης, έτσι ώστε να ελαχιστοποιηθεί το ενδεχόμενο εμφάνισης επιπλοκών, όπως π.χ. οι τροφοπενίες και η δυστοκία.

B. ΟΙΣΤΡΙΚΟΣ ΚΥΚΛΟΣ

(Oestrous ή ovarian cycle/Ovarieller Sexualzyklus)

Κατά την ενήβωση το αναπαραγωγικό σύστημα των ζώων αρχίζει να λειτουργεί ακολουθώντας ένα ορισμένο ρυθμό, που βασικό χαρακτηριστικό του είναι ο οιστρικός ή ωοθηκικός κύκλος.

Ο οιστρικός κύκλος συνδέεται με την ωρίμαση ενός ή περισσότερων γρααφικών ωοθυλακίων, που στα περισσότερα θηλαστικά απολήγει στην ωοθυλακιορρηξία και στην έξοδο του ωαρίου, που μεταφέρεται στον ωαγωγό.

Εφόσον κατά το στάδιο αυτό της λειτουργίας του αναπαραγωγικού συστήματος γίνει σπερματέγχυση με γόνιμο σπέρμα ή σύζευξη με γόνιμο αρσενικό ζώο, ακολουθεί η γονιμοποίηση του ωαρίου. Σε αντίθετη περίπτωση, ο οιστρικός κύκλος επαναλαμβάνεται.

Τα κύρια φαινόμενα που παρατηρούνται κατά τον οιστρικό κύκλο των ζώων είναι βασικά όμοια παρόλο που κάθε είδος παρουσιάζει ορισμένες χαρακτηριστικές ιδιομορφίες.

Ο οιστρικός κύκλος διαιρείται σε 4 φάσεις ή περιόδους ως εξής:

Πρόοιστρος (Prooestrus)

Είναι η περίοδος της ανάπτυξης των γρααφικών ωοθυλακίων υπό την επίδραση της FSH και της παραγωγής από αυτά της οιστραδιόλης σε προοδευτικά αυξανόμενη ποσότητα.

Η μήτρα αυξάνεται σε όγκο. Ο βλεννογόνος της μήτρας και του κόλλπου γίνεται περισσότερο αγγειοβριθής και παρουσιάζει συμφόρηση και οίδημα, ενώ οι μητριαίοι αδένες παρουσιάζουν έντονη δραστηριότητα. Στο σκύλο μάλιστα, η αυξανόμενη αιμάτωση του ενδομητρίου συνοδεύεται από αιμορραγία.

Τα επιθηλιακά κύτταρα του ωαγωγού αυξάνουν σε μέγεθος και ο τράχηλος παρουσιάζει βαθμιαία χαλάρωση. Τα επιθηλιακά κύτταρα του τραχήλου και της πρόσθιας μοίρας του κόλλπου εκκρίνουν προοδευτικά αυξανόμενη ποσότητα παχύρρευστης βλέννας, ενώ τα επιθηλιακά κύτταρα του κόλλπου στα περισσότερα είδη κερατινοποιούνται.

Στα ούρα ανευρίσκονται οιστρογόνα σε προοδευτικά αυξανόμενες ποσότητες. Στο αίμα η συγκέντρωση της προγεστερόνης αρχίζει να μειώνεται, ενώ το ωχροό σωματίο του τελευταίου κύκλου αρχίζει να παρουσιάζει κενοτοπιώδη εκφύλιση και μείωση του μεγέθους του.

Κατά το τέλος του προοίστρου το θηλυκό ζώο δείχνει ενδιαφέρον για το αρσενικό.

Θα πρέπει να σημειωθεί ότι τα χρονικά όρια του προοίστρου δεν είναι σαφή.

Οιστρος (Oestrus, Estrus, Estrum/Östrus, Brunst)

Είναι η περίοδος κατά την οποία το θηλυκό ζώο αναζητά το αρσενικό και δέχεται τη συνουσία. Η συμπεριφορά αυτή του ζώου οφείλεται στην επίδραση της οιστραδιόλης στο κεντρικό νευρικό σύστημα.

Το γρααφικό ωοθυλάκιο έχει αυξηθεί σε μέγεθος και έχει ωριμάσει. Με εξαίρεση τη φορβάδα και το σκύλο, το ωάριο (ωοκύτταρο 1ης τάξης) έχει ήδη υποστεί την πρώτη μειωτική διαίρεση και έχει μεριστεί στα θυγατρικά κύτταρα: στο ωοκύτταρο 2ας τάξης και στο πρώτο πολικό σωματίο. Η οιστραδιόλη, που εκκρίνεται από το ωοθυλάκιο, προκαλεί μεταβολές των γεννητικών οργάνων, οι οποίες κατά την περίοδο αυτή αποκορυφώνονται. Έτσι, ο κώδωνας του ωαγωγού, που γίνεται υπεραιμικός και ευκίνητος, περιβάλλει την ωοθήκη και παραλαμβάνει το ωάριο, το οποίο κατευθύνει προς το κοιλιακό στόμιο του ωαγωγού. Το ωάριο εισέρχεται στη λήκυθο και με τις περισταλτικές κινήσεις του μυϊκού χιτώνα και τις δονήσεις των κροσσών του επιθηλίου του ωαγωγού προωθείται προς τη μήτρα. Ταυτόχρονα το επιθήλιο του ωαγωγού εκκρίνει βλέννα.

Η αιμάτωση της μήτρας, του τραχήλου και του κόλπου αυξάνεται, ο βλεννογόνος τους υπερτρέφεται και γίνεται οιδηματικός, οι δέ αδένες του κόλπου εκκρίνουν άφθονη και διαυγή βλέννα, που εξέρχεται από το αιδοίο με μορφή ταινιών, ενώ ο τράχηλος της μήτρας παρουσιάζει χαλάρωση.

Τα χείλη του αιδοίου παρουσιάζουν οιδημα και χαλάρωση σε όλα τα είδη, αλλά ιδιαίτερα στο χοίρο και στο σκύλο.

Προς το τέλος της περιόδου του οίστρου παρατηρείται λευκοκυτταρική διήθηση του βλεννογόνου της μήτρας.

Στα περισσότερα κατοικίδια ζώα η ρήξη του ώριμου ωοθυλακίου, δηλ. η ωοθυλακιορρηξία, επισυμβαίνει κατά το τέλος της περιόδου του οίστρου. Ειδικότερα, η ωοθυλακιορρηξία πραγματοποιείται, ύστερα από την έναρξη του οίστρου, περίπου 24-30 ώρες στην αγελάδα (ή 10-14 ώρες ύστερα από τη λήξη του οίστρου), 24-30 ώρες στο πρόβατο, 35-45 ώρες στο χοίρο, 24-48 ώρες στο σκύλο, 4-6 ημέρες στη φορβάδα και 24-30 ώρες ύστερα από τη σύζευξη στη γάτα.

Η αποδοχή του αρσενικού κατά τον οίστρο οφείλεται στην επίδραση της οιστραδιόλης στο κεντρικό νευρικό σύστημα.

Μετοίστρος (Metoestrus)

Είναι η περίοδος που ακολουθεί αμέσως μετά τον οίστρο, κατά την οποία, υπό την επίδραση της LH της υπόφυσης, τα κοκκώδη κύτταρα που υπαλείφουν την κοιλότητα του ερρηγμένου ωοθυλακίου ωχρινοποιούνται και σχηματίζουν το ωχρό σωματίο.

Η διάρκεια της περιόδου αυτής στην αγελάδα, στη φορβάδα, στα αιγοπρόβατα και στο χοίρο είναι περίπου ίση με το χρόνο που χρειάζεται το ωάριο για να φτάσει στη μήτρα, δηλ. 3-4 ημέρες. Στα σαρκοφάγα η διάρκεια του μετοίστρου είναι μεγάλη. Συγκεκριμένα στο σκύλο διαρκεί 50-60 ημέρες και στη γάτα 30-40 ημέρες, οπότε τα ωχρά σωματία παλινδρομούν και ακολουθεί ο άνοιστρος (φυσική αναφροδισία).

Κατά το μετοίστρο δεσπόζει η επίδραση της προγεστερόνης, η οποία αναστέλλει την έκκριση της FSH από την υπόφυση, και κατά συνέπεια την ανάπτυξη νέων γραφιανών ωοθυλακίων και την πρόκληση νέου οίστρου. Τα αγγεία και οι αδένες του ενδομητρίου παρουσιάζουν γρήγορη ανάπτυξη και έντονη δραστηριότητα, ενώ η βλέννα εκκρίνεται από τον κόλπο σε μειωμένη ποσότητα και περιέχει επιθηλιακά κύτταρα και λευκοκύτταρα.

Στην αγελάδα ειδικότερα, κατά την αρχή του μετοίστρου το επιθηλιακό των μητριαίων φυμάτων παρουσιάζει έντονη υπεραίμια και συχνά τριχοειδή αιμορραγία (μετοίστρια αιμορραγία), που συνδέεται με τη μείωση της συγκέντρωσης των οιστρογόνων. Η αιμορραγία αυτή διαφέρει από την αιμορραγία της έμμηνης ρύσης, που παρατηρείται στα πρωτεύοντα (πιθη-

κος, άνθρωπος) κατά την απόπτωση της επιφανειακής στοιβάδας του ενδομητρίου, λόγω μείωσης της συγκέντρωσης της προγεστερόνης. Προς το τέλος του μετοίστρου, λόγω της χαλάρωσης του μυομητρίου, η μήτρα γίνεται περισσότερο μαλακή και εύπλαστη.

Δίοιστρος (Dioestrus)

Αποτελεί τη διαρκέστερη φάση του οιστρικού κύκλου στην αγελάδα, στη φορβάδα, στα αιγοπρόβατα και στο χοίρο. Η φάση αυτή βρίσκεται υπό την επίδραση της προγεστερόνης του ωχρού σωματίου, εξαιτίας της οποίας το ενδομήτριο παχύνεται, οι αδένες της μήτρας υπερτροφούν και παρουσιάζουν έντονη δραστηριότητα, το μυομήτριο βρίσκεται σε χαλάρωση, ο τράχηλος χάνει τη χαλαρότητά του και παραμένει κλειστός, ενώ ο βλεννογόνος του κόλπου είναι ωχρός και καλύπτεται από λίγη ιξώδη βλέννα.

Προς το τέλος του δίοιστρου, το ωχρό σωματίο αρχίζει να υποπλάσσεται και να παρουσιάζει κενοδοπιώδη εκφύλιση, ενώ η ποσότητα της εκκρινόμενης προγεστερόνης και η ανασταλτική της επίδραση πάνω στην υπόφυση μειώνεται. Εξαιτίας αυτού, η υπόφυση αρχίζει να εκκρίνει πάλι FSH, που προκαλεί την ανάπτυξη νέων ωοθυλακίων, η ωρίμαση των οποίων συμπίπτει με την έναρξη του νέου προοίστρου.

Άνοιστρος (φυσιολογική αδράνεια των ωοθηκών) (Anoestrus)

Είναι η παρατεταμένη περίοδος ανάπαυσης του γεννητικού συστήματος, κατά την οποία η ωοθηκική λειτουργία ουσιαστικά αναστέλλεται. Τα γρααφινά ωοθυλάκια δεν αναπτύσσονται ή αναπτύσσονται ελάχιστα και σπάνια μόνο φτάνουν μέχρι την ωρίμαση. Η μήτρα ελαττώνεται σε όγκο και γίνεται αναιμική, ενώ ο τράχηλος μένει κλειστός. Ο βλεννογόνος του κόλπου είναι αναιμικός και καλύπτεται από ελάχιστη ποσότητα ιξώδους βλέννας.

Ο άνοιστρος παρατηρείται στη φορβάδα κατά τους χειμερινούς μήνες, ενώ στα αιγοπρόβατα κατά τη διάρκεια της άνοιξης και ενωρίς το θέρος. Τα σαρκοφάγα παρουσιάζουν περιόδους ανοίστρου, 2-3 φορές το χρόνο, διάρκειας μερικών μηνών.

Εκτός από το ό,τι ο άνοιστρος είναι διαρκέστερος από το δίοιστρο, οι δύο αυτές φάσεις του οιστρικού κύκλου διαφέρουν και κατά το ότι ο δεύτερος είναι πάντοτε συνδεδεμένος με την παρουσία ωχρού σωματίου που βρίσκεται σε λειτουργία.

Ανάλογα με τον τρόπο εμφάνισης του οιστρικού κύκλου τα ζώα διαιρούνται σε:

—Μονοοιστρικά, που παρουσιάζουν οίστρο μια φορά το χρόνο, όπως π.χ. τα άγρια ζώα.

—Πολυοιστρικά, που παρουσιάζουν συχνούς περιοδικούς οιστρικούς κύκλους σ' όλη τη διάρκεια του χρόνου, όπως π.χ. η αγελάδα και ο χοίρος.

—Εποχικά πολυοιστρικά, που παρουσιάζουν περιοδικούς οιστρικούς κύκλους κατά τη διάρκεια ορισμένων μόνο εποχών του χρόνου, όπως π.χ. τα αιγοπρόβατα και η φορβάδα.

Τα σαρκοφάγα μοιάζουν περισσότερο με τα μονοοιστρικά ζώα. Ο σκύλος παρουσιάζει συνήθως δύο οιστρικούς κύκλους το χρόνο, ενώ οι μικρόσωμες φυλές συχνά τρεις ή και τέσσερις. Η γάτα πάλι παρουσιάζει δύο ή τρεις οιστρικούς κύκλους το χρόνο. Κάθε φορά και εφόσον δεν προηγείται συνουσία, είναι δυνατό η γάτα να παρουσιάσει αλληπάλληλους οίστρους.

Η ταξινόμηση αυτή των ζώων δεν είναι απόλυτη, διότι κάτω από εξαιρετικές συνθήκες διατροφής και περιποίησης η φορβάδα και ο σκύλος είναι δυνατό να παρουσιάσουν οιστρικούς κύκλους οποιοδήποτε μήνα του χρόνου. Εξάλλου, στα περισσότερα πρόβατα η ωθήκη παρουσιάζει οιστρικούς κύκλους κατά τον άνοιτρο, που όμως δε συνοδεύονται από κλινικά συμπτώματα, ιδιαίτερα μάλιστα κατά το τέλος της περιόδου της φυσιολογικής αναφροδισίας. Επιπλέον, ορισμένες φυλές προβάτων (Dorset, Merino) παρουσιάζουν κατά κανόνα δύο εποχικές, πολυοιστρικές περιόδους, δηλ. κατά την άνοιξη και το φθινόπωρο. Η γονιμότητα πάντως της φθινοπωρινής περιόδου είναι μεγαλύτερη.

Στο χοίρο και στα σαρκοφάγα, δεν εμφανίζεται οίστρος κατά τη γαλουχία. Η περίοδος αυτή χαρακτηρίζεται ως «άνοιστρος της γαλουχίας». Η περίοδος αυτή παρατείνεται στις αγελάδες που γαλουχούν το μοσχάρι τους.

Γ. ΩΟΓΕΝΕΣΗ (Oogenesis/Oogenese)

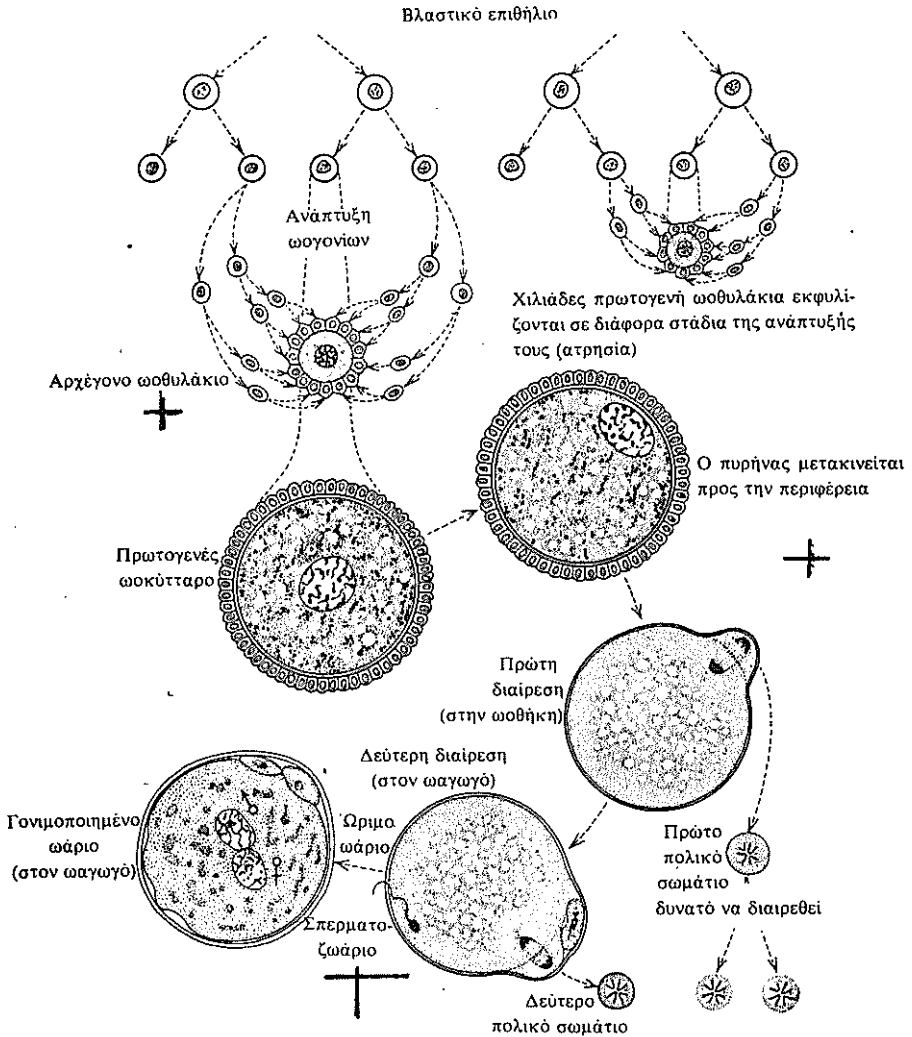
Το ωάριο είναι ένα εξαιρετικά διαφοροποιημένο κύτταρο, που έχει την ικανότητα να γονιμοποιείται και να εξελίσσεται σε ένα νέο οργανισμό.

Η ανάπτυξη των ωαρίων περιλαμβάνει:

— Την περίοδο του πολλαπλασιασμού των ωογονίων, δηλ. των αρχέγονων ωαρίων.

— Την ανάπτυξη και ωρίμαση των ωοκυττάρων.

— Το σχηματισμό των ωοθυλακίων, που περιέχουν τα ώριμα ωάρια (ωοθυλακιογένεση).



Εικ. 1. Πολλαπλασιασμός, ανάπτυξη, ωρίμαση και γονιμοποίηση του ωαρίου των θηλαστικών.

(Patten: Foundations of Embryology)

1. Περίοδος πολλαπλασιασμού των ωογονίων.

Τα πρόδρομα κύτταρα (γονοκύτταρα), που προέρχονται από το λεκτιτικό ασκό του αναπτυσσόμενου εμβρύου, μεταναστεύουν με μοιβαδοειδείς κινήσεις κατά μήκος του μεσεντερίου και καταλήγουν στη γεννητική

ταινία, όπου διαφοροποιούνται είτε σε ωογόνια είτε σε σπερματογόνια, που περιέχουν όλα τα τυπικά στοιχεία του κυττάρου, δηλ. τη συσκευή του Golgi, τα μιτοχόνδρια, τον πυρήνα και ένα ή δύο πυρηνίσκους.

Η μετανάστευση των γονοκυττάρων στο έμβρυο του χοίρου συμβαίνει γύρω στην 24η ημέρα, ενώ στο έμβρυο της αγελάδας γύρω στην 35η ημέρα της εγκυμοσύνης.

Από την 32η ημέρα της εγκυμοσύνης μέχρι και λίγο μετά τον τοκετό, τα ωογόνια πολλαπλασιάζονται με μιτώσεις και αναπτύσσονται σε μέγεθος. Έτσι, τα ωογόνια μετατρέπονται σε ωοκύτταρα 1ης τάξης.

Η εξεργασία, χάρη στην οποία τα ωογόνια διαφοροποιούνται σε ωοκύτταρα, αποτελεί την ωογένεση.

Η ωογένεση συμπληρώνεται στο έμβρυο των κατοικίδιων θηλαστικών πριν ή ύστερα από τη γέννησή του. Πιο συγκεκριμένα, η περίοδος της ωογένεσης στην αγελάδα περιλαμβάνεται μεταξύ της 45ης και 110ης ημέρας της εγκυμοσύνης, στο πρόβατο μεταξύ της 35ης και 90ης ημέρας της εγκυμοσύνης, στο χοίρο μεταξύ της 30ης ημέρας της εγκυμοσύνης και της 7ης ημέρας μετά τη γέννηση και στη γάτα μεταξύ της 32ης ημέρας της εγκυμοσύνης και της 37ης ημέρας μετά τη γέννηση.

2. Ανάπτυξη και ωρίμαση των ωοκυττάρων

Η ανάπτυξη των ωογονίων σε ωοκύτταρα χαρακτηρίζεται από:

α) την ανάπτυξη του κυτταροπλάσματος, που πετυχαίνεται με συσσώρευση σ' αυτό κοκκίων δευτεροπλάσματος (λεκίθου),

β) την ανάπτυξη της μεμβράνης του ωοκυττάρου (της διαφανούς ζώνης) και

γ) το μιτωτικό πολλαπλασιασμό των κυττάρων του επιθηλίου του ωοθυλακίου και του γύρω ιστού. Τα κύτταρα αυτά, κατά πάσα πιθανότητα, παρέχουν στο ωοκύτταρο τα στοιχεία που είναι απαραίτητα για την παράπερα ανάπτυξη του.

Κατά το τέλος της ωογένεσης τα ωοκύτταρα εισέρχονται στην πρόφαση της πρώτης μειωτικής διαίρεσης, κατά την οποία διέρχονται από τη φάση της λεπτοταινίας, της ζυγοταινίας και της παχυταινίας. Κατά το στάδιο αυτό τα ωάρια περιβάλλονται από ένα απλό στοιχείο επιθηλιακών κυττάρων.

Η πρώτη μειωτική διαίρεση συμβαίνει λίγο πριν την ωοθυλακιορρηξία, η δε δεύτερη, που εξελίσσεται μέχρι το στάδιο της μετάφασης κατά το χρόνο της καθόδου του ωοκυττάρου 2ης τάξης κατά μήκος του αγωγού, ολοκληρώνεται μόνο αφού προηγουμένως γίνει η γονιμοποίηση του ωοκυττάρου από το σπερματοζωάριο. Έτσι, το δεύτερο πολικό σωματίο και ο θηλυκός προπυρήνας σχηματίζονται κατά τη γονιμοποίηση.

Κατά την ωοθυλακιορρηξία, τα ωάρια της αγελάδας, του χοίρου και

των αιγοπροβάτων περιέχουν ήδη ένα πολικό σωματίο, ενώ τα ωάρια της φορβάδας και του σκύλου βρίσκονται ακόμα στο στάδιο της πρώτης μειωτικής διαίρεσης, που ολοκληρώνεται μετά την ωοθυλακιορρηξία.

Όπως φαίνεται από τα παραπάνω, κατά την ωογένεση από ένα ωοκύτταρο 1ης τάξης προέρχεται τελικά ένα ώριμο ωάριο.

3. Ανάπτυξη του ωοθυλακίου (ωοθυλακιογένεση) (Folliculogenesis / Follikelreifung)

Κατά το τέλος της ενδομήτριας ζωής και μετά το στάδιο πολλαπλασιασμού των ωογονίων, κάθε ωογόνο (αρχέγονο ωάριο) περιβάλλεται από ένα στοιχο επιθηλιακών κυττάρων, με τα οποία αποτελεί το αρχέγονο ωοθυλάκιο. Τα αρχέγονα ωοθυλάκια σχηματίζουν ένα στρώμα σημαντικού πάχους κάτω από τον ινώδη χιτώνα της ωοθήκης (εικ. 2).

Η ανάπτυξη των αρχέγονων ωοθυλακίων γίνεται, σε διαδοχικά στάδια, υπό την επίδραση των γοναδοτρόπων ορμονών της υπόφυσης (FSH—LH).

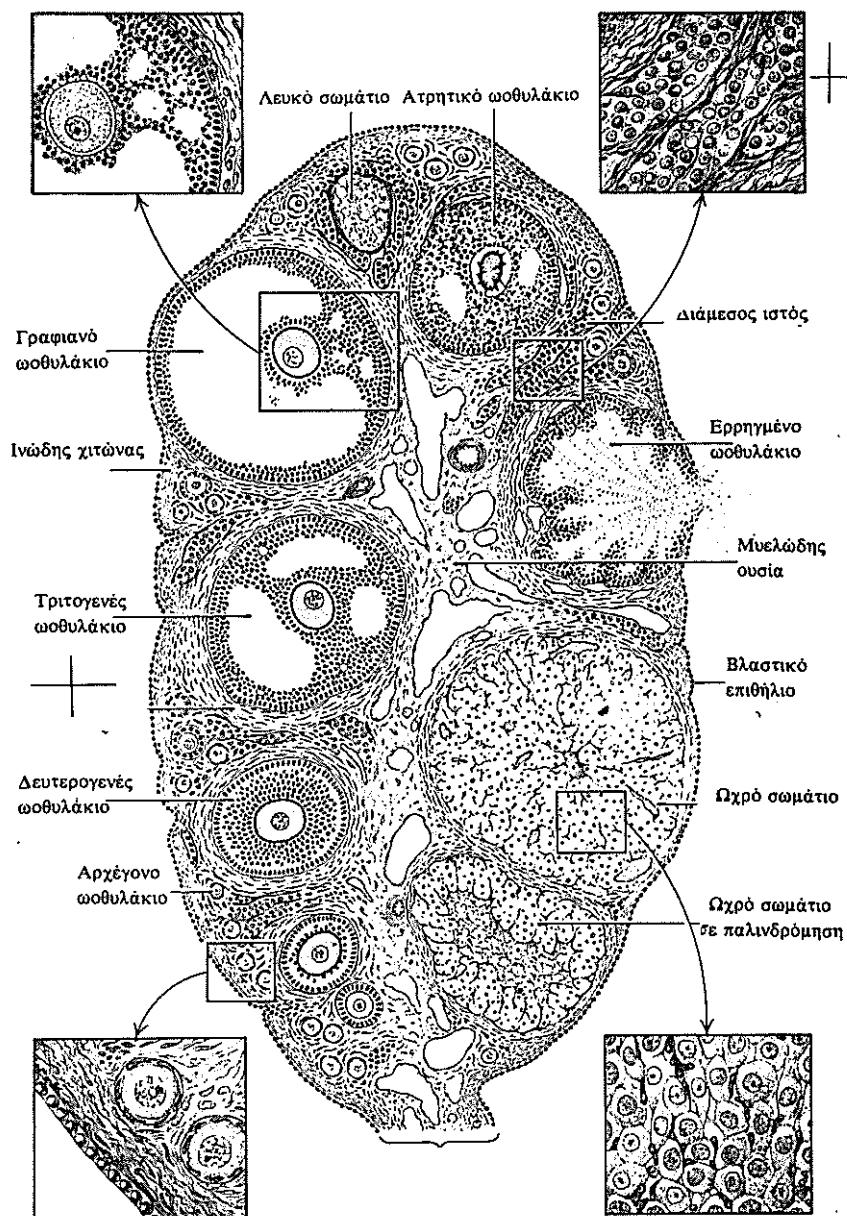
Η ανάπτυξη αυτή παρατηρείται ήδη στην εμβρυική ηλικία, στα νεαρά ζώα πριν και μετά την ενήβωση, όπως και κατά τη διάρκεια του κύκλου της ωοθήκης, και βασικά σε ζώα που δεν είναι έγκυα. Παρόλα αυτά έχει παρατηρηθεί ότι, κατά τα αρχικά στάδια της εγκυμοσύνης, η ωοθυλακιορρηξία δεν είναι σπάνια στη φορβάδα, ενώ είναι σπανιότατη στην αγελάδα.

Κατά το στάδιο του πρωτογενούς ωοθυλακίου, το ωοκύτταρο του αρχέγονου ωοθυλακίου αναπτύσσεται σε όγκο, ενώ τα επιθηλιακά κύτταρα που το περιβάλλουν γίνονται κυβοειδή ή κυλινδρικά. Το ωοθυλάκιο κατά το στάδιο αυτό αποκτά διάμετρο 30-50 μ.

Κατά το στάδιο του δευτερογενούς ωοθυλακίου, το ωοκύτταρο αυξάνεται περισσότερο σε όγκο, ενώ τα επιθηλιακά κύτταρα πολλαπλασιάζονται, σχηματίζοντας γύρω απ' αυτό ένα πολύστοιβο στρώμα (κοκκώδης υμένας). Μεταξύ του στρώματος αυτού των επιθηλιακών κυττάρων και του ωοκυττάρου αναπτύσσεται μια στοιβάδα, η διαφανής ζώνη.

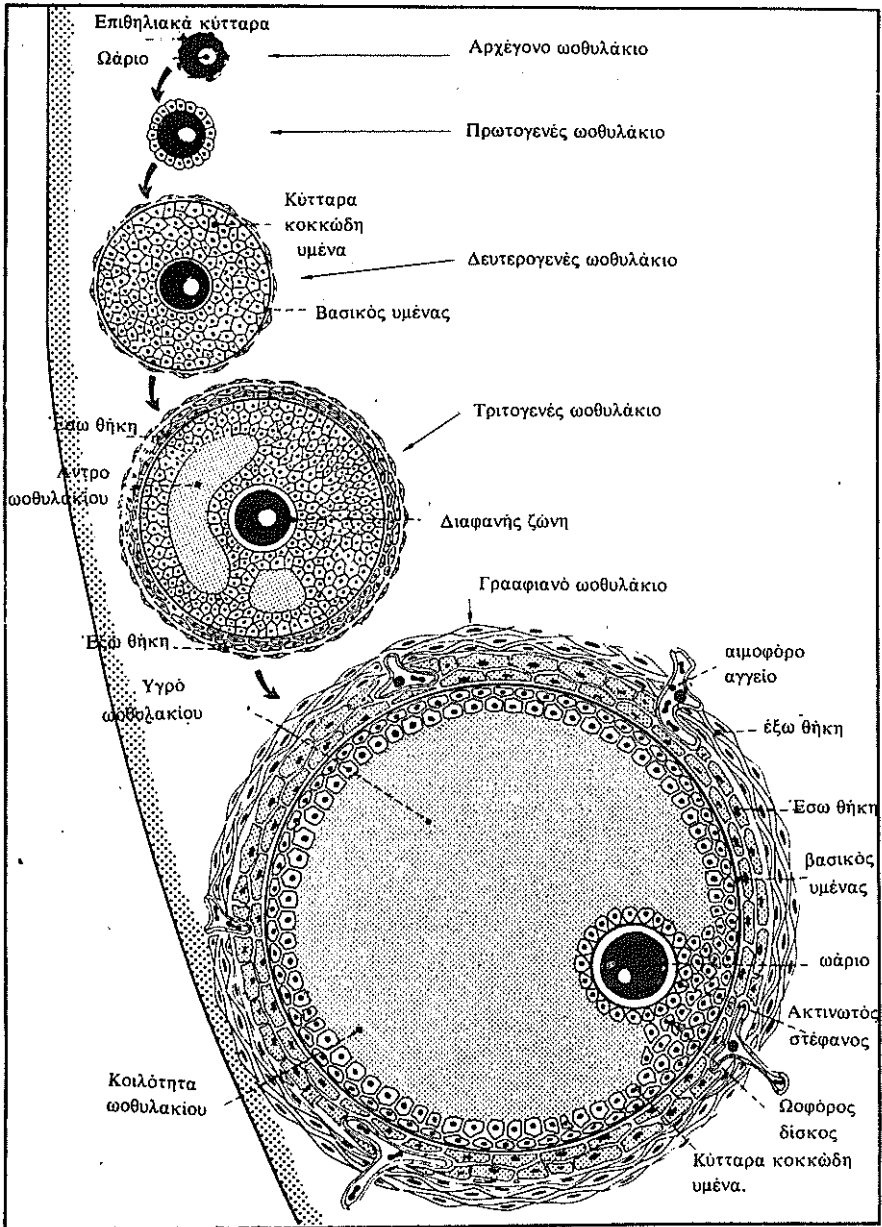
Τα δευτερογενή ωοθυλάκια γίνονται έτσι ογκωδέστερα και εντοπίζονται στα βαθύτερα στρώματα της φλοιώδους ουσίας της ωοθήκης. Τα κύτταρα του κοκκώδη υμένα του ωοθυλακίου περιβάλλονται από κύτταρα του συνδετικού στρώματος της φλοιώδους ουσίας της ωοθήκης, που αποτελούν τηθήκη του ωοθυλακίου.

Κατά το στάδιο του τριτογενούς ωοθυλακίου, μεταξύ των κυττάρων του κοκκώδη υμένα εμφανίζονται κενοί χώροι, που γεμίζουν από υγρό. Στο ώριμο ωοθυλάκιο (γρααφιανό ωοθυλάκιο) οι κενοί αυτοί χώροι συνενώνονται σε ενιαία κοιλότητα, την κοιλότητα του ω-



Εικ. 2. Διάγραμμα ωοθήκης θηλαστικού ζώου με τα προοδευτικά στάδια ανάπτυξης και εξέλιξης των ωοθυλακίων.

(C. D. Turner)



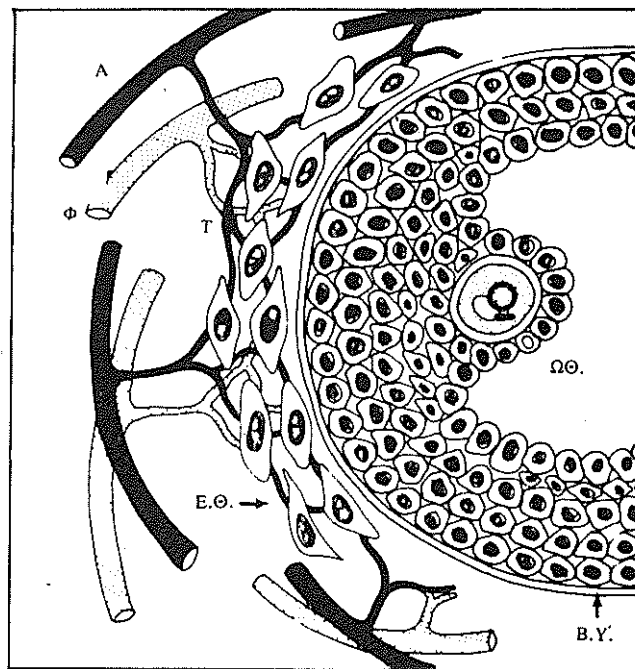
Εικ. 3. Σχηματική απεικόνιση της ωσθυλακιογένεσης
(J.P. Vaissaire)

οθυλακίου ή το άντρο του ωοθυλακίου (εικ. 3).

Η θήκη του ωοθυλακίου διακρίνεται στην έξω θήκη, που αποτελείται από στοιβάδα του συνδετικού στρώματος της ωοθήκης, και στην έσω θήκη, που αποτελείται από πολλούς στοιχους μεγάλων και υποστρόγγυλων κυττάρων. Κατά το στάδιο σχηματισμού της έξω και της έσω θήκης, τα αγγεία της φλοιώδους μοίρας της ωοθήκης αναπτύσσονται και σχηματίζουν ένα δίκτυο από αιμοφόρα αγγεία, που περιβάλλουν το ωοθυλάκιο και ιδιαίτερα την έσω θήκη.

Τα κύτταρα της έσω θήκης διαχωρίζονται από τα κύτταρα του κοκκώδη υμένα από μια λεπτή μεμβράνη, το βασικό υμένα.

Το υγρό που γεμίζει την κοιλότητα του ωοθυλακίου εκκρίνεται από τα κύτταρα του κοκκώδη υμένα και από τα κύτταρα της έσω θήκης και είναι: πλούσιο σε στεροειδή (οιστρογόνα, προγεστερόνη), βλεννοπρωτεΐνες, λιπίδια, κτλ.



Εικ. 4. Σχηματική απεικόνιση της αγγείωσης του γραφιανού ωοθυλακίου
(J. P. Vaissaire)

A = Αρτηρίδιο Φ = Φλέβιο T = Τριχοειδή EΘ = Κύτταρα έσω θήκης B. Y. = Βασικός υμένας ΩΘ = Ωοθυλάκιο Ω = Ωοκύτταρο.

Τα οιστρογόνα, δηλ. η οιστραδιόλη και η οιστρόνη, εκκρίνονται από τα κύτταρα της έσω θήκης και από τα κύτταρα του κοκκώδη υμένα. Στη συνέχεια, τα οιστρογόνα εισέρχονται στα αιμοφόρα αγγεία που περιβάλλουν την έσω θήκη και κυκλοφορούν έτσι σε όλο τον οργανισμό (εικ. 4).

Ο κοκκώδης υμένας παρουσιάζει έπαρμα, τον ωοφόρο δίσκο, ο οποίος περιέχει το ωάριο και προέχει στην κοιλότητα του ωοθυλακίου. Τα κύτταρα του κοκκώδη υμένα που περιβάλλουν το ωάριο αποτελούν τον ακτινωτό στέφανο. Τα κύτταρα πάλι του ακτινωτού στεφάνου παρουσιάζουν πρωτοπλασματικές προσεκβολές, που διαπερνώντας τη διαφανή ζώνη παρέχουν στο ωάριο τα θρεπτικά στοιχεία τα οποία είναι απαραίτητα για τη διατήρηση και την ανάπτυξη του (εικ. 5).

Λόγω της αύξησης της διαμέτρου του, το ωοθυλάκιο προβάλλει από τη φλοιώδη μοίρα της ωοθήκης και προέχει στην επιφάνειά της. Λίγο πριν από την ωοθυλακιορρηξία το ωοθυλάκιο αποκτά το μεγαλύτερό του μέγεθος.

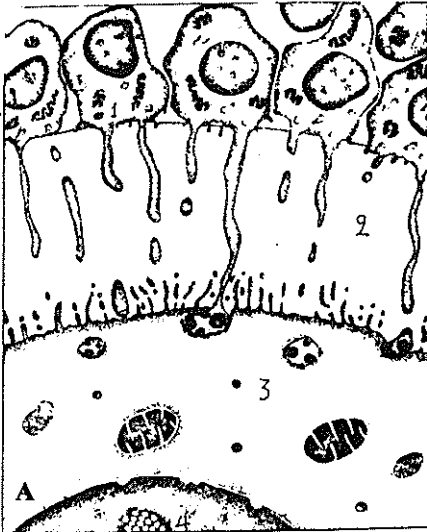
Ο αριθμός των γραφιανών ωοθυλακίων που αναπτύσσονται σε κάθε ωοθηκικό κύκλο εξαρτάται από κληρονομικούς και περιβαλλοντικούς παράγοντες.

Στην αγελάδα και στη φορβάδα συνήθως ένα ωοθυλάκιο αναπτύσσεται γρηγορότερα από τα υπόλοιπα, έτσι ώστε σε κάθε οίστρο να παράγεται ένα μόνο ώριμο ωάριο, ενώ τα υπόλοιπα ωοθυλάκια παλινδρομούν και τελικά γίνονται ατρητικά.

Στο χοίρο ωριμάζουν 10-15 ωοθυλάκια σε κάθε οίστρο, στο δε πρόβατο 1-3, ανάλογα με τη φυλή, την ηλικία και την εποχή του έτους.

Ο ρυθμός αύξησης και ο αριθμός των ωοθυλακίων, που τελικά ωριμάζουν, εξαρτώνται από την ποσότητα των γοναδοτρόπων ορμονών της υπόφυσης. Κατά τα πρώτα στάδια του οίστρου αρχίζουν να ωριμάζουν πολλά ωοθυλάκια, λίγα όμως μόνο απ' αυτά φτάνουν στο στάδιο του ώριμου ωοθυλακίου, διότι για την έναρξη της ανάπτυξης των ωοθυλακίων χρειάζεται λιγότερη ορμόνη απ' ό,τι για τη μετέπειτα διατήρηση και πλήρη ωρίμαση των μεγαλύτερων ωοθυλακίων.

Με έγχυση μεγάλης ποσότητας εξωγενών γοναδοτρόπων ορμονών (FSH-LH) ο αριθμός των ωοθυλακίων που ωριμάζουν αυξάνεται σημαντικά (πολλαπλή ωοθυλακιορρηξία).



Είκ. 5.

A = Υφή της διαφανούς ζώνης που περιβάλλει το ωοκύτταρο σε ένα γρααφιανό ωοθυλάκιο.

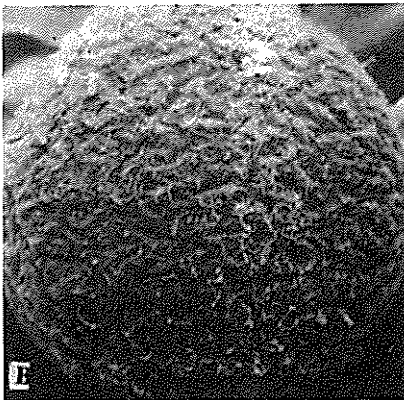
Οι προσεκβολές των κυττάρων του κοκκώδη υμένα συνενώνονται με τις μικρολάχνες του ωοκυττάρου και παρέχουν σε αυτό θρεπτικά συστατικά.

1 = Κύτταρα του κοκκώδη υμένα

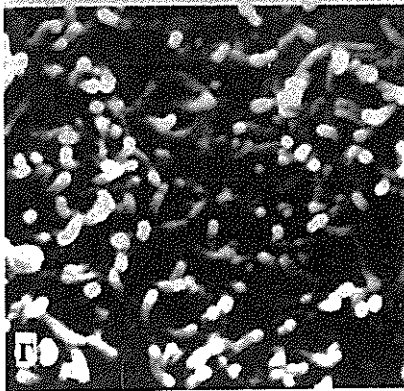
2 = Διαφανής ζώνη

3 = Πρωτόπλασμα του ωοκυττάρου

4 = Πυρήνας του ωοκυττάρου



B = Επιφάνεια ωαρίου ύστερα από την απομάκρυνση της διαφανούς ζώνης



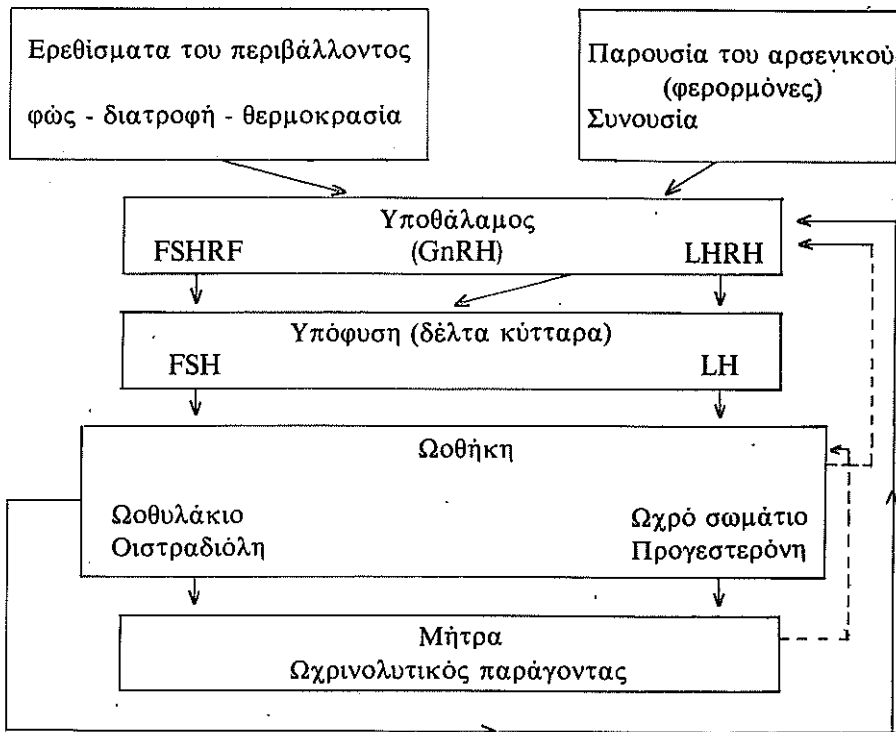
Γ = Μικρολάχνες του ωαρίου σε μεγαλύτερη μεγέθυνση.

(E.S.E. Hafez)

Δ. ΕΝΔΟΚΡΙΝΟΛΟΓΙΑ ΤΟΥ ΟΙΣΤΡΙΚΟΥ ΚΥΚΛΟΥ (Endocrine regulation of the Oestrous Cycle/Hormonale Regelung des Sexualzyklus)

Ο οιστρικός κύκλος ρυθμίζεται από την αλληλεπίδραση μεταξύ κεντρικού νευρικού συστήματος και ορμονών του υποθαλάμου, του πρόσθιου λοβού της υπόφυσης και της ωθήκης, όπως παρουσιάζεται στο παρακάτω σχεδιάγραμμα.

Νευρο-ενδοκρινικός έλεγχος του ωθηκικού κύκλου



Σημ. Η συνεχής γραμμή υποδηλώνει διέγερση και η στικτή αναστολή

Στα επόμενα κεφάλαια περιγράφονται με συντομία η προέλευση και ο τρόπος δράσης των ορμονών που ελέγχουν άμεσα ή έμμεσα τον οιστρικό κύκλο.

1. Υποθάλαμος

Οι ουσίες του υποθαλάμου που ρυθμίζουν την έκκριση των ορμονών της υπόφυσης αρχικά είχαν χαρακτηριστεί ως εκλυτικοί παράγοντες (RF -

releasing factors). Αργότερα, όταν η χημική τους σύνθεση έγινε γνωστή, ορισμένοι εκλυτικοί παράγοντες χαρακτηρίστηκαν ως εκλυτικές ορμόνες (RH - releasing hormones). Όπως φαίνεται, ορισμένες ορμόνες του υποθαλάμου, εκτός από την έκκριση, επηρεάζουν και τη σύνθεση των αντίστοιχων ορμονών του προσθίου λοβού της υπόφυσης. Πάντως, ορισμένες ουσίες του υποθαλάμου, των οποίων η χημική σύνθεση είναι ακόμα άγνωστη, εξακολουθούν να χαρακτηρίζονται ως εκλυτικοί παράγοντες.

Οι σπουδαιότερες εκλυτικές ορμόνες του υποθαλάμου που ρυθμίζουν άμεσα ή έμμεσα την έκκριση των ορμονών του πρόσθιου λοβού της υπόφυσης, είναι οι εξής:

α) Εκλυτική ορμόνη της ωχρινοποιητικής ορμόνης (Luteinizing hormone releasing hormone ή LHRH).

Η LHRH αποτελείται από 10 αμινοξέα, δηλ. είναι ένα δεκαπεπτιδιο, με μοριακό βάρος 1183. Η ορμόνη αυτή προκαλεί την έκκριση από την υπόφυση, τόσο του θηλυκού όσο και του αρσενικού ζώου, της LH και της FSH. Για το λόγο αυτό, ορισμένοι συγγραφείς τη χαρακτηρίζουν ως GnRH (gonadotropin releasing hormone), ενώ άλλοι υποστηρίζουν ότι για την FSH υπάρχει ειδικός εκλυτικός παράγοντας, δηλ. ο FSHRF, που όμως δεν έχει ακόμα απομονωθεί σε καθαρή μορφή. Έτσι, στο θηλυκό ζώο η LHRH με τη μεσολάβηση της LH και της FSH είναι υπεύθυνη για την ανάπτυξη και ωρίμαση των ωοθυλακίων και για την πρόκληση της ωοθυλακιορρηξίας.

Στην πράξη η LHRH χορηγείται σε περιπτώσεις κύστεων του ωοθυλακίου σε αγελάδες που πασχουν από νυφομανία, όπως και για την πρόκληση ωοθυλακιορρηξίας σε προβατίνες με αναφροδισία κτλ.

β) Ανασταλτικός παράγοντας της έκλυσης της προλακτίνης (Prolactin release inhibiting factor ή PRIF)

Η ρύθμιση της έκκρισης της προλακτίνης γίνεται διαμέσου ενός ανασταλτικού παράγοντα του υποθαλάμου, δηλ. του PRIF. Ο PRIF έχει αποδειχτεί πρόσφατα ότι είναι ένα γαμα-αμινο-βουτυρικό οξύ (gamma-aminobutyric-acid ή GABA) που δρά άμεσα πάνω στην υπόφυση, αναστέλλοντας έτσι την έκκριση της προλακτίνης. Πάντως, ο ακριβής τρόπος δράσης του PRIF δεν είναι ακόμα γνωστός.

Στα πτηνά αντίθετα, η έκκριση της προλακτίνης ρυθμίζεται από τον εκλυτικό παράγοντα της προλακτίνης (PRF).

γ) Ο εκλυτικός παράγοντας της επινεφριδιοφλοιστρόπου ορμόνης (Corticotropin releasing factor ή CRF).

Υπάρχει ένα πλήθος παραγόντων πολυπεπτιδικής φύσης που προέρ-

χονται απευθείας από τον υποθάλαμο, που συντονίζονται από ένα βασικό παράγοντα, τον CRF, ο οποίος δρά στα βασεόφιλα κύτταρα της αδενούποψης, τα οποία συνθέτουν την ACTH. Τελευταία όμως, έχουν απομονωθεί από την νευροϋπόφυση οι παράγοντες α_1 -CRF, α_2 -CRF και β -CRF, οι οποίοι επηρεάζουν έντονα το ρυθμό έκκρισης της ACTH.

δ) Η εκλυτική ορμόνη της θυρεοτροπίνης (Thyrotropin releasing hormone ή TRH)

Η ορμόνη αυτή είναι η πρώτη που απομονώθηκε από τον υποθάλαμο. Η TRH είναι ένα τριπεπτίδιο και προκαλεί την έκκριση της θυρεοτροπίνης, αλλά επιπλέον και της προλακτίνης. Παρά το ότι η TRH δεν είναι η εκλυτική ορμόνη της προλακτίνης, δεν αποτελεί σπάνιο φαινόμενο μια υποθαλαμική ορμόνη να προκαλεί την έκκριση περισσότερων από μιας ορμονών από την πρόσθια υπόφυση.

Βέβαια, η TRH δε συνδέεται άμεσα με την αναπαραγωγή, αλλά ελέγχοντας τη δραστηριότητα του θυρεοειδούς αδένα, ρυθμίζει έμμεσα την ανάπτυξη του σώματος και τη γαλακτοπαραγωγή.

2. Υπόφυση

Ήδη από το 1931 είναι γνωστό ότι το εκχύλισμα του πρόσθιου λοβού της υπόφυσης περιέχει δύο ορμόνες που προάγουν την αύξηση και ρυθμίζουν την ενδοκρινή και την εξωκρινή λειτουργία των γονάδων του αρσενικού και του θηλυκού ζώου (γοναδοτρόποι ορμόνες ή γοναδοτροπίνες). Αναλυτικότερα, οι ορμόνες της αδενούποψης που διεγείρουν τη λειτουργία των γεννητικών αδένων είναι οι εξής:

α) Ωοθυλακιοτρόπος ορμόνη, FSH (Follicle stimulating hormone) και ωχρinoποιητική ορμόνη, LH (Luteinising hormone).

Οι ορμόνες αυτές είναι γλυκοπρωτεΐνες, δηλ. αποτελούνται από αλυσίδες αμινοξέων που συνδέονται μεταξύ τους με πεπτιδικές γέφυρες και από αλυσίδες υδατανθράκων που συνδέονται με τα πολυπεπτίδια. Το μοριακό τους βάρος ποικίλλει ανάλογα με το είδος. Έτσι, το μ.β. της LH του προβάτου είναι 28.000-32.000, του χοίρου 25.000-30.000, της φορβάδας 27.000-34.000, ενώ το μοριακό βάρος της FSH του προβάτου είναι 32.700-33.800 και της φορβάδας 33.200.

Στο θηλυκό ζώο η διέγερση των γονάδων (ωοθηκών) από τις γοναδοτροπίνες έχει ως αποτέλεσμα την ανάπτυξη των ωοθυλακίων, την ωρίμαση των ωοκυττάρων των ωοθυλακίων, την έκκριση των οιστρογόνων από τα κύτταρα του κοκκώδη υμένα των ωοθυλακίων, την ωοθυλακιορρηξία,

το σχηματισμό του ωχρού σωματίου και την έκκριση της προγεστερόνης. Ειδικότερα, η FSH επενεργεί κατά τα αρχικά στάδια της ανάπτυξης των ωοθυλακίων και κατά τη φάση του σχηματισμού της κοιλότητας του ωοθυλακίου. Ακόμα η FSH, δρώντας συνεργικά με τα οιστρογόνα, προκαλεί το σχηματισμό των υποδοχέων της FSH και LH στα κοκκώδη κύτταρα του ωοθυλακίου. Χάρη στους υποδοχείς αυτούς, τα κοκκώδη κύτταρα αποκτούν την ικανότητα να αντιδρούν στο ερέθισμα της LH και να εκκρίνουν την προγεστερόνη (ωχρινοτρόπος δράση της LH).

Η LH, εκτός από το ότι είναι ο βασικός παράγοντας της ωοθυλακιορρηξίας, της βιοσύνθεσης των στεροειδών και της ωρίμασης των ωοκυττάρων, ρυθμίζει και το βαθμό αιμάτωσης της ωοθήκης. Σε πρόσφατες έρευνες έχει παρατηρηθεί ότι ο εφοδιασμός των ωοθηκών με αίμα σε προβατίνες που βρίσκονται στην ωχρινική φάση του ωοθηκικού κύκλου είναι ανάλογος με τη συγκέντρωση της προγεστερόνης στο περιφερικό αίμα.

β) Προλακτίνη (Luteotropic hormone, LTH)

Η προλακτίνη αρχικά περιγράφηκε ως η ορμόνη που προκαλεί την έκκριση του γάλακτος. Αργότερα, η ορμόνη απομονώθηκε σε καθαρή μορφή στο πρόβατο, στην αγελάδα, στο χοίρο και στα ζώα εργαστηρίου.

Η προλακτίνη αποτελείται από 198 αμινοξέα που σχηματίζουν απλή αλυσίδα με 3 δισουλφιδικές γέφυρες και έχει ατομικό βάρος 24.000. Στο μόριο της ορμόνης αυτής δεν περιέχονται υδατάνθρακες.

Υπάρχει αναλογία ανάμεσα στη δομή των μορίων της προλακτίνης του προβάτου, του χοίρου, των βοοειδών και του ανθρώπου, επιπλέον δε η προλακτίνη του ανθρώπου παρουσιάζει σημαντικές ομοιότητες με τη δομή του μορίου της αυξητικής ορμόνης (GH) και της γαλακτογόνου ορμόνης του πλακούντα.

Η πολλαπλότητα της δράσης της προλακτίνης κατατάσσει την ορμόνη αυτή στην κατηγορία μάλλον των μεταβολικών ορμονών παρά σ' εκείνη των γοναδοτροπινών.

Η προλακτίνη υπεισέρχεται στην αναπαραγωγή, στη ρύθμιση του ισοζυγίου του νερού και των ηλεκτρολυτών στον οργανισμό, στις λειτουργίες των οργάνων εξωδερμικής προέλευσης και δρά συνεργικά με τις στεροειδείς ορμόνες. Μια από τις κύριες λειτουργίες της ορμόνης αυτής συνδέεται με την ανάπτυξη στο θηλυκό ζώο της ικανότητας να γαλακτεί και να περιποιείται τα νεογνά του. Τέλος, η προλακτίνη δρα συνεργικά με την ορμόνη παράγοντας στα κατώτερα θηλαστικά (μύς, ελάφι, κρινοτάραχος) και παράγει τη λειτουργία του ωχρού σωματίου, ενώ στα κατώτερα και ιδιαίτερα στα μεγάλα ζώα, στα οποία η λειτουργία του ωχρού σωματίου ρυθμίζεται από την LH, η ωχρινοτρόπος δράση της προλακτίνης αμφισβητείται.

Άλλες ορμόνες της υπόφυσης που επηρεάζουν έμμεσα μόνο τη λειτουργία του αναπαραγωγικού συστήματος γενικότερα είναι οι εξής:

γ) Αυξητική ή σωματοτρόπος ορμόνη (Growth hormone, GH ή Somatotropin, STH).

Η αυξητική ορμόνη διεγείρει την ανάπτυξη του σώματος και συμμετέχει στο μεταβολισμό των υδατανθράκων, λιπών και πρωτεϊνών.

Επιπλέον, η STH υπεισέρχεται στην ανάπτυξη του μαστού και στη γαλακτοπαραγωγή, χάρη στην ικανότητά της να κατακρατά το άζωτο και να συμμετέχει έτσι στο μεταβολισμό των πρωτεϊνών.

δ) Θυρεοειδοτρόπος ορμόνη, ή θυρεοτροπίνη (Thyroid stimulating hormone-TSH).

Η θυρεοειδοτρόπος ορμόνη διεγείρει την έκκριση από το θυρεοειδή αδένα της θυροξίνης και της τριωδοθυρονίνης. Οι ορμόνες αυτές έχουν ουσιαστική σημασία για τις αναπαραγωγικές λειτουργίες, διότι ρυθμίζουν το βασικό μεταβολισμό του οργανισμού.

ε) Επινεφριδιοφλοιοτρόπος ορμόνη (Adrenocorticotropin ή ACTH).

Η επινεφριδιοφλοιοτρόπος ορμόνη διεγείρει τη βιοσύνθεση και έκκριση από το φλοιό των επινεφριδίων των γλυκοκορτικοειδών και μεταλλοκορτικοειδών. Έτσι, η ACTH υπεισέρχεται σε ένα πλήθος εξεργασιών, όπως στη ρύθμιση του μεταβολισμού της γλυκόζης, στη μεταβολή της χοληστερόλης σε Δ5-πρεγνενολόνη στην ωοθήκη κ.λπ. Ακόμα, η ACTH αυξάνει τη συγκέντρωση της γλυκόζης στο αίμα και μειώνει τη γαλακτοπαραγωγή, γεγονός που υπογραμμίζει τη σημασία της ACTH και των γλυκοκορτικοειδών στη θεραπεία της ακετοναϊμίας.

Διάφοροι στρεσσοί παράγοντες είναι δυνατό να προκαλέσουν αυξημένη έκκριση κορτιζόλης μέσω του CRF από τον υποθάλαμο και της ACTH από τον πρόσθιο λοβό της υπόφυσης. Εξάλλου, η καταπόνηση των χοιρομητέρων κατά τη διάρκεια ταξιδιού αυξάνει σημαντικά την εμφάνιση οίστρου, προφανώς μέσω της λύσης των ωρών σωματίων λόγω της αυξημένης έκκρισης κορτιζόλης.

3. Επίφυση

Η επίφυση αποτελεί ενδοκρινή αδένα που έχει μεγάλη σημασία για τα ζώα που παρουσιάζουν εποχική αναπαραγωγική δραστηριότητα.

Το ερέθισμα του φωτός μέσω του οπτικού νεύρου ελέγχει την έκκριση από την επίφυση της μελατονίνης, ενός πολυπεπτιδίου. Στη φορβάδα η μελατονίνη

διεγείρει, ενώ στο πρόβατο αναστέλλει τη λειτουργία των γοναδοτροπικών κέντρων του υποθαλάμου, ρυθμίζοντας έτσι τη λειτουργία της υπόφυσης και των ωοθηκών των ειδών αυτών, ανάλογα με τις διακυμάνσεις του φωτός (φωτοπεριοδικότητα).

Η χορήγηση εξωγενούς μελατονίνης στα πρόβατα επιταχύνει την έναρξη της περιόδου οχείας το φθινόπωρο ή παρατείνει τη διάρκεια της περιόδου οχείας την άνοιξη.

4. Ωοθήκη

Όλες οι στεροειδείς ορμόνες προέρχονται από την πρεγνενολόνη, η οποία στο ενδοπλασματικό δίκτυο των κυττάρων του κοκκώδη υμένα μετατρέπεται σε προγεστερόνη. Στη συνέχεια, στο κυτταρόπλασμα και υπό την επίδραση της LH ή πρόγεστερόνη μετατρέπεται σε ανδρογόνα, δηλ. τεστοστερόνη, η οποία υπό την επίδραση της FSH μετατρέπεται σε οιστραδιόλη, και σε ανδροστενεδιόνη, η οποία μετατρέπεται σε οιστρόνη.

α) Οιστρογόνα

Τα οιστρογόνα (οιστραδιόλη, οιστρόνη) με τη μεσολάβηση ειδικών πρωτεϊνών μεταφέρονται μέχρι την κυτταρική μεμβράνη, διαμέσου της οποίας περνούν στην κυκλοφορία.

Τα οιστρογόνα προκαλούν τις εκδηλώσεις του οίστρου, την ανάπτυξη του εκφορητικού συστήματος των αδένων του ενδομητρίου, του μαστού και ιστολογικές μεταβολές στα κύτταρα του επιθηλίου του κόλπου, ρυθμίζουν την έκκριση της LH μέσω θετικής παλινδρομής επίδρασης, αυξάνουν την ευαισθησία των δέλτα κυττάρων της υπόφυσης, που παράγουν και εκκρίνουν τις γοναδοτροπίνες, απέναντι στη δράση της LHRH.

Ακόμα, τα οιστρογόνα αυξάνουν την ευαισθησία του γεννητικού συστήματος και το προετοιμάζουν για τη σύζευξη, η οποία ακολούθως προκαλεί την έκκριση της ωκυτοκίνης, που προκαλεί συσπάσεις του μυομητρίου. Χάρη στην παρουσία της βλέννας του οίστρου, οι συσπάσεις του μυομητρίου διευκολύνουν τη μεταφορά των σπερματοζωαρίων στη λήκυθο του ωαγωγού, σε περιβάλλον δηλ. που ευνοεί την επιβίωση και την ενεργοποίησή τους.

Τα οιστρογόνα, τέλος, αυξάνουν το ρυθμό μετανάστευσης των λευκοκυττάρων προς τον αυλό της μήτρας, αυξάνοντας έτσι την αντιμικροβιακή δράση του ενδομητρίου κατά τη διάρκεια του οίστρου.

β) Προγεστερόνη

Η προγεστερόνη, δρώντας συνεργικά με τα οιστρογόνα, προκαλεί την ανάπτυξη των αδένων του ενδομητρίου και του μαστού, αναστέλλει τις συσπάσεις του τοιχώματος της μήτρας, διεγείρει την παραγωγή και έκκριση

της εμβρυοτροφής από τους ενδομητριαίους αδένες και είναι απαραίτητη για τη διατήρηση της εγκυμοσύνης στα περισσότερα θηλαστικά.

Η προγεστερόνη, σε συνδυασμό με τα οιστρογόνα, κατά πάσα πιθανότητα προκαλεί την έκκριση της LH και την ωοθυλακιορρηξία.

Εφόσον στον οργανισμό του ζώου δεν υπάρχει προηγούμενο ωχρό σωματίο και προγεστερόνη, η ανάπτυξη του ωοθυλακίου και η ωοθυλακιορρηξία που ακολουθεί δε συνοδεύεται από συμπτώματα οίστρου (σιωπηλός οίστρος), όπως αυτό παρατηρείται στην αρχή της περιόδου οχείας στα πρόβατα, στις νεαρές μοσχίδες κατά την έναρξη της ωοθηκικής λειτουργίας τους και κατά την επαναδραστηριοποίηση των ωοθηκών των αγελάδων κατά τη διάρκεια των πρώτων εβδομάδων της λοχείας.

Τέλος, κάτω από την επίδραση της προγεστερόνης κατά την ωοθηκική φάση του κύκλου, το ενδομήτριο παρουσιάζει αυξημένη ευαισθησία στις μολύνσεις, γεγονός που ευνοεί την ανάπτυξη διάφορων ειδών μικροοργανισμών.

Οι υψηλές συγκεντρώσεις της προγεστερόνης αναστέλλουν την εκδήλωση του οίστρου και την ωοθυλακιορρηκτική έκκριση της LH, υπογραμμίζοντας έτσι τη σημασία της ορμόνης αυτής στη ρύθμιση του οιστρικού κύκλου.

γ) Πεπτιδικοί παράγοντες

Εκτός από τα στεροειδή, η ωοθήκη εκκρίνει ορισμένους παράγοντες πεπτικής φύσης, όπως ο αναστολέας της ωρίμανσης των ωοκυττάρων (ΑΩΩ), η αναστολίνη, η γοναδοκρινίνη και η ρελαξίνη. Ο ΑΩΩ φαίνεται ότι εκκρίνεται από τα κοκκώδη κύτταρα των αναπτυσσόμενων ωοθυλακίων και διατηρεί το ωοκύτταρο στη δικτυωτή φάση της μείωσης.

Η αναστολίνη, που είναι πολυπεπτίδιο που παράγεται προφανώς από τα κύτταρα του κοκκώδη υμένα, ελέγχει εκλεκτικά την έκκριση της FSH από τα κύτταρα της αδενούπόφυσης. Έτσι, η αναστολίνη υπεισέρχεται στον έλεγχο της ανάπτυξης των ωοθυλακίων.

Η γοναδοκρινίνη, επίσης ένα πεπτιδίδιο, έχει δράση ανάλογη με εκείνη της GnRH, αλλά παράγεται τοπικά από τα κοκκώδη κύτταρα του ωοθυλακίου. Παρά το ότι ο φυσιολογικός ρόλος της δεν έχει πλήρως διαλευκανθεί, η γοναδοκρινίνη, σύμφωνα με τις τελευταίες ενδείξεις, ελέγχει τη στεροειδογένεση στα κύτταρα της θήκης του ωοθυλακίου, μειώνοντας ή αναστέλλοντας τη δράση των υποδοχέων της LH.

Η ρελαξίνη, όπως φαίνεται, εκκρίνεται επίσης από τα κοκκώδη κύτταρα του ωοθυλακίου. Ο ρόλος της ρελαξίνης στο ζώο που δεν εγκυμονεί δεν είναι πλήρως διευκρινισμένος.

5. Ορμονική ρύθμιση του οιστρικού κύκλου

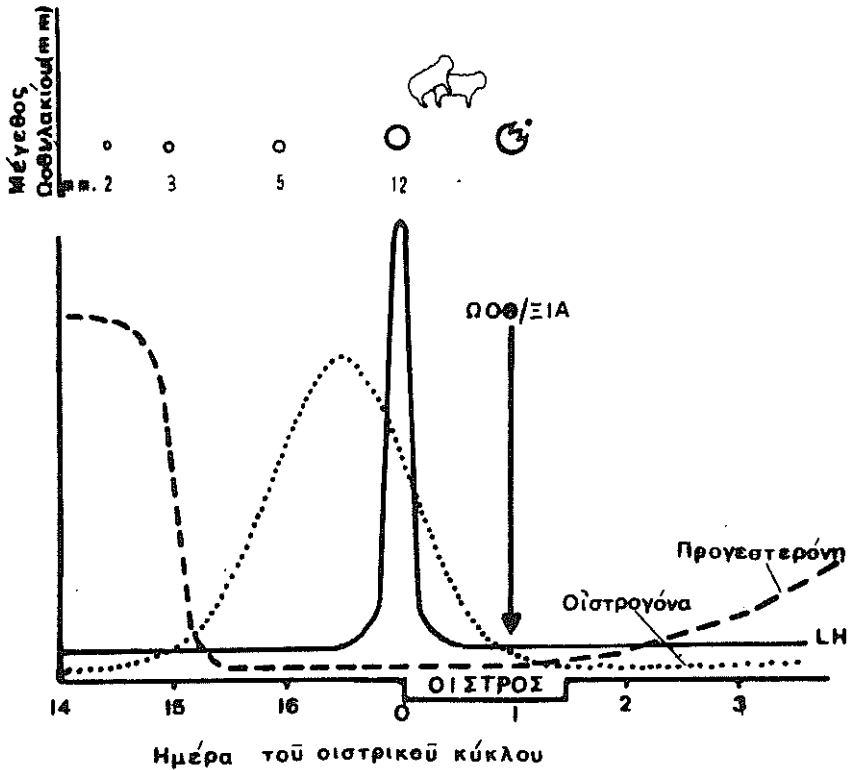
Ο οιστρικός κύκλος ρυθμίζεται κυρίως από τις αλληλεπιδράσεις της FSH, της LH, των οιστρογόνων και της προγεστερόνης. Οι ορμόνες αυτές υπάρχουν σε όλα τα είδη, αλλά ο τρόπος έκκρισης και η σχετική τους επίδραση διαφέρουν ανάμεσα στα διάφορα ζώα. Εξαιτίας αυτού παρατηρούνται διαφορές σε ό,τι αφορά τη διάρκεια της φάσης ανάπτυξης των ωοθυλακίων (ωοθυλακική φάση, follicular phase), της διάρκειας του οίστρου και της φάσης δραστηριότητας του ωχρού σωματίου (ωχρινική φάση, luteal phase). Κατά συνέπεια, μια ερμηνεία της αλληλουχίας των διάφορων φαινομένων και των ορμονικών αλληλεπιδράσεων που παρατηρούνται σ' ένα συγκεκριμένο είδος δε σημαίνει ότι αυτή αναγκαστικά ισχύει και για τα άλλα είδη. Πάντως, σαν τυπικό παράδειγμα των παραπάνω ενδοκρινικών σχέσεων θα ήταν δυνατό να θεωρηθούν τα αποτελέσματα των λεπτομερών παρατηρήσεων που έχουν γίνει στο πρόβατο (εικ. 6).

Κατά την ωοθυλακική φάση του ωοθηκικού κύκλου, που αρχίζει με την παλινδρόμηση του ωχρού σωματίου και τελειώνει με την επόμενη ωοθυλακιορρηξία, παρατηρούνται:

- γρήγορη μείωση της συγκέντρωσης της προγεστερόνης και προοδευτική αύξηση της συγκέντρωσης της οιστραδιόλης στο αίμα. Η μεταβολή αυτή της συγκέντρωσης των ορμονών αυτών αποτελεί την αναγκαία προϋπόθεση για την εκδήλωση του κλινικού οίστρου. Πιο συγκεκριμένα, κατά την περίοδο που παρεμβάλλεται ανάμεσα στις 48-2 ώρες πριν από τον οίστρο και τη 2η-3η ημέρα μετά την έναρξή του, η τιμή συγκέντρωσης της προγεστερόνης ανέρχεται σε 0.1-0.5 ng/ml πλάσματος και φτάνει μέχρι 4-9 ng/ml πλάσματος κατά το διάστημα των 7-13 ημερών του ωοθηκικού κύκλου, δηλ. κατά την ωχρινική φάση. Η συγκέντρωση της οιστραδιόλης ανέρχεται σε 7-2 pg από την επόμενη ημέρα του οίστρου και παρουσιάζει μια μικρή άνοδο κατά το μέσο του κύκλου, μέχρι περίπου 2-3 ημέρες πριν από τον επόμενο οίστρο, κατά τον οποίο η συγκέντρωση της οιστραδιόλης φθάνει στα 10-20 pg/ml πλάσματος και ακολούθως μειώνεται με γρήγορο ρυθμό.

- αύξηση στο διπλάσιο περίπου της συγκεντρώσεως της LH στο αίμα, προφανώς λόγω της απομάκρυνσης της αρνητικής παλινδρόμης επίδρασης της προγεστερόνης.

- επίτευξη ενός μεγίστου συγκέντρωσης της οιστραδιόλης (peak). Το μέγιστο αυτό της οιστραδιόλης αφενός αναστέλλει την έκκριση του PRIF, με αποτέλεσμα την αύξηση της έκκρισης της προλακτίνης, και αφετέρου ασκεί θετική παλινδρομη επίδραση (positive feedback) πάνω στον άξονα υποθαλάμου - υπόφυσης, προκαλώντας έτσι την έκλυση της LHRH, η οποία είναι υπεύθυνη για μια απότομη αύξηση του ρυθμού έκκρισης της LH και της FSH.



Εικ. 6. Σχηματική απεικόνιση των ορμονικών και ωοθυλακικών μεταβολών που επι-
 συμβαίνουν κατά τη διάρκεια του οιστρικού κύκλου και ιδιαίτερα κατά τον οίστρο και
 την ωοθυλακιόρρηξη.

Σύμφωνα με τις υπάρχουσες ενδείξεις, στα αγροτικά ζώα η έκκριση της FSH και της LH ελέγχεται από δύο λειτουργικά ανεξάρτητα, αλλά αλληλοεπι-
 καλυπτόμενα συστήματα, δηλ.:

- Το τονικό/επεισοδιακό σύστημα (tonic/episodic system), που είναι υπεύθυ-
 νο για τη συνεχή ή ελάχιστη έκκριση της FSH και της LH, που διεγείρουν το
 βλαστικό επιθήλιο και τα ενδοκρινικά στοιχεία της ωοθήκης (δηλ. την ωογένε-
 ση και την ωοθυλακιόγένεση).

Οι συγκεντρώσεις της FSH και της LH ρυθμίζονται από τις συγκεντρώσεις
 των ορμονών των γεννητικών αδένων ενός συγκεκριμένου οργανισμού μέσω
 αρνητικής παλίνδρομης επίδρασης. Ο ρυθμός της τονικής έκκρισης δεν είναι
 σταθερός, αλλά παρουσιάζει περιοδικές αυξομειώσεις (ώσεις) και παρατηρεί-
 ται και στα δύο φύλα.

- Το "φασικό" σύστημα, που είναι υπεύθυνο για την αιφνίδια έξαρση του

ρυθμού έκκρισης της FSH και της LH (προωθυλακιορρηκτική έκκριση-pregonadotropy surge ή release), που είναι υπεύθυνη για την ωοθυλακιορρηξία.

Τα παραπάνω δύο συστήματα ελέγχονται από δύο υποθαλαμικά κέντρα.

Η θετική παλινδρομη επίδραση της οιστραδιόλης στην υποθαλαμο-υποφυσιακή λειτουργία στα αγροτικά ζώα καταφαίνεται από το ότι η αύξηση της συγκέντρωσης της οιστραδιόλης διεγείρει την έκκριση της LH, που είναι απαραίτητη για την εξεργασία της ωοθυλακιορρηξίας και το σχηματισμό του ωχρού σωματίου. Η ανταπόκριση της πρόσθιας υπόφυσης στη GnRH επηρεάζεται από τις συγκεντρώσεις των στεροειδών της ωοθήκης. Η δυνατότητα αναπόκρισης της υπόφυσης αυξάνεται αμέσως μετά τη μείωση της συγκέντρωσης της προγεστερόνης και την αύξηση της συγκέντρωσης της οιστραδιόλης. Πιθανώς υπάρχουν αυτο-ρυθμιστικοί μηχανισμοί που δρούν τοπικά στην πρόσθια υπόφυση και στον υποθάλαμο και που ελέγχουν την έκκριση των γοναδοτροπινών.

Οι ώσεις της τονικής έκκρισης των γοναδοτροπινών και ιδιαίτερα εκείνες της LH ακολουθούν ανάλογο πρότυπο έκλυσης της GnRH από τον υποθάλαμο.

Η έναρξη της κυκλικής λειτουργίας της ωοθήκης κατά την ενήβωση και την έναρξη της περιόδου οχείας, όπως και μετά τον τοκετό, συνδέεται με αύξηση της συχνότητας των ώσεων της τονικής έκκρισης των γοναδοτροπινών. Ανάλογη αύξηση της συχνότητας της τονικής έκκρισης της LH παρατηρείται και όταν τα κριάρια εισάγονται στα κοπάδια των προβατινών κατά την αρχή της περιόδου οχείας, γεγονός που προκαλεί την έναρξη της κυκλικής δραστηριότητας των ωοθηκών.

Στο πρόβατο η προγεστερόνη φαίνεται ότι παίζει σημαντικό ρόλο στο μηχανισμό αναστολής του τονικού προτύπου έκκρισης της LH και αποτελεί την κύρια ρυθμιστική ορμόνη που ελέγχει τον οιστρικό κύκλο στο πρόβατο και κατά πάσα πιθανότητα και στα άλλα είδη. Έτσι, όταν η συγκέντρωση της προγεστερόνης στο περιφερικό αίμα μειώνεται σε συνδυασμό με την παλινδρόμηση του ωχρού σωματίου παρατηρείται έκκριση της LH από την πρόσθια υπόφυση. Η αύξηση της συγκέντρωσης της LH έχει ως αποτέλεσμα τη γρήγορη αύξηση της συγκέντρωσης της οιστραδιόλης από τα αναπτυσσόμενα ωοθυλάκια. Η απότομη αύξηση της συγκέντρωσης της οιστραδιόλης διεγείρει το κέντρο του φασικού συστήματος έκκρισης της LH, που τελικά προκαλεί την ωοθυλακιορρηξία του ώριμου ωοθυλακίου.

Σε ορισμένα είδη, όπως π.χ. στην αγελάδα, παρατηρείται μια παράλληλη αύξηση της συγκέντρωσης της FSH. Παρόλο που η ακριβής σημασία του γεγονότος αυτού δεν είναι σαφής, είναι προφανές ότι ο συνδυασμός της FSH και της LH είναι απαραίτητος για την ωοθυλακιορρηξία. Ο ειδικός φυσιολογικός ρόλος των δύο αυτών γοναδοτροπινών της υπόφυσης δεν είναι απόλυτα σαφής, αλλά είναι γνωστό ότι η FSH προκαλεί την ανάπτυξη των ωοθυλακίων και την ωρίμαση των κοκκωδών κυττάρων σε βαθμό τέτοιο ώστε να είναι δυνατό αυτά να αντιδράσουν στην ενδογενή LH, συμβάλλοντας έτσι στο σχηματι-