مقایسهٔ ساختار و فراساختار فولیکول‌های مو و پر

احمد قارزی

دریافت: 1391/11/15/ پذیرش: 1392/9/24

گروه زیست‌شناسی، دانشکدهٔ علوم، دانشگاه لرستان، خرم‌آباد، ایمیل: ahgharzi@yahoo.com

چکیده. طرز تشکیل فولیکول پر و فولیکول مو در مرحلهٔ جنینی تقریباً مشابه است. هدف تحقیق حاضر بررسی شباهت‌ها و تفاوت‌های ساختاری این دو نوع فولیکول در موش‌های صحرایی و کبوترهای بالغ است. برای این منظور، پس از خارج‌کردن فولیکول‌ها، آنها را برای بررسی با میکروسکوپ نوری و الکترونی آماده کردیم. نتایج این تحقیق نشان داد که این دو نوع فولیکول ازنظر داشتن پاپیلای درمی و ماتریکس اپیدرمی مشابه هستند. همچنین نحوهٔ تولید رشته مو و پر در آنها تقریباً یکسان است. اما برخلاف فولیکول مو، در بخش بالای پاپیلای درمی فولیکول پر یک بخش متمایز به نام پولپ وجود دارد. در مرکز این پولپ و همچنین پاپیلای درمی یک رگ خونی قرار دارد که نظیر آن در فولیکول مو دیده نمی‌شود. یکی دیگر از تفاوت‌های مشاهده‌شده به ضخامت غشای پایه‌ای مربوط می‌شود که در مرز ماتریکس اپیدرمی و پاپیلای درمی وجود دارد و در فولیکول پر نسبت به فولیکول مو از ضخامت بسیار بیشتری برخوردار است. همچنین در قاعدهٔ فولیکول پر جمعیت مشخصی از سلول‌های شبه بنیادی دیده می‌شود که نظیر آن در فولیکول مو مشاهده نشد. با توجه به نتایج به نظر می‌رسد که پر در پرندگان و مو در پستانداران برای اهداف زیستی مختلفی سازگاری یافته‌اند.

واژه‌های کلیدی: پاپیلای درمی، ماتریکس اپیدرمی، سلول‌های بنیادی اپیدرمی، پولپ.

Structural and ultrastructural comparison of hair and feather follicles

Ahmad Gharzi

Received 06.03.2013/ Accepted 15.12.2013

Department of Biology, Faculty of Science, Lorestan University, Khorramabad, Iran
Email: ahgharzi@yahoo.com

Abstract. Formations of feather and hair follicles during embryonic stage are nearly similar. The aim of the present research is to study the similarities and differences between these two follicles in adult pigeons and rats. To fulfill this task, feather and hair follicles were dissected and processed for light and electron microscopy. The results demonstrated that these two follicles were similar in having dermal papilla and epidermal matrix. Moreover, the production of feather fibers and hair in them, respectively, is almost similar. However, unlike the hair follicle, the feather follicle has a distinct compartment, called the pulp at the top of the papilla. At the center of this pulp and dermal papilla a blood vessel exists, a character never observed in the hair follicle. Another difference between the two related to the thickness of the basement membrane exists at the interface between the papilla and epidermal matrix which in feather follicle is much thicker than its hair equivalent. In addition, at the base of feather follicle there is a distinct population of stem-like cells which could not be distinguished in the hair follicle. Based on the results obtained in this study, it seems that the feathers in birds and the hairs in mammals have been adapted for different biological tasks.

Keywords. dermal papilla, epidermal matrix, epidermal stem cell, pulp

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]

مقدمه

بدن مهره‌داران با فلس، پر یا مو (خز) پوشیده می‌شود. مقایسهٔ تشابهات و تفاوت‌های این ضمائم پوستی سبب می‌شود اطلاعاتی درباب منشأ جنینی آنها و نیز چگونگی تکامل آنها فراهم شود (Chuong *et al.*, 2000). عقیده بر این است که مسیر تکاملی پر (از خزندگان به پرندگان) و مو (از خزندگان به پستانداران) متفاوت و مستقل از یکدیگر است، ولی فولیکول پر و فولیکول مو شباهت‌هایی با هم دارند که به اعتقاد محققان ناشی از تکامل همگرای این دو ساختار است (Yue *et al.*, 2005). فولیکول پر و مو هردو قدرت ترمیمی نیرومندی دارند که می‌توانند به طور دوره‌ای سبب نوسازی این ساختارهای اپی‌تلیالی (پر و مو) شوند (Paus, 1996). علاوه‌براین، در طی دورهٔ جنینی هردو این ضمائم پوستی (فولیکول پر و فولیکول مو) همچون دیگر ضمائم اپیدرمی (ناخن، چنگال، فلس، غدد شیری و شاخ) درنتیجهٔ برهم‌کنش‌های دقیقاً زمان‌بندی و مکان‌یابی‌شده‌ای که بین اپیدرم جنینی و جمعیت خاصی از سلول‌های درمی جنینی (سلول‌های مزانشیمی) به وقوع می‌پیوندد سرچشمه می‌گیرند (Martinez *et al.*, 2004). هردوی این بافت‌ها برای مورفوژنز طبیعی این ضمائم لازم و ضروری‌اند. دلیل این وابستگی دوجانبه وجود مسیرهای پیام رسانی دوجانبه‌ای است که بین اپیدرم و سلول‌های مزانشیمی برقرار می‌شود و این پیام‌ها هستند که نوع، شکل و طرح ضمائم پوستی درحال تشکیل را تعیین می‌کنند (Davidson, 1993). ازطرفی باید توجه داشت که این برهم‌کنش‌ها صرفاً به دوران جنینی محدود نمی‌شوند، بلکه در سرتاسر طول زندگی فرد تداوم دارند و مسئول رخدادهای چرخه‌ای در جریان رشد، توقف رشد و ریزش پر یا مو هستند (Mackenzie, 1994).

باوجود منشأ تکاملی متفاوت، وجود وقایع مشابه در دورهٔ جنینی باعث شده است که این دو ساختار پوستی در حیوان بالغ آناتومی و بافت‌شناسی نسبتاً مشابهی را به نمایش بگذارند. مطالعات متعددی درباب ساختار آناتومیکی و میکروسکوپی این دو فولیکول انجام گرفته است (Yu *et al.*, 2004). این مطالعات سازمان‌دهی کلی این فولیکول‌ها و مولکول‌های درگیر در اتفاقات داخل سلولی و بین‌سلولی را تاحدودی در آنها روشن کرده است. فولیکول‌ها ساختارهای استوانه‌ای‌شکل در پوست هستند که ضمن تولید پر و مو آنها را محکم در پوست نگه می‌دارند. در قاعدهٔ این فولیکول‌ها که در درون درم قرار می‌گیرد توده‌ای سلول مزانشیمی به نام پاپیلای درمی وجود دارد که با ارسال پیام‌هایی سلول-های اپیدرمی پیرامون خود را که سلول‌های ماتریکس نامیده می‌شوند وادار به تکثیر می‌کنند (Jiang *et al.*, 2011). همچنان‌که سلول‌های به‌دست‌آمده از تکثیر به طرف بالا حرکت می‌کنند تمایز می‌یابند و به پر یا مو تبدیل می‌شوند. بنابر مطالعات انجام‌شده درباره هردوی این فولیکول‌ها، سلول‌های پاپیلای درمی برای ترمیم دوره‌ای پر و مو حیاتی هستند. عقیده بر این است که هردو فولیکول پر و مو واجد مخزنی از سلول‌های بنیادی اپیدرمی هستند که نه‌تنها سلول‌های لازم برای رشد پر یا مو را تأمین می‌کنند، بلکه در فراهم‌آوردن سلول‌های اپیدرمی برای اپیدرم پوست در جریان رشد و ترمیم آن نیز ضروری هستند (Yu *et al.*, 2002; Talor *et al.*, 2000). تحقیقات مختلف انجام‌شده مشخص کرده که ازنظر موقعیت قرارگیری این سلول‌های بنیادی اپیدرمی و ملانوسیت‌ها در این دو فولیکول تفاوت‌هایی وجود دارد (Lin *et al.*, 2013; Yue *et al.*, 2005; Morris *et al.*, 2004).

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]

علاوه‌براین، تفاوت‌هایی نیز ازنظر بخش درمی بین این فولیکول‌ها وجود دارد (Yue *et al.*, 2005; Yu *et al.*, 2004). با توجه به اطلاعات متعدد و پراکنده دربارهٔ ساختار فولیکول پر و فولیکول مو در این مطالعه سعی بر این است که با قراردادن این دو اندام درکنار هم و مقایسهٔ جزءبه‌جزء آنها از جنبه‌های سلولی و میکروسکوپی به مقایسهٔ شباهت‌ها و تفاوت‌های این دو فولیکول پرداخته شود. ازطرفی برخلاف بیشتر مطالعات قبلی که از پرندگان غیرپروازی و عمدتاً مرغ خانگی یا در مواردی غاز و غیره به‌عنوان مدل استفاده شده است (Xu *et al.*, 2011; Wu *et al.*, 2008; Yue *et al.*, 2005; Chuong *et al.*, 2000; Prum, 1999; Chuong, 1998)، در مطالعهٔ حاضر فولیکول‌های پر یک پرندهٔ پروازی، کبوتر، با فولیکول‌های موی پوزهٔ موش صحرایی مقایسه می‌شود.

مواد و روش‌ها

تهیهٔ نمونه‌ها و خارج‌کردن فولیکول‌های مو و پر از پوست آنها

پنج موش صحرایی نژاد Piebald Virol Glaxo (PVG) که در شرایط آزمایشگاهی نگهداری می‌شدند و پنج کبوتر معمولی *Columba livia* که از بازار تهیه شد برای این‌کار انتخاب شدند. در تمام مراحل کار با حیوانات زنده موازین اخلاقی دربارهٔ رفتار با آنها کاملاً رعایت شد. هردو حیوان، با قرارگرفتن در دسیکاتور محتوی کلروفرم ابتدا بیهوش و سپس با رهاکردن آنها در این وضعیت کشته شدند. موش‌ها، پس از کشته شدن، روی تشتک تشریح خوابانده شدند و با استفاده از قیچی جراحی ظریف یک برش روی پوست بالای لب فوقانی آنها ایجاد شد. پوست بریده با گیرهٔ مخصوص جراحی گرفته و به عقب برگردانده شد، به‌گونه‌ای که سطح داخلی پوست درمعرض دید قرار گرفت. سپس به شیوه‌ای که قبلاً توصیف شد و با کمک پنس‌های ظریف فولیکول‌های پوزه یا ویبریسا به آرامی و یک‌به‌یک از پوست بیرون آورده شد (Gharzi & Jahoda, 2012; Gharzi *et al.*, 2011). برخی فولیکول‌های خارج‌شده برای مطالعات بافت‌شناسی به محلول فرمالین نمکی 4٪ با دمای $4^{\circ}C$ منتقل و برخی دیگر به منظور آماده‌سازی برای میکروسکوپ الکترونی به محلول کارنوفسکی با دمای $4^{\circ}C$ منتقل شدند.

کبوترها نیز پس از کشته‌شدن روی تشتک تشریح ثابت شدند. در این مرحله با کمک دست شاه‌پرهای بالغ روی بال‌ها کنده شد تا اینکه در لابه‌لای این پرهای بالغ پرهای جوانی که به‌تازگی از پوست درآمده بودند مشخص شدند. سپس محل اطراف این پرهای جوان با پنبهٔ آغشته با اتانول 70٪ تمیز شد و سپس همچون موش‌ها در پوست مجاور این فولیکول‌ها با اسکالپل برشی ایجاد و لبهٔ پوست بریده‌شده با گیره معکوس شد. درادامه از سمت داخل و با کمک پنس فولیکول این پرهای جوان به‌آرامی از پوست بیرون کشیده شد. اینکار برای چند فولیکول پر بالغ نیز انجام گرفت. نظیر فولیکول‌های مو، فولیکول‌های پر خارج‌شده نیز برای بررسی‌های بافت‌شناسی و میکروسکوپ الکترونی به یکی از دو ظرفی که در بالا اشاره شد منتقل شدند. در کل در این تحقیق 22 فولیکول مو و 15 فولیکول پر برای بررسی‌ها استفاده شدند.

آماده‌سازی فولیکول‌ها

به‌منظور آماده‌سازی نمونه‌ها برای مطالعات بافت‌شناسی، نمونه‌ها پس از 24 ساعت تثبیت‌شدن در محلول 4٪ فرمالین نمکی با گذراندن ازمیان یک سری اتانول با غلظت بالارونده (70٪ و 95٪ دو ساعت برای هرکدام و100٪ سه‌ساعت) ابتدا آبگیری شدند. فولیکول‌ها سپس با قرارگرفتن در تولوئن برای سه‌ساعت شفاف شدند و سپس مرحلهٔ نفوذ دادن (برای 24 ساعت) و قالب‌گیری با پارافین در مورد آنها انجام شد. با کمک یک

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]

میکروتوم (Leitz 1512 ،آلمان) برش‌هایی به ضخامت 7 میکرون از فولیکول‌ها تهیه و برش‌ها با ترکیبی از آبی آلسین، هماتوکسلین وایگرت و پونسا کوتیس (مرک، آلمان) رنگ‌آمیزی شدند.

درجهت آماده‌سازی نمونه‌ها برای میکروسکوپ الکترونی، پس از تثبیت اولیهٔ آنها در محلول کارنوفسکی برای مدت یک ساعت، ثابت‌سازی ثانویهٔ آنها با محلول اسمیوم تترااکسید صورت گرفت و قالب-های رزینی تهیه‌شده به‌وسیله اولترامیکروتوم (لایکا AG، اتریش) برش داده شدند. برش‌ها به‌ترتیب با استات اورانیل و سیترات سرب 1٪ رنگ‌آمیزی شدند. برش‌های رنگ‌آمیزی‌شده درنهایت با میکروسکوپ الکترونی گذاره (Philips 400T، هلند) مشاهده و بررسی شدند.

نتایج

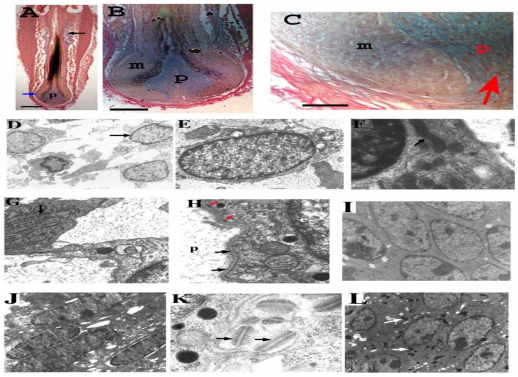
مورفولوژی و ساختار فولیکول‌ها در مرحلهٔ رشد

دربارهٔ فولیکول‌های موی ویبریسا، آنها از بیرون با غلاف کلاژنی سختی احاطه می‌گردند. درباب فولیکول مو در سرتاسر مرحلهٔ رشد یا آناژن انتهای تحتانی فولیکول یک ظاهر پیازی‌شکل یا حباب‌مانند را به نمایش می‌گذارد (شکل 1A). در قسمت مرکزی این حباب یک پاپیلای درمی قرارگرفته که به‌استثنای بخش ساقهٔ قاعده‌ای توسط بخش اپیدرمی که معمولاً به آن ماتریکس اپیدرمی گفته می‌شود احاطه می‌شود (شکل 1B). پاپیلای درمی بزرگ و مشخص است و در قسمت رأسی به داخل بخش مرکزی رشتهٔ موی درحال رشد امتداد می‌یابد. سلول‌های پاپیلا در یک ماتریکس خارج سلولی فراوان که میل و قرابت شدیدی با آبی آلسین نشان می‌دهد قرار دارند. ماتریکس اپیدرمی چندلایه بوده و در ناحیهٔ تحتانی از سلول‌های کروی، کوچک و متراکم تشکیل می‌شود (شکل 1C)، ولی در سطوح بالاتر این سلول‌ها حجیم‌تر و درازتر می‌شوند و به نظر می‌رسد درحال پشت سر گذاشتن مراحل تمایز به کراتینوسیت‌های ساقهٔ مو هستند.

ازنظر فراساختاری سلول‌های پاپیلای درمی با فواصل نسبتاً زیاد در یک ماتریکس خارج‌سلولی سست قرار می‌گیرند. این سلول‌ها با اشکال مختلفی دیده می-شوند و زوائد سیتوپلاسمی از همهٔ جهت‌ها از آنها خارج می‌شوند (شکل 1D). این سلول‌ها به‌واسطهٔ هسته‌های گرد یا بیضی‌شکل قابل شناسایی‌اند (شکل 1E). سیتوپلاسم این سلول‌ها دانه‌دار است و حاوی اندامک-های سیتوپلاسمی معمول است (شکل 1F). در داخل سیتوپلاسم یک شبکهٔ آندوپلاسمی بسیار توسعه‌یافته با ریبوزوم‌های بی‌شمار دیده می‌شود. میتوکندری‌ها و دستگاه گلژی در نواحی پیرامونی سیتوپلاسم قرار دارند، درحالی‌که ریبوزوم‌های آزاد تقریباً به‌طور یکنواخت در تمام نواحی سیتوپلاسم پراکنده هستند (شکل 1G). در اطراف پاپیلای درمی بخش ماتریکس اپیدرمی شامل سلول‌هایی است که به‌وسیلهٔ یک غشای پایه از سلول‌های پاپیلای درمی داخلی جدا می‌شوند (شکل 1H). سلول‌های اپیدرمی توسط اتصالات همی-دسموزوم به این غشا متصل می‌شوند. در این اپیدرم چندین ردیف سلول اپیدرمی قرار دارد که متراکم کنار هم قرار گرفته بودند (شکل1I). این سلول‌ها در پایین‌ترین بخش نسبت به نواحی بالاتر ویژگی‌های متفاوتی را به نمایش می‌گذارند. در پایین‌ترین بخش سلول‌های اپیدرمی ظاهرگرد و هستهٔ بزرگی دارد و سیتوپلاسم واجد چندین میتوکندری و توده‌ای از ریبوزوم‌های آزاد است ولی این سلول‌ها ازنظر سایر اندامک‌های سیتوپلاسمی زیاد غنی نیستند و در بین این سلول‌ها اتصالات دسموزوم به تعداد کمی دیده می‌شود (شکل 1J). همچنان‌که سلول‌ها به طرف بالا حرکت می‌کنند مورفولوژی و تشکیلات سیتوپلاسمی آنها دچار تغییر می‌شوند، به‌این‌ترتیب که سلول‌های اپیدرمی به‌تدریج بزرگ‌تر می‌شوند و از حالت کروی به حالت

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]

طویل و کشیده درمی‌آیند. در این نواحی نسبت به بخش پایینی بین سلول‌ها اتصالی‌های دسموزومی فراوان‌تری دیده می‌شود (شکل 1K). در فولیکول‌هایی که موی تیره ایجاد می‌کنند در این ناحیهٔ بالایی تعداد زیادی دانه‌های ملانین در سیتوپلاسم و لابه‌لای سلول‌های اپیدرمی مشاهده شد (شکل 1L).



شکل 1- ساختار فولیکول موی ویبریسا موش در مرحلهٔ رشد. (A) برش طولی از فولیکول که ساختار پیازی‌شکل انتهایی آن را نشان می‌دهد. پاپیلای درمی (p) از اطراف توسط ماتریکس اپیدرمی ضخیمی (پیکان آبی) احاطه می‌شود. اپیدرم خود توسط غلاف درمی (پیکان تیره) احاطه می‌شود. (B) بزرگ‌نمایی بالاتر از بخش انتهایی فولیکول که پاپیلای درمی بزرگ (p) و ماتریکس خارج سلولی غنی از گلیکوزآمینوگلیکان‌ها (رنگ آبی) را نشان می‌دهد. (C) بزرگ‌نمایی بالاتر تصویر قبلی. به جز ناحیهٔ ساقهٔ اتصالی (پیکان قرمز) پاپیلا توسط یک ماتریکس اپیدرمی (m) چندلایه احاطه شده است. (D) الکترومیکروگراف سلول‌های پاپیلای درمی. سلول‌های پاپیلا با هسته‌های مشخص (پیکان) کاملاً از هم جدا و بین آن‌ها فضای بین‌سلولی زیادی دیده می‌شود. (E) سلول‌ها فیبروبلاست-مانند هستند و اندامک‌های سلولی ازجمله میتوکندری (پیکان در F) و شبکهٔ آندوپلاسمی وسیع (پیکان در G) در سیتوپلاسم آنها دیده می‌شود. (H) در محل اتصال پاپیلای درمی (p) به اپیدرم اطراف (e) یک غشای پایهٔ مشخص (پیکان‌های تیره) وجود دارد. این سلول‌ها توسط اتصالات نیمه‌دسموزومی (پیکان‌های قرمز) به غشای پایه متصل هستند. (I) سلول‌های اپیدرمی بخش تحتانی ماتریکس متراکم و کوچک هستند. (J) سلول‌های اپیدرمی بخش بالایی ماتریکس بلند و کشیده‌اند. در نواحی بالاتر تعداد زیادی دسموزوم (پیکان‌ها در K) و دانه‌های ملانین (پیکان‌ها) بین سلول‌های اپیدرمی دیده می‌شود. خط نشانه در A برابر 250، در B 100 و در C 50 میکرومتر. بزرگ‌نمایی الکترومیکروگراف‌های D ×4600 ، E ×10000، F×18000 ، G×28000 ، H× 36000، I× 6000 ، J×8000 ، K×60000 و L×4600 .

Fig. 1. Structure of rat's vibrissa follicle during growing stage. (A) A longitudinal section through the follicle which shows its bulbous shape. Dermal papilla (p) is surrounded by a thick epidermal matrix (blue arrow) covered by a dermal sheath. (B) Higher magnification of the follicle's end which shows a large dermal papilla (p) with a matrix rich in Glycosaminoglycans (blue color). (D) Higher magnification of previous picture. Except of connecting stalk, the papilla (red arrow) is surrounded by a multilayered epidermal matrix (m). Electro micrograph of papilla's cells with distinct nucleus (n) separated by a large extracellular space. (E) The cells of papilla are fibroblast-liked in shape and cellular organelles including mitochondria (arrow in F) and rich endoplasmic reticulum (arrow in G) are seen within their cytoplasm. (H) At the point where the dermal papilla (p) connects to surrounding epidermis (e) a distinct basement (black arrows) is present. The epidermal cells are connected to the membrane by hemidesmosome junctions (red arrows). (I) The epidermal cells of the basal region the matrix are small and dense. (J) The cells in upper regions of the matrix are thin and long. At the upper part of the follicle many desmosomes (arrows in K) and melanin granules (arrows in L) are observed between cells. Bars= 250 μ (A), 100 μ (B), 50 μ (C). Electromicrographs magnification = ×4600 (D), ×10000 (E), ×18000 (F), ×28000 (G), ×36000, (H), ×6000 (I), ×8000 (J), ×60000 (K), ×4600 (L).

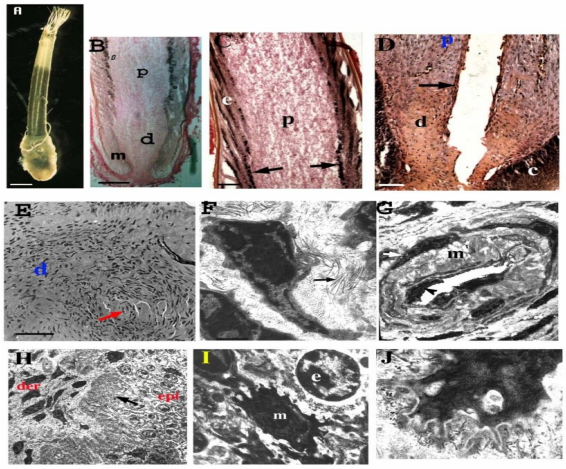
[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]

فولیکول شاه‌پر درحال رشد نیز واجد مشخصاتی است که بسیار مشابه آن چیزی است که فولیکول مو در مرحلهٔ مشابه نمایان می‌کند. این فولیکول‌ها دارای ساختاری کوزه‌مانند هستند که توسط غلافی از بافت هم‌بند احاطه می‌شوند (شکل 2A). از سطح فوقانی این فولیکول، غلاف پر خارج شده که در داخل آن ریش‌ها قرار دارند. درنهایت همچون ناحیهٔ راسی این غلاف شکافته شده و با نظم‌گرفتن و مرتب‌شدن ریش و ریشک‌ها پهنهٔ پر شکل می‌گیرد. در نمای میکروسکوپی، یک تودهٔ بسیار بزرگ از سلول‌های درمی در طول ناحیهٔ میانی فولیکول مشاهده می‌شود (شکل 2B). این ساختار درمی از دو بخش تحتانی و فوقانی تشکیل می‌شود، هرچند ازنظر بافتی مرز کاملاً مشخصی بین این‌دو دیده نمی‌شود. ناحیهٔ تحتانی پاپیلای درمی نامیده می‌شود که از سلول‌های شبه فیبروبلاست تشکیل شده و در یک ماتریکس خارج سلولی فراوان قرار می‌گیرند. برخلاف پاپیلای درمی فولیکول مو، پاپیلای درمی پر با آبی آلسین که با گلیکوزآمینوگلیکان‌ها واکنش می‌دهد رنگ نگرفت بلکه با ظاهری قرمز رنگ نمایان شد. همچون پاپیلای مو، پاپیلای فولیکول پر نیز به جز در بخش ساقهٔ اتصالی تحتانی به وسیلهٔ یک بخش اپیدرمی ضخیم و چندلایه احاطه می‌شود. سلول‌های بخش اپیدرمی به شکل کاملاً متراکم قرار داشته و هنگام رنگ شدن با هماتوکسیلین یک واکنش بازوفیلی قوی از خود نشان می‌دهند. این بخش اپیدرمی که یقه نام دارد ناحیه‌ای است که با انجام تکثیر سلولی در آن، سلول‌های مورد نیاز برای ساختن رشتهٔ پر فراهم می‌شود (شکل 2C). سه چهارم فوقانی تودهٔ درمی پولپ یا پرد نامیده شده و در واقع از سلول-های مرده و مواد خارج سلولی ترشح شده از سلول‌های پاپیلا تشکیل می‌شود. پولپ توسط یک بافت اپیدرمی که از ناحیهٔ یقه نازک‌تر بوده و حاوی سلول‌های پیگمان‌دار است احاطه می‌شود. در این ناحیه از بافت اپیدرمی است که سلول‌ها تمایز پیدا کرده و مقدمهٔ تشکیل ریشک‌های پر ایجاد می‌گردد. بر خلاف مو، در فولیکول پر یک رگ خونی بزرگ از طریق ساقهٔ اتصالی قاعده‌ای به پاپیلا وارد و در مرکز پاپیلا و پولپ به طرف ناحیهٔ فوقانی فولیکول حرکت می‌کند (شکل 2D).

ازنظر فراساختاری پاپیلای درمی فولیکول پر نیز از سلول‌های فیبروبلاست مانندی تشکیل می‌شود که که کم و بیش به صورت حلقوی در اطراف یک رگ بزرگ خونی پراکنده شده‌اند (شکل 2E). این سلول‌ها اشکال مختلفی به خود گرفته ولی اکثراً بلند و کشیده بوده و واجد زوائد سیتوپلاسمی اندکی هستند (شکل 2F). سلول‌های پاپیلا دارای هستهٔ بزرگی هستند که بخش زیادی از حجم سلول را اشغال می‌کند و در اطراف این هسته سیتوپلاسم نازکی قرار می‌گیرد. در اطراف سلول‌های پاپیلا ماتریکس خارج سلولی غنی از رشته‌های بافت هم‌بند به ویژه کلاژن رشته‌ای حضور دارد. رگ خونی بزرگی که در مرکز پاپیلا وجود دارد یک دیوارهٔ ضخیم با طبقات مشخص را دارا است (شکل 2G).

سلول‌های پاپیلای درمی توسط یک غشای پایهٔ ضخیم و غنی از رشته از بخش ماتریکس اپیدرمی اطراف جدا می‌شوند (شکل 2H). در داخل ماتریکس، سلول‌های اپیدرمی به صورت کوچک و بسیار متراکم وجود داشته و به طور محکم به غشای پایه متصل هستند (شکل 2I). در داخل ماتریکس چندین سلول دندریتی نیز مشاهده می‌شوند که به طور تنگاتنگ به سلول‌های اپیدرمی مجاور مرتبط هستند (شکل 2J).

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]



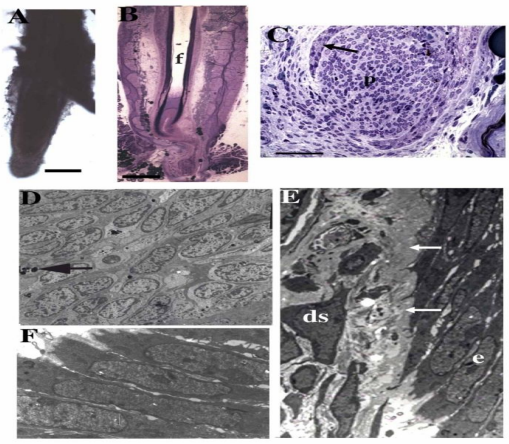
شکل 2- ساختار فولیکول پر درحال رشد در کبوتر. (A) مورفولوژی خارجی فولیکول. (B) یک برش طولی از فولیکول. بافت درمی به دو ناحیهٔ پاپیلای درمی تحتانی (d) و پولپ فوقانی (p) تقسیم می‌شود. ماتریکس اپیدرمی (m). (C) بزرگ‌نمایی بالاتر بخش بالایی فولیکول که پولپ (p) و بافت اپیدرمی (e) اطراف آن را نشان می‌دهد. در محل تماس پولپ و بافت اپیدرمی تعداد زیادی دانه‌های رنگی (پیکان‌ها) در ریش‌های درحال تشکیل دیده می‌شود. (D) بزرگ‌نمایی بالاتر از بخش تحتانی یک فولیکول درحال رشد دیگر که رگ بزرگ خونی مرکزی (پیکان) را که در طول پاپیلا (d) و پولپ (p) حرکت می‌کند نمایش می‌دهد. یقهٔ اپیدرمی (c) نیز در این تصویر مشاهده می‌شود. (E) برش نیمه‌نازک از پاپیلای درمی (d) که سلول‌ها به صورت حلقه‌وار در اطراف رگ مرکزی (پیکان) قرار می‌گیرند. (F) الکترومیکروگراف سلول‌های پاپیلای درمی که داخل یک ماتریکس خارج‌سلولی غنی از رشته شناورند. (G) برش عرضی از رگ مرکزی پاپیلا که سه لایهٔ دیوارهٔ رگ شامل انتیما (نوک پیکان تیره)، مدیا (m) و ادوانتیس (پیکان سفید) مشخص است. (H) یک غشای پایهٔ ضخیم و مشخص (پیکان) بین بخش اپیدرمی (epi) و درمی (der) دیده می‌شود. (I) هستهٔ سلول‌های اپیدرمی گرد است و تعدادی سلول‌های دندریتیک (m) در بین آن‌ها دیده می‌شود. (J) سلول دندریتیک که واجد ضمائم سیتوپلاسمی متعددی است. خط نشانه در A برابر با 1 میلی‌متر، در B و C 50 میکرومتر، در D 30 میکرومتر، در E 25 میکرومتر. بزرگ‌نمایی الکترومیکروگراف‌های F 17000×، G 6000×، H 2800×، I 13000× و J 36000×.

Fig. 2. Structure of pigeon's feather follicle during growing stage. (A) External morphology of the feather follicle. (B) A longitudinal section through a follicle. The dermal component is divided into two regions, the lower dermal papilla (d) and the upper pulp (p). Epidermal matrix (m). (C) Higher magnification of the upper follicle shows the pulp (p) and surrounding epidermal tissue (e). At the interface between the pulp and epidermal tissue numerous black pigments (arrows) are seen within the forming barbs. (D) Higher magnification of the lower follicle which reveals a large central vessel (arrow) within the length of the papilla (d) and pulp (p). The epidermal collar (c) is also observed. (E). A semi-thin section through the papilla (d) with circular cells surrounding the central vessel (arrow). Electro micrograph of papilla cells embedded in a extracellular matrix rich in fibers. (G) A cross section through the central blood vessel showing three distinct layer of intima (black arrowhead), media (m) and adventitia (white arrow). (H) The dermal cells (der) are separated from epidermal cells (epi) by a thick basement membrane (arrow). (I) The epidermal cells have round nuclei and some dendritic cells (m) were also observed within them. (J) The dendritic cells display multiple cytoplasmic projections. Bars= 1 mm (A), 50 µ (B, C), 30 µ (D), 25 µ (E). Electromicrographs magnification = ×17000 (F), ×6000 (G), ×2800 (H), ×13000 (I), ×36000 (J).

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]

مورفولوژی و ساختار فولیکول‌ها طی دورهٔ استراحت

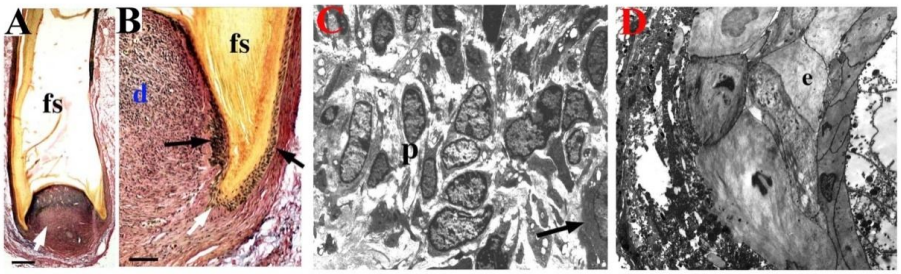
هردو فولیکول مو و پر پس از طی مرحلهٔ رشد که طول مدت آن در فولیکول‌های مختلف فرق می‌کند وارد فاز استراحت می‌شوند و این زمانی است که رشتهٔ مو و ساقهٔ پر ساخته‌شده در مرحلهٔ رشد شروع به حرکت کردن به طرف سطح پوست می‌کند و پاپیلای درمی قاعده‌ای چروکیده می‌شود. فولیکول مو در طول این دوره، که به تلوژن معروف است، یک انتهای باریک و نوک تیز دارد (شکل 3A). در برش‌های بافت‌شناسی قسمت قاعده‌ای (بولب) آن به صورت تکمه‌ای در انتها دیده می‌شود (شکل 3B). پاپیلای درمی کوچک است و به وسیلهٔ یک نوار نازک از سلول‌های اپیدرمی احاطه می‌شود (شکل 3C). سلول‌های پاپیلا نسبت به مرحلهٔ رشد بسیار متراکم‌ترند و دارای اندازهٔ کوچک‌تر و زوائد سیتوپلاسمی کم‌تری هستند (شکل 3D). در بخش اپیدرمی نیز تعداد لایه‌های سلولی نسبت به مرحلهٔ رشد کاهش مشخصی نشان می‌دهد و سلول‌ها بزرگ و کشیده هستند. این سلول‌های اپیدرمی هنوز هم توسط غشای پایه از سلول‌های درمی جدا می‌شوند، ولی نسبت به مرحلهٔ رشد این غشا بسیار ضخیم‌تر است (شکل 2E).



شکل 3- ساختار فولیکول مو ویبریسا در مرحلهٔ استراحت (تلوژن). (A) شکل ظاهری یک فولیکول تلوژن که انتهای تحتانی باریک آن را نشان می‌دهد. (B) ساختار بافتی یک فولیکول تلوژن که بخش قاعده‌ای پیاز در آن به صورت تکمه دیده می‌شود. رشتهٔ موی تولیدشده که اکنون کلاب نامیده می‌شود (f) به سمت سطح پوست حرکت کرده است. (C) بزرگ‌نمایی بالاتر ناحیهٔ بولب که سلول‌های پاپیلای (p) متراکم و لایهٔ بسیار نازکی از سلول‌های اپیدرمی (پیکان) اطراف آن را نشان می‌دهد. (D) الکترومیکروگراف پاپیلای درمی متراکم که لیزوزوم‌ها (پیکان) به صورت نقاط تیره‌رنگ در داخل سیتوپلاسم سلول‌ها دیده می‌شوند. (E) الکترومیکروگراف محل اتصال (پیکان) ماتریکس اپیدرمی و سلول‌های غلاف درمی. (F). این تصویر سلول‌هایی اپیدرمی را که در انتهای قاعده‌ای پیاز قرار دارند نشان می‌دهد. خط نشانه در تصاویر A و B 200 و در C 60 میکرومتر است. بزرگ‌نمایی الکترومیکروگراف‌های D 3600×، E 4000× و F 6000×.

Fig. 3. Structure of a vibrissa follicle during the resting stage (telogen). (A) External morphology of a telogen follicle with a narrow end. (B) Histological structure of a telogen follicle showing its knob-liked end. The produced fiber which is now called the club moved towards the skin surface. (C) Higher magnification of the bulb region showing dense papilla cells (p) and a thin layer of surrounding epidermal cells (arrow). (D) Electro micrograph of the compact papilla revealing lysosomes (arrow) inside cell's cytoplasm. (E) An electro micrograph from the interface (arrow) between the epidermal matrix and dermal sheath. (F) This picture shows the epidermal cells located at the basal end of the bulb. Bars = 200 μ (A, B), 60 μ (C). Electromicrographs magnification: ×3600 (D), ×4000 (E), ×6000 (F).

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]



شکل 4- ساختار فولیکول پر در مرحلهٔ استراحت. (A) برشی طولی از فولیکول. در مقایسه با مرحلهٔ رشد پاپیلای درمی (پیکان) کوچک است و فقط به انتهای قاعده‌ای فولیکول محدود می‌شود. بخش ساقهٔ اپیدرمی (fs) عمدتاً کراتینه شده و در این نما فاقد ساختار سلولی است. (B) بزرگ‌نمایی بالاتر ناحیهٔ تحتانی تصویر A. ساقهٔ اپیدرمی (fs) به‌وسیلهٔ لایهٔ نازکی از سلول‌ها (پیکان‌های تیره) از بیرون و داخل و همچنین پایین (پیکان سفید) احاطه می‌شود. (C) الکترومیکروگراف سلول‌های پاپیلای درمی که به طور متراکم و فشرده در لابه‌لای یک ماتریکس نازک (پیکان) قرار گرفته‌اند. (D) الکترومیکروگراف بخش اپیدرمی که سلول‌های کراتینه شده و مرده (e) را در این ناحیه نشان می‌دهد. هسته و دیگر اندامک‌های سلولی در این سلول‌ها مشاهده نمی‌شوند. رنگ‌آمیزی در A و B با ترکیبی از هماتوکسیلین، ائوزین و پونسا S. خط نشانه در A 200 و در F 50 میکرومتر. بزرگ‌نمایی الکترومیکروگراف‌های C 2000× و D 4600×.

Fig. 4. Structure of feather follicle during the resting stage. (A) A longitudinal section through the follicle. Compared to the growing stage, the dermal papilla (arrow) is small and confined only to the base of the follicle. The epidermal feather shaft (fs) is mainly keratinized and acellular. (B) Higher magnification of the lower region of the same specimen. The feather shaft (fs) is surrounded by a thin layer of epidermal cells at both sides (white arrows). (C) Electro micrograph of compact papilla cells observed within a thin matrix (arrow). (D) An electro micrograph from the epidermal component with keratinized dead cells (e) which lack any cellular organelles. Staining in A and B with a combination haematoxylin, eosin and ponceau S. Bars= 200 μ (A), 50 μ (F). Electromicrographs magnification: ×2000 (C) and ×4600(D).

سلول‌های اپیدرمی در قسمت پایینی و بالایی مورفولوژی مشابهی را به نمایش می‌گذارند و برعکس مرحلهٔ رشد تفاوتی در این زمینه نشان نمی‌دهند (شکل 3F).

در فولیکول پر مرحلهٔ استراحت پاپیلای درمی نسبت به مرحلهٔ رشد بسیار کوچک و حاوی سلول‌های متراکم به ویژه در ناحیهٔ قاعده‌ای است (شکل4). پولپ نیز در این مرحله بسیار کوچک و در بعضی موارد تشخیص‌ناپذیر است. پاپیلا از جوانب و بالا به‌وسیلهٔ بخش اپیدرمی که عمدتاً غیرسلولی و کراتینه شده‌است احاطه می‌شود (شکل 4B). این تودهٔ کراتینه به‌وسیلهٔ لایهٔ نازکی از اپی تلیال شاخی‌نشده از بیرون احاطه می‌شود. در طرف داخل این توده و مجاور پاپیلای درمی اجتماعی از سلول‌های اپی‌تلیال کوچک و متراکم دیده می‌شود که هسته‌های آنها به‌شدت با هماتوکسیلین رنگ می‌گیرند. سلول‌های پاپیلا نسبتاً کوچک و فشرده هستند و فضای کمی بین آنها وجود دارد (شکل 4C). در بخش بیرونی، سلول‌های اپیدرمی کاملاً کراتینه‌شده و اندامک‌های سیتوپلاسمی در آنها دیده نمی‌شود (شکل 4D).

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]

بحث

نتایج این مطالعه نشان داد که فولیکول موی ویبریسا و فولیکول پر کبوتر شباهت‌ها و تفاوت‌هایی دارند. در مورد شباهت‌ها هردو فولیکول دارای ساختار استوانه‌ای شکلی هستند که از اپیدرم تا ناحیهٔ عمقی درم نفوذ پیدا می‌کنند؛ هردو فولیکول در بخش قاعده‌ای و میانی خود مجموعه‌ای از سلول‌های درمی به نام پاپیلا دارند که سبب القای روند تقسیم و تکثیر در سلول‌های اپیدرمی اطراف می‌شوند. در هردو فولیکول سلول‌های پاپیلا درمی واجد شبکهٔ آندوپلاسمی غنی و ریبوزوم‌های فراوان است. درحد فاصل بین سلول‌های پاپیلای درمی و اپیدرم پیرامونی یک غشای پایهٔ مشخص وجود دارد (Rogers, 2004). در بخش اپیدرمی سلول‌های ناحیهٔ قاعده‌ای فولیکول کوچک و متراکم و غنی از اندامک-های سیتوپلاسمی هستند، ولی به طرف بخش‌های فوقانی سلول‌ها به‌تدریج حجیم می‌شوند و از اندامک‌های فعال سیتوپلاسمی آنها کاسته و فرایند تمایز انتهایی در آن‌ها دیده می‌شود. در بخش قاعده‌ای سلول-های اپیدرمی هردو فولیکول واکنش بازوفیلی بسیار بارزی با رنگ هماتوکسلین نشان می‌دهند. درباب تفاوت‌های ساختاری بین این دو اندام، تحقیق حاضر مشخص کرد که برخلاف پاپیلای درمی فولیکول مو، که سلول‌ها در تمام مساحت بافت به طور نسبتاً یکنواخت پراکنده شده‌اند، در فولیکول پر سلول‌ها در یک‌چهارم قاعده‌ای پاپیلا متمرکز شده و سه‌چهارم فوقانی پاپیلا که به پولپ یا پرد مشهور است عمدتاً توسط ماتریکس خارج‌سلولی اشغال شده و واجد سلول‌های درمی فعال اندکی است. همچنین مطالعهٔ اخیر نشان داد که برخلاف ماتریکس خارج‌سلولی پاپیلای درمی فولیکول مو که از ترکیبات گلیکوز-آمینوگلیکان غنی است (با توجه به رنگ‌پذیری شدید آنها با آبی‌آلسین) ماتریکس پاپیلای فولیکول پر فاقد این ترکیبات است و به‌جای آن از رشته‌های بافت هم‌بند به ویژه کلاژن غنی است. تفاوت آشکار دیگری که در این دو فولیکول مشاهده شد این بود که برخلاف فولیکول مو یک رگ خونی بزرگ مرکزی در طول پاپیلا و پولپ فولیکول پر مشاهده می‌شد.

بررسی‌های قبلی مشخص کرده است که سلول‌های عضلانی دیوارهٔ این رگ از پروتئین آلفااکتین عضلهٔ صاف بسیار غنی است و این یکی از پروتئین‌های مهم انقباضی سلولی است (Alberts *et al.*, 1994). هم‌چنین در اینجا نشان داده شد که سلول‌های دندریتیک فقط در لابه‌لای سلول‌های اپیدرمی ناحیهٔ یقهٔ فولیکول پر مشاهده می‌شوند. علاوه‌براین برخلاف فولیکول مو که غشای پایهٔ نازکی بین دو بخش درمی و اپیدرمی قرار می‌گیرد، در فولیکول پر بخش درمی توسط یک غشای پایهٔ ضخیم و چندلایه از ماتریکس اپیدرمی اطراف جدا می‌شود.

وجود یک رگ بزرگ مرکزی در مرکز فولیکول پر با توجه به نقش آن در زندگی پرنده قابل توجیه است؛ چراکه با توجه به فعالیت و حرکات بیشتر پر در مقایسه با مو این فولیکول متابولیسم بالاتری دارد و این متابولیسم بالا نیازمند تأمین مواد غذایی و اکسیژن لازم توسط رگ‌های خونی است. همچنین عقیده بر این است که وجود این رگ مرکزی باعث می‌شود فولیکول پر بتواند بسیار زیادتر از فولیکول مو رشد کند و بزرگتر هم هست (Chuong *et al.*, 2001).

وجود اجتماعی از سلول‌های اپیدرمی متصل به پاپیلا در فولیکول‌های پر درحال استراحت نتیجهٔ جالبی بود که ممکن است نشانهٔ جایگاه قرارگیری سلول‌های اپیدرمی بنیادی در فولیکول پر باشد. این سلول‌ها به راحتی از بخش کراتینه‌شدهٔ ماتریکس قابل تمایز و تفکیک‌اتدولی در عین حال به‌وسیلهٔ یک غشای پایهٔ ضخیم به طور محکم به سلول‌های پاپیلا چسبیده بودند. درنتیجه به نظر می‌رسد که این سلول‌ها در جریان

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]

پرریزی و کنده‌شدن پرها دست‌نخورده در جای خود باقی می‌مانند. ویژگی‌های ابتدایی یا تمایزنیافتگی آنها ازقبیل داشتن هسته‌های کوچک و گرد با سیتوپلاسم نازک پیشنهاد می‌کند که آنها احتمالاً در دور بعدی تشکیل ساقهٔ پر مخزن و منشأ سلول‌های اپیدرمی پر جدید هستند. این پیشنهاد از این عقیده حمایت می‌کند که برخلاف فولیکول مو، که دارای اجتماعی از سلول-های بنیادی اپیدرمی در بخش فوقانی فولیکول است، در فولیکول پر این سلول‌ها در ناحیهٔ یقهٔ ماتریکس قرار دارند و بخش بالایی فولیکول فاقد چنین اجتماعی از سلول‌ها است. هرچند گزارش‌هایی وجود دارد که در طی مرحلهٔ استراحت در فولیکول موی ویبریسا یک اجتماع کوچکی از سلول‌های اپیدرمی در پایین‌ترین بخش بولب باقی می‌ماند (Reynolds & Jahoda, 1993)، در این مطالعه چنین سلول‌هایی مشاهده نشدند.

دربارهٔ ساختار میکروسکوپی و فراساختاری فولیکول مو و پر در گذشته تحقیقاتی انجام شده است (Alibardi & Totti, 2008; Yu *et al.*, 2004; Stenn & Paus, 2001; Stetenheim, 2000; Chiu *et al.*, 1996). نتایج‌به‌دست آمده در این تحقیق با نتایج تحقیقاتی که دربارهٔ ساختار پاپیلای درمی، رگ خونی مرکزی، ماتریکس اپیدرمی، غشای پایهٔ بین این دو و سلول‌های بنیادی اپیدرمی فولیکول مو و فولیکول پر انجام شده است مطابقت دارد، ولی نکاتی که در این تحقیق به عنوان نتایج جالب توجه آشکار شد این بود که در فولیکول پر برخلاف فولیکول مو سلول‌های پاپیلای درمی به طور متحدالمرکز در اطراف رگ مرکزی قرار می‌گیرند، چیزی که در مطالعات قبلی به آن اشاره‌ای نشده است و دومین نکته اینکه در این تحقیق در فولیکول پر درحال استراحت بدون استفاده از روش‌های ایمنوهیستوشیمی جمعیت مشخصی از سلول-های اپیدرمی در ناحیهٔ تحتانی فولیکول پر شناسایی شد که به احتمال قوی و با توجه به تحقیقات قبلی همان سلول‌های بنیادی هستند که در چرخهٔ بعدی به همراه پاپیلای درمی جوانهٔ پر را می‌سازند (Yue, 2005).

علاوه‌بر مواردی که در تحقیق حاضر به آن پرداختیم، شباهت‌ها و تفاوت‌های دیگری نیز بین این دو نوع فولیکول شناسایی و گزارش شده است. درباب شباهت‌ها به طور مثال نشان داده شده که مولکول‌های پیام‌رسان متعددی طی تشکیل پر در فولیکول پر بیان می‌شوند که ازجمله می‌توان به BMPها در پاپیلای درمی و پولپ، SHH در بخش درحال تمایز اپیدرم، LCAM, NCAM و مسیرهای Wnt و Notch اشاره کرد (Yue *et al.*, 2004; Paus *et al.*, 2002; Widelitz *et al.*, 1997; Chen *et al.*, 1997; Chuong & Edelman, 1985). این موارد کم‌وبیش شبیه مولکول‌ها و مسیرهای پیام‌رسانی است که در طی تشکیل مو در فولیکول مو بیان می‌شود (Randall, 2007; Miller, 2002; Tuhkanem *et al.*, 1999; Paus *et al.*, 1997; Akiyama *et al.*, 1995). بنابراین، ازاین‌نظر، این دو اندام تقریباً ویژگی‌های مشابهی را به نمایش می‌گذارند. اخیراً مشخص شده که این دو نوع فولیکول تفاوت‌هایی را ازنظر بیان microRNAها نشان می‌دهند (Zhang *et al.*, 2013).

درباب تفاوت‌ها می‌توان گفت عقیده بر این است که بخش اپیدرم ماتریکس فولیکول پر از چندلایه تشکیل می‌شود: لایهٔ قاعده‌ای مجاور انتهای پاپیلای درمی، لایهٔ حد واسط و لایهٔ شاخی‌شدهٔ خارجی مجاور غلاف فولیکول (Yu *et al.*, 2004)، درحالی که چنین تقسیم‌بندی مشخصی حداقل دربارهٔ ماتریکس اپیدرمی فولیکول مو گزارش نشده است و اگر تقسیم بندی‌هایی نیز هست با آنچه در فولیکول پر دیده می‌شود متفاوت است (Rogers, 2004).

علاوه‌براین هرچند در این تحقیق به ساختارهای اطراف فولیکول پر و مو پرداخته نشد، ولی مطالعات قبلی نشان داده است که برخلاف فولیکول مو که

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]

معمولاً دارای یک عضلهٔ راست‌کننده است درباب فولیکول پر دسته‌های متعددی از عضلات در بافت هم‌بند اطراف وجود دارند که فولیکول را غلاف می‌کنند. این عضلات شامل عضلات راست‌کننده، فروبرنده و عقب‌کشنده هستند که برای کشیدن فولیکول در جهت‌های مختلف استفاده می‌شوند، چیزی که برای پرواز پرنده بسیار حیاتی است (Yu *et al.*, 2004)، با توجه به اینکه مو در حرکت پستانداران نقش ندارد، به نظرمی‌رسد این عضلات در جریان تکامل تحلیل می‌روند و فقط به یک نوع عضله کاهش پیدا می‌کنند. ضمناً بایستی اشاره کرد که برخلاف رشتهٔ مو که فاقد بخش‌های فرعی است در ساختار پر بخش‌های متعددی ازقبیل ساقه، پهنه، خامه یا کلک، محور، ریش، ریشک‌ها، لبه‌های اتصالی و قلابک‌ها دیده می‌شود که تشکیل هریک از این‌ها با فرآیندها و پیچیدگی‌هایی همراه است که اصولاً قرینهٔ آن‌ها در مو دیده نمی‌شود (Alibadi & Totti, 2008; Wu *et al.*, 2004).

خلاصه اینکه فولیکول‌های پر و مو ضمائم اپیدرمی بسیار اختصاصی هستند که از اپیدرم به داخل درم امتداد می‌یابند. هرچند این دو اندام ازلحاظ تکاملی منشأ متفاوتی دارند (Yu *et al.*, 2002; Paus, 1999)، ولی ازلحاظ ساختاری شباهت‌هایی نیز بین آنها دیده می‌شود. فولیکول پر در مقایسه با فولیکول مو بسیار پیچیده‌تر است و مهم‌ترین تفاوت پر با مو این است که پر برخلاف مو به طور سلسله‌مراتبی ساختاری بسیار منشعب است، بدین‌ترتیب که ساقه به تعداد زیادی ریش و هر ریش به تعداد زیادی ریشک و خود ریشک به تعداد زیادی قلابک تقسیم می‌شود، چیزی که در مورد مو دیده نمی‌شود. با وجوداین ازنظر داشتن فعالیت چرخه‌ای (مرحلهٔ رشد و مرحلهٔ استراحت) این دو اندام مشابه هستند و تشکیل پر و مو در این دو فولیکول از الگوی مشابهی پیروی می‌کند. در راستای این مقایسه ها و یافته‌ها نتیجهٔ نهایی این تحقیق این است که صرف‌نظراز شباهت‌ها، این دو فولیکول ازنظر ساختمان پاپیلای درمی، غشای پایه بین ماتریکس اپیدرمی و محل قرارگیری سلول‌های بنیادی اپیدرمی با هم اختلافاتی را نشان می‌دهند.

تشکر و قدردانی

از پشتیبانی معاونت پژوهشی و گروه زیست‌شناسی دانشگاه لرستان سپاسگزاری می‌کنیم.

References

Akiyama, M., Dale, B.A., Sun, T.T. and Holbrook, K.A. 1995. Characterization of hair follicle bulge in human fetal skin: the human fetal bulge is a pool of undifferentiated keratinocytes. – Journal of Investigative Dermatology 105: 844–850.

Alberts, B., Bray, D., Lewis, J. and Raff, M. 1994. Molecular biology of the cells. – 3rd edition, Garland Publishing Inc. New York.

Alibardi, L. and Toni, M. 2008. Cytochemical and molecular characteristics of the process of cornification during feather morphogenesis. – Progress in Histochemistry and Cytochemistry 43: 1-69.

Chen, C.W., Jung, H.S., Jiang, T.X. and Chuong, C.M. 1997. Asymmetric expression of Notch/Delta/Serrate is associated with the anterior-posterior axis of feather buds. – Dev. Biol. 188: 181-187.

Chiu, H.C., Chang, C.H., Chen, J.S. and Jee, S.H. 1996. Human hair follicle dermal papilla cell, sheath cell and interstitial dermal fibroblast characteristics. – J. Formosan Medical Association 95: 667-674.

Chuong, C.M. and Edelman, G.M. 1985. Expression of cell-adhesion molecules in embryonic induction. I. Morphogenesis of nestling feathers. – The Journal of Cell Biology 101: 1009-1026.

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]

Chuong, C.M. 1998. Feather morphogenesis: a model of the formation of epithelial appendages. – In: Chuong, C.M. (Ed.), Molecular Basis of Epithelial Appendage Morphogenesis. Landes Bioscience, Austin 3–14.

Chuong, C.M., Chodanker, R., Widelitz, R.B. and Jiang, T.X. 2000. Evo-Devo of feathers and scales: building complex epithelial Appendages. – Current Opinion in Genetics and Development 10: 449-456.

Chuong, C.M., Hou, L., Chen, P.J., Wu, P., Patel, N. and Chen, Y. 2001. Dinosaur's feather and chicken's tooth. Tissue engineering of the integument. – European Journal of Dermatology 11: 286-292.

Davidson, E.H. 1993. Later embryogenesis: regulatory circuitry in morphogenetic fields. – Development 118: 665-690.

Gharzi, A., Abbasi, M. and Jahoda, C.A.B. 2001. Study of expression of α-SMA in dermal cells of skin appendages by immunohistochemistry. – Journal of Cell & Tissue 1: 65-74.

Gharzi, A. and Jahoda, C.A.B. 2012. A survey of attachment and proliferative characteristics of different population of hair follicle epithelial cells in culture. – Journal Cell & Tissue 3: 9-19.

Harris, M.P., Fallon, J.F. and Prum, R.O. 2002. Shh-Bmp2 signaling module and the evolutionary origin and diversification of feathers. – J. Exp. Zoo. 294: 160-76.

Jiang, T.X., Tuan, T.L., Wu, P., Widelitz, R. B. and Choung, C.M. 2011. From buds to follicles: Matrix metalloproteinases in developmental tissue remodeling during feather morphogenesis. – Differentiation 81: 307-314.

Lin, S.J., Foley, J., Jiang, T.X., Yeh, C.Y., Wu, P., Foley, A., Yen, C.M., Huang, Y.C., Cheng, H.C., Chen, C.F., Beeder, B., Jee, S.H., Widelitz, R.B. and Chuong, C.M. 2013. Topology of feather melanocyte progenitor niche allows complex pigment patterns to emerge. – Science 340: 1442-1445.

Mackenzie, I.C. 1994. Epithelial-mesenchymal interactions in the development and maintenance of epithelial tissues. – In The Keratinocyte Handbook, Edited by I. M. Leigh, E. B. Lane & F. M. Watt, Cambridge University Press 243-257.

Martinez, I.O., Viallet, G.P., Michon, F., Pearton, D.J. and Dhouailly, D. 2004. The different steps of skin formation in vertebrates. – Int. J. Dev. Bio. 48: 107-115.

Miller, S.E. 2002. Molecular mechanisms regulating hair follicle development. – Journal of Investigative Dermatology 118: 216-225.

Morris, R.J., Liu, Y., Marles, L. and Yang, Z. 2004. Capturing and profiling adult hair follicle stem cells. – Nat. Biotechnol. 22: 411–417.

Paus, R. 1996. Control of the hair cycle and hair diseases as cycling disorders. – Curr. Opin. Dermatol. 3: 248-258.

Paus, R., Foitzik, K., Welker, P., Bulfone-Paus, S. and Eichmuller, S. 1997. Transforming growth factor-β receptor type I and II expression during murine hair follicle development and cycling. – J. Invest. Dermatol. 109: 518-526.

Prum, R.O. 1999. Development and evolutionary origin of feathers. – Journal of Experimental Zoology 285: 291–306.

Randall, V.A. 2007. Hormonal regulation of hair follicles exhibits a biological paradox. – Seminars in Cell and Developmental Biology 18: 274–285.

Reynolds, A.J. and Jahoda, C.A.B. 1993. Hair fibre progenitor cells: developmental status and interactive potential. – Seminars in Dev. Biol. 4: 241-250.

Rogers, G.E. 2004. Hair follicle differentiation and regulation. – Int. J. Dev. Biol. 48: 163-170.

Stenn, K.S. and Paus, R. 2001. Controls of hair follicle cycling. – Physiological Reviews 81: 449-494.

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]

Stettenheim, P.R. 2000. The integumentary morphology of modern birds- An overview. – Amer. Zool. 40: 461-477.

Taylor, G., Lehrer, N.S., Jensen, P.J., Sun, T.T. and Lavker, R.M. 2000. Involvement of follicular stem cells in forming not only the follicle but also the epidermis. – Cell 102: 451–461.

Tuhkanen, A.L., Agren, L.M., Tammi, M.I. and Tammi, R.H. 1999. CD44 expression marks the onset of keratinocyte stratification and mesenchymal maturation into fibrous dermis in fetal human ski – The Journal of Histochemistry & Cytochemistry 47: 1617–1624.

Widelitz, R.B., Jiang, T.X., Noveen, A., Ting-Berreth, S.A., Yin, E., Jung, H.S. and Chuong, C.M. 1997. Molecular histology in skin appendage morphogenesis. – Microscopy Research and Technique 38: 452-465.

Wu, P.L., Plikus, M., Hughes, M., Scehet, J., Suksaweang, S., Widelitz, R.B., Widelitz, T.X. and Chuong, C.M. 2004. Evo-devo of amniote integuments and appendages. – Int. J. Dev. Biol. 48: 249-270.

Wu, W., Xu, R.F., Guo, X., Li, C.H. and Wu, C.X. 2008. Characterization of embryonic feather follicle development in the chinese indigenous jilin white goose. – Asian-Aust. J. Anim. Sci. 21: 346-352.

Xu, Y.L., Sun, J.G. and Xi, Y.M. 2011. Investigation of characteristics of Feather follicle stem cells and their Regeneration potential. – Journal of Stem Cells and Regenerative Medicine 7: 69-74.

Yu, M., Wu, P., Widelitz, R.B. and Chuong, C.M. 2002. The morphogenesis of feathers. – Nature 420: 308-312.

Yu, M., Yue, Z., Wu, P., Wu, D.Y., Mayer, J., Medina, M., Widelitz, R.B., Jiang, T.X. and Chuong, C.M. 2004. The developmental biology of feather follicles. – Int. J. Dev. Biol. 48: 181-191.

Yue, Z., Jiang, T.X., Widelitz, R.B. and Choung, C.M. 2005. Mapping stem cell activities in the feather follicle. – Nature 458: 1026-1029.

Zhang, L., Nie, Q., Su, Y., Xie, X., Luo, W., Jia, X. and Zhang, X. 2013. MicroRNA profile analysis on duck feather follicle and skin with high-throughput sequencing technology. – Gene 519: 77-81.

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20]