

# Ehunen biologia

Maren Ortiz-Zarragoitia  
Eider Bilbao Castellanos  
Urtzi Izagirre Aramayona  
Amaia Orbea del Rey  
Beñat Zaldibar Aranburu

eman ta zabal zazu



Universidad  
del País Vasco

Euskal Herriko  
Unibertsitatea

*CIP. Unibertsitateko Biblioteka*

**Ehunen** biologia [Recurso electrónico] / Maren Ortiz-Zarragoitia ...[et al.]. – Datos. – Bilbao : Universidad del País Vasco / Euskal Herriko Unibertsitatea, Argitalpen Zerbitzua = Servicio Editorial, [2020]. – 1 recurso en línea : PDF (184 p.)

Incluye referencias bibliográficas (p. 168-170) y glosario.

Modo de acceso: World Wide Web.

ISBN: 978-84-9082-718-5.

1. Citología. 2. Histología. 3. Tejidos (Histología). I. Ortiz Zarragoitia, Maren, coaut.

(0.034)576

UPV/EHUko Euskara Zerbitzuak sustatua eta zuzendua, Euskarazko ikasmaterialgintza sustatzeko deialdiren bitartez.

© Euskal Herriko Unibertsitateko Argitalpen Zerbitzua

ISBN: 978-84-9082-718-5

# Aurkibidea

<b>Hitzaurrea</b> .....	<b>4</b>
<b>I. Garapenaren zelulen biologia</b> .....	<b>5</b>
1. gaia. Gametogenesisia .....	6
2. gaia. Ernalketa .....	21
3. gaia. Enbrioi-orrien eraketa.....	29
<b>II. Animalia-histologia</b> .....	<b>40</b>
4. gaia. Epitelioak.....	41
5. gaia. Ehun konektiboa .....	61
6. gaia. Muskulu-ehuna.....	88
7. gaia. Nerbio-ehuna .....	100
8. gaia. Animalia-histologia konparatua.....	115
<b>III. Landare-histologia</b> .....	<b>124</b>
9. gaia. Landare-ehunak.....	125
<b>IV. Metodoak eta teknikak histologian</b> .....	<b>142</b>
10. gaia. Metodoak eta teknikak histologian .....	143
<b>V. Bibliografia osagarria</b> .....	<b>168</b>
<b>VI. Glosarioa</b> .....	<b>171</b>

## Hitzaurrea

Lan honek haxe du xede: Biozientziak (Biologia, Biokimika eta Biologia Molekularra, Bioteknologia eta Medikuntza) ikasten ari diren ikasleei Ehunen Biologia arloan testuliburu egoki eta erabilgarri bat eskaintzea. Histologia alorrean, liburu eta atlas histologiko ugari daude argitaratuta, baina ikasleei beren apunteak osatzeko euskarazko ikasmateriala sortzea izan da gure asmoa. Liburu honetan, animalien eta landareen ehun nagusiak deskribatzen dira. Testuan zehar emandako informazioa ulergarriagoa izan dadin, ikonografia eta mikroargazki lagungarriak aukeratu dira. Amaieran, gai bakoitzean agertzen diren termino nagusiak definitzen dituen glosarioa gehitu da. Azkenengo atalean, bibliografia zerrendatu da, eta Ehunen Biologian informazio-iturri moduan erabili daitezkeen testuliburu, artikulu eta web orriak ageri dira.

Lan hau lau atal nagusitan dago banatuta: Garapenaren Zelulen Biologia, Animalia Histologia, Landare Histologia eta Metodoak eta Teknikak Histologian.

Ehunen jatorri enbrionarioa deskribatzen duen hasierako atal horretan, animalien enbrionogenesisian zehar gertatzen diren desberdintzapen-prozesu goiztiarrak azaltzen dira. Ondoren, ornodunetan aurkitu daitezkeen lau ehun nagusiak lantzen dira, hau da, epitelioa, ehun konektiboa, muskulua eta nerbioa. Ehun bakoitzaren ezaugarri nagusiak eta osagaiak deskribatzen dira. Gainera, honako hauek modu zehatzean aurkezten dira: zelula motak, antolaketa mailak, garapena eta desberdintzapena, berreraketa, funtzioak eta beste ehunekiko duten erlazioa zein organoen eraketan nola hartzen duten parte. Ornodunen ehunez gain, ornogabeetan agertzen diren ehun berezi nagusiak deskribatzen dira. Landareen histologiari dagokion atalean, egitura nagusiak eta zelula-motak azaltzen dira. Azkenik, egitura histologikoen azterketarako erabiltzen diren metodo eta prozesamendu arruntenak deskribatzen dira.

# I. Garapenaren zelulen biologia

# 1. gaia

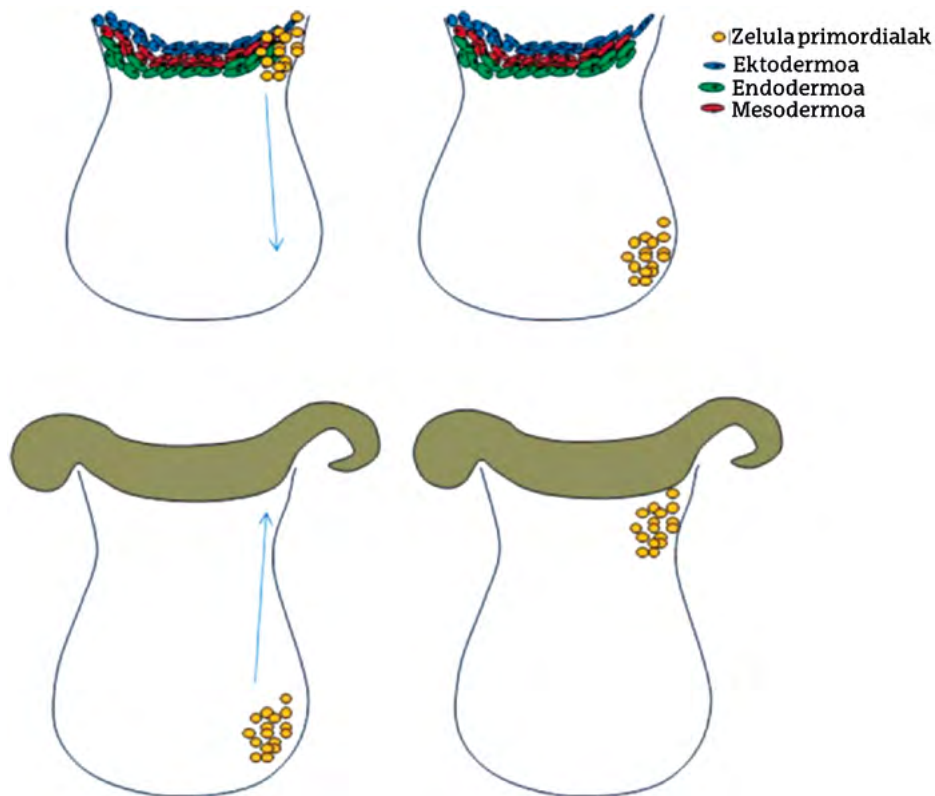
## Gametogenesisia

1.1. Gametogenesiaren kontzeptu orokorrak .....	6
1.1.1. Meiosia .....	8
1.2. Obogenesisia .....	14
1.3. Espermatogenesisia .....	18

### 1.1. Gametogenesiaren kontzeptu orokorrak

**Enbrioi** sortu berriaren lehendabiziko zelulek gorputzaren edozein zelula mota bihurtzeko ahalmena dute. **Gastrulazio**-prozesuan zehar, ordea, zelula gehienek gaitasun hori galtzen dute eta ehun espezifiko batean desberdintzatuko dira, hau da, **determinazio zelularra** deitzen den prozesu bat jasaten dute, eta beren patua markaturik geratuko da. Pluripotenzialtasuna hori galtzea oso garrantzitsua da garapenean zehar; izan ere, horri esker, lehendabiziko hiru lerro zelularrak defini daitezke (ektodermikoa, endodermikoa eta mesodermikoa), eta, haietatik, organismoaren gainerako ehun guztiak garatuko dira. Prozesu hori oso zehaztuta dago, eta, hartan, **morfogenoek** mugatuko dituzte zelulen arteko loturak, migrazioa eta determinazio-prozesuak.

Gastrulazio-prozesuan zehar, zelulen azpipopulazio batek, oraindik ere, **zelula pluripotente** izaten jarraitzen du eta ez du determinazio zelularrik jasotzen. Zelula horiek **gameto** ar eta emeen zelula aitzindari komunak dira eta hozi-zelula primordial deitzen zaie. Bestelako **zelula somatikoak** bezala, diploideak dira, eta, giza enbrioietan, **epiblasto** edo ektodermo primarioa bihur daitezke gestazioaren bigarren astean. Garapenean aurreraxeago egin ahala, zelula primordialek ektodermotik migratzen dute eta enbrioitik kanpo koka daitezke. Ikerlan batzuen arabera, migrazio hori enbrioiaren gastrulazioan zehar gertatzen diren desberdintzapen-prozesuetatik aldentzen ditu zelula primordialak. Banaketa eta migrazio horiei esker, zelula primordialek desberdintzatu gabeko zelula izaten jarrai dezakete eta, beraz, pluripotenzialtasuna mantentzen dezakete (1.1. irudia).



1.1. irudia

**Zelula primordialen migrazioa. Mesodermoaren eta endodermoaren sorrera fasean, zelula primordialak migratu egiten dute eta enbriotik kanpo agertzen dira. Zelulak zatitzen dira (desberdintzatu gabe) eta berriz migratzen dute enbriotiko zimurdura gonadalerara heldu arte (Brevini eta Pennarossa, 2013tik moldatua)**

Garapen fase horietan, zelula primordialek tamaina handia dute eta zenbait **transkripzio-faktore** eta beste molekula-seinale batzuk erakusten dituzte, besteak beste, Oct 4, Stella, VASA, Fragilis, BLIMP-1, eta fosfatasa alkalinoa.

Zelula primordialek, ondoren, mamiaren eremu kaudalean zehar migratzen dute eta, berriz ere, enbrioiaren barnealdean murgiltzen dira eta, han, gonada-zimurdura kolonizatzen dute. Bigarren migrazio eta birkokapen hori zein mekanismoren bitartez gertatzen den argi ez badago ere, seguruenik, enbrioiaren aurre-atze tolesdurak lagundu egiten du horretan. Beren gonada-zimurdurarako bidean, zelula primordialek beren kopurua zatiketa zelularren bidez emendatzen dute, eta ugaltze hori oso kontrolatuta dago. Arratoien kasuan, adibidez, zatiketa horiek 16 orduan behin gertatzen diren zortzi ziklotan egiten dira, eta zelula primordialen kopurua 100etik 20.000ra pasatzen da. Gonada-zimurdurara heldu eta gero, zelula primordialek zatitzeari uzten diote, inguruko zelula somatikoekin elkartzen dira eta sexuak gidaturiko desberdintzapenean hasten dira. Ugaztunengan, sexua ernaketarekin batera determinaturik geratzen den arren, gonada-zimurdurak bereizi gabe egoten dira garapenaren hasierako faseetan. Garai horretan, bereizi gabeko gonada eta gonada primitiboaren primordia deitzen zaio.

### 1.1.1. *Meiosia*

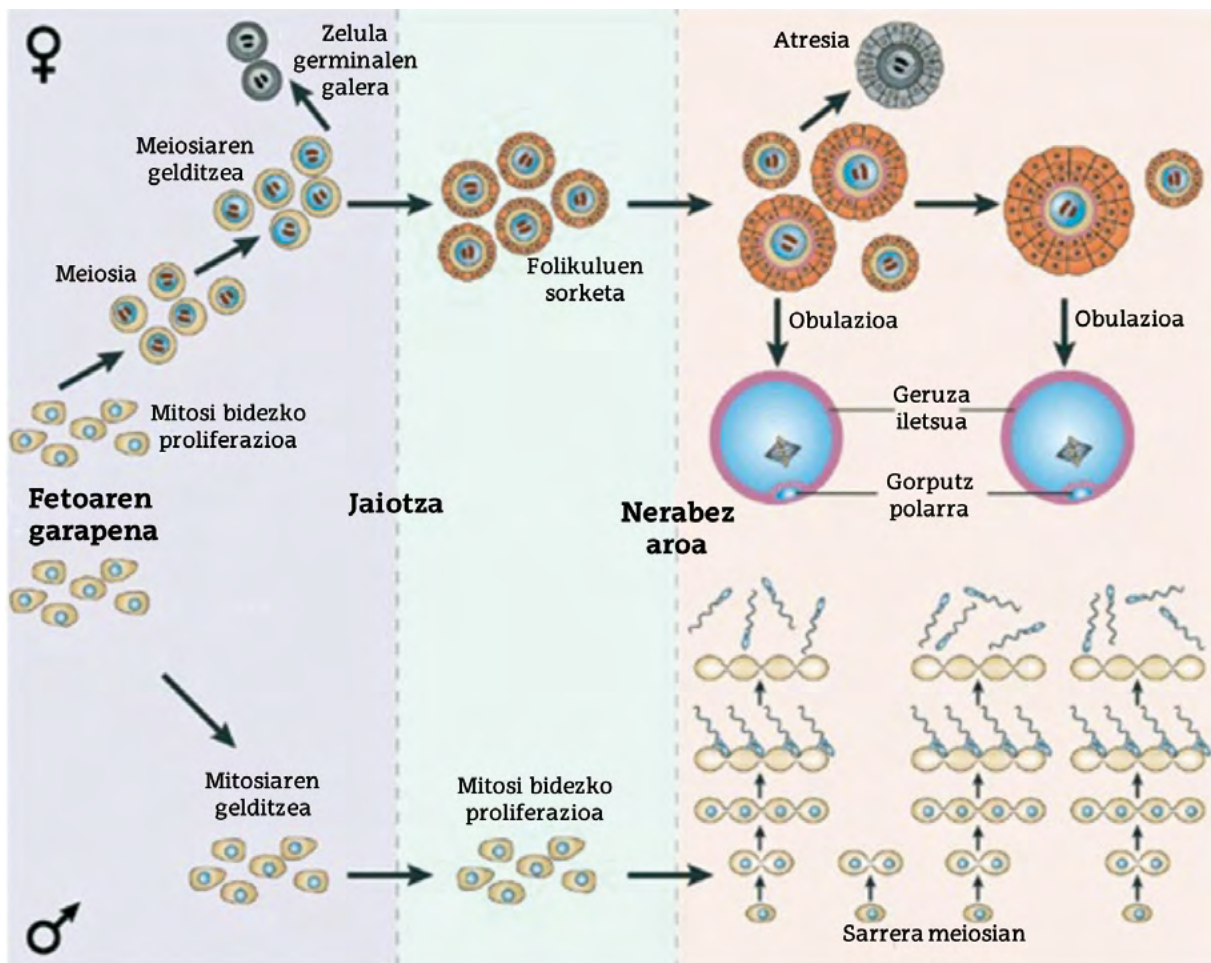
Gametoak zelula haploideak izanik, sortzeko, zatiketa zelular berezia pairatzen dute, **meiosia** (grekotik; jaistea), hain zuzen. 1882./1883. urteetan, Walther Flemming-ek bere behaketetan espermatozoideetan meiosia ikusi zuen arren, berak **mitosi** berezizat hartu zuen. Urte gutxi batzuk geroago, 1902an, hain zuzen, Sutton-en behaketa eta neurketa zehatzagoek erakutsi zuten matxinsaltoa espermatozoideetan zatiketa zelularrek kromosoma kopurua txikitzen zutela. Behaketa horiek Mendelen teoriaren atal garrantzitsu bat azaltzen zuten, non, metafasean zehar, kromosoma bakoitzaren (amaren partekoa edo aitaren partekoa) kokapena guztiz independentea zen eta kromosomak modu independentean banatzen ziren zelula alabetan; beraz, zelula alabek (gametoak kasu honetan) aitaren eta amaren parteko kromosomen karga desberdina izango dute eta, are gehiago, gametoen artean ere, karga desberdina izango da.

Behaketa horiek ere argi uzten zuten gametoetan gertatzen den zatiketa berezi horrek zatiketa nuklear berezia dakarrela berarekin eta kromosoma kopurua erdira jaisten zuen sortu berri izango diren zeluletan. Meiosian, kromosomen portaera oso konplexua da eta 1930eko hamarkada arte ez zen zehatz-mehatz ezagutu meiosia, orduan egindako ikerketa zitologiko eta genetikoei esker. Azken urteotan, meiosiaren alderdi espezifikoetan parte hartzen duten eta meiosia bera kontrolatzen duten proteinak ezagutzen ari gara biologia molekularrean eta genetikan burututako ikerketen bidez.

Ugaztunengan, meiosiaren erritmoa desberdina da arrentzat eta emeentzat (1.2. irudia). Arren kasuan, hozi-zelulak nerabezaroaren ondoren sartzen dira meiosian, eta, momentu horretatik aurrera, meiosiak etengabe gertatuko dira. Emeen kasuan, ordea, hozi-zelulek fetuaren obarioan zatitzeari utzi eta meiosian hasten dira. Meiosia pairatzen duten zelulak (obozito izena dute) etorkizuneko obuluen iturri izango dira. Emeak obozito kopuru mugatu batekin jaiotzen dira, eta, lehenengo zatiketa meiotikoaren profasean, geldirik daude horiek. Obozitoak hormonikiko erantzun gisa obulatzen hasten denean jarraitzen du meiosiarekin aurrera.

Aurretik aipatu bezala, jatorriz diploidea den zelula batetik gameto haploideak sortzeko, meiosia deitzen den zatiketa zelular berezia gertatzen da. Gametoen kasuan, beraz, kromosoma homologo bakoitzeko, kopia bakar bat (amatiarra edo aitatiarra) agertuko da eta, horrela izan dadin, beharrezkoa da zatiketa zelularrerako makinaria berezia. Horretarako, kromosoma homologoek elkar ezagutu behar dute eta fisikoki konektaturik egon behar dute beren luzera osoan zehar. Hala ere, kromosoma homologoen ezagutze-mekanismoa zer-nolakoa den ez da oraindik ere guztiz ezagutzen.



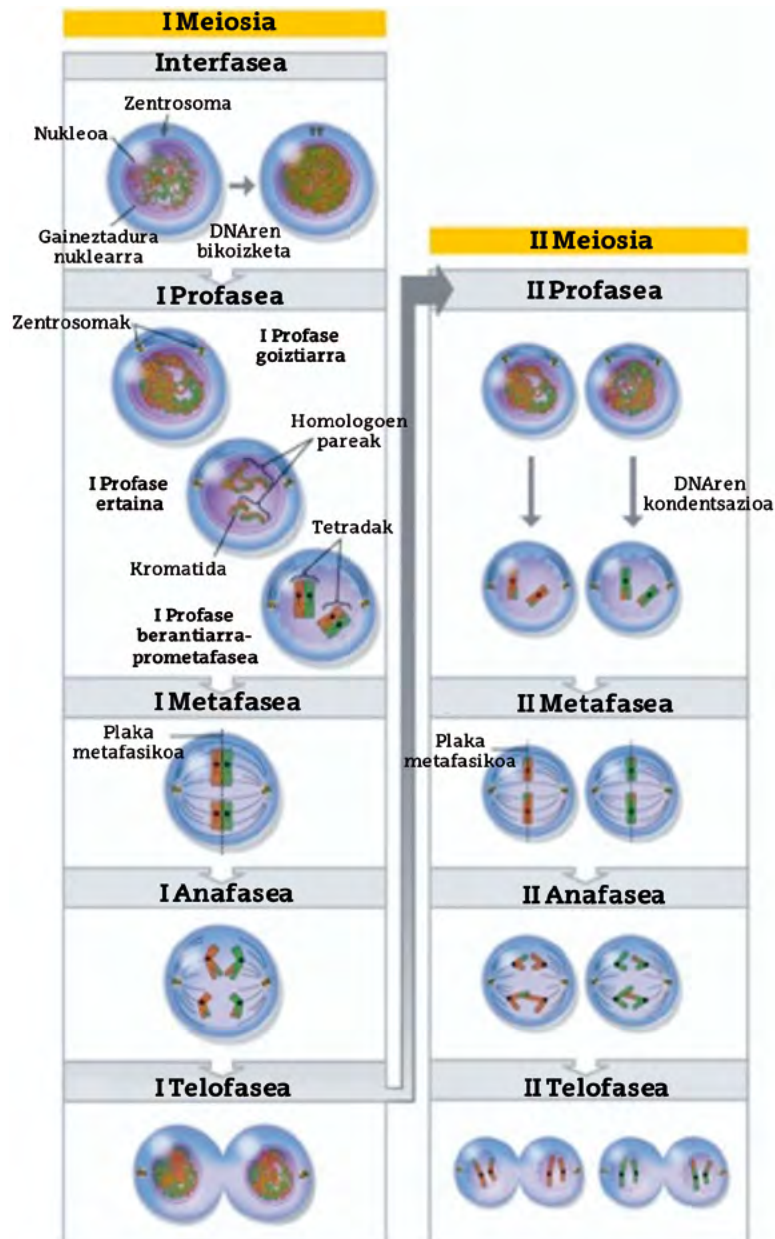


1.2. irudia

Garatzen ari diren obario eta testikuluetan, zatiketa mitotikoak gertatzen dira jaio aurretik, baina meiosiaren hasiera eta iraupena oso desberdina da gizonengan eta emakumeengan. Obarioan (oraindik ere fase fetalean) mitosiak gertatu eta gero, zelula guztiak meosian sartzen dira eta lehenengo zatiketa meiotikoaren profasean geldirik geratzen dira. Fase horretan, zenbait zelulak apoptosia pairatzen dute. Jaiotzean, obozito guztiak zelula somatiko inguraturik daude eta folikulu primordialak osatzen dituzte (ikus behirago). Sexualki heldua diren emakumeengan, folikulu primordialak indibidualki haztera bultzatzen dira. Normalean, hilero, obozito heldu bakarra obulatu da eta hainbatek atresia pairatzen dute. Prozesu hori obozito populazioa irauten duen bitartean mantentzen da, eta, amaitzean, emakumea menopausian sartzen da. Bestalde, gizonen kasuan, testikulu fetalean, hainbat mitosi gertatu eta gero, zatiketa zelularrak gelditzen dira. Heldutasun sexualera heltzean, zelulek zatiketa meiotikoak izango dituzte eta espermatozoideen produkzioa gizonaren bizitza guztian zehar mantenduko da. Meosian, espermatozitoak zubi zitoplasmatikoen bitartez loturik geratuko dira, eta gerora desagertu. (O'Connor 2008tik moldatua)

**Kromosoma homologoek** elkar ezagutu baino lehen, zelula diploidean, DNA erreplikatu eta bi kromatida ahizpa sortzen dira (zatiketa mitotikoan gertatzen den bezala). Bikoiztutako kromosoma bakoitza bere bikoiztutako homologoarekin parekatzen da eta **bibalente** izeneko

egitura sortzen da, zeinak 4 kromatida dituen. Parekatze hori meiosiaren lehenengo zatiketa-  
ren profasean gertatzen da, eta, ikusiko dugun moduan, parekatze horri esker gerta daieteke  
**birkonbinazio genetiko**a. Ondoren, lehenengo metafasean, bibalente guztiak ehoardatz  
genetikoan antolatzen dira eta anafasean zehar bikoiztutako bi homologoek (bakoitza bi kro-  
matida ahizpa dituen) elkarrengandik banatu eta poloetara migratzen dute, eta, ondoren,  
zelula zatitzen (1.3. irudia).

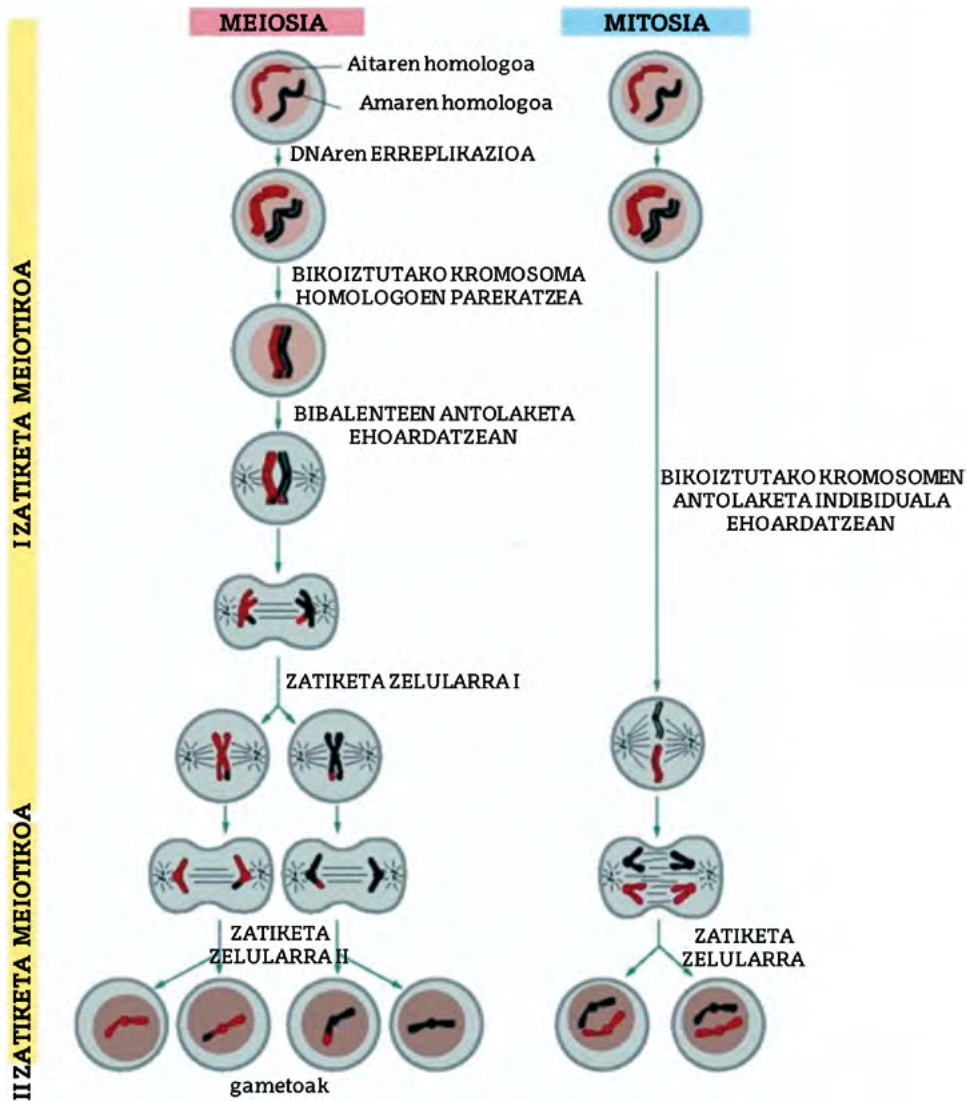


1.3. irudia

Zelula germinalak genetikoki desberdinak diren gametoak sortzeko zatitzen dira, meiosis  
deituriko prozesuaren bitartez. Meiosian, bi zatiketa zelular (bata bestearen atzetik) gerta-  
tzen dira, baita kromosomen arteko DNAREN birkonbinazioa ere.

(O'Connor 2008tik moldatua)

Deskribatutako zatiketa meiotikoa (lehen zatiketa meiotikoa, hain zuzen) ez ditu zelula haploideak eratzen, kromatida ahizpek unitate gisa funtzionatzen dutelako eta zelula alaba bakoitzak homologo bakarraren bi kopia heredatzen ditu. Bi kopia horiek berdinak dira bir-konbinazio genetikoa gertatu den tokietan izan ezik. Bi zelula alabek, beraz, kromosomen kopuru haploidea dute, baina DNAREN kopuru diploidea dute. Zelula somatikoaren aldean, bi aldaketa erakusten dituzte; batetik, kromosoma bakoitzaren bi kopiak homologo bakarretik datoz eta, bestetik, bi DNA kopia horiek lotutako kromatida ahizpa modura heredatzen dira.

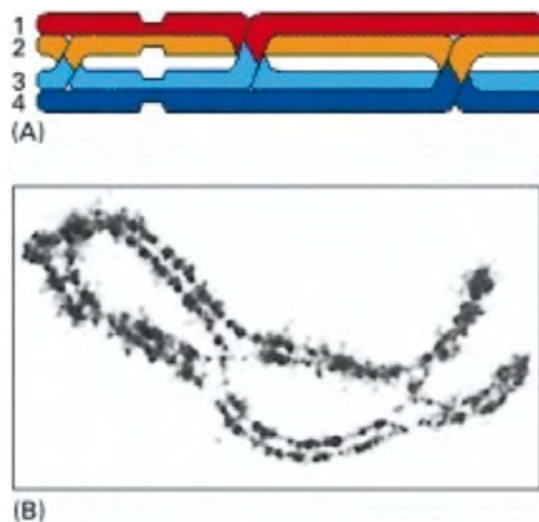


1.4. irudia

Meiosian, DNAREN bikoizketa ondoren bi zatiketa zelular eta nuklear gertatzen dira gameto haploideak sortzeko. Meiosian sartzen den zelula diploide bakoitzak genetikoki desberdinak diren 4 gameto haploide sortzen ditu; mitosian, ordea, zelula diploidea zatitzen denean, genetikoki berdinak diren bi zelula diploide sortzen dira. Irudian adibidea kromosoma bakarrekin jarrita dago, baina, gizakiaren kasuan, gauza bera gertatzen da 23 kromosomekin. (Alberts *et al.*, 2002tik moldatua)

Gametoen nukleoa, beraz, orain, DNAREN erreplikaziorik gabeko zatiketa normal baten bitartez sor daiteke; hau da, meiosiaren II. zatiketa. Kromosomak bigarren ehoardatz batean antolatzen dira eta, kromatida ahizpak banantzen direnean, DNA kopuru haploidea duten zelulak sortzen dira. Meiosia, beraz, DNAREN erreplikazio fase bakarra eta bi zatiketa zelularrez osatutako prozesua da, eta, azkenean, lau zelula haploide lortzen dira. 1.4. irudian, mitosiaren eta meiosiaren arteko konparaketa azaltzen da.

Biki berdina-berdina alde batera utzita, guraso beretatik eratorritako haurrak ez dira berdina izango; izan ere, gametoak fusionatu baino askoz lehenago zoriz gertatuko bi hautaketa genetiko gertatzen dira. Alde batetik, homologo amatiar eta aitatiarren banaketa zoriz gertatzen denez I. zatiketa meiotikoan, zelula alabek aitaren eta amaren parteko karga kromosomiko desberdina eramango dute, eta, beraz, gameto bakoitzak kromosoma amatiar eta aitatiarren nahasketa desberdina edukiko du. Prozesu hori dela eta, organismo bakoitza  $2^n$  ( $n$  kromosoma haploideen kopurua izanik) gameto genetikoki desberdin sor ditzake. Gizakiaren kasuan,  $n = 23$  bada,  $8,4 \times 10^6$  gameto genetikoki desberdinak. Bigarren hautaketa-mekanismoak, kromosomen arteko gurutzamenduak, askoz aldakortasun handiagoa ematen die gametoei. Lehenengo zatiketa meiotikoaren profasean gertatzen da, eta, han, kromosoma homologoen zatiak trukatu egiten dira. Batez beste, kromosoma bakoitzean, 2-3 trukatzeko egiten dira. Kromosomen trukatzetan, DNAREN harizpi bikoitza bai kromosoma amatiarrean zein aitatiarrean (kromosoma homologoak) apurtzen da eta, elkarren artean, zatiak trukutzen dira elkarrekiko birkonbinazio genetikoaren deritzon prozesuaren bitartez. Prozesuaren fase horretan, bi kromosomak fisikoki loturik daude kiasma deritzen loturen bitartez. Trukatze hori bikoiztutako bi kromatidetako edozeinekin gerta daiteke (1.5. irudia). Elkarren arteko gurutzamenduz gain, kiasmek ere berebiziko garrantzia dute kromosomak lotuta mantentzearekin anafasean banatzen diren momentura arte.

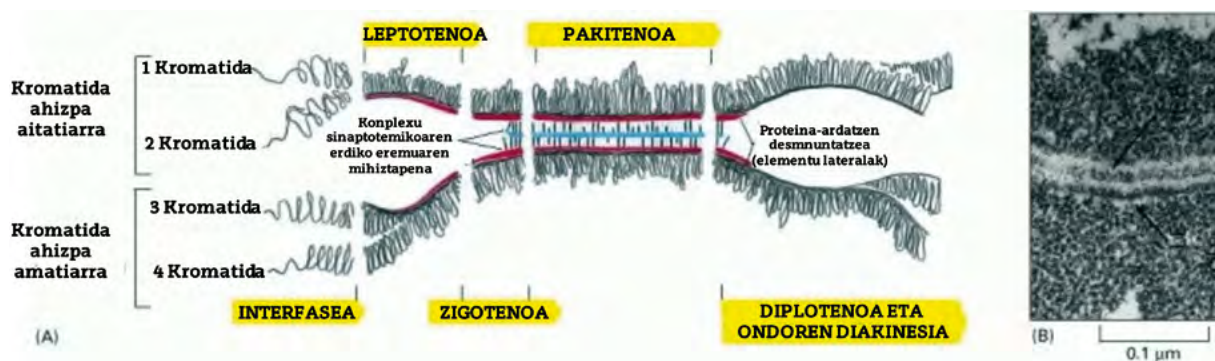


1.5. irudia

a) Irudi honetan, 1 kromatidak DNA trukutzen du 3 kromatidarekin, eta 2 kromatidak, 3 eta 4 kromatidekin. Nabarmenezkoa da kromosoma bereko kromatida ahizpek ez dutela trukaketarik egiten elkarren artean. b) Matxinsaltoaren bibalente baten mikroskopio elektronikoko irudia, non 3 kiasma ikusten baitira. (Alberts *et al.*, 2002tik moldatua)

Beste alde batetik, lehenengo zatiketa meiotikoan, bi kromatiden kinetokoroak unitate funtzional bakar gisa funtzionatzen du, eta lotutako mikrotubuluek norabide bererantz bultzatzen dute, eta, hala, kromatida ahizpak batera mantenduz bikoiztutako homologoak urrundu egiten dira. Bigarren zatiketa meiotikoan, mitosian gertatu bezala, kromatida ahizpen kinetokoro bakoitza mikrotubuluetara lotzen da, eta kontrako norabidean mugitzen dira kromatida bakoitza zelula alaba desberdinera bideratuz.

Aipatu bezala, lehenengo meiosi-zatiketa profasean, oso prozesu konplexuak gertatzen dira: bikoiztutako kromosoma homologoak parekatzea, birkonbinazio genetiko kromatida ez-ahizpen artean, eta kromosoma homologo bikoiztuek **konplexu sinaptonemikoa** eratzea, besteak beste. Lehenengo zatiketa meiotikoaren profasea bost fasetan banatzen da konplexu sinaptonemikoa erakusten dituen aldaketa morfologikoen arabera, mihizatzen denean (sinapsia) zein desmuntatzen denean (desinapsia). Leptotenoa, zigotenoa, pakitenoa, diplotenoa eta diakinesia dira bost fase horiek. Leptotenoan, bikoiztutako eta parekatutako kromosoma homologoen kondentsazioa gertatzen da. Zigotenoan, konplexu sinaptonemikoa sortzen eta garatzen da bibalentearen kromatida ahizpen artean. Pakitenoa sinapsia bukatuta dagoenean hasten da, eta, diplotenoan, desinapsia hasten da eta kiasmei beha dakieke (1.6. irudia).



1.6. irudia

**Lehen zatiketa meiotikoaren profasean bibalente bakar batean gertatzen diren aldaketa morfologikoen eskema (A) eta konplexu sinaptonemikoaren transmisio-mikroskopio elektronikoaren irudia. (Alberts et al., 2002tik moldatua)**

I. profaseak meiosiaren denboraren % 90 baino gehiago iraun dezake; nahiz eta profase deitu, askotan, ziklo zelularren G2 fasearekiko antzekotasun handia du. Izan ere, gaineztadura nuklearra ez da galtzen meiosi-ehoardatza sortu arte I. profase eta I. metafase arteko trantsizioan. I. profasea betetzen denean, bi zatiketa zelular jarraitu gertatzen dira eta, DNAREN sintesirik gabe, azkenean, lau zelula haploide sortzen dira.

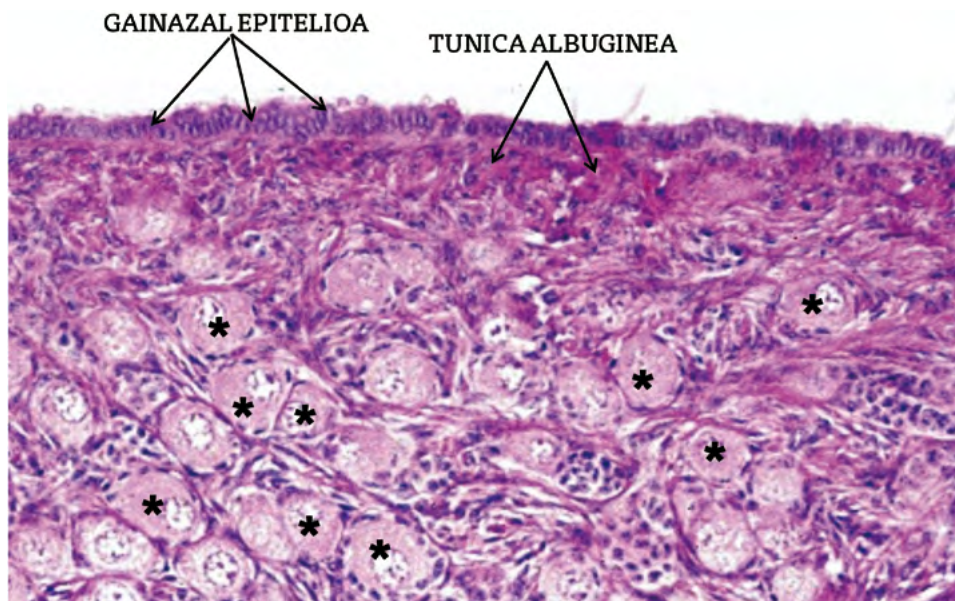
Lehenengo zatiketa meiotikoa, bigarrena baino askoz luzeagoa eta askoz konplexuagoa da. Lehenengo meiosi-zatiketa bukatzen denean, gaineztadura nuklearra berriro ere antolatzen da bi nukleo alaben inguruan eta, interfase labur baten ondoren, bigarren zatiketa hasten da (DNAREN sintesirik ez dagoenez, zenbait espezieetan kromosomak ia zuzenean igarotzen dira

zatiketa batetik hurrengora). II. Profasean, gaineztadura nuklearra desantolatzen da, ehoardatz berria sortzen da eta, jarraian, II. metafasea, II. anafasea eta II. telofasea gertatzen dira. Bukar-eran, gaineztadura nuklearra sortzen da eta, lau nukleo haploideen inguruan, meiosis bukatu egiten da.

## 1.2. Obogenesisia

Zelula primordialak lehen deskribatu bezala mugitzen dira enbrioian zehar, eta, azkenean, beren gune funtzionalean kokatzen dira, gonadan, hain zuzen, eta obarioaren desberdintzapen zelularra indusitzen dute.

Obarioaren gainazala epitelioko kubiko bakun batez inguratuta dago, eta, zenbait kasutan, epitelioko zelulak lauak ere izan daitezke. Geruza horri gainazal epitelioko ere deitzen zaio. Epitelioko horren azpian, ehun konektibo dentsozko geruza bat dago, *tunica albuginea* deritzona eta kortexetik banatzen duena (1.7. irudia).



1.7. irudia

**Tximinoaren obarioaren ebaki histologiko bat. Hor, obarioaren kortexa ikusten da, baita gainazal epitelioko, Tunica albuginea eta folikulu primordialak (izarrak) ere. Tindaketa hematoxilina/eosina. (Ross eta Pawlina, 2008tik moldatua)**

Kortexaren estroman, tamaina desberdineko **folikulu obarikoak** daude. Folikuluen tamainak obozitoen garapen-fasea adierazten du. Obogenesiaren lehenengo faseak umeki fasean gertatzen dira; han zatiketa mitotiko asko gertatzen dira eta, hala, oogonioen kopurua asko emendatzen da. Umea jaiotzen den unean, obozitoak lehenengo zatiketa meiotikoan geldirik daude. Nerabezaroan, folikuluen talde txikiak hazi eta heltzen dira modu zikliko batean.

Ikuspuntu histologiko batetik, folikulu obarikoak beren garapen fasearen arabera sailkatu daitezke, eta, hala, baditugu folikulu primordialak, folikulu primarioak, folikulu sekundarioak edo folikulu atrialak eta folikulu helduak edo de Graaf folikuluak.

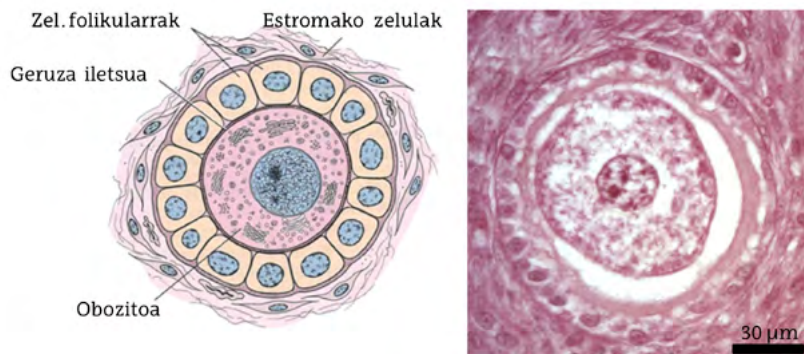
Folikulu primordialak obarioan agertzen dira fetuak 3 hilabete dituen gutxi gorabehera. Folikulu horien garapen goiztiarra gonadotropinekiko independentea da. Obario helduan, folikulu primordialak *tunica albuginea*ren azpian kokatzen dira, estromaren kortexean. Obozitoaren inguruan, zelula folikularren geruza bakarra agertzen da (1.7. eta 1.8. irudiak). Zelula folikularren kanpoko geruzan, xafla basala agertzen da. Fase horretan, obozitoak eta zelula folikularrak oso gertu daude elkarrengandik. Obozitoaren zitoplasman, Balbianiren gorputza agertzen da; egitura hori Golgi aparatuen, erretikulu endoplasmaticoaren eta mitokondrioen mintz-egituren eta besikulen metaketa da.



1.8. irudia

**Folikulu primordialaren eskema orokorra eta haren itxura katuaren obarioan.  
EEP: Erretikulu Endoplasmatico Pikortsua. Tindaketa hematoxilina/eosina.  
(Ross eta Pawlina, 2008tik moldatua)**

Folikulu primordiala aktibatzen denean, zenbait aldaketa gertatzen dira bai obozitoan bai zelula folikularretan. Obozitoa tamainaz handitzen da, eta inguratzen duten zelula folikularrak zati-tzen hazten dira eta, lauak izatetik, kubikoak izatera pasatzen dira. Fase horretan, folikulu primarioaz hitz egiten hasten gara (1.9. irudia). Obozitoa haziz doan heinean, haren eta zelula folikularren artean, **geruza iletsua** sortzen da. Geruza iletsua glikosaminoglikanoz eta glikoproteinez eratutako geruza azidofiloa da. Zatiketa mitotikoen bitartez, zelula folikularren geruza bakuna epitelio geruzatu bilakatzen da (geruza granulutsua) eta, momentu horretan, zelula folikularrek granulosa-zelula izena hartzen dute. Folikuluaren hazkuntza gertatzen den bitartean, granulosa-zelulen artean, nexuak sortzen dira. Granulosa-geruza haziz doan bitartean, folikuluaren inguruan dauden estromako zelulek ehun konektiboko zorro bat eratzen dute, **teka folikularra**, hain zuzen. Tekak folikularra bi geruza ditu. Barne-teka odol-hodi ugari eta zelula jariatzaile kubikoz osatutako geruza bat da. Guztiz desberdintzatutako barne-tekako zelulek hormona luteinizatzailearekiko (LH) hartzaile asko dituzte, eta, LH agertzen denean, **estrogenoan** aitzindari diren **androgenoak** sintetizatu eta jariatzen dituzte. Zelula horietaz aparte, barne-tekan, fibroblastoak eta kolageno-zuntzak daude. Kanpo-tekan, nagusiki, muskulu leuneko zelulak eta kolageno-zuntzak ditugu.

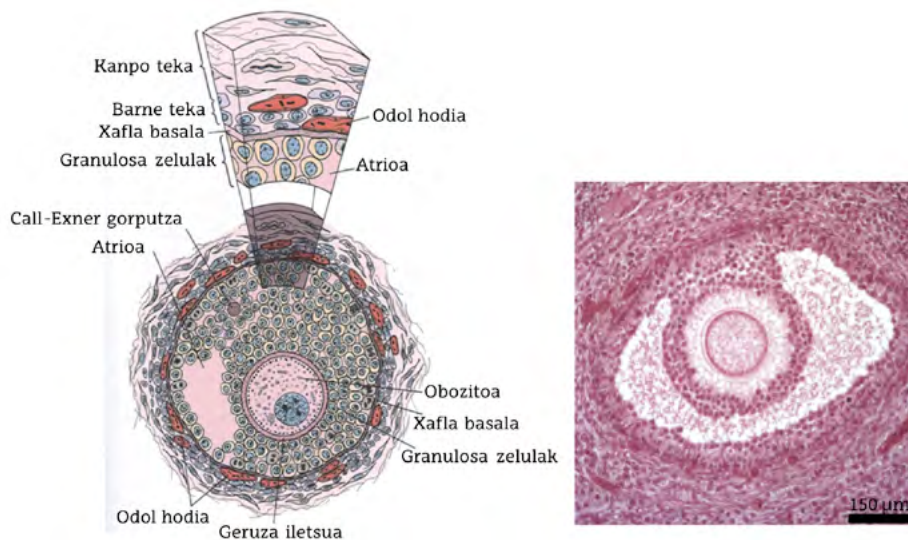


1.9. irudia

**Folikulu primarioaren eskema orokorra eta haren itxura katuaren obarioan. Tindaketa hematoxilina/eosina. (Ross eta Pawlina, 2008tik moldatua)**

Obozitoa heltzen den bitartean, barne-antolaketan, zenbait aldaketa gertatzen dira eta pikor kortikalak agertzen dira. Geruza iletsua sortzen den bitartean, obozitoetik, mikrobiloxka ugari sortzen dira gune peribitelinorantza zuzenduak, eta, aldi berean, **granulosa-zeluletatik**, luzakin zitoplasmatikoak garatzen dira obozitoaren mikrobiloxkekin nahasiz, baina zelulen arteko zitoplasmaren artean jarraipenik gertatu gabe.

Folikulu primarioa tamainaz emendatuz doan bitartean, estroman barneratzen da granulosa-zelulen ugaltzea dela eta. Granulosa-geruza 6-12 zelulen geruza kopurura heltzen denean, **likido folikularrez** beteriko barrunbeak agertzen dira. Likido horrek granulosa-zelulen artean metatzen jarraitzen du, eta, barrunbeak batzen direnean, izar-itxurako barrunbe handi bat sortzen da (**atrioa**). Une horretan, folikulu hori sekundarioa edo atriala deitzen da eta obozitoa (dagoeneko, gizakien kasuan, 125 µm eduki ditzake) hazteari uzten dio (1.10. irudia).



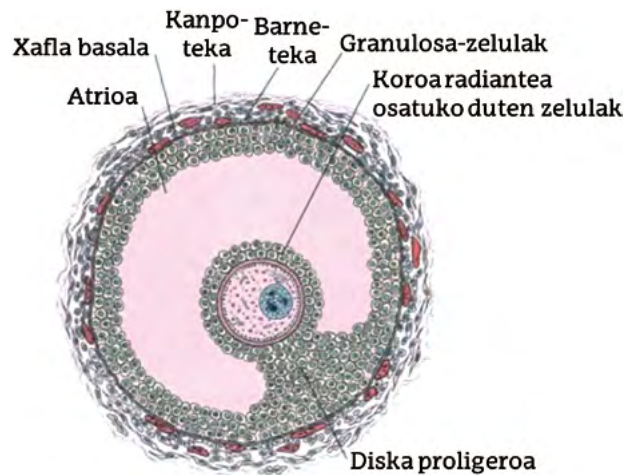
1.10. irudia

**Folikulu atrialaren eskema orokorra eta haren itxura katuaren obarioan. Tindaketa Hematoxilina/eosina. (Ross eta Pawlina, 2008tik moldatua)**



Folikulu sekundarioa tamainaz handitzen den bitartean, atrioa ere handitzen da. Granulosa-geruzaren lodiera nahiko homogenea da, folikuluaren zehar obozitoari lotutako gunean izan ezik. Han, zelulak metatu egiten dira, eta **disko proligeroa** deitzen den egitura bat eratzen dute. Obozitoa zuzenean inguratzen duten disko proligeroren zelulak obozitoarekin batera askatzen dira eta, obulazioan, **koroa radiata** deitzen den egitura osatzen da. Granulosa-zelulen artean, zenbait kasutan, **Call-Exner gorputza** deitzen den egitura ager daiteke eta hialuronanotan eta proteoglikanotan joria den egitura bat da.

Folikulu helduaren (edo de Graaf folikuluaren) fasean, granulosa-zelulak zatitzeari uzten diote eta atrioak handitzen jarraitzen du. Fase horretan, tekak askoz nabariagoak bilakatzen dira, eta, barne-tekak, inklusio lipidikoak agertzen dira. Fase horretan, LHren eraginez, tekako zelulek androgenoak jariatzen dituzte eta batzuk granulosa-zelulen erretikulu endoplasmatico leunean metatzen dira. FSH hormonaren eraginez, granulosa-zelulen androgenoen transformazioa bultzatzen da estrogenoetan eta, estrogenoen eraginez, ugaltze zelularra eta, beraz, folikuluaren handitzea bultzatzen da (1.11. irudia).



1.11. irudia

**De Graaf folikuluaren eskema orokorra.  
(Ross eta Pawlina, 2008tik moldatua)**

Obulazioan, obozitoa de Graaf folikulutik askatzen da. Obozitoak paretaren folikular guztia eta obarioaren azaleraren epitelioa zeharkatzen du. Obozitoa askatzen denean, koroa radiata eratzen duten disko proligeroren zelulak inguratzen dute. Obulazioa zehar, uteroko tronpen finbriek obarioaren azala ukitzen dute eta obozitoa tronpen barnealdera bideratzen dute. Obulazioaren ondoren, obozitoak bideragarri izaten jarraitzen du 24 orduz. Normalean, folikulu bakarrak betetzen du zikloaren prozesu osoa, baina, zenbait kasutan, posible da bat baino gehiago garatzea.

Obozitoari dagokionez, meiosiaren lehenengo zatiketaren diploteno fasean geldituta dago, eta lehendabiziko profase meiotikoa ez da guztiz bukatuko ia obulazioa gertatu arte. Beraz, obozito primarioak, lehen profase meiotikoan, geldirik egongo dira 12 eta 50 urte bitar-

tean. Folikulu helduan lehen zatiketa meiotikoa burutzen denean, zelula alaba bakoitzak kromosoma kantitate bera hartuko du, baina zelula alabetako bat zitoplasmaren zatirik handiena eramango du; obozito sekundario bilakatuko da, eta zitoplasmaren zati txikia hartuko duena lehen **gorputz polarra** bilakatuko da. Obozito sekundarioa bigarren zatiketa meiotikoan sartzten da lehenengoa burutu eta berehala; bigarren zatiketa hori metafasean gelditzen da, eta ernalketa gertatzen bada soilik bukatzen da. Ernalketa gertatzen bada, bigarren zatiketa meiotikoa bukatu egingo da eta obulu heldua eta bigarren gorputz polarra sortuko dira. Bigarren zatiketa hori ere ez-simetrikoa da zitoplasma kopuruari dagokionez.

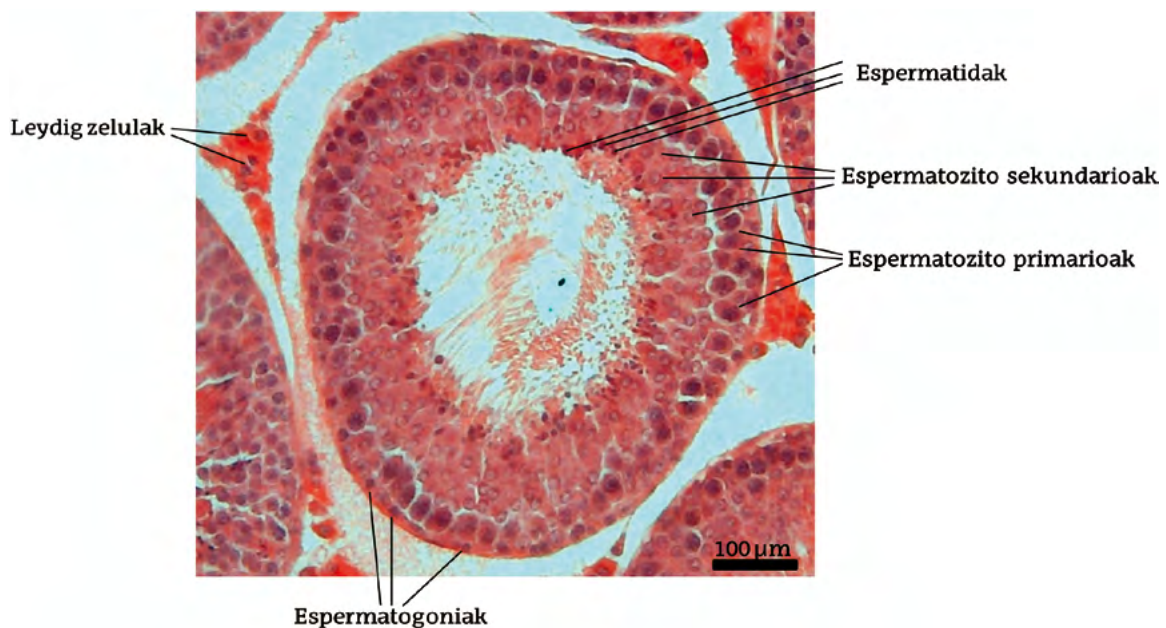
Obulazioa gertatu eta gero, obarioan geratzen diren granulosa-zelulak eta tekak tolestu eta kolapsatu egiten dira, eta, horren ondorioz, **gorputz luteoa** eratzen da. Gorputz luteoa endekatu egiten da; zelulak lipidoz betetzen dira; autolisi-prozesuaren bitartez, tamainaz txikitu egiten dira, eta **gorputz albicansa** deritzona sortzen da. Gorputz hori obarioan zehar gero eta sakonago sartzten da hilabete batzuen buruan obarioan azkenean desagertu arte.

### 1.3. Espermatogenesisia

Gameto arrak testikuluetan sortzen dira. Testikuluen antolaketa histologikoari dagokionez, ehun konektibo dentsozko geruza lodi bat dute kanpoaldean (tunika **albuginea**), eta, barrualderago, ehun konektibo laxozko geruza bat (tunika baskuloso), odol-hoditan oso joria. Testikulu bakoitza kapsulatik egotzen diren ehun konektibozko trenkadaz mugaturiko lobuluxkaz (250 inguru) osaturik dago. Lobuluxka bakoitzean, oso kiribildutako **hodi seminiferoak** (1etik 4ra lobuluxka bakoitzean) daude. Hodi seminiferoen kanpoaldean, tunika propria dago, zelula mioidez eta kolageno zuntzez osatua, eta, barnealdean, epitelio seminiferoa dugu. Hodien artean eta testikuluen estroman, ehun konektiboa dago, eta, han, **Leydig zelulak** daude. Leydig zelulak handiak dira eta lipidotan aberatsak; beren erretikulu endoplasmatico leuna ere oso garatuta dago. Desberdintzatutako Leydig zelulek testosterona eta beste androgeno batzuk jariatzen dituzte garapenaren hasieran, gonadak garatzeko, nerabezaroen espermatozoideen ekoizpena bultzatzeko eta heldutasunean espermatozoideak sortzen jarraitzeko.

Epitelio seminiferoa epitelio geruzatu konplexua da, eta, epitelio horretan, bi zelula-populazio egoten dira, **Sertoli zelulak** eta zelula espermatogenikoak. Sertoli zelulak nerabezarotik aurrera ez dira zatitzen eta egiturazko funtzioa dute, epitelio seminifero osoan zehar zabaltzen direlako. Zelula espermatogenikoak, berriz, etengabe zatitu eta espermatozoide heldu bilakatzten dira. Zelula horiek antolaketa-maila baxuko geruzetan ezartzen dira epitelioan zehar; xafla basalaren gainean, **espermatozoniak** izaten dira, eta, hodiaren argira begira, helduagoak diren **espermatidak** egoten dira.

Espermatozoideen ekoizpena prozesu konplexua da. Nerabezarora baino lehentxeago hasten da gonadotrofina hipofisiarioen kontzentrazioaren igoera dela eta, eta, normalean, 3 fasetan sailkatzen da. Fase espermatogonikoa, fase espermatozitikoa eta espermatida fasea.



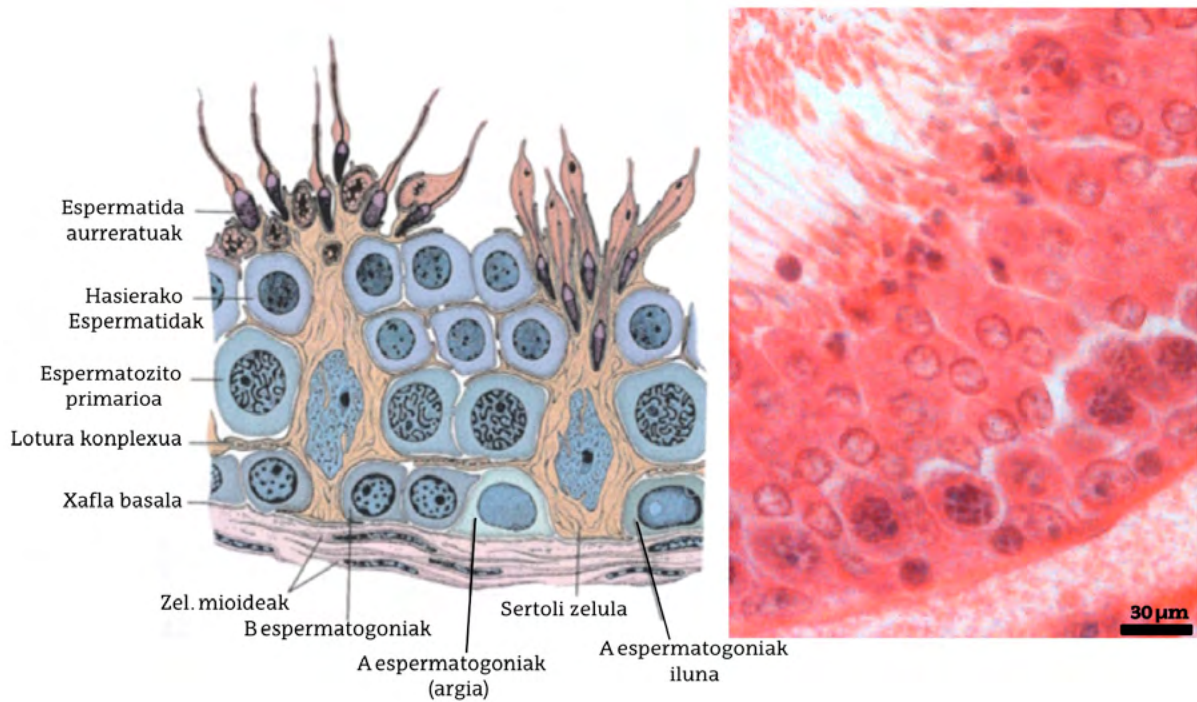
1.12. irudia

### Hodi seminiferoaren irudi orokorra osagai zelularrekin. Tindaketa hematoxilina/eosina

Fase espermatogonikoan, zelula ama espermatogonioak mitosiaren bitartez zatitzen dira, eta, hala, populazioa emendatu eta galdutako espermatogonioak berreskuratu egiten dira. Gi-zakiarengan, 3 motatako espermatogonio bereizten dira, A motako espermatogonio ilunak (Ad), A motako espermatogonio argiak edo zurbilak (Ap) eta B motako espermatogonioak. Ad espermatogonio bat zatitu eta 2 Ap espermatogonio alaba ematen dituenean, zubi zitoplasmatico baten bidez loturik agertzen dira horiek; zubi horiek azkeneko heltze fasetaraino mantentzen dira. Espermatogonioen hainbat zatiketaren ondoren, azkenean, B motako espermatogonioak eratzen dira. Fase espermatozitikoan, B motako espermatogonioak zatitu eta **espermatozito primarioak** sortzen dituzte eta horiek DNA bikoizten dute, sortu eta berehala. Espermatozito primario bakoitzak, beraz, kromosoma eta DNA kopuru bikoitza du ( $4n$  eta  $2d$ , hurrenez hurren). Lehenengo zatiketa meiotikoa gertatu eta gero, **espermatozito sekundarioak** agertzen dira. Espermatozito sekundarioek kromosoma kopurua erdira murriztua dute ( $n$ ), baina DNA kopuru diploidea dute ( $2d$ ). Ondoren, bigarren zatiketa meiotikoa gertatzen da, eta espermatidak sortzen dira; horiek kromatida bakarra ( $n$ ) eta DNA kopuruaren erdia dute ( $d$ ) (1.12. eta 1.13. irudiak).

Espermatida fasean, espermatidak desberdintzatu eta espermatozoide bilakatzen dira. Hori gertatzeko, aldaketa sakonak izaten dira espermatidatan. Aldaketa horiek 4 fasetan gertatzen dira eta espermatidak, oraindik ere, Sertoli zelulen zitoplasmara loturik daudenean agertzen dira. Lehenengo fasean (**Golgi fasea**) ikusten da glukoproteinatan aberatsak diren pikorrak agertzen direla, eta pikor horiek besikula batean (besikula akrosomikoa) metatzen dira, nukleotik gertu. Fase horretan ere, zentrioloek poloetara migratzen dute. Bigarren fasean (txano akrosomikoaren fasea) akrosoma-besikula nukleoaren aurrealde osoan zehar zabaltzen da eta besikulatik gertu dagoen gaineztadura nuklearrak poroak galdu eta loditu egiten da. Hi-

rugarren fasean, (akrosoma-fasea) espermatida birkokatzen da; buruan, Sertoli zelularen barnean geratzen da, xafla basalari begira. Garatzen ari den flageloa hodiaren argirantz luzatzen da eta espermatidaren nukleoa kondentsatu eta luzatzen da. Zentrioloak, berriz ere, nukleoaren atzealdera bueltatzen dira eta lepoko egiturak sortu. Aldi berean, mitokondrioek sortu berri den lepoko aldera migratzen dute. Laugarren fasean (heltze fasea), espermatidak gehiegizko zitoplasma galtzen dute (Sertoli zelulek fagozitatzen dute) eta zubi zitoplasmatikoak desagertzen dira; espermatidak elkarrengandik banantzen dira eta, azkenik, Sertoli zeluletatik askatu.



1.13. irudia

**Hodi seminiferoaren eskema orokorra eta irudi orokorra osagai zelularrekin. Tindaketa hematoxilina/eosina. (Ross eta Pawlina, 2008tik moldatua)**

## 2. gaia

### Ernalketa

2.1. Ernalketaren inguruko kontzeptu orokorrak.....	21
2.2. Gametoen garapena.....	21
2.3. Ernalketa.....	24
2.4. Mintzen fusioa.....	27
2.5. Poliespermiaren blokeoa.....	27
2.6. Obozitoaren metabolismoa piztea.....	28

#### 2.1. Ernalketaren inguruko kontzeptu orokorrak

**Ugalketa sexuala** ernalketaren bitartez gertatzen da; prozesu horretan, bi zelula haploide (gametoak) lotu eta genetikoki desberdina den beste indibiduo bat eratzen dute. Ernalketan gertatzen diren prozesuak ezagutzeak berebiziko garrantzia du; izan ere, gametoak biologia zelularrean aurrerapenak emateko modelo zelular aproposak izan dira XIX. mendetik, bai zati-keta zelularren eraentzea nola gertatzen den aztertzeo bai zelulen arteko lotura mekanismoak aztertzeo. Baina, urrunago joanda, ernalketaren nondik norakoak ezagutzea oso garrantzitsua da, 7.000 milioi biztanle izanda giza populazioaren hazkuntza-kontrol egokiak bermatzeko edota ugalketa-arazoak dituen bikoteei (populazio osoaren 10% inguru) terapia egokiak aplikatzeko. Azkenik, oinarrizko ikerketaren ikuspuntutik, oso erronka interesgarria da bi zelula desberdintzaturen fusioak (**espermatozoidea** eta **obozitoa**) zelula totipotente (**zigo-toa**) bat eratzeak zer-nolako aldaketa molekular eta zelularrak ekartzen dituen ezagutzea.

#### 2.2. Gametoen garapena

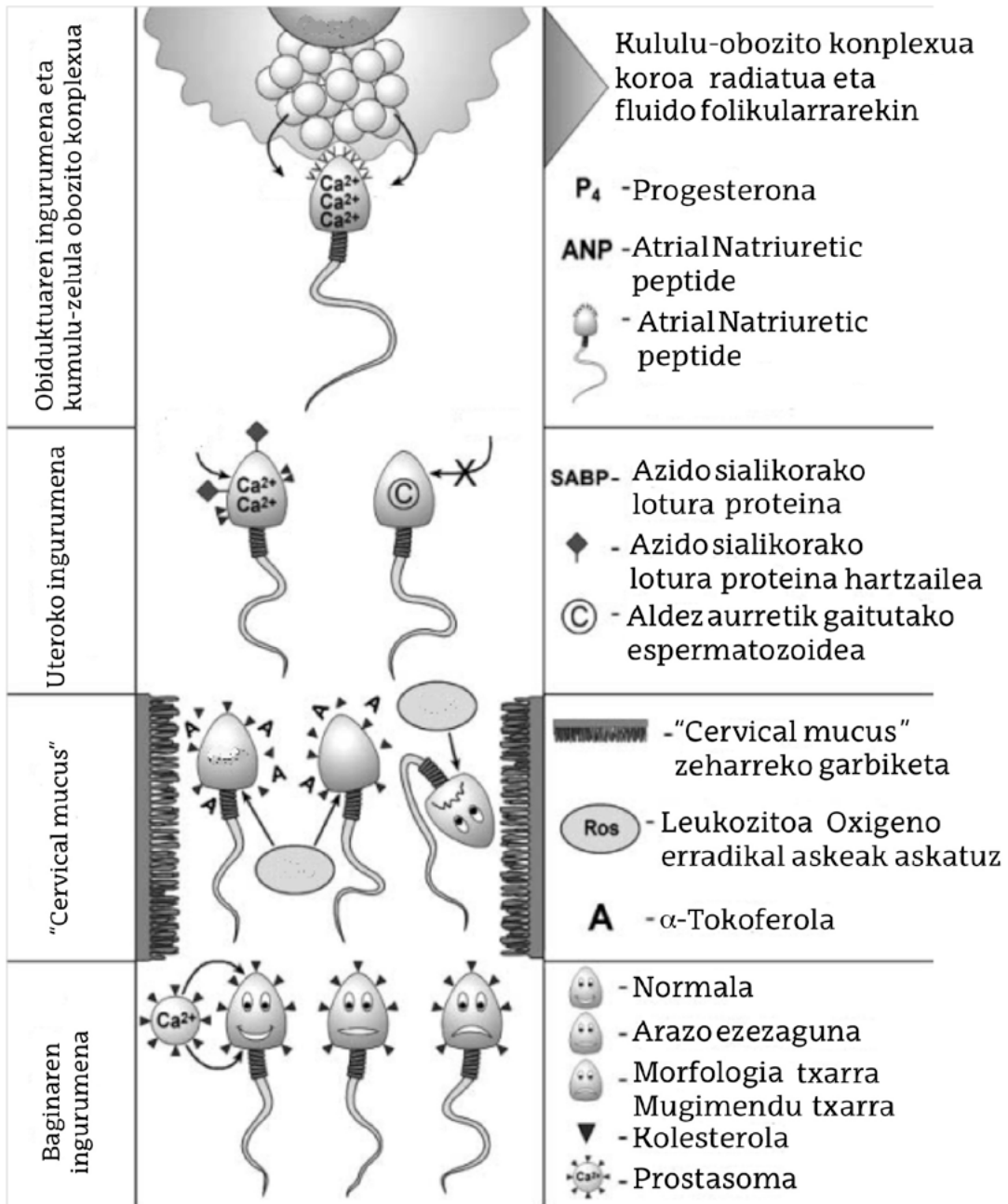
Aurreko atalean ikusi dugun moduan, **espermatoxenesiaren** amaierako produktua oso polarizazio maila handia duen zelula bat da. Zelula hori alde apikalean buru bat du; han,

nukleoa eta **akrosoma** daude, eta, isats aldean,  $9 \times 2 + 2$  egitura mikrotubularra duen **flageloa** du eta hura inguratzen zenbait proteina babesle. Ugaztunen kasuan, buruaren eta isatsaren artean, mitokondriotan aberatsa den lepoa dago. **Hodi seminiferoen** epitelioan sortu eta gero, espermatozoideak epididimoan zehar garraiatzen dira, eta, han, zenbait aldaketa biokimiko gertatzen dira. Zelula horiek, oraindik ere, ez-funtzionalak dira; zelula ez-mugikor gisa metatzen dira eta ez dira obozitoarekin lotzeko gai.

Espermatozoideak obozitoarekin lotzeko, lehendabizi, **gaitze- edo kapazitazio-prozesu** bat pairatzen dute. Gaitze-prozesu hori emearen ugaltze-traktuan gertatzen da, eta, prozesua guztiz ezagutzen ez den arren, baditugu beraren inguruko zenbait ideia. Espermatozoideak arraren ugaltze-aparatua uzten duenean, kolesteroletan aberatsa den plasmaz inguratuta dago, eta, emearen ugaltze-aparatura heltzen denean, inguruneko kolesterolkontzentrazioa gutxitzen da. Kolesterolaren kontzentrazio-gutxitze horrek martxan jartzen du gaitze-mekanismoa, non espermatozoideen mintza berrantolatzen den; ondoren, espermatozoideen hainbat proteina fosforilatzen dira, AMP ziklikoko mekanismoen menpe. Ondoren, espermatozoideen zitoplasmara, bikarbonatoa barneratu eta pH-a igo egiten da. Aldaketa horiek (bikarbonato-sarrerak eta pH-aren igoerak) AMP ziklikoaren sintesia bultzatzen dute eta flageloen aldean dagoen mintzeko hainbat kanal zabaldu egiten dira; hala, flageloen mugikortasunean eragiten dute eta espermatozoideak hipermugikorrak bilakatzen dira. Azkenik, mintz potentzialaren hiperpolarizazioa geratzen da. Zenbait ikerketak adierazi dute kumulu-zelulek jariatutako progesteronak ere espermatozoideen gaitze-prozesuan eragin dezakeela eta espermatozoidea erreazio akrosomikorako prestatu.

Arraren ugaltze-aparatutik ateratzen diren espermatozoide populazioaren artean, batzuk normalak izango dira baina beste batzuk, ez-funtzional edo akastunak izango dira. Kolesteroletan eta beste esteroletan aberatsa den plasma seminaletik eta baginaren ingurune azidotik abiatuz, espermatozoideak «**mucus zerbikalean**» barneratzen dira. Hor, mintzeko kolesterola galdu eta mintza berrantolatu egiten da; hala, gaitze-prozesua martxan jartzen da. Horretaz gain, mucus zerbikalean leukozitoak infiltratu eta oxigenozko espezie erreaktiboak askatzen dituzte; horren ondorioz, espermatozoide osasuntsuen gaitzea bultzatu eta akastunak kaltetu eta akabatzen dira. Ondoren, espermatozoideak uteroan sartzen direnean, mintza guztiz berrantolatzen da; hala,  $\text{Ca}^{++}$  sar daiteke eta azido sialikoarekiko hartzaileak aktibatu, eta espermatozoideen populazio homogeneoagoa lortzen da. Obiduktora sartzean, **kumulu-zelulek** jariatutako molekula kimioerakartzaileek (**atrial natriuretic** izeneko peptidoa) edota progesteronak erreazio akrosomikorako prestatzen dute espermatozoidea (2.1. irudia).

Obozitoak, berriz, askoz aldaketa gutxiago pairatzen ditu. Gogora dezagun obozitoa obarioa uzten duenean bere inguruan koroa radiata deitzen den zelulen geruza batekin askatzen dela. Obozitoa bera bigarren zatiketa meiotikoaren metafasean geldirik dago eta ernalketa gertatzen bada (normalean uteroko tronpen anpulan) soilik, bigarren zatiketa meiotikoa bukatzen da; hala, obozitoa sekundarioa eta bigarren gorputz polarra lortzen dira.

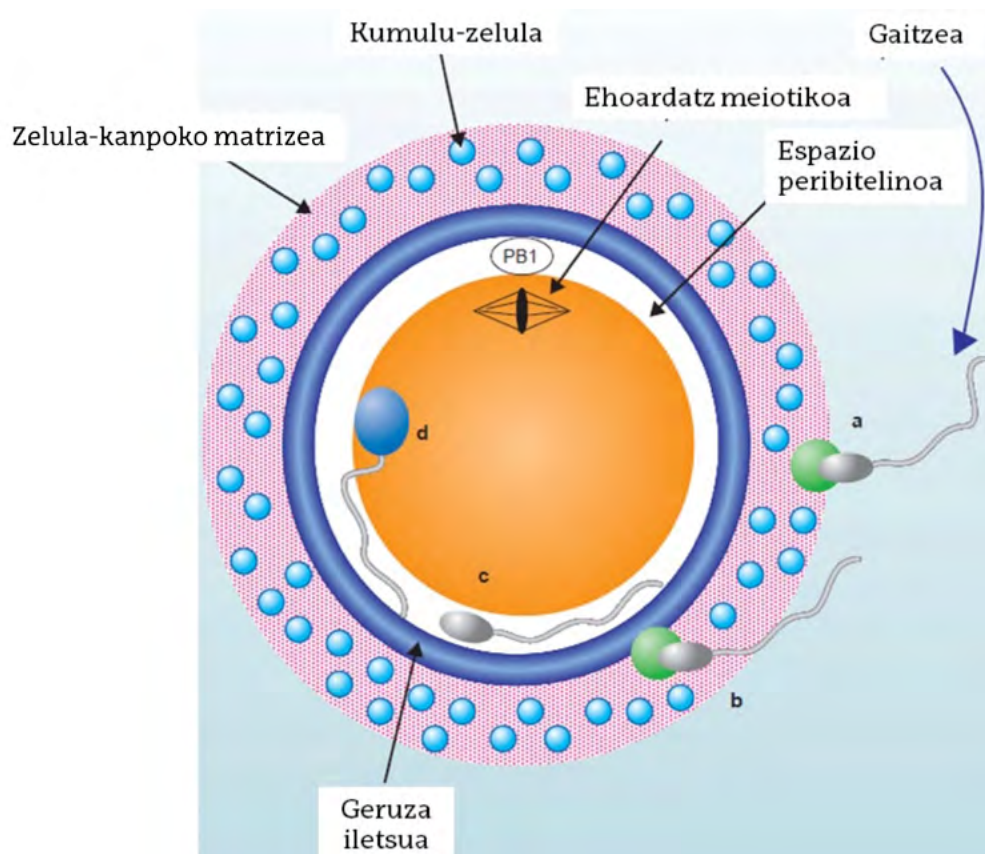


2.1. irudia

Gaitze-prozesuaren oinarri biologikoak. Arren ugaltze-aparatutik espermatozoideen populazio heterogeneoa (espermatozoide normalak eta akastunak) barneratzen da emearen ugaltze-aparatuan. Esperma, baginako ingurune azidotik, mucus zerbikalera sartzen da; han ere, espermaren garbiketa egiten da; leukozitoek askatutako oxigeno erradikal askeei esker, gaitzea bultzatu eta arazoak dituzten espermatozoideei erasotzen diete. Uteroa, espermaren plasmak zenbait aldaketa pairatzen ditu eta espermatozoideen populazioa homogeneoagoa da. Obiduktora heltzean, espermatozoideak, kumulu-zelulek jariatutako zenbait substantzia kimioerakarleri (peptido natriuretiko atriala, progesterona...) esker, obozitora hurbiltzen dira eta, progesteronari esker, Ca<sup>++</sup> sar daiteke eta, hala, erreakzio akrosomikoa gertatu egin daiteke. (De Jonge, 2005etik moldatua)

### 2.3. Ernalketa

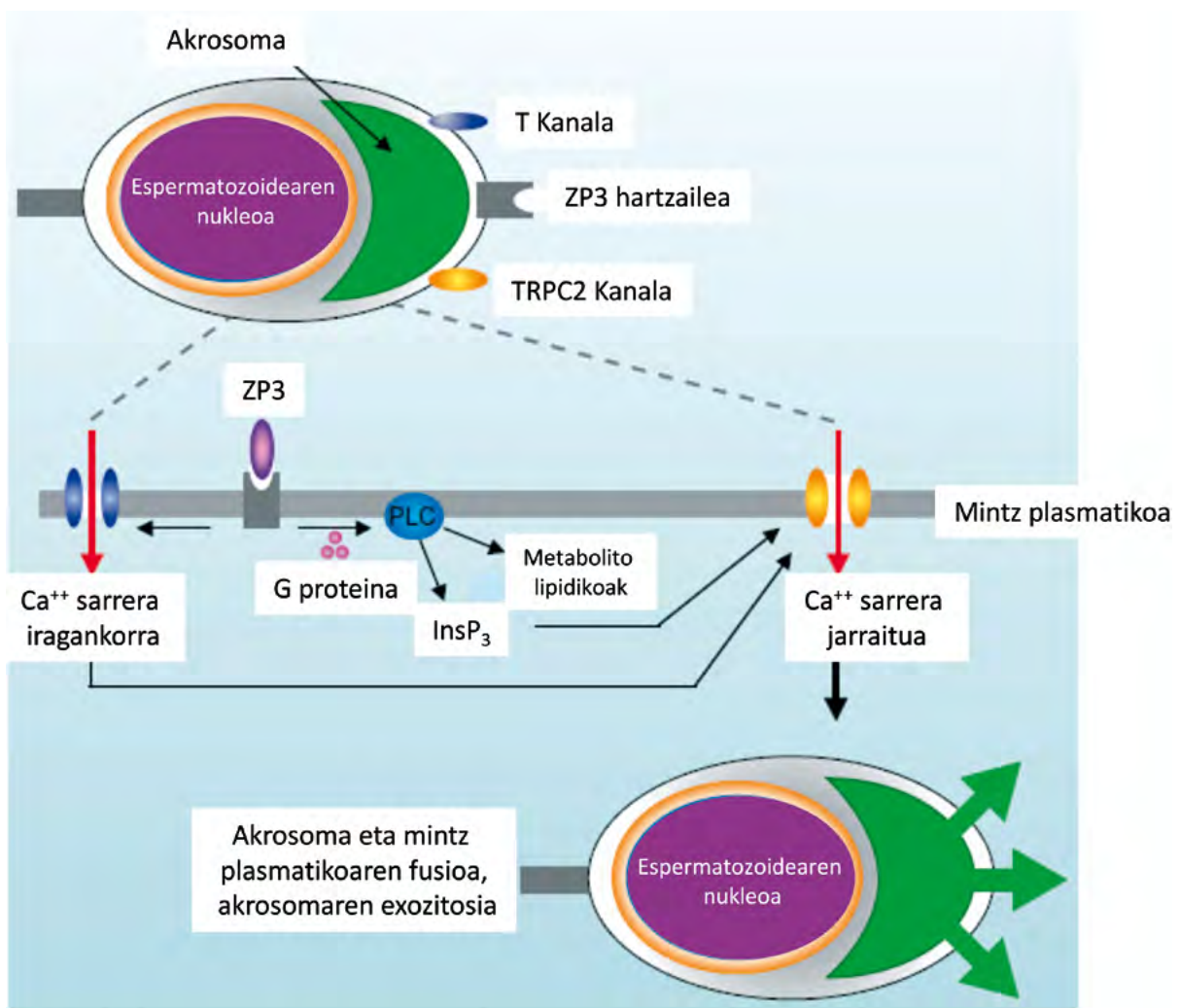
Espermatozoide gaituak obozito eta kumulu-zelulak dauden tokiraino heltzen direnean, zenbait pausori jarraitu behar zaie ernalketa gerta dadin (2.2. irudia). Lehendabizi, espermatozoideak kumulu-zelulen geruza zeharkatu behar du eta obozitoaren geruza iletsuarekin fusio-natu behar da. Geruza iletsua obozitoa inguratzen duen geruza bat da eta espezie desberdinen arteko espermatozoide eta obozitoen arteko fusioa ekiditen du. Hala, geruza iletsuaren osagaien artean, hiru glikoproteina daude (ZP1, ZP2 eta ZP3). Hiru horietatik, ZP3 proteina espermatozoideen buruan dauden hartzailleak ezagutzeko eta berekin lotzeko gai da (2.3. irudia). Hala ere, espermatozoideen buruaren eta geruza iletsuko ZP3ren arteko lotura bakarrik gertatu da baldin eta espermatozoideak eta obozitoa espezie berekoak badira. Hala, espezie desberdinen arteko gametoen fusioa ekiditen da. ZP1 eta ZP2 glikoproteinen funtzioa, dirudienez, egiturazkoa da. ZP3ren eta espermatozoidearen hartzaillearen arteko lotura proteina-karbohidrato ezagupen mekanismo moduan gertatzen da.



2.2. irudia

Ugaztunen ernalketaren hasierako faseen sekuentzia: obozito-espermatozoide lotura espermatozoideen gaitzearekin hasten da. Espermatozoidea, lehendabizi, kumulu-zeluletan zehar sartzen da (a); ondoren, espermatozoidea geruza iletsuarekin lotzen da (b) eta, han, erreakzio akrosomikoa gertatzen da eta mintz plasmatikorekin lotu (c) eta fusionatzen da (d). Obozitoak, lehenengo zatiketa meiotikoa dela eta, lehenengo gorputz polarra (PB1) sortzen du eta bigarren zatiketa metafasikoan geldiarazita dago. (Evans eta Florman, 2002tik moldatua)



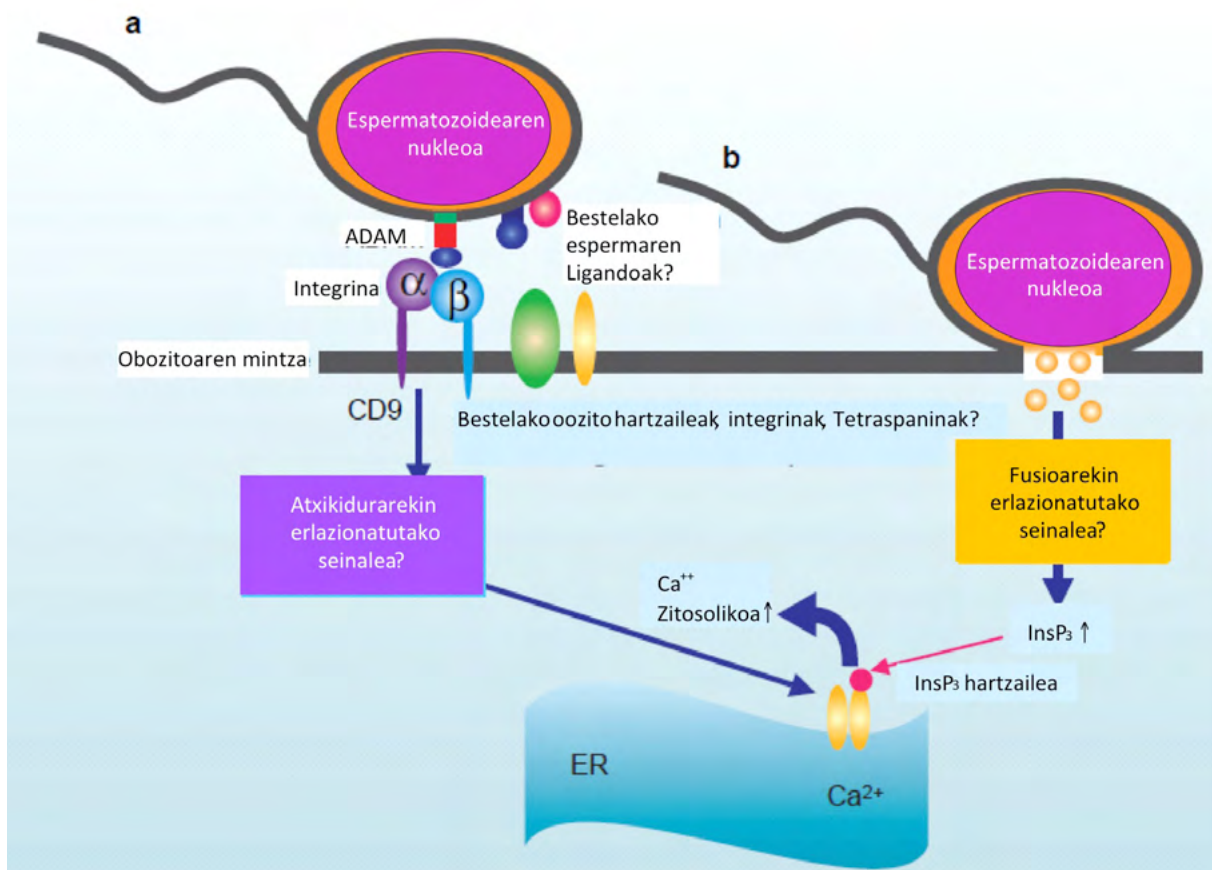


## 2.3. irudia

**Erreakzio akrosomikoa.** Espermatozoidaren buruan, geruza iletsuarekin fusioa gertatzen denean, TRPC2-ZP3 hartzailea aktibatzen da eta, T kanaletan zehar, kaltzioa sartzen da; horren ondorioz, zitoplasmako kaltzioaren behin-behineko kontzentrazioa handitzen da eta PLCren aktibazioa gertatzen da G proteina baten eraginez; ondorengo inositol trifosfatoaren (InsP<sub>3</sub>) eta diazilglicerolaren kontzentrazioa handitzeak TRPC-2 bidezko kaltzioa ugaritze jarraitua eragiten du. Kaltzioa sartu izanak akrosoma eta mintz plasmatikoko fusioa bultzatzen du, eta, hala, akrosomako entzimak jariatzen dira. (Evans eta Florman, 2002tik moldatua)

Espermatozoidea espezie bereko obozitoaren geruza iletsuari atxikita dagoenean, ZP3-hartzaile lotura horrek **erreakzio akrosomikoa** pizten du. Hala, ZP3arekin lotura gertatzen denean, espermatozoiden mintz plasmatikoko kaltzio-kanalak zabaltzen dira eta kaltzioa sartu izanak G proteina aktibatzen ditu. Lehenengo erantzun horiek fosfolipasa C jardura bultzatu eta zelula barneko pH-a igotzea bultzatzen du. Azkenik, aldaketa horiek Ca<sup>++</sup> modu jarraituan sartzea eta inositol trifosfatoa modu jarraian sintetizatzea bultzatzen dute eta exozitosis mekanismoak martxan jartzen dituzte; hala, erreakzio akrosomikoa gertatzen da (2.3. irudia).

Aurreko gaian azaldu bezala, akrosoma Golgi aparatutik eratortzen den lisosoma berezi bat da eta espermatozoideen buruaren parte apikalean kokatzen da. Mintz-egitura jarraitu batez inguraturik dagoen arren, barne- eta kanpo-mintza daudela esaten da batzuetan. Kanpo-mintza espermatozoidearen mintz plasmaticoaren azpian dago eta barne-mintza, nukleoaren gainean. Geruza iletsuarekin fusioa geratzen denean eta exozitosi mekanismoak martxan jartzen direnean, akrosomaren kanpo-mintza espermatozoidearen mintz plasmaticoarekin fusionatzen da hainbat tokitan (antza denez, lotuta egoteko **SNARE proteinak** beharrezkoak dira). Akrosoman, hainbat **entzima hidrolitiko** eta **proteasa** daude, eta, horiek askatzen direnean, geruza iletsua apurtu eta espermatozoideak geruza iletsua zeharkatu dezake. Erreakzio akrosomikoa gertatu eta gero, akrosomaren barne-mintza agerian geratzen da, eta, ondoren, akrosomaren barne-mintzaren eta obozitoaren mintz plasmaticoaren arteko fusioa geratzen da. Baldin eta erreakzio akrosomikoa izan bada soilik gertatuko da lotura hori.



2.4. irudia

**Gametoen arteko interakzioa eta obozitoaren aktibazioa.** Espermatozoidearen ADAM proteina eta obozitoaren integrinaren (baina beste proteina batzuek ere parte har dezakete) artean, lotura gertatzen da (a). Ondoren, mintzen arteko fusioa gertatzean eta mintzen jarraitutasuna lortzen denean (b), inositol trifosfatoa (InsP3) areagotu egiten da eta, horri esker, erretikulu endoplasmaticoan (ER) dagoen kaltzioa askatu egiten da eta, hala, obozitoaren metabolismoa aktibatzen da. (Evans eta Florman, 2002tik moldatua)

#### 2.4. Mintzen fusioa

Espermatozoidearen akrosomaren barne-mintzean, zenbait proteina berezi daude. Besteak beste,  **$\beta$ -fertilina** (edo ADAM 1 (a metalloprotease domain 1)),  **$\alpha$ -fertilina** (edo ADAM 2) edo Cyritestina (edo ADAM 3). Dirudenez, obozitoaren mintz plasmatikoa dauden **integri-nak** espermatozoideen ADAM proteinekin lotzen dira. Azkeneko ikerketen arabera,  $\alpha 9\beta 1$  integrina  $\beta$ -fertilinarekin lotzen da (2.4. irudia). Hala ere, bi mintzen arteko erlazioa konplexua da, hainbat proteinak ere (CD9 obozitoko mintzekoa adibidez) parte hartzen dute mintzen arteko fusio-prozesuetan. Mintzen arteko fusioa gertatu eta gero, espermatozoidearen nukleoa obozitoaren zitoplasman barneratzen da.

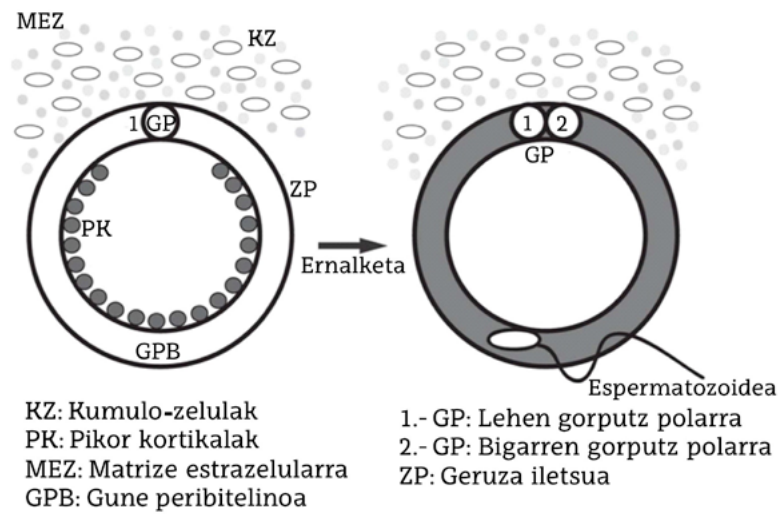
#### 2.5. Poliespermiaren blokeoa

Zenbait espezieetan, **poliespermia** (espermatozoide bat baino gehiago obozitoan sartzea) baimentzen edo bultzatzen da, beste hainbat espezieetan, berriz, ekidin egiten dira horrelako fenomenoak eta, beraz, espermatozoideen kopuru itzelak obozitoan sartzea. Horretarako, bi blokeo mekanismo ditugu, **blokeo mekanismo primarioa** eta **blokeo mekanismo sekundarioa**.

**Blokeo mekanismo primarioa**, azkarra, ernalketa gertatu eta berehala jartzen da martxan. Bi mintzen arteko fusioa (obozittoa eta espermatozoidea) gertatzen denean, obozitoaren mintz plasmatikoko sodio-kanalak zabalarazten dira, eta, ondorioz, sodio-kontzentrazioak gora egiten du, eta, hala, obozitoaren zitoplasman, mintz plasmatikoa potentzial-aldaketa bat eragiten du. Prozesu hori ernalketa gertatu eta 1-3 segundo bitartean izaten da. Bigarren espermatozoide bat mintzarekin fusioatzea ekiditen du mintzaren despolarizazio horrek. Hala ere, blokeo-mekanismo horrek minutu bat soilik irauten du; beraz, blokeo azkarra eta itzulgarria da. Hala ere, espermatozoidea sartu izanak beste hainbat aldaketa sorrarazten ditu obozitoan eta, besteak beste, blokeo mekanismo sekundarioa ere aktibatzen du. Mekanismo hori itzulezina da.

Blokeo mekanismo sekundarioari (geldoa), dagokionez, espermatozoidearen eta obozitoaren mintzen arteko fusioa gertatzen denean,  $\text{Ca}^{++}$  obozitoaren zitoplasmara sartzen da, eta, sartzearen ondorioz, obozitoaren metabolismoa pizten da. Obozitoan gertatzen diren fenomeno artean, **erreakzio kortikalak** hartzen du parte poliespermiaren blokeoan. **Pikor kortikalak** mintzez inguratutako egiturak dira eta obozitoaren kortexean kokatzen dira. Pikor kortikal horiek, obozitoaren hazkuntzan zehar, Golgi aparatutik eratortzen dira;  $0.2 \mu\text{m}$  eta  $0.6 \mu\text{m}$  bitarteko diametroa duten pikorrak dira, eta elkarren artean oso antzekoak dira maila ultrastrukturean.

Ernalketa gertatzen denean, pikor kortikalak obozitoaren mintz plasmatikoaekin fusioatzen dira eta beren edukia guno peribitelinora askatzen dute. Pikor kortikalen edukia, nagusiki, karbohidratoak eta proteasak dira, eta, azken horiei esker, aldaketak sortzen dira obozitoaren kanpo-ingurunean, baita geruza iletuan ere. Izan ere, ZP proteinen aldaketa bat gertatzen da (2.5. irudia). Hala, bigarren espermatozoide bat heltzen denean, ezin izango da geruza iletua-espermatozoide lotura gertatu eta espermatozoideetan ezin izango da erreakzio akrosomikoa gertatu, eta, azkenik, ez da poliespermiarik izango.



## 2.5. irudia

**Erreakzio kortikalaren eskema orokorra.**  
**(Liu, 2011tik moldatua)**

Pikor kortikalaren eta obozitoaren mintzen arteko fusioa gertatzeko  $\text{Ca}^{++}$  sartzen denean, obozitoaren alde zitoplasmatikoan, G proteina  $\text{InsP}_3$ aren menpeko mekanismoak aktibatzen dira, eta, ondorioz, mintza baino mikrometro batzuk beherago dauden pikor kortikalek migratu eta, SNARE mekanismoen bitartez, mintz plasmatikorekin fusionatzen dira; beren edukia gune peribitelinora askatzen dituzte.

## 2.6. Obozitoaren metabolismoaren piztea

Ernalketa gertatu eta gero, obozitoa aktibatu egiten da eta enbrioiaren garapena jartzen da martxan. Ikertutako animalia eta landare guztietan, obozitoaren aktibazio hori kaltzioaren kontzentrazio zitoplasmatikoa ugaltzearekin erlazionatu da. Kaltzio kontzentrazioaren igoera hori segundo batzuen eta minutu gutxi batzuen artean gertatzen da. Erretikulu endoplasmatikokoan dauden inositol trifosfatoaren menpeko kanalen bitartez handitzen da kaltzioaren kontzentrazioa (2.4. irudia). Kaltzioa sartu izanak, erreakzio kortikala eragiteaz gain, obozitoa geldialdi meiotikotik ateratzen du. Ondoren, obozitoaren aktibazioak RNAm amatiarra erreklutaratzen du; hala, proteinen sintesian, aldaketak sorrarazi eta zigotoaren genoma aktibatu egiten du.

## 3. gaia

### Enbrio-orrien eraketa

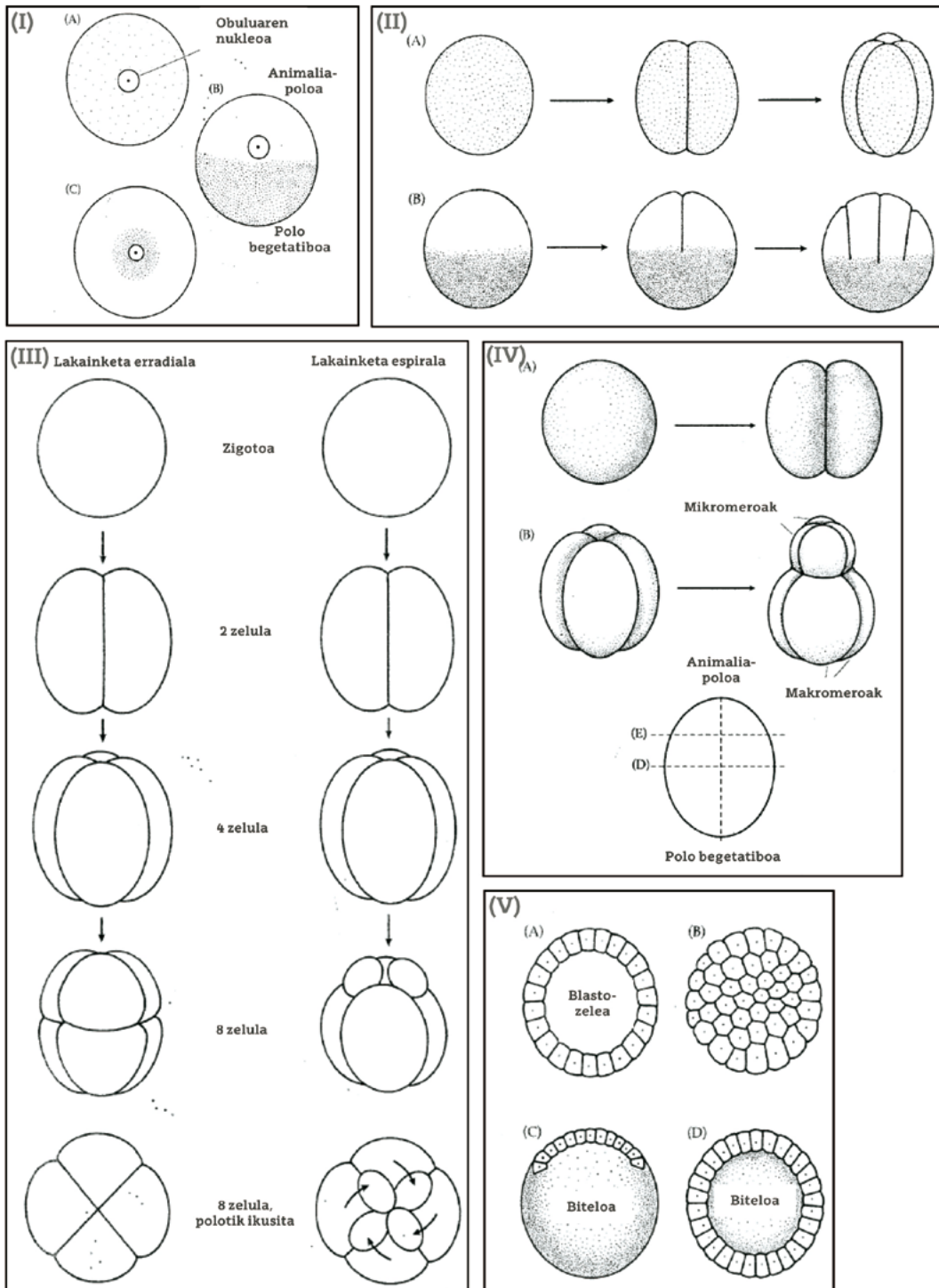
3.1. Zigotoaren polarizazioa .....	29
3.2. Lakinketa .....	31
3.3. Blastula motak .....	34
3.4. Gastrulazioa eta mugimendu morfogenetikoak .....	35
3.5. Enbrio-orrien eraketa .....	37
3.6. Garapenaren mekanismo zelularrak .....	38

#### 3.1. Zigotoaren polarizazioa

Animalia-espezie desberdinen arrautzetan metatzen diren erretserben (**biteloa**) kantitatea oso desberdina da. Ezaugarri hori estuki erlazionatuta dago animaliak izango duen garapen enbrionarioarekin. Hortaz, biteloaren kantitatea eta biteloaren banaketa dira animalien arrautzak sailkatzeko erabiltzen diren irizpide nagusiak.

Biteloaren kantitatearen arabera, honako arrautza mota hauek bereizten dira:

- **Arrautza alezitikoak:** bitelarik gabeko arrautzak dira. Ugaztunek izaten dituzte mota horretako arrautzak, bibiparoak direlako; baita zenbait parasitok ere, hala nola nematemoenak.
- **Arrautza oligolezitikoak:** bitelo kantitate txikiko arrautzak dira. Adididez, ekinodermoen espezie batzuen arrautzak.
- **Arrautza mesolezitikoak edo hololetitikoak:** bitelo kantitate ertaineko arrautzak, ekinodermo batzuek, arrainek eta anfibioek izaten dituztenak.
- **Arrautza teleletitikoak:** bitelo kantitate handiko arrautzak. Anelidoetan, moluskuetan eta ornodun gehienetan agertzen da arrautza mota hori.



3.1. irudia

(I) Arrautza motak biteloaren banaketaren arabera: (a) isolezitikoa, (b) telolezitikoa eta (c) zentrolezitikoa. (II) Lakainketa motak biteloaren kantitatearen eta banaketaren arabera: (a) holoblastikoa eta (b) meroblastikoa. (III) Lakainketa holoblastikoen motak zelulen zatiketa planoen arabera: (a) lakainketa erradiala eta (b) lakainketa espirala. (IV) Zelulen zatiketa-planoak lakainketa holoblastikoan: (a) lakainketa berdina eta (b) lakainketa desberdina. (V) Blastula motak: (a) zeloblastula, (b) estereoblastula, (c) diskoblastula eta (d) periblastula. (Brusca eta Brusca, 1990etik eraldatua)

Biteloaren banaketaren arabera, honako sailkapen hau egiten dugu:

- **Arrautza isolezitikoak:** bitelo kantitate txikia eta zelula osoan zehar uniformeki banatuta daukaten arrautzak (3.1.1.a. irudia).
- **Arrautza telolezitikoak:** bitelo kantitate handia duten arrautzetan, biteloa arrautzaren mutur batean metatzen da (3.1.1.b. irudia), **polo begetatiboa** izenekoan.
- **Arrautza zentrolezitikoak:** biteloa arrautzaren erdiko gunean metatzen da (3.1.1.c. irudia).

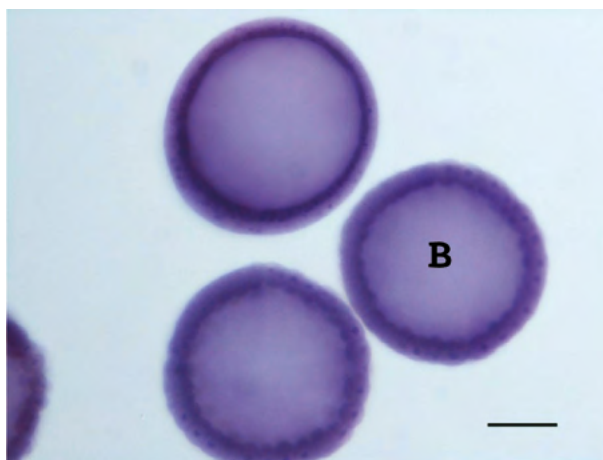
Animalia askoren arrautzak polarizatuta egoten dira, hau da, animalia-poloa eta polo begetatiboa bereizten dira (3.1.1.b. irudia). Polo begetatiboa enbrioiaren elikapen-funtzioekin erlazionatuta dago, biteloa daraman eskualdea baita. Arrautzak grabitatearen arabera orientatu ohi direnez, polo begetatiboa beheko partean gelditzen da. Kontrako eskualdean, **animalia-poloa** dugu, non nukleoa aurkitzen den. eta, beraz, meiosian, gorputz polarrak sortzen dira eskualde horretan. Animalia-poloan ere, organuluak metatzen dira eta zitoplasma metabolikoki aktiboagoa da.

Animal/begetal ardatza kontuan izanda, zigotoan edo arrautza ernalduan (aktibatuan), zatiketa-plano desberdinak definitzen dira. Animal/begetal ardatzarekiko paraleloak direnei luzetarakoak edo meridionalak deritze eta zeharkakoak direnei, ekuatorialak, arrautzaren erdian baldin badira, edo latitudinalak, arrautzaren polo batera mugituta badaude.

Zigotoan, zatiketa-planoak animalia horren lakainketa motaren arabekoak izango dira.

### 3.2. Lakainketa

Zigotoan gertatzen diren zatiketa mitotikoen sorta da **lakainketa**, zeinean zehar zigotoa hainbat zelula txiki sortuz zatituko baita. Zelula horiei **blastomero** deritze. Prozesu horren bitartez, organismoak izaera zelulaniztuna berreskuratzen du. Prozesu horren amaieran sortzen den egiturari **blastula** deritzo (3.2. irudia).



3.2. irudia

Itsas izarraren blastula fasea. B: Blastozelea. Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$

Zatiketa mitotiko horiek oso arin gertatzen dira eta zatiketen artean ez dago zelularen hazkuntza faserik (zikloaren  $G_1$  eta  $G_2$  faseak). Hau da, informazio genetikoa bikoizten da (zikloaren S fasea) eta zelula zatitzen da (zikloaren M fasea). Beraz, zatiketa bakoitzaren ostean, zelulen tamaina murriztuz doa, eta zelula alabek aurreko zelularen tamaina erdia dute. **Xenopus** igelean, adibidez, zigotoaren lehenengo zatiketa mitotikoa ernalketaren ondorengo 90 minutuan zehar gertatzen da. Une horretatik aurrera, zelula bakoitzaren hurrengo 11 zatiketak 30 minutuan behin gertatzen dira; ziklo bakoitzean, S faseak 15 minutu irauten du eta M faseak, beste 15 minutu. 43 orduan, 37.000 zelula sortzen dira. **Drosophila** eulian, lehenengo bi orduetan, zelulak 10 minutuan behin zatitzen dira eta, 12 orduan, 50.000 zelula sortzen dira. Animalia askotan, enbrioaren genoma ez da transkribatzen lakainketan zehar eta proteinen sintesirako amak arrautzan metatutako RNA mezulariak erabiltzen dira. Zigotoen lakainketaren abiadura biteloaren kantitatearen eta banaketaren araberakoa da, eta erlazio hori alderantziz proportzionala da.

Espezieen lakainketa-eredua (zatiketa-planoak) bi faktoreren menpe dago. Alde batetik, dagoeneko aipaturiko biteloaren kantitatea eta banaketa. Bestetik, arrautzaren zitoplasman metatuta dauden faktoreak, ardatz mitotikoaren orientazioa eragiten dutena. Biteloaren kantitateak determinatzen du non gertatzen den lakainketa eta blastomeroen tamaina. Animalia-poloan, non bitelo gutxi dagoen, zatiketa-tasa handiagoa da polo begetatiboan baino. Oro har, biteloak lakainketa inhibitzen du.

Bitelo eskasa eta homogeneoki banatuta daukaten arrautzetan, alegia, arrautza isolezitikoetan, lakainketa erabatekoa edo **holoblastikoa** izaten da (3.1.II.a. irudia). Lakainketa-planoek zelula osoa zeharkatzen dute eta sorturiko blastomeroak elkarrengandik guztiz bananduta gelditzen dira mintz plasmatikoen bidez. Biteloa blastomero guztien artean kantitate homogeneoan banatzen bada, lakainketari **berdina** esaten zaio.

Bitelo gutxi baina polo begetatiboan metatuta daukaten arrautzetan, edo arrautza mesolezitikoetan ere, lakainketa holoblastikoa da. Kasu horietan, blastomeroen arteko biteloaren banaketa ez da homogeneoa izaten; lakainketa **desberdina** da (3.1.IV. irudia). Polo begetatiboan sortzen diren blastomeroak aberatsagoak dira biteloan eta, hortaz, handiagoak. Horiei **makromero** esaten zaie. Animalia-poloan sortzen diren blastomeroak, berriz, txikiagoak dira eta bitelo kantitate urriago dute. Horiek **mikromeroak** dira. Tartean kokatzen direnak tarteko tamaina duten blastomeroak dira eta **mesomero** deritze.

Lakainketa holoblastikoa duten espezieen artean, zenbait eredu topatzen ditugu. Adibidez, ekinodermoeak eta anfibioek **lakainketa erradiala** (3.1.III.a. irudia) dute. Ekinodermoeak arrautza isolezitikoak ekoizten dituzte eta anfibioek, arrautza mesolezitikoak. Lakainketa mota horretan, lehenengo bi zatiketetan, zatiketa-planoak paraleloak dira animal/begetal ardatzarekiko. Hirugarren zatiketarena zeharkakoa da eta, ekuatoretik gora gertatzen denez, desberdina da. Horren ondorioz, lau mesomero (animalia-poloan) eta lau makromero (polo begetatiboan) sortzen dira. Laugarren zatiketa desberdina da mesomeroetan eta makromeroetan. Mesomeroen zatiketa luzetarakoa da eta zortzi zelulako eraztun bat sortzen da. Makromeroen zatiketa zeharkakoa eta oso desberdina da, eta lau makromero eta lau mikromero sortzen ditu. Hortik aurrera, zatiketak desberdinak dira enbrioaren goiko erdian eta beheko erdian.



Anelidoek eta moluskuek **lakainketa espirala** (3.1.III.b. irudia) dute. Kasu horretan ere, lehenengo bi zatiketetan, zatiketa-planoa luzetarakoa da. Hirugarren zatiketaren planoak latitudinala da eta, ondorioz, lau mikromero sortzen dira animalia-poloan eta lau makromero, polo begetatiboan. Hurrengo zatiketetan, zatiketa-planoa mugitu egiten da eta zelulak erlojuaren orratzen noranzkoan biratuta agertzen dira.

Tunikatuetan, lakainketa **bilaterala** da. Lakainketa mota horretan, lehenengo zatiketa-planoak zehazten du enbrioiaren simetria, eta ezkerre eta eskuine izango diren aldeak banandu egiten ditu. Hurrengo zatiketak simetria-plano horrekiko orientatzen dira eta alde batean eratutako enbrioi erdia bestearen ispiluko irudia da. Bigarren zatiketa zeharkakoa eta desberdina da. Hurrengo hiru zatiketetan, blastomeroen tamainan eta itxuran enbrioiaren simetria bilateral nabarmentzen da.

Nematodoetan eta ugaztunetan, **errotaziozko lakainketa** agertzen da. Lakainketa goiztiarrean, zatiketa asimetriko bakoitzean, zelula sortzaile bat agertzen da, ondorengo desberdinak emango dituen, eta zelula ama bat (P lerroko zelulak). Lehenengo zatiketa-planoa asimetrikoa da eta aurreko zelula sortzaile bat eta atzeko zelula ama bat sortzen ditu. Bigarren zatiketetan, zelula sortzailea ekuatorialki zatitzen da. Zelula ama luzetara zatitzen da, eta beste zelula sortzaile bat eta beste atzeko zelula ama bat ematen ditu. Zelula amen lerroa beti zatitzen da luzetara aurreko zelula sortzaile bat eta atzeko zelula ama bat emanez.

Bitelo kantitate handiko arrautzetan, lakainketa-planoek ez dute biteloa guztiz zatitzen, biteloan dauden plaketek mintza eratzea ekiditen baitute. Beraz, blastomeroak ez dira gelditzen zeharo bananduta, sintzizio bat osatuz baizik. Lakainketa mota horri **meroblastikoa** deritza (3.1.II.b. irudia).

Biteloa polo begetatiboan metatuta daukaten arrautzetan, edo arrautza telolezitikoen, arrainen, narrastien eta hegaztien arrautzetan, adibidez, zitoplasma animalia-poloan metatzen da eta eskualde hori soilik zatitzen da blastomeroetan, eta biteloa daraman eskualdea, berriz, zelularik gabe mantentzen da. Arrainen kasuan, lakainketa blastodiskoan soilik gertatzen da, arrautzaren animalia-poloan dagoen bitelo gabeko eskualde mehe batean. Hori dela eta, lakainketa mota horri **diskoidala** deritza. Lehenengo hamabi zatiketak oso arin eta sinkronikoki gertatzen dira 15 minutuan behin. Zatiketa horietan, lakainketa-planoak luzetarakoak eta ekuatorialak dira. Ondorioz, zelula multzo bat sortzen da animalia-poloan, blastoderma deritzona.

Biteloa erdian metatuta daukaten arrautzetan, edo arrautza zentrolezitikoen, intsektu gehien arrautzetan bezala, zelularen periferian soilik gertatzen da lakainketa, hau da, **gainazal-lakainketa** da. Lakainketa-eredu hori oso bitxia da; zelulak ez dira eratzen nukleo guztiak zatitu diren arte. Zigotoaren nukleoa hainbat aldiz zatitzen da arrautzaren erdiko eskualdean. *Drosophila* eulieren kasuan, 256 nukleo sortzen dira zortzi minutuan behin gertatzen diren zortzi zatiketen ondorioz. Orduan, nukleok arrautzaren periferiara migratzen dute, eta, han, zatiketa gehiago gertatzen dira abiadura motelagoan, 25 minutuan behin. Fase horretan, enbrioiari sintzizio-blastoderma deritza. Horrek esan nahi du, nukleo guztiak zitoplasma berean daudela, baina zitoplasma ez da homogeneoa. Hamahirugarren zikloaren ondoren, arrautzaren mintz plasmatikoa barneratzen da nukleoaren artean, eta blastoderma zelularra eratzen du. Fase horretan, zelula guztiak geruza bakar batean paratuta daude arrautzaren periferian, biteloaren inguruan. Hurrengo zatiketak asinkronikoak dira.

### 3.3. Blastula motak

Lehen aipatu dugun moduan, lakainketaren ondorioz sortzen den egiturari **blastula** deritza. Animalia talde desberdinetan, blastula mota desberdinak sortzen dira, lakainketa mota desberdinekin erlazionatuta daudenak (3.1. taula eta 3.1.V. irudia).

Ekinodermoen kasuan, blastula-fasea 128 zelulako fasean hasten da (3.2. irudia). Zelulek egitura hutsa osatzen dute eta Erdiko barrunbe baten inguruan paratzen dira. Barrunbe horri **blastozelea** deritza eta blastula mota hori **zeloblastula** da. Zelula guztiak kontaktuan daude blastozelean dagoen fluido proteikoarekin eta kanpo-geruza hialinoarekin. Une horretan, blastomero guztiak tamaina berekoak dira, mikromeroek zatiketa geldoago pairatu baitute. Zelulek zatitzen jarraitzen dute eta, geruza bakarreko egitura mantentzen denez, geruza hori gero eta finagoa da blastula handitzen den heinean.

Lakainketa espiralaren ondorioz sortutako blastulak ez du blastozelerik; egitura trinkoa da eta **estereoblastula** deritza. Mota horretako blastulak anelidoetan eta zenbait moluskuetan agertzen dira.

Lakainketa meroblastiko diskoidala duten animalia taldeetan sortutako blastula motari **diskoblastula** deritza. Animalia-poloan, zelula multzo batek disko moduko egitura bat eratzen du eta azpitik banandu gabeko bitelo-masa gelditzen da.

Azkenik, lakainketa meroblastiko superfiziala duten intsektuetan, **periblastula** izeneko egitura agertzen da. Egitura hori zeloblastularen antzekoa da, itxuraz, baina barruko aldea bite-loz beteta izaten du.

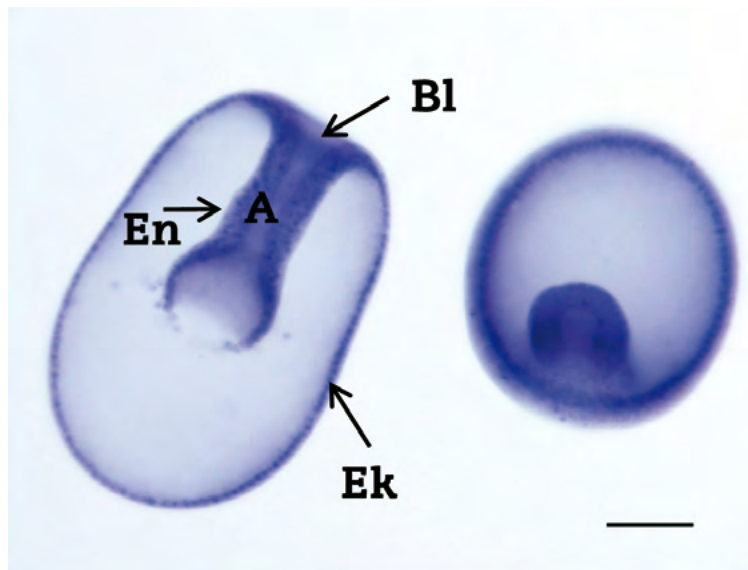
#### 3.1. taula

##### Lakainketa-eredu desberdinen ondorioz sortutako blastula-motak

Arrautza mota	Lakainketa mota	Blastula mota	Adibidea
Isolezitikoa	Holoblastiko berdina (erradiala)	Zeloblastula	Ekinodermoak
Isolezitikoa	Holoblastiko desberdina (espirala)	Estereoblastula	Anelidoak Moluskuak
Mesolezitikoa	Holoblastiko desberdina (erradiala)	Zeloblastula	Anfibioak
Telolezitikoa	Meroblastikoa (diskoidala)	Diskoblastula	Arrainak Narrastiak Hegaztiak
Zentrolezitikoa	Meroblastikoa (superfiziala)	Periblastula	Intsektuak

### 3.4. Gastrulazioa eta mugimendu morfogenetikoak

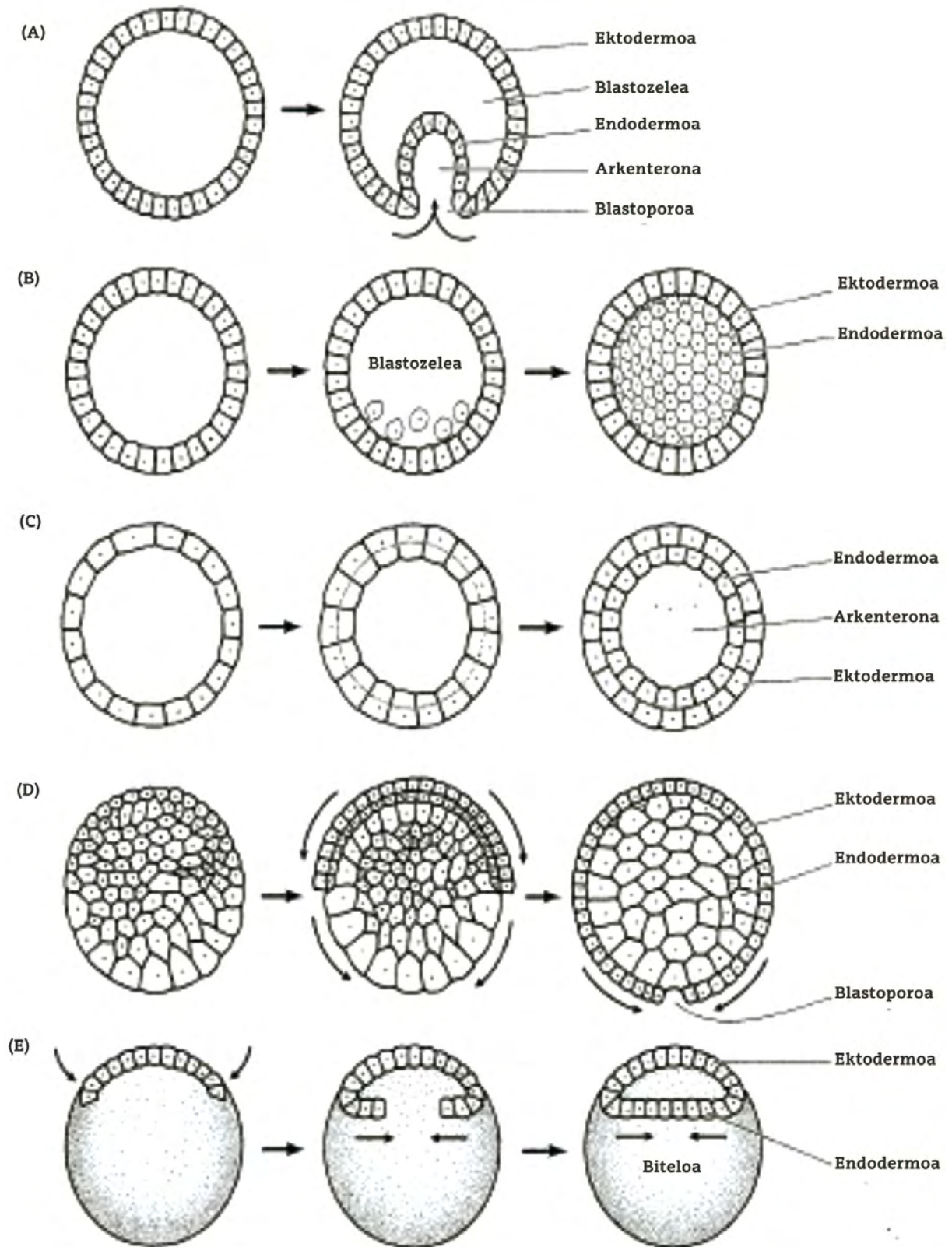
**Gastrulazioa** enbrioian gertatzen den prozesua da eta oso koordinatua da, gastrula izeneko egitura osatzeko (3.3. irudia). Prozesu horren bitartez, enbrioia egitura monoblastikoa (zelula geruza bakarrekoa) izatetik diblastikoa (bi zelula geruza) edo triblastikoa (hiru zelula geruza) izatera pasatzen da. Hau da, orri enbrionarioak agertzen dira. Blastularen izaerak (3.1. taula) determinatuko du gastrulazio mota animalia talde bakoitzean. Gastrulazioa zelulen migrazioan datza eta zelulen mugimendu horiei **mugimendu morfogenetiko** deritze.



3.3. irudia

**Itsas izarraren gastrula fasea. A: Arkenterona; Bl: Blastoporoa; Ek: ektodermoa; En: endodermoa; Eskala-barra: 50  $\mu$ m**

Gastrulazioan gertatzen diren mugimenduek enbrioi osoa berrantolarazten dute. Enbrioiaren eskualde bateko zelulen migrazioak koordinatuta egon behar du enbrioiaren beste eskualdean gertatzen diren beste mugimenduekin. Gastrulazio-ereduak oso aldakorak dira animalia mota zein den, baina guztiak oinarritzen dira mugimendu mota gutxi batzuetan. Normalean, gastrulazioa mugimendu hauen konbinazioz gertatzen da (3.4. irudia).



3.4. irudia

Gastrulazio-motak. (A) Inbaginazioa, (B) Ingresioa, (C) delaminazioa, (D) epibolia eta (E) inboluzioa. (Brusca eta Brusca, 1990etik moldatua)

**Inbaginazioa (enbolia).** Zeloblastuletan gertatzen da. Blastularen polo begetatiboko edo hurbil dauden gainazaleko zelulak hondoratu egiten dira blastozelerantz. Inbaginaturiko zelula-geruza horrek **endodermoa** osatuko du eta eratzen duen egiturari **arkenterona** deritzo. Inbaginazioaren ondorioz sortzen den irekidurak **blastoporo** izena du, eta inbaginatu gabe gelditzen den zelula-geruza **ektodermoa** izango da. Prozesu horren bitartez, maila monoblastikotik (blastula) maila diblastikora (gastrula) pasatu da enbrioia. Sortzen den egiturak **zelo-gastrula** izena du.

**Inboluzioa.** Diskoblastuletan gertatzen den mugimendua. Diskoblastularen ertzeko zelulak azkar zatitzen dira eta disko azpitik hedatzen dira; horren ondorioz, bi geruzako enbrioia (**diskogastrula**) eratzen da, ektodermoa gainazalean eta endodermo barruan dituena. Anfibioen zeloblastulan ere, mesodermoa inboluzioz sortzen da. Zelulak barneratzen dira eta ildo-itxurako blastoporoa sortu. Prozesu horretan, zelula bakoitzaren itxura nabarmenki aldatzen da. Zelularen ia gorputz osoa enbrioia barnean mugitzen da, baina zelulak kanpo-geruzarekin mantentzen du kontaktua lepo estu baten bitartez. Gastrulazioa aurrera doan heinean, zelula horiek enbrioia barnean hedatzen dira.

**Ingresioa.** Enbrioia kanpo-geruzako banako zelulen migrazioa enbrioia barnealdera. Mugimendu horren bitartez, ekinodermoen mesodermoa edo mesenkima primarioa sortzen da. Itsas trikuen kasuan, blastula berantiarren fasean esferikoa den blastula zapaltzen hasten da, eta, polo begetatiboan, xafla bat agertzen da. Xafla horren erdiko eskualdeko zelulak filopodioak hedatzen hasten dira barneko azaletik. Orduan, zelula-geruzatik askatzen dira; blastozelean sartzen dira, eta larbaren eskeletoa eratuko dute; kaltzio karbonatoaz osatuta egongo da.

**Delaminazioa.** Zelula geruza baten zatiketa edo migrazioa bi orri paralelo edo gehiago eratzeko. Mekanismo zelularren ikuspuntutik, ingresioaren antzekoa bada ere, emaitza zelula geruza berria da. Mugimendu mota horren bitartez, ugaztunen eta hegaztien hipoblastoa sortzen da.

**Epibolia.** Mugimendu hori lakinketa holoblastikoaren ondorioz sortutako estereoblastuletan gertatzen da. Animalia-poloko zelulek oso azkar zatitzen dira eta beherantz mugitzen dira; polo begetatiboaren zelulen gaintik kokatzen dira. Barruan gelditu diren zelulek endodermoa sortuko dute eta animalia-polutik ugaritu direnek ektodermoa sortuko dute. Arkenterona prozesu sekundario baten bitartez eratuko da, endodermoaren barrutik barrunbe bat agertzean.

#### 3.5. Enbrio-orrien eraketa

Enbriogenesiaren gastrulazio-fasean, hiru orri enbrionario sortzen dira. Orri horiei ektodermoa, endodermoa eta mesodermoa deritze eta, haietatik, ehunak desberdintzatuko dira.

- **Ektodermoa** kanpoko orria da eta, han, azaleko ektodermoa eta neuroektodermoa bereiz ditzakegu. Ugaztunen azaleko ektodermoak honako hauek sortuko ditu: epidermisa eta haren eranskinak, begiaren kornea eta kristalinoaren epitelioa, hagineta es-

maltea, barne-belarriaren osagaiak, adenohipofisia, eta aho-barrunbeko eta ipurtzulo alde distaleko epitelioak.

- **Endodermoa** barneko orria da eta, handik, hainbat egitura sortuko dira: digestio-traktuaren eta arnas traktuaren epitelioak, digestio-aparatuaren guruinak (gibela, area eta behazun-xixkua), gernubideen epitelioak, timoa, tiroidearen eta paratiroidearen osagai epitelialak, tinpanoaren barrunbea eta entzumen-tronparen epitelioa.
- **Mesodermoa** erdiko orria da eta, handik, honako ehun hauek sortuko dira: ehun konektibo guztiak, muskulua (leuna zein ildaskatua), bihotza, odol- eta linfa-hodiak, barea, giltzurruna eta gonadak, mesotelioak eta kortika suprarrenalak.

### 3.6. Garapenaren mekanismo zelularrak

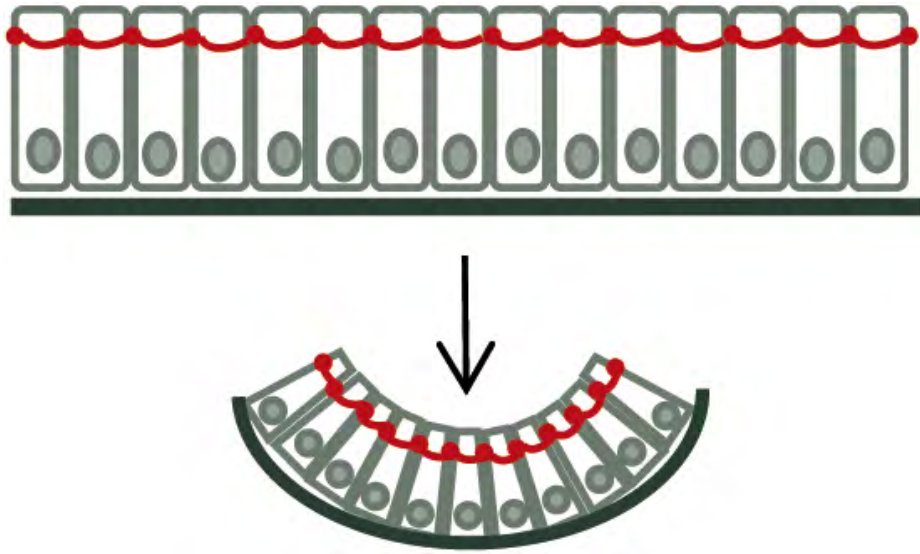
Zelulen mugimenduak eta zelulen forma-aldaketak funtsezkoak dira enbrioien garapenean. Garapen goiztiarrean, enbrioia egitura esferikoa izatetik egitura luzatua eta geruzatua izatera pasatzen da gastrulazioan. Garapenean zehar, bi mugimendu mota nagusi gertatzen dira:

1. Zelula indibidualen migrazioa. Zelulak desberdintzatzen diren heinean, beren kokapena hartzen dute gorputzean. Adibidez, gametogenesiari buruzko kapituluak dagoeneko ikusi dugu zelula hozi-zelula primordialak gonadetara joaten direla gametoak sortzeko.
2. Epitelio-geruza oso baten mugimendu koordinatua. Adibidez, mekanismo horren bitartez, hodi neurala sortzen da eta handik desberdintzatuko dira neurona mota asko.

Zelulen mugimendua aktinazko zitoeskeletoan oinarritzen da. Zelulen migrazioaren kasuan, mintz plasmatikoko azpitik oso ugaria den aktinaren zitoeskeletoak lamelipodio izeneko zitoplasmaren luzakin zapalak hedatzen ditu zelula kanpoko matrizean zehar. Zelularen mintz plasmatikoko transmintz-proteinek zelula barneko aktinazko zitoeskeletoa eta zelula kanpoko matrizeko osagaiak lotzen dituzte, eta ukipen lokalak eratzen eta aingurapen-lekuak ematen dizkiete zelulei. Beraz, zelula kanpoko matrizeko osagaiek (proteina haritsu estrukturalak —zuntzak— eta glikoproteina atxikikorak) eraentzen dute zelulen migrazioa. Mintz plasmatikoko azpiko aktinaren polimerizazioak erarazten du lamelipodioa. Polimerizazio horrek aurrerantz bultzatzen du zelularen mintz plasmatikoa, eta trakzio-indarrak sortzen ditu zelula barnean. Indar horiek, aldi berean, zitoplasma aurrera bultzatzen laguntzen dute, eta, zelularen atzealdean gelditu den aktinaren kortika despolimerizatu egiten da.

Ektodermoa eratzen duten geruzaren zelulak oso estuki lotuta daude zelulen arteko loturen bitartez. Zelulen erpinaren inguruan kokatzen den aktinaz osatutako aingurapen-gerrikoa egitura uzkurkorra da. Geruza horretako zelula talde batean, zelulak erpinetik uzkuritzen badira lotuta jarraitzen duten bitartean, puntu horretan geruza osoaren deformazioa gertatuko da, eta hodi-itxurako egitura bat agertuko (3.5. irudia).

Aldaketa morfogenetikoekin batera, garapenak zelulen desberdintzapena behar du. Desberdintzatze-prozesu hori **geneen espresio ezberdinean** datza. Zelula motek proteina desberdinak sintetizatzen dituzte (proteoma desberdina izaten dute), nahiz eta genoma bera izan. Hau da, zelula mota bakoitzak gene multzo txiki bat soilik erabiltzen du bere genomatik eta zelula mota desberdinek gene multzo desberdinak erabiltzen dituzte.



3.5. irudia

**Zelula-geruza baten deformazioa, zelulak lotzen ari den ainguratze-gerrikoaren uzkurketari esker**

Geneen espresioa, zenbait mailatan erregula daiteke:

- Geneen espresio ezberdindua: zein gene transkribatzen diren erregulatuz.
- RNAren prozesamendu selektiboa: RNA mezulari bihurtzeko transkribatutako zein RNA (edo RNA hauen zein zati) garraiatzen diren zitoplasmara erregulatuz.
- RNA mezularien itzulpen selektiboa: zein RNA mezulari itzultzen diren erregulatuz.
- Proteinen eraldaketa ezberdindua: sintetizatutako proteinen biziraupena eta funtzioa erregulatuz.

## II. Animalia-histologia



## 4. gaia

### Epitelioak

4.1. Epitelioaren kontzeptua eta ezaugarriak .....	41
4.1.1. Berriztatzea .....	42
4.1.2. Polaritatea .....	44
4.2. Epitelioen sailkapen orokorra .....	44
4.3. Epitelioen jatorri ontogenikoa .....	46
4.4. Gaineztadura-epitelioak .....	46
4.5. Guruin-epitelioak .....	52
4.5.1. Guruin exokrinoak .....	55
4.5.2. Guruin endokrinoak .....	60

#### 4.1. Epitelioaren kontzeptua eta ezaugarriak

Epitelioa elkarrekin oso estuki lotuta dauden zelulen geruza da, bakuna edo konposatua (geruzatua). Gorputzeko kanpo- eta barne-azalerak gaineztatzen edo mugatzen ditu, adibidez larruzala edo digestio-traktua. Substantziak ekoizten eta jariatzen dituzten eta unitate funtzionalak diren guruinak ere epitelio-ehunez osatuta daude.

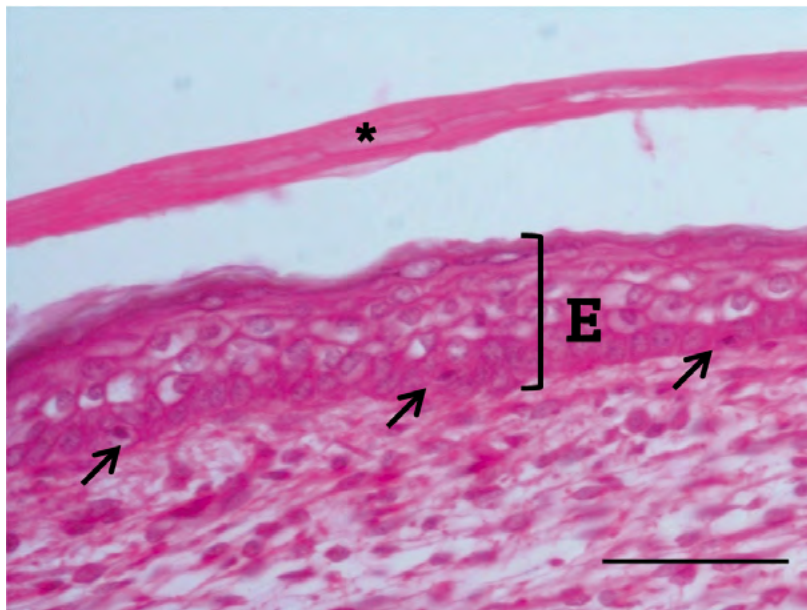
Epitelioen ezaugarri nagusiak honako hauek dira:

- Epitelioak, hiru enbrioi-orrietatik (ektodermoa, mesodermoa eta endodermoa) eratorriak dira.
- Organismoaren kanpo- eta barne-egiturak gaineztatzen dituzte, artikulazioen kartilagoa izan ezik, eta konpartimentuak mugatzen dituzte.
- Berriztapen-tasa altuko ehuna da, desberdintzatu gabeko zelulak (zelula amak) mitosiz zatitzen dira galduz doaz zelulak ordezkatzeko.
- Epitelioek ez dute odol- ezta linfa-fluxu zuzenik. Barne-belarriko epitelio odoleztatua, besteak beste, salbuespenak dira. Beraz, elikagaiak difusioz heltzen zaizkie epitelio-zelulei.

- Epitelioetan zelularteko substantzia oso eskasa da.
- Epitelioaren egitura lotura konplexuen bitartez mantentzen da, zelulak elkarri oso estuki lotuta daude.
- Epitelioak, **oinaldeko xaflan** ainguratzen dira.
- Epitelio motaren arabera, hainbat zelula mota dituzte.
- Epitelio-zelulak zelula polarizatuak dira, hau da, mintz-egitura espezializatuak dituzte zelularen eskualde bakoitzean.

#### 4.1.1. Berriztatzea

Epitelioen funtzioen eta kokapenaren ondorioz, zelula asko galtzen dira. Oro har, epitelio zelulen suntsitze-tasa altua da. Galtzen diren zelula horiek ordezkatzeko, epitelioetan dauden zelula desberdintzatu gabeko populazio bat (zelula amak) dago. Zelula horiek etengabe zatitzen dira galdutakoak ordezkatzeko. Beraz, oro har, epitelioen berriztapen-tasa altua da. Dena den, ez da berdina epitelio mota guztietan.



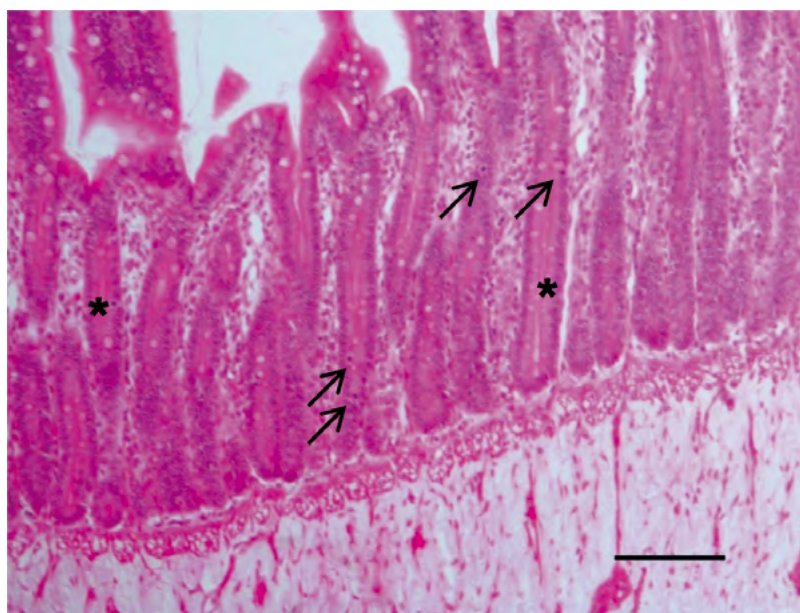
4.1. irudia

**Larruazaleko epitelio geruzatu keratinizatua (E).**  
**Mikrografia honetan, keratinazko geruza bananduta agertzen da (\*).**  
**Geziek epitelioaren oinaldeko geruzan zatitzen ari diren zelulak adierazten dituzte.**  
**Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu$ m**

Zelula amak epitelioen gune espezifikoetan kokatzen dira. Adibidez, larruazaleko epitelio geruzatuan, epidermisan, zelula amak oinaldeko geruzan kokatzen dira (4.1. irudia). Han zatitzen dira eta zelula-populazio mistoa sortzen dute. Sortutako zelula berri batzuk desberdintzatu gabe mantentzen dira epitelioaren oinaldean zatitzen jarraitzeko, hau da, zelula

amen populazioa bermatzeko. Beste zelula batzuk gaineko geruzetara pasatzen diren heinean, desberdintzatuz doaz, eta zenbait keratina mota sintetizatzen dituzte. Kanpoko geruzetara heltzean, zelulak hiltzen dira eta keratinaz osatutako geruza soilik gelditzen da epidermisaren azalean. Organismoaren bizitzan, larruazaleko kanpo-geruza milaka aldiz berriztatzen da.

Beste adibide interesgarri bat, hestearen epitelio bakuna da (4.2. irudia). Hestearen funtzio nagusia janariaren digestioaren ondorioz askatutako elikagaiak xurgatzea da, digestio entzimatikoa ere gertatzen den bitartean. Hestearen epitelioan, xurgapenean espezializaturako zelulak eta epitelioa babesteko mukia jariatzen dituzten zelulak daude. Epitelio horrek hestearen biloxkak gaineztatzen ditu, eta, hala, hestearen xurgapen-azalera emendatu egiten da. Gune batzuetan, epitelioa azpian dagoen ehun konektiborantz barneratzen da kriptak izeneko barrunbe batzuk eratuz. Epitelio horretan zatitzen diren zelulak kripten hondoa kokatzen dira, babestuta mantentzeko. Zelula horiek lau zelula mota ematen dituzte: (1) erpinaldean mikrobiloxka ugari duten xurgapenerako zelulak (eskuila-itxurakoa); (2) mukia jariatzen duten zelula kaliziformeak; (3) sistema immuneko zelulak, Paneth zelulak; eta (4) zelula enteroendokrinoak, hestearen funtzio desberdinak erregulatzen dituzten hormona peptidikoak sintetizatzen dituztenak. Azkeneko zelula horiek kriptetan geratzen dira eta gutxi gorabehera 20 egunetan berriztatzen dira (saguetan). Apoptosi bidez hiltzen dira eta ondoko zelulek fagozitatzen dituzte. Beste hiru zelula mota epitelioren planoan mugitzen dira eta 2-5 egunetan (saguetan) biloxken muturretara heltzen dira. Han, apoptosi bidez hiltzen dira eta hestearen argira askatzen dira.



4.2. irudia

**Heste mehearen epitelio bakuna.**  
**Epitelioa berriztatzen duten zelulak kriptetan egoten dira (\*).**  
**Geziek zatitzen ari diren zelulak adierazten dituzte.**  
**Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu$ m**

#### 4.1.2. Polaritatea

Epitelio-zelulak morfologikoki eta funtzionalki polarizatuta daude. Ehun horiek azalerak gaineztatzen dituzte eta barrunbeak mugatzen dituzte, eta, beraz, hiru eskualde bereiz ditzakegu. Eskualde bakoitzean, egitura espezifikoak daude, funtzio espezifikoak betetzeko.

- **Erpinaldea:** barrunbearen argiarekin edo kanpo-ingurunearekin kontaktuan dago. Eskualde horretan, zeluletan mintzaren eskualde bereizgarriak ager daitezke: zilioak, mikrobiloxkak, estereozilioak, eta abar. Babeserako substantziak ere agertzen dira, hala nola keratina.
- **Alboko eskualdea:** ondoan dauden zelulekin kontaktuan dagoen eskualdea. Eskualde horretan, atxikipen-molekulak eta lotura konplexuak bereiziki garrantzitsuak dira.
- **Oinaldea:** oinaldeko xaflarekin kontaktuan dagoen eskualdea. Oinaldeko xaflak, epitelioa eta azpian dagoen ehun konektiboa banatzen ditu. Eskualde horretan ere, hainbat mintz-desberdintzapen ager daitezke: loturak eta oinaldeko tolestura.

Zelulen alboak eta oinaldea gune jarraitua denez, eskualde bakartzat hartzen da askotan, behe-alboko eskualdea. Alboetan dagoen lotura-konplexuen bitartez, erpinaldetik banatzen da.

#### 4.2. Epitelioen sailkapen orokorra




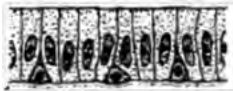



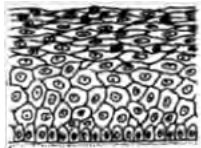
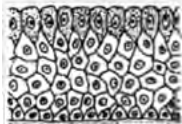

Epitelioen ohiko sailkapena eta nomenklatura, argi-mikroskopioan ikusten diren zelulen bi dimentsioko itxuran oinarritzen da (4.1. taula).

Lehenik, zelula-geruzen kopuruaren arabera, epitelioak hiru mota nagusitan sailkatzen dira.

- **Epitelio bakunak:** zelula-geruza bakar batez osatuta daude. Beraz, geruza horren zelula guztiak oinaldeko xaflaren gainean kokatzen dira.
- **Epitelio geruzatuak:** bi zelula-geruza edo gehiagoz osatuta daude. Kasu honetan, oinaldeko xaflaren gainean dagoen zelula-geruza oinaldeko geruza da. Geruza horretan kokatzen dira zatitzen diren zelulak, beste geruzetan galtzen diren zelulak ordezkatzeko. Epitelio mota horren barruan, gernu-sisteman oso ohikoak diren **trantsizio-epitelioak** ere baditugu. Trantsizio-epitelioen itxura oso aldakorra da organoaren egoeraren arabera. Adibidez, gernu-maskuria hutsik dagoenean, epitelioaren altuera handiagoa da gernu-maskuria gernuz beteta dagoenean baino.

4.1. taula

Epitelioen sailkapena zelula-geruzaren kopuruaren eta zelulen morfologiaren arabera (irudiak Krstić 1989-tik hartuta)

Zelula-geruzaren kopurua	Zelulen morfologia	Adibidea
Epitelio bakuna	Laua	
	Kubikoa	
	Prismatikoa	Zilio gabekoa Ziliatua 
Epitelio seudogeruzatua	Prismatikoa	Zilio gabekoa 
		Ziliatua 
		Estereozilioekin 
Geruzatua	Laua	Keratinizatua 
		Keratinagabekoa 
	Prismatikoa	
	Trantzisiozkoa	

Bigarrenik, zelulen itxuraren arabera, epitelioak hiru motatan ere sailkatzen dira. Epitelio bakunetan, non zelula-geruza bakarra dagoen, geruza horren zelulen itxurari begiratu behar zaio. Epitelio geruzatuetan, berriz, kanpoko geruzaren zelulen itxurari begiratu behar zaio, hau da, oinaldeko geruzatik urrunen dagoen zelula-geruzari.

- Zelulen zabalera altuera baino handiagoa baldin bada, **epitelioa laua** da.
- Zelulen zabalera eta altuera antzekoak baldin badira, **epitelioa kubikoa** da.
- Zelulen altuera zabalera baino handiagoa baldin bada, **epitelioa prismatikoa edo zilindrikoa** da.

Askotan, epitelio-zelulek (epitelio geruzatuetan, kanpoko geruzaren zelulek) erpinaldean egitura bereizgarriak dituzte. Horren arabera ere, zenbait epitelio mota ditugu:

- **Epitelio mikrobiloxkaduna:** zelula mikrobiloxkadunak dituen epitelio mota, xurgapen-funtzioarekin erlazionatuta. Adibidez, hestearen epitelio bakun prismatikoa. Esaten da horrelako epitelioei eskuila-itxura dutela.
- **Epitelio ziliatua:** adibidez, trakearen epitelio pseudogeruzatua.
- **Epitelio keratinotsua:** adibidez, epidermisa izena duen ugaztunen larruazaleko epitelio geruzatua.
- **Epitelio kutikulatua:** adibidez, lur-zizareen tegumentuko epitelio bakun prismatikoa.

Azkenik, epitelioak, funtzioaren arabera, bi mota nagusitan sailkatzen dira:

- **Gaineztadura-epitelioak:** azalerak estaltzen dituzte. Aurrerago ikusiko dugunez, epitelio horiek mota desberdinekoak izan daitezke eta funtzio espezifiko desberdin betetzen dituzte.
- **Guruin-epitelioak edo guruinak:** substantziak jariatzen dituzte.

#### 4.3. Epitelioen jatorri ontogenikoa

Epitelio-ehunak hiru orri enbrionarioetatik sortzen dira. Ektodermotik, larruazaleko epitelioa, epidermisa, sortzen da. Mesodermotik, besteak beste, giltzurrunaren glomeruluen eta tubuluen epitelioak, gernu- eta ugaltze-hodien epitelioak, eta endotelioak eratzen dira. Endotelioak, nahiz eta izen nahasgarri hori izan, mesodermotik eratorriak dira eta odol-hodien pareta gaineztatzen dute. Endodermotik, digestio-hodien eta arnas hodien epitelioak sortzen dira.

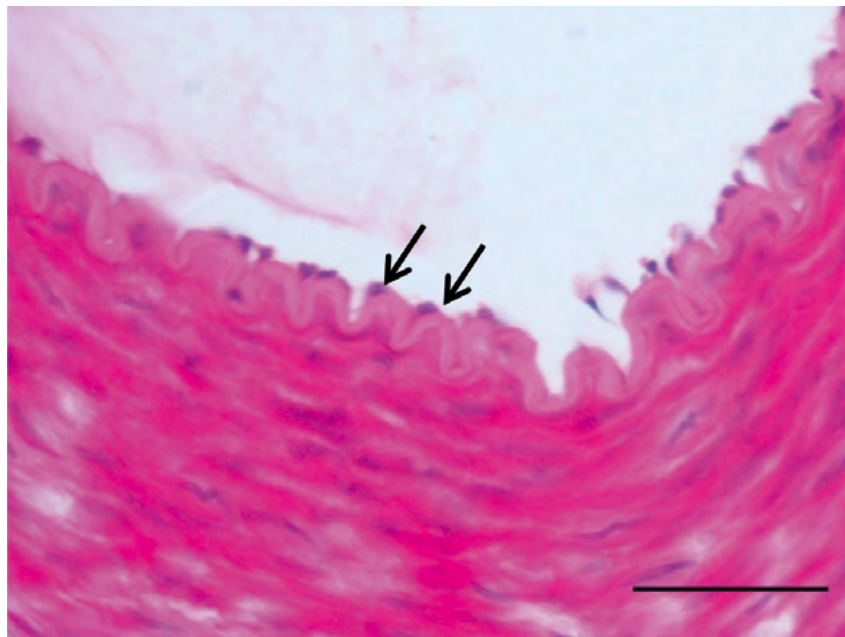
#### 4.4. Gaineztadura-epitelioak

Gaineztadura-epitelioak ehun konektiboaren gainean ezartzen diren zelula-konplexu itxiak dira, eta zelula-geruzetan antolatzen dira, ehun konektiboa kanpotik mugatzeko eta babesteko. Normalean, epitelio horiek nerbio-bukaera finak dituzte eta odol-hodi gabeko

egiturak dira. Salbuespen gisa, ugaztunen barne-belarriko epitelioa aipa dezakegu. Kasu horretan, perizitoez eta oinaldeko xaflaz inguraturiko kapilarrak epitelio-zelulen artean kokatzen dira.

Gaineztadura-epitelioek gorputzaren kanpo azalera zein barne egiturak estaltzen dituzte eta, beren kokapenaren arabera, hainbat zeregin espezifikoago betetzen dituzte (ikus aurrerago). Sailkatzeko, lehenago aipatutako irizpide morfologikoak (geruza-kopurua, zelulen itxura eta erpinaldeko egitura bereizgarriak) erabiltzen dira (4.1. taula).

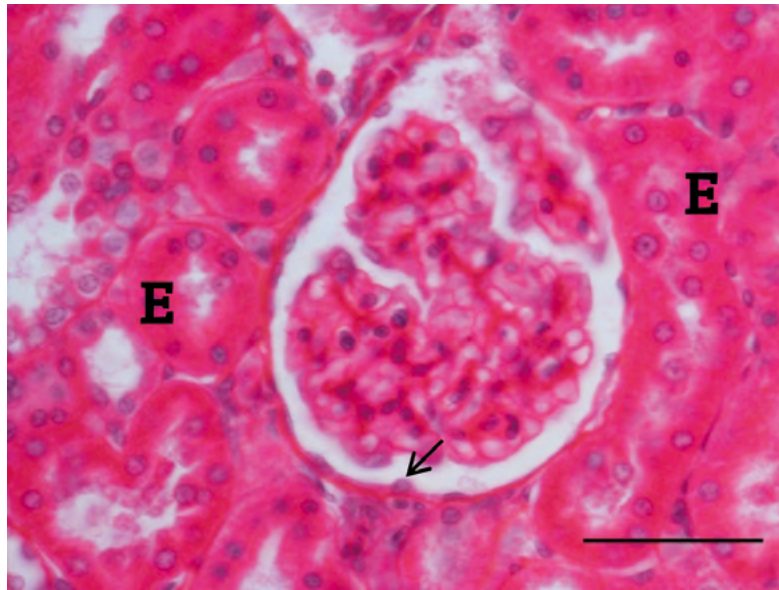
- **Epitelio bakunak:** zelula-geruza bakarra. Epitelio horiek jatorri ontogeniko ezberdina izaten dute.
- Epitelio bakun lauak. Adibidez, odol-hodien endotelioak (4.3. irudia). Epitelio horietan, zelulen zitoplasma oso zapala da eta, nukleoa dagoen gunean, protuberantzia bat sortzen da hodiaren argirantz. Zelulak oso estuki lotuta daude elkarren artean, lotura heretsien bitartez. Lotura horiek agertzen diren tokietan, zelulen ertzak gainjartzen dira. Zelulen azalera, mikrobiloxkak agertzen dira.



4.3. irudia

**Arteria baten epitelio bakun laua, endotelio izenekoa. Geziek barne elastika izeneko geruzaren gainetik dauden endotelio-zelulak adierazten dituzte. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu$ m**

- Epitelio bakun kubikoak. Epitelio horiek guruin askoren kondukto irazleetan topa ditzakegu. Giltzurruneko hodien epitelioak ere mota horretakoak dira (4.4. irudia). Zelula horien nukleoa esferikoak izaten dira eta zelulen erdian kokatzen dira. Organoaren funtzioaren arabera, zelulen oinaldean zein erpinaldean, egitura bereizgarriak izaten dituzte.



4.4. irudia

Giltzurruneko hodi bihurtunetsuen epitelio bakun kubikoa (E).  
Mikrografia honetan ere, Bowman kapsularen epitelio bakun laua ikusten da (gezia).  
Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu$ m

— Epitelio bakun prismatikoak. Adibidez, urdailaren eta hestearen epitelioak (4.5. irudia).  
Zelula horiek oso estuak eta altuak izaten dira, eta nukleoa obalatua dute. Erpinaldean,  
mikrobiloxka ugari dituzte (eskuila-itxura), xurgapen-funtzioaren erlaxionatuta.

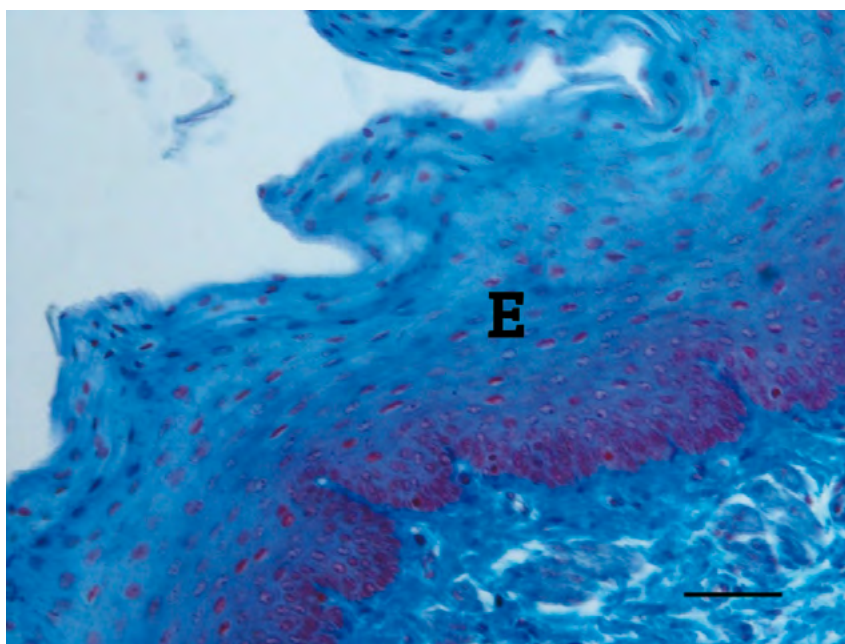


4.5. irudia

Heste mehearen epitelio bakuna (E) eta mikrobiloskaduna (gezia). Epitelioan tartekatuta  
ikusten dira zelula kalitziformeak (\*). Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu$ m



- **Epitelio geruzatuak:** hainbat zelula-geruza dituzte eta geruza guztiek ez dute oinaldeko xafla ukitzen. Epitelio horiek ohikoak dira ornodunetan eta jatorri ektodermikoa izaten dira.
- Epitelio geruzatu lauak. Epitelio horien erpinaldeko geruzen zelulak lauak dira, eta, zelula-geruza horien gaineratik, keratina topa dezakegu edo ez. Adibidez, hestegorriaren (4.6. irudia) edo kornearen kanpo-epitelioek ez dute keratinarik. Ugaztunen larruazalaren epidermisak (4.1. irudia), aldiz, epitelio keratinizatua du, babes kimiko eta mekanikoa emateko. Epidermisan, geruzetako zelulen egitura aldatuz doa funtzioari egokitzeko. Oinaldeko geruzan, zelulak txikiak dira eta, luzakinen bitartez, oinaldeko xaflarekin lotzen dira; zitoplasman, melaninazko pikorrak dituzte. Gainera geruzetan, zelulen itxura poligonala da, eta, beren artean eta behealdeko geruzako zelulekin, desmosomen bitartez lotzen dira. Desmosoma horiek arantza gisako luzakin zitoplasmaticoetan egoten dira eta, zelulen barnetik, keratinazko piru ertainen (tonopiruen) bidez elkartuta daude. Geruza horiek, behealdeko geruzarekin batera, hozi-geruzak dira, non zelulak zatitzen diren epitelioa berrizatzeko. Hurrengo geruzak, geruza pikortsuak dira eta zelulak keratinazko pikorrez beteta daude. Pikorrez betetzen diren heinean, zelulak hil egiten dira, zapaltzen diren bitartean. Kanpoko geruzen zelulak hilda daude eta geruzaren lodiera aldakorra da higadura mekanikoaren arabera. Higaduraren ondorioz, keratinazko ezkatat askatzen dira larruazaleko kanpo geruzatik.



4.6. irudia

**Hestegorriaren epitelio geruzatu laua ez-keratinizatua (E). Tindaketa Masson trikromikoa.**  
Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$

- Epitelio geruzatu prismatikoa. Epitelio mota hori ez da hain ohikoa, trantsizio-epitelioaren eta epitelio geruzatu lau ez-keratinizatuaren arteko gunetan egoten da. Adibidez, arratoiaren uretran topa dezakegu. Erpinaldeko geruzen zelulak prismatikoak dira eta mikrobiloxkak dituzte.

- **Epitelio pseudogeruzatuak:** geruza bat baino gehiagoz osatuta daudela badirudi ere, zelula guztiak oinaldeko xafaren gainean egoten dira. Mota horretako epitelioa trakearen epitelio ziliatua da (4.7. irudia). Oinaldeko zelula desberdintzatugabeak zatitzen dira epitelioa berritzatzeko. Tarteko tamaina eta desberdintzapen-maila duten beste zelulen talde bat badago, epitelioaren euskarria direnak. Epitelio horren zelula bereizgarriak zelula ziliatuak dira, baina zatitzeko ahalmena galdu dute. Zelula horien artean, guruin zelulabakarrekoak ditugu, zelula kaliziformeak, hain zuzen ere (ikusi aurrerago).



4.7. irudia

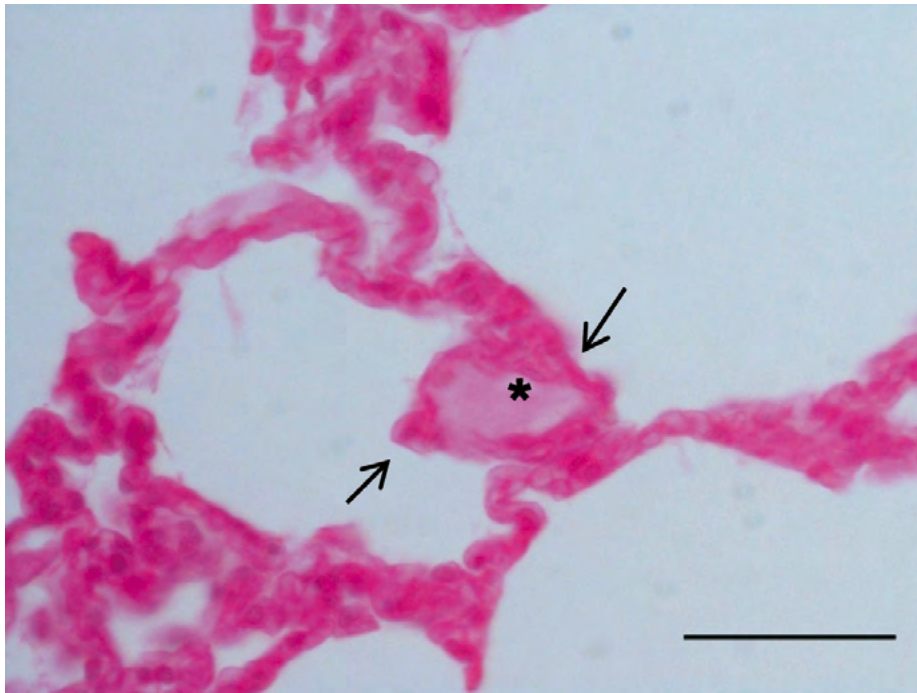
**Trakearen epitelio pseudogeruzatu ziliatua (gezia). Epitelioan tartekatuta, zelula kaliziformeak ikusten dira (\*), guruin endoepitelial mukitsuak. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu$ m**

Lehenago aipatu den moduan, gaineztadura-epitelioek funtzio espezifikokoak betetzen dituzte. Besteak beste, honako funtzio hauek azpimarratuko ditugu:

- **Babesa.** Gaineztadura-epitelio guztien funtzio nagusietako bat babesa da. Hala ere, epitelio mota batzuk bereziki egokituta daude funtzio hori betetzeko. Lehenago deskribatutako ugaztunen larruazalaren epitelio geruzatu laua eta keratinizatua (4.1. irudia) adibide nabarmena da. Kanpo-geruzetako keratinazko ezkatetik higidura mekanikoaren kontrako babesa ematen dute. Bestalde, melaninazko pikorrek argi ultramorea xurgatzen dute, eta erradiazio kaltegarritik organismoa babestu.
- **Xurgapena.** Zenbait organoren epitelioaren funtzio nagusia xurgatzea da, adibidez, heste mehearen epitelio bakun prismetikoarena (4.2. eta 4.5. irudiak). Epitelio-zelula ho-

rien ezaugarri nagusia erpinaldean dituzten mikrobiloxkak dira, zelula bakoitzean 2.500 mikrobiloxka baino gehiago egon baitaiteke. Mikrobiloxken artean, glikokaliza deritzon eta azukretan oso aberatsa den zelula kanpo-matrize espezializatua dugu. Mikrobiloxkei esker, zelulen erpinaldeko azalera (eskuila-itxurakoa) hogeita hamar aldiz emendatzen da, eta, hala, xurgapen-prozesuetan, lagundu egiten die.

- **Azaleko materialaren garraioa.** Arnas eta ugaltze-traktuen hainbat epitelio ziliatuak dira. Besteak beste, sudurraren, trakearen (4.7. irudia) eta bronkioen epitelioak aipa ditzakegu arnas traktuan eta arren hodi eferentearen epitelioa, ugaltze-traktuan. Organo horietan guztietan, epitelio-zelulek dituzten zilioek zelulen kanpotiko materialen mugimendua eragiten dute. Arnas traktuaren kasuan, zelulen kanpoan dagoen mukiak hauts partikulak harrapatzen ditu, eta, zilioen mugimenduari esker kanporatzen dira, eta, hala, ez da biriketara sartzen. Hodi eferentearen zilioek, fluidoak eta espermatozoidak mugiarazten ditu hodixka seminiferoetatik epididimorantz.
- **Jariapena.** Gaineztadura-epitelio asko, guruin-epitelioak ere badira, euskarri zelulen eta organoaren funtzio espezifikoa betetzen duten zelulen artean guruinak (zelulabakarrekoak edo zelulaniztunak) baitaude. Epitelioen funtzio hori sakonki deskribatuko dugu hurrengo atalean.
- **Iraizketa.** Epitelioen iraiketa-funtzioa azaltzeko, giltzurruneko nefronaren epitelio batzuk (4.4. irudia) oso adibide aproposak dira, besteak beste, glomerulutik hurbilen dagoen tubulu bihurtunetsu proximala eta Henle-ren lakioaren goranzko eta behe-ranzko hodiak, giltzurrunean gertatzen baita odolaren garbiketa, iragazketaren bitartez. Prozesu horretan, beharrezkoak diren substantziak birxurgatzen dira eta behar ez direnak gernalde bidez kanporatzen. Epitelio horiek **garraio-epitelioak** dira, hau da, konpartimentuen arteko fluidoak (eta ioiak) garraiatzen dituzte. Beraz, zelula horien polarizazioa oso nabarmena da eta gainazaleko espezializazio ugari dituzte. Ezaugarri morfologiko horiek beren funtzioarekin erlazionaturik baitaude. Erpinaldean, mikrobiloxka ugari daude; zelulen alboetan, zelularteko lotura konplexuak ageri dira epitelioaren hermetikotasuna mantentzeko, eta zelularteko interdigita-zioak nabariak dira; eta, zelulen oinaldean, mitokondrio ugari agertzen dira oinaldeko tolesturen artean, garraio-prozesuan hain beharrezkoa den energiaren (ATP) hornitzeko.
- **Labainketa. Mesotelio** deritzon epitelioaren funtzioa barne-organoen arteko labainketa bermatzea da. Ehun horiek epitelio bakun eta lauak dira eta gorputzeko hainbat barrunbe (adibidez, **peritoneoa** eta pleura) gaineztatzen dute. Batzuetan, adipozitoen multzoak mugatzen aritzen dira.
- **Gasen trukea.** Biriken albeoloak (4.8. irudia) osatzen dituen epitelioaren funtzioa odolaren eta airearen arteko gasen trukea da. Funtzio hori bete ahal izateko, epitelio bakuna eta laua da, eta neumozito deritzen zelula oso zapalez osatuta dago. Elkarren ondoan dauden bi albeoloren epitelioen artean, kapilarren sare bat hedatzen da eta, beren artean, ehun konektiboa oso urria da; fibroblasto eta makrofago gutxi batzuk baino ez daude. Horrela, gasek difusioz zeharkatu behar duten distantzia minimoa da.



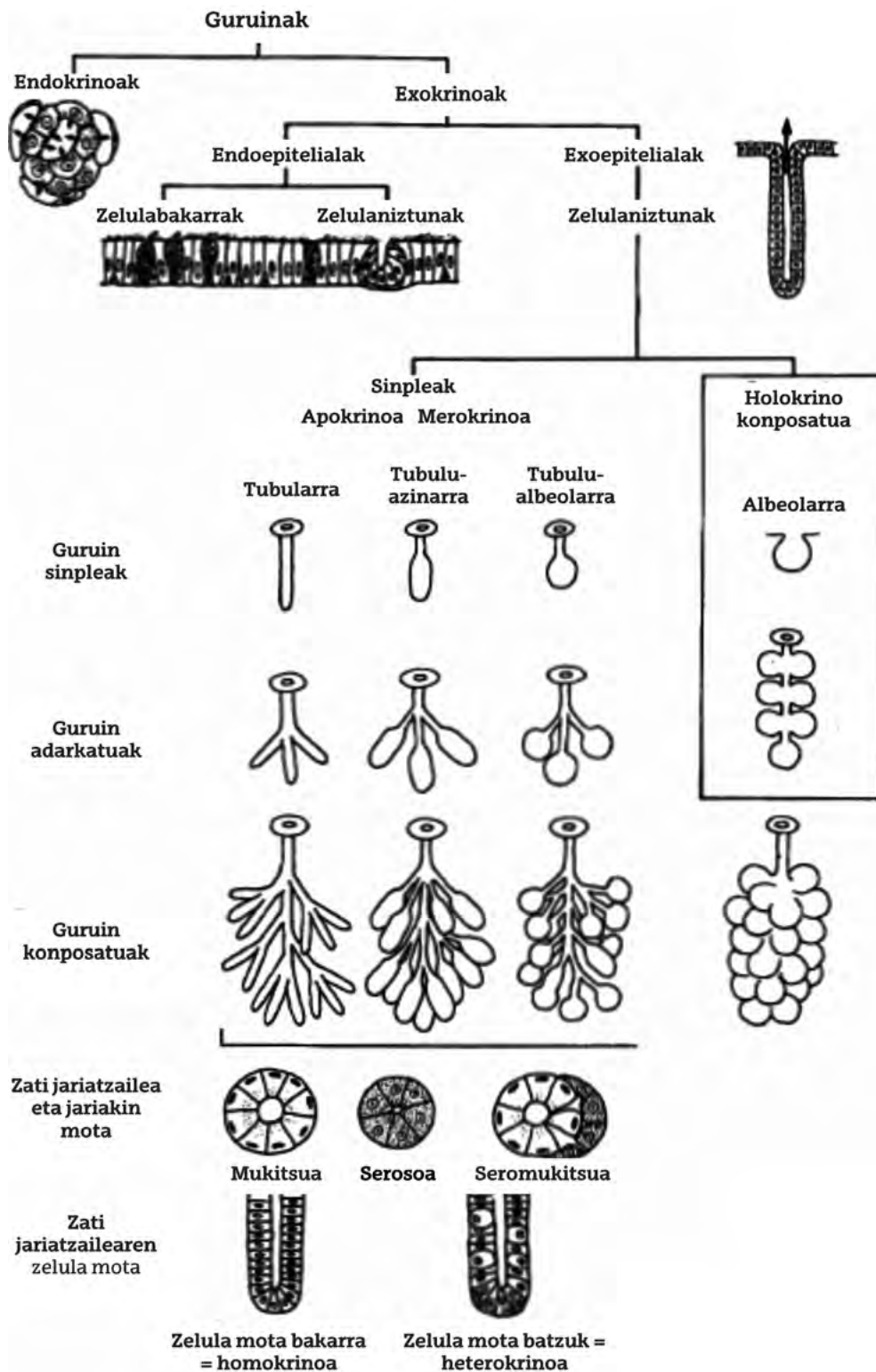
4.8. irudia

**Biriken albeoloen epitelio bakun lauak (geziak). Epitelioen artean, kapilarrak daude (\*), gasen trukea gertatu ahal izateko. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$**

— **Sentsoriala.** Gaineztadura-epitelio batzuetan, zenbait egitura sentsorial daude. Lehenago aipatu den moduan, nerbio bukaera finak badaude. Horretaz aparte, esate baterako, badaude presioaz jabetzeko egitura espezializatuak, larruazalean zein barne-organotan. Funtzio horrekin erlazionatuta, estereozilioak ere aipatu behar ditugu. Egitura horiek zelulen erpinaldeko egitura bereizgarriak dira. Mikrobiloxka eraldatuak dira; beraz, aktinaz osatuta daude. Mikrobiloxka arrunten aldean, egitura oso luzeak eta, normalean, lodiagoak dira eta organo gutxitan agertzen dira. Adibide moduan, barne-belarrian agertzen direnak aipa ditzakegu. Beren funtzioa soinu-uhinen energia atzeman eta energia elektriko bihurtzea da (seinaleen transdukzioa), seinalea nerbio-sistemara pasa ahal izateko.

#### 4.5. Guruin-epitelioak

Neurri handiago edo txikiagoan, zelula guztiak jariatzaileak dira, baina zelula mota batzuk bereziki espezializatuta daude funtzio horretan. Zelula horiek edo zelula mota horietaz osatuta dauden egiturei guruin deritze, guruin zelulabakarrekoak eta guruin zelulaniztunak, hurrenez hurren. Beraz, guruinak jariapenean espezializatuta dauden epitelioko zelulak edo zelula taldeak dira. Guruin zelulaniztunak sortzeko, garapenean zehar, epiteliotan dauden zelula-mul-tzoak zatitzen hasten dira eta epiteliotan bertan geratzen dira edo epitelioren azpiko ehun konektibora migratzen dute.

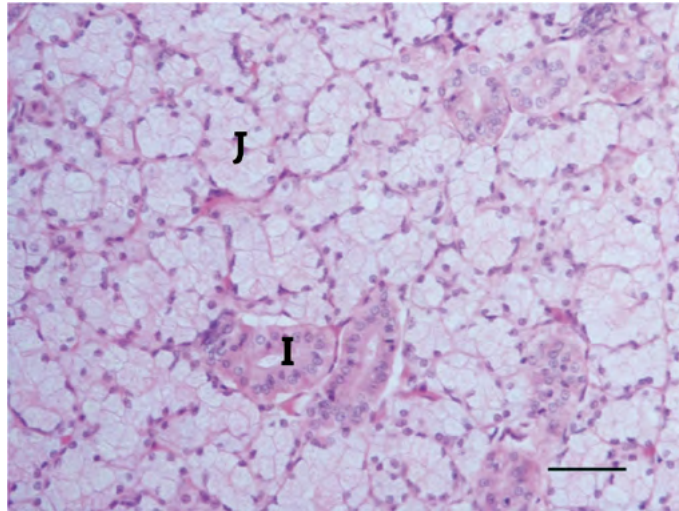


4.9. irudia

Guruinen sailkapena. (Krstic, 1989tik moldatuta)

Guruinak sailkatzeko irizpide nagusia **jariakinaren** helmuga izaten da (4.9. irudia). Horren arabera, bi guruin mota nagusi bereizten ditugu:

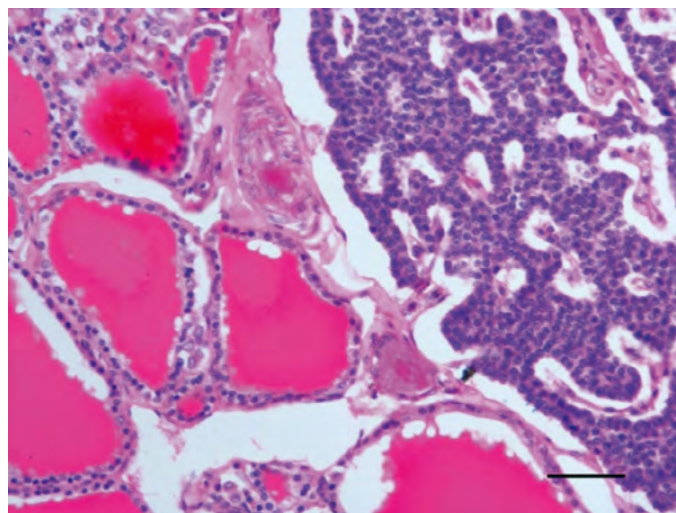
- **Guruin exokrinoak** epitelioarekin kontaktuan daude hodi irazlearen bitartez. Hodi horretatik jariatutako substantziak organismoaren kanpo-azalera edo gorputzeko barrunbe batera askatzen dira (4.10. irudia).



4.10. irudia

**Barailazpiko listu-gurin exokrinoak. J: azino jariatzaileak. I: konduktu irazleak.**  
**Tidanketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu$ m**

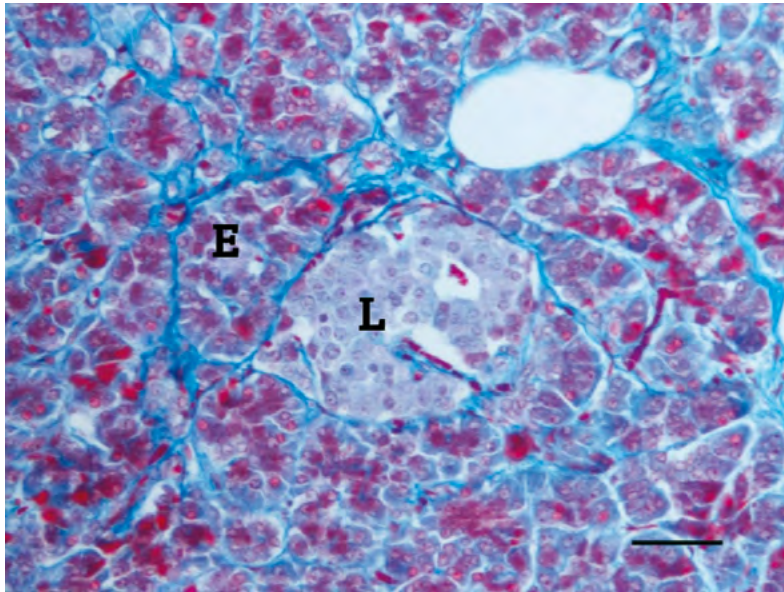
- **Guruin endokrinoek**, aldiz, ez dute hodi irazlerik eta substantziak zuzenean barne-ingurrunera (ehun konektibora, zelomara, zirkulazio-sistemara) jariatzen dituzte (4.11. irudia). Normalean, guruin endokrinoak kapilar fenestratuez inguraturik egoten dira. Sintetizatutako substantziak metatu eta askatzen dituzte seinale kimiko edo elektrikoei erantzunez.



4.11. irudia

**Tiroidea (ezkerraldean) eta paratiroidea (eskuinaldean) guruin endokrinoak.**  
**Tiroidea folikukuetan antolatzen da eta paratiroidea lokarrietan antolatutako guruina da.**  
**Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu$ m**

Batzuetan, bi guriu motak, exokrinoak eta endokrinoak, elkarrekin egon daitezke eta, kasu horietan, **guriu anfikrino** deritze. Hori da arearen kasua (4.12. irudia). Organo bakar batean, jariapen exokrinoa dugu, eta, tartekatuta, zelula endokrinoez osatutako multzoak agertzen dira (Langerhans uharteak). Beste kasu batzuetan, organo endokrinoak egitura bereizietan agertzen dira, **tiroidea** eta **paratiroidearen** kasuan bezala (4.11. irudia), edota zelula isolatu gisa (adibidez, zelula enteroendokrinoak).



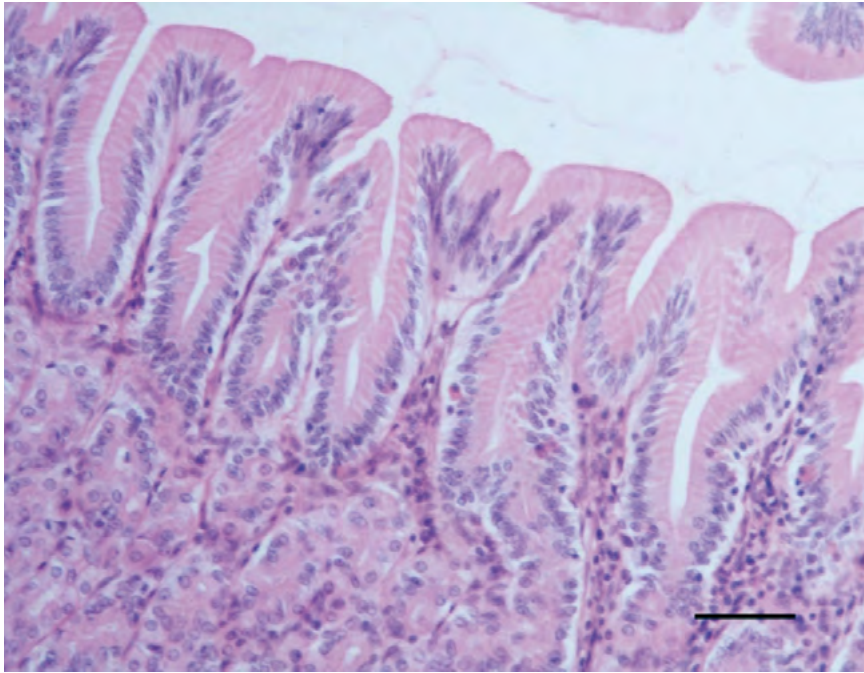
4.12. irudia

**Area. Guriu anfikrino honetan, azino exokrino serotsuen (E) artean gune endokrinoak diren Langerhans uharteak (L) topa daitezke. Tindaketa Masson trikromikoa. Eskala-barra: 50  $\mu$ m**

#### 4.5.1. *Guriu exokrinoak*

Guriu exokrinoen aldaera ugari daude, eta, sailkatzeko, hainbat irizpide erabil daitezke.

- **Jariapen mekanismoen arabera**, honako guriu mota hauek bereizten ditugu:
- **Guriu merokrinoa:** jariakina, zelularen mintz plasmaticoarekin fusionatzen diren besikulen bitartez (exozitosis) kanporatzen da. Mekanismo hori ohikoena da, eta, adibide gisa, urdaileko guriuak aipa ditzakegu (4.13. irudia).
- **Guriu apokrinoa:** jariatzen den substantziarekin batera, zitoplasmaren zati bat ere galtzen da. Mekanismo horren bitartez, esnearen osagai lipidikoa jariatzen da ugatz-guriuetan.



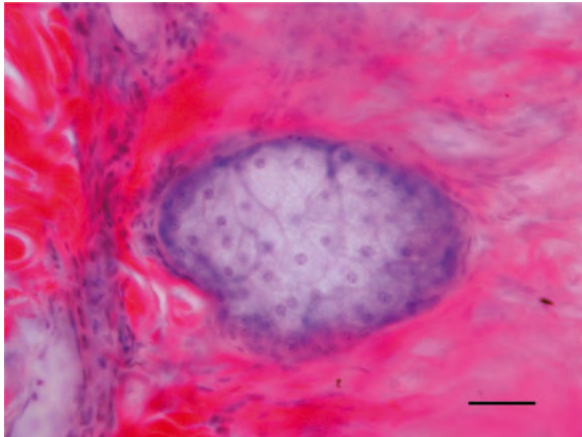
4.13. irudia

**Urdailaren guruin tubular simple merokrinoak. Tindaketa hematoxilina/eosina.**  
Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$

- **Guruin holokrinoak:** kasu horretan jariatzen den substantziarekin batera, zelula osoa askatzen da; beraz, zelulak deuseztatu eta hil egiten dira. Larruazalean ditugun gantz-edo sebo-guruinak dira guruin mota horren adibide bat (4.14. irudia).
- **Jariakin motaren arabera,** honako guruin mota hauek bereizten ditugu:
- **Guruin serosoak:** jariakin proteikoa duten guruinak. Zelula horiek ezaugarri ultraestruturalak oso nabarmen dituzte, zelularen jardura nagusia proteinen sintesia baita. Beraz, transmisio-mikroskopia elektronikoan, egitura elektrodentsoak dira eta erretikulu endoplasmatico pikortsua oso garatua dute. Izan ere, proteinen sintesia-tasa oso altua denean, erretikulu endoplasmatico pikortsuaren zisternak dilatatuta ikusten dira. Askotan, itxura elektrodentsoa eta homogenea duten jariapen-besikulak sakabanatuta agertzen dira zitoplasman. Besikula horiek ez ohi dira oso handiak izan eta soslai borobil eta erregularra izaten dute. Argi mikroskopioan, tindaketa iluna dute (4.12. irudia).
- **Guruin mukitsuak:** guruin horiek polisakaridoetan oso aberatsak diren glikoproteinak jariatzen dituzte. Transmisio-mikroskopia elektronikoan ikusten da oso morfologia aldatkorra dutela, baina oso gutxitan dira elektrodentsoak. Glikoproteinaren sintesia zelulak espezializatuak izanik, erretikulu endoplasmatico pikortsua eta, batez ere, Golgi aparatua oso garatuak dituzte. Jariapen-besikulak zelularen goiko erdian metatzen dira jariatu aurretik. Besikula horien morfologia oso aldatkorra da; handiak eta soslai irregularrekoak izaten dira. Argi-mikroskopioan, tindaketa argia dute (4.5, 4.7. eta 4.10. irudiak).
- **Guruin seromukitsuak:** guruin horiek egitura mistoak dira. Hau da, guruina osatzen duten zelula batzuk serosoak dira eta beste zelula multzo bat, berriz, mukitsua.

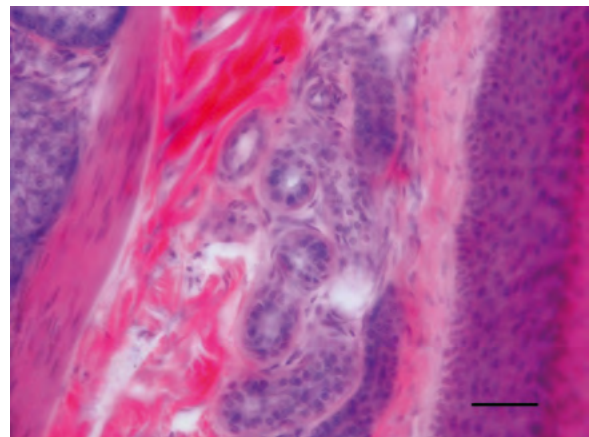


- **Bestelakoak:** ugaztunek badituzte beste guruin batzuk, zenbait jariakin mota ekoizten dituztenak. Besteak beste, izerdi-guruinak (4.15. irudia) eta sebo-guruinak aipa daitezke (4.14. irudia). Izerdi-guruinak larruazaleko ehun konektiboa den dermisean izeneko geruzan daude eta, hodi ez-adarkatu baten bidez, izerdia kanporatzen dute organismoaren azalera. Izerdiaren osagai nagusia ura da, baina ioiak eta bestelako molekula txikiak ere badauzka. Sebo-guruinak ere larruazaleko dermisean izaten dira ile-folikuluei lotuta, zeren eta han kanporatzen duten gantz-jariakina.



4.14. irudia

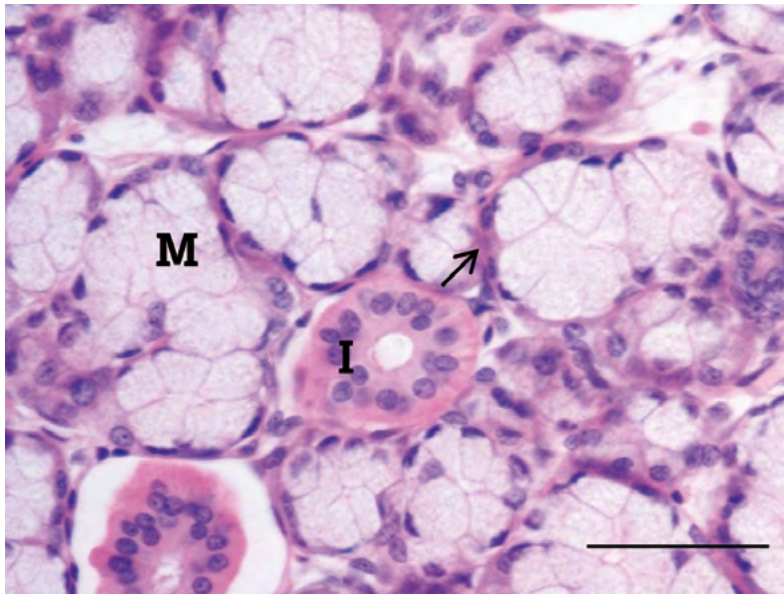
Larruazaleko sebo-guruina. Guruin albeolar hauek mekanismo holokrinoaren bitartez jariatzen dute ile-folikuluetara. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu$ m



4.15. irudia

Larruazaleko izerdi-guruinak. Guruin simple tubular hauek gorputzeko azalera jariatzen dute zuzenean. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu$ m

- **Jariakin kopuruaren arabera**, honako guruin mota hauek bereizten ditugu:
- **Guruin homokrinoa:** zelula mota bakarra dutenak, adibidez aurrean aipaturiko guruin serosoak edo guruin mukitsuak.
- **Guruin heterokrinoa:** gutxienez bi zelula mota dituztenak, adibidez lehenago aipaturiko guruin seromukitsuak (4.16. irudia).
  
- **Guruinek gaineztadura-epitelioekin duten erlazioaren arabera**, honako mota hauek bereizten ditugu:
- **Guruin endoepitelialak:** guruin horiek gaineztadura-epitelioaren barnean murgilduta daude eta, beraz, ez dute hodi irazlerik behar, jariakina kanpo-ingurunera zuzenean askatzen baita (4.7. irudia). Guruin zelulabakarrak edo zelulaniztunak izan daitezke.
- **Guruin exoepitelialak:** histogenesian, bitartean, guruinaren zati jariatzailea gaineztadura-epitelioaren azpian dagoen ehun konektiboa barneratzen da eta, hortaz, epitelioaren inbaginazio batean gelditzen da, gaineztadura-epitelioa eratzen duten zelula-geruzen azpian. Guruinaren zati jariatzailearen eta gaineztadura-epitelioaren arteko loturari hodi irazle baten bitartez eusten zaio eta, hodi horren bitartez, jariakina kanpo-ingurunera askatzen da (4.16. irudia).



4.16. irudia

Mihiazpiko listu-guruin heterokrinoa. Bukaerako zati jaratzaile gehiena azino mukitsuek (M) osatzen dute, baina ilargi-erdi serotsuak (gezia) dituzten azinoak ere badaude. Mikrografian, bi zati irazle (I) ikusten dira. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu$ m

Guruin exokrino exoepitelialen morfologia oso aldakorra da eta, sailkatzeko, zati irazlearen morfologia zein zati jariatzailearena hartu behar dira kontuan (4.16. irudia).

- Guruinaren **zati irazlea** konduktu sinple ez-adarkatua baldin bada, esaten dugu guruin sinpleak direla. Aldiz, zati irazlea konduktu adarkatua denean, **guruin konposatuak** direla onartzen da.
- Guruinaren zati jariatzailearen morfologia zuzena denean, **guruin tubularra** dugu. Soslai borobildua duenean, **guruin azinarra** da eta, zati jariatzailearen soslaia irregularra edo lobulatua denean, **guruin albeolarra** da.

Hurrengo paragrafoetan, guruin exokrino batzuen deskripzioa ematen da adibide moduan.

- **Zelula kaliziformeak** (4.7. irudia). Zelula kaliziformeak guruin endoepitelial zelulabakarrak dira, eta gaineztadura-epitelioen zelulen artean kokatuta agertzen dira organo askotan. Adibidez, arnas traktuaren trakean eta bronkioetan eta digestio-traktuaren heste mehean eta heste lodian. Guruin mukitsuak dira eta gaineztadura-epitelioen kanpotik agertzen den glikokaliza ekoizten dute. Jariapen-besikulez beteta daudenean duten kopa- edo kaliza-itxuratik datorkie izena. Jariakina-mekanismo merokrinoaren bitartez askatzen da.
- **Sudur-epitelioaren guruinak**. Sudurraren gaineztadura-epitelio pseudogeruzatu ziliatuaren tartean, zelula mukitsuz osatutako taldeak daude, guruin endoepitelial zelulaniztunak osatzen dituztenak.

- **Urdaila.** Urdailaren gaineztadura-epitelioa guruin heterokrino, exoepitelial, simple eta tubularra da (4.13. irudia); jariapen merokrinoaren bitartez, hainbat produktu askatzen du urdailaren argira, elikagaien digestioa egiteko. Guruin horietan, zenbait zelula mota bereizten dira:
  - Zelula mukitsuak (kaliziformeak), gurinaren irteeran.
  - Zelula nagusiak zelula prismatiko oso altuak dira eta digestiorako proentzimak jariatzen dituzte.
  - Zelula oxintikoak aurrekoak baino handiagoak diren zelulak dira. Ezaugarri morfologiko nabariena zelula barnerantz dituzten kanal estuak eta adarkatuak dira. Zelula horiek urdailaren pH azidoaren erantzuleak dira.
  - Zelula endokrinoak, epitelioan barreiatuta, ez dira epitelioaren erpinaldera iristen eta, oinaldetik, kontaktuan daude odol-kapilarrekin.
- **Pankrea exokrinoa** (4.12. irudia). Lehen aipatu dugun moduan, pankrea guruin anfikrinoa da. Hau da, azino exokrinoen artean, uharte txiki batzuk sakabanututa daude, **Langerhans uharteak**, endokrinoak direnak (ikusi aurrerago). Pankrea exokrinoa, guruin exoepitelialez konposatua da. Zati irazlea adarkatua da eta zati jariatzaileek itxura tubulu-azinarra dute. Pankrea exokrinoak, mekanismo merokrinoaren bitartez, entzima (proentzima moduan) ugari jariatzen ditu, hestearen argira elikagaien digestioan laguntzeko. Beraz, guruin serosoa da. Sintetizatutako eta jariatutako entzimen artean, besteak beste, honako hauek aipa ditzakegu: tripsina, kimiotripsina, fosfolipasa, elastasa, amilasa, karboxipeptidasa, deskarboxilasa eta erribonukleasa.
- **Listu-guruinak.** Listua sintetizatzen duten guruinak exoepitelial konposatu eta tubulu-azinarrek dira (4.16. irudia). Jariapena serosoa edo seromukitsua da listua; mekanismo merokrinoaren bidez, ahora isurtzen dute. Hiru listu-guruin daude: (1) parotida; handiena da, serosoa, eta haren jariakina amilasan oso aberatsa da. (2) mihiazpikoa; txikiena; guruin mistoa da, eta azinoak nagusiki mukitsuak dira, baina kanpotik zelula seroso batzuek inguratuta daude; eta (3) barailazpikoa, nahiz eta tarteko tamaina izan, listuaren % 60 ekoizten du; azino serosoak (% 90) eta mukitsuak bereizten dira.
- **Ugatz-guruina.** Ugatz-guruinek oso konposizio konplexua duen esnea jariatzen dute. Esnearen osagaien artean, proteinak, lipidoak, laktosa, zelulak (linfuzitoak eta monozitoak), antigorputzak eta bitaminak ditugu. Guruin exoepitelial eta tubulu-albeolarrek dira. Osagaiaren arabera, jariapen-mekanismoa aldatu egiten da. Esnearen proteina nagusiak, kaseinak, jariapen merokrinoaren bitartez jariatzen dira. Gantzak, berriz, zelulen zitosolean metatzen dira eta mekanismo apokrinoaren bitartez kanporatzen dira.
- **Sebo-guruina.** Esku-azpian eta oin-zoletan izan ezik, sebo-guruinak sakabanututa agertzen dira gorputz osoan zehar, baina bereziki ugariak dira aurpegian eta buruan. Mekanismo holokrinoaren bitartez eta ile folikulueta jariatzen duten seboa kolesterolez, triglizeridoz eta zelulen hondakinez osatutako nahasketa da. Guruin exoepitelial albeolarrek dira (4.14. irudia). Albeoloetan, oinaldeko zelulak daude. Zelula horiek zatitzen dira epitelioa berriztatzeko, eta, hala, oinaldeko zelula gehiago eta albeoloen barruan dauden zelula handiagoak sortu. Azkeneko zelula horiek, albeoloen barruan, zenbait endekapen fasetan topa ditzakegu, ile folikulura askatuak diren arte.

#### 4.5.2. *Guruin endokrinoak*

Guruin endokrinoak hormonien sintesian eta jariatzean espezializatuta dauden zelula taldeak dira. **Hormonak** seinale-molekulak dira, hau da, zelula diana espezifikoetan eragiten duten eta aktibitate biologikoa duten substantziak. Guruin horiek zuzenean barne-ingurunera jariatzen dute eta, normalean, lokarrietan antolatzen dira, tiroidea izan ezik. Baina zelula endokrino isolatuak ere badaude organo askotan barreiatuta.

Osaeraren arabera, hormonak bi talde nagusitan sailkatzen dira:

- Hormona esteroideak: kolesterolen deribatuak.
- Hormona proteikoak: aminoazidoen eta azido arakidonikoen analogoak eta deribatuak.

Adibide moduan, bi guruin endokrinoren deskripzioa ematen da.

- **Pankrea endokrinoa** edo **Langerhans uharteak** (4.12. irudia). Lehen aipatu den moduan, pankrea exokrinoaren azinoen artean, egitura endokrino txikiak daude sakabanatuta, Langerhans uharteak. Egitura horiek zelula-lokarrietan antolatzen dira, non jariatzean desberdinak ekoizten dituzten zelula mota desberdinak dauden. Jariatzen duten hormonien artean, intulina ( $\beta$ -zelulek sintetizatua) eta glukagona ( $\alpha$ -zelulek sintetizatua) dira hormona proteikoak ezagunenak, odolean dagoen glukosa maila (gluzemia) kontrolatzen baitute.
- **Tiroidea** (4.11. irudia). Lepoan dagoen guruin horrek tiroxina ( $T_4$ ), triiodotironina ( $T_3$ ) eta kaltitonina hormonak jariatzen ditu.  $T_4$  eta  $T_3$  hormonek metabolismo-tasa eta hazkuntza kontrolatzen dute, kaltitoninaren plasmaren kaltzioaren kontzentrazioa eraentzen duen bitartean. Guruin hori folikuluetan antolatuta dago eta, beste guruin endokrino ez bezala, jariatzean ( $T_4$  eta  $T_3$  hormonak) folikuluen argian metatzen da tiroglobulina izeneko glukoproteinari lotuta. Hormona askatu behar denean, endozitosiz barneratzen dira eta, proteasa lisosomikoei esker, tiroglobulinatik askatzen dira. Kaltitonina, berriz, folikuluen artean dauden zelulek sintetizatzen dute.

## 5. gaia

### Ehun konektiboa

---

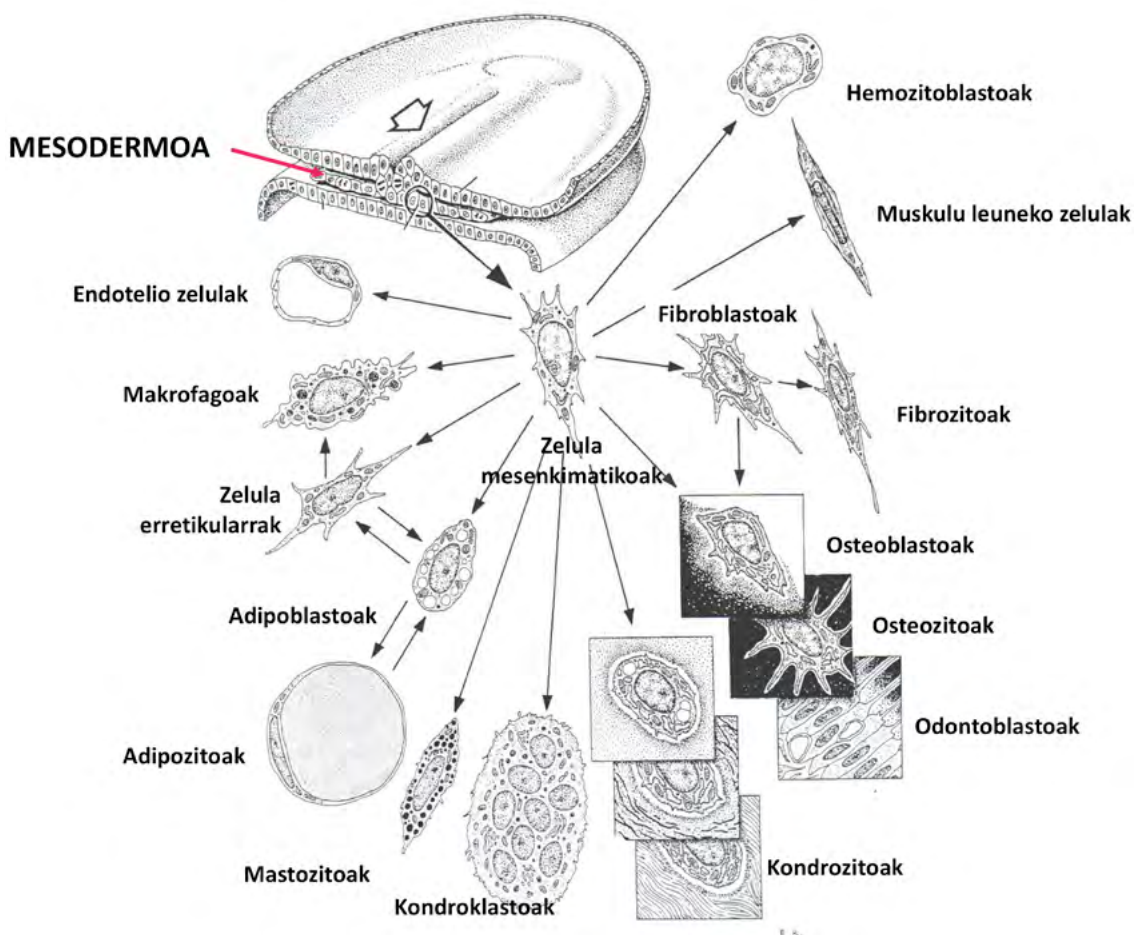
5.1. Ehun konektiboaren jatorria, kontzeptua eta sailkapena .....	62
5.2. Zelularteko matrizea eta ehun konektiboko zelulak .....	65
5.3. Mesenkima.....	68
5.4. Ehun konektibo gelatinoso edo mukitsua .....	68
5.5. Ehun konektibo erretikularra .....	69
5.6. Ehun konektibo adiposoa .....	70
5.6.1. Ehun konektibo adiposo lokulubakarra.....	71
5.6.2. Ehun konektibo adiposo lokuluaniztuna.....	71
5.7. Ehun konektibo laxoa .....	72
5.8. Ehun konektibo dentsoa .....	74
5.8.1. Ehun konektibo dentso ez-modelatua .....	74
5.8.2. Ehun konektibo dentso modelatua.....	74
5.9. Kartilagoa.....	75
5.9.1. Kondrogenesia .....	78
5.10. Hezurra .....	79
5.10.1. Hezur-ehunaren zelulak .....	82
5.10.2. Hezur-ehunaren matrizea .....	84
5.10.3. Hezur-ehunaren gaineztadurak .....	84
5.10.4. Osteogenesisia .....	85
5.10.4.1. Hezurtze desmala .....	85
5.10.4.2. Hezurtze kondrala.....	86
5.10.4.3. Hezurtze sekundarioa .....	87

---

### 5.1. Ehun konektiboaren jatorria, kontzeptua eta sailkapena

**Ehun konektiboa** organismoen egitura orokorra mantentzeaz arduratzen da, beste ehunen arteko lotura eginez eta, adibidez, organo guztiak kanpotik estaliz. Hau da, muskuluaren, nerbio-ehunaren eta epitelioen artean, odol-hodien eta organo guztien **estroma** (betegarria eta kanpo-euskarria) eratzen du. Horretaz aparte, energia-erreserben gordekinaren funtzioa ere badu (besteak beste, adipozitoen bitartez) eta, halaber, immunologia-sistemaren zelulak mugikorrek egon daitezke organismoari babesa bermatzeko.

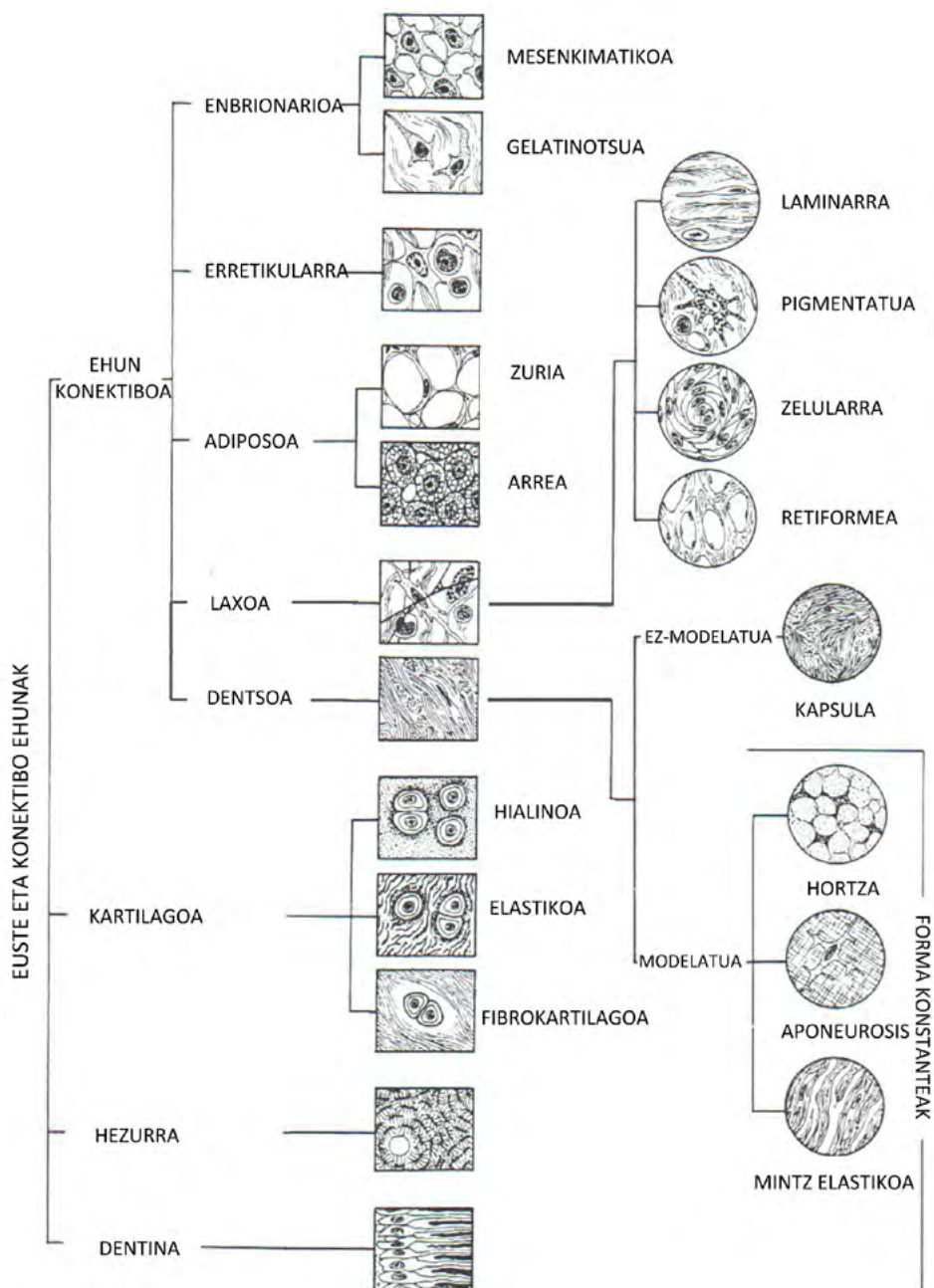
Ehun konektiboak jatorri mesenkimatikoa du; hau da, **mesodermoko** orri enbrionariotik eratortzen da. (Animalia diblastikoetan, badago beste matrize mota bat antzeko funtzioa betetzeko zenbait osagairekin, mesohiloa edo mesoglea). Animalia triblastikoetan, ehun konektibo mota guztiak sortzen dituzten zelulak mesodermoko zelula mesenkimatikotik etortzen dira. Beraz, fibrozitoek, kondrozitoek, osteozitoek edo adipozitoek, besteak beste, jatorri bera dute (5.1. irudia).



5.1. irudia

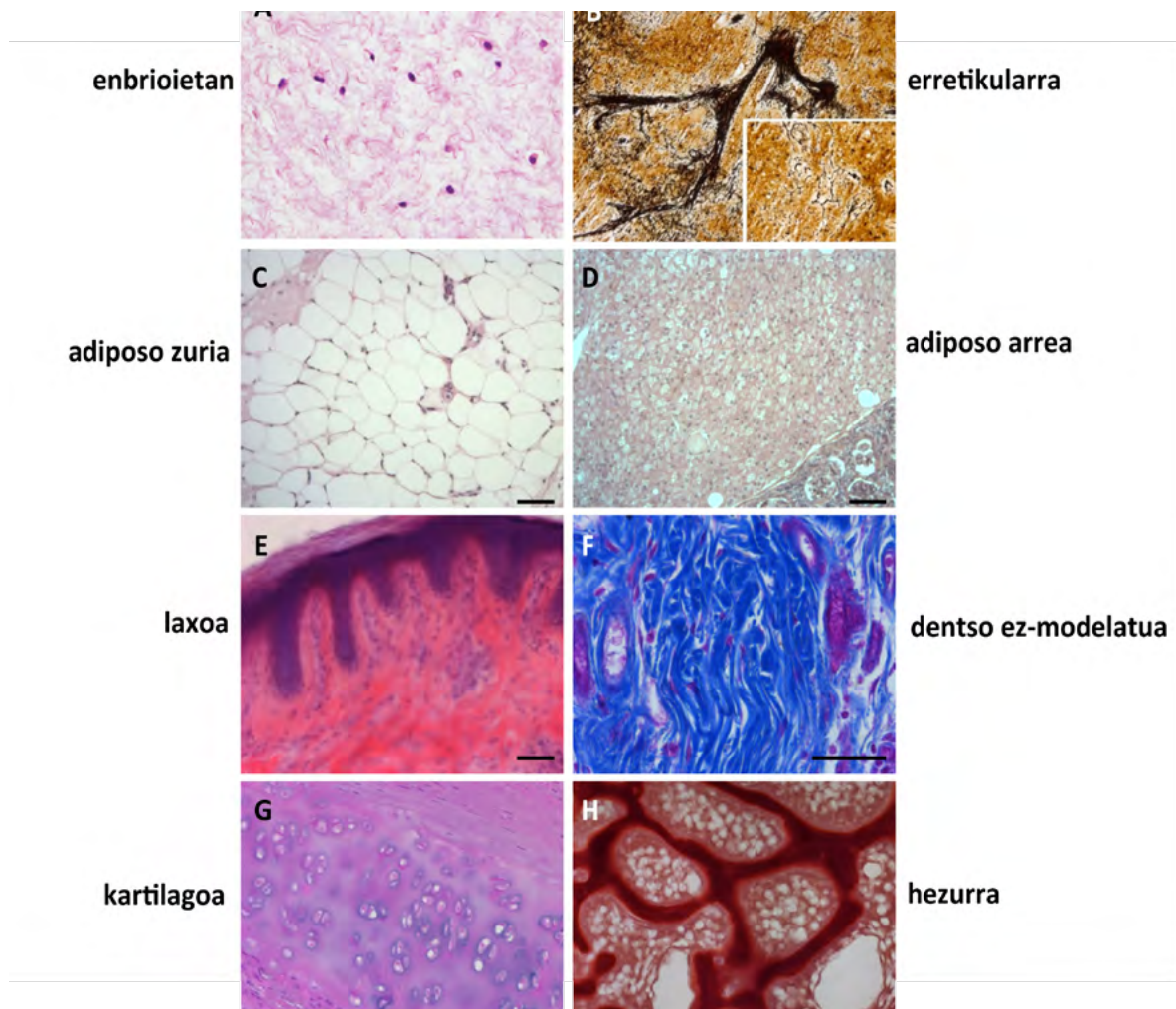
**Ehun konektiboko zelulen jatorria. Mesodermo orri enbrionariotik, zelula mesenkimatikoak agertzen dira, eta, horien desberdintzapenetik, ehun konektiboko zelula mota nagusi guztiak sortzen dira (Krstic, 1989tik moldatua)**

Zelula horiek zelularen kanpoko matrizea sortuko dute zuntzak eta oinarrizko substantziak jariatuz. Ehun konektibo mota asko daude (5.2. eta 5.3. irudiak): ugaztunen enbrioietan, bi ehun konektibo mota ditugu (mesenkimatiko eta gelatinotsua); ehun konektibo erretikularra; ehun konektibo adiposoen artean, arrea eta zuria daude; ehun konektibo laxoa hainbat aldaerarekin (laminarra, pigmentatua, zelularra edo erretiformea); ehun konektibo dentsoareen bi mota (modelatua edo ez-modelatua); kartilagoa 3 motarekin (hialino, elastiko edo fibrokartilagoa); hezurra eta dentina.



5.2. irudia

Ehun konektibo moten sailkapen orokorra (Krstic, 1989tik moldatua)



### 5.3. irudia

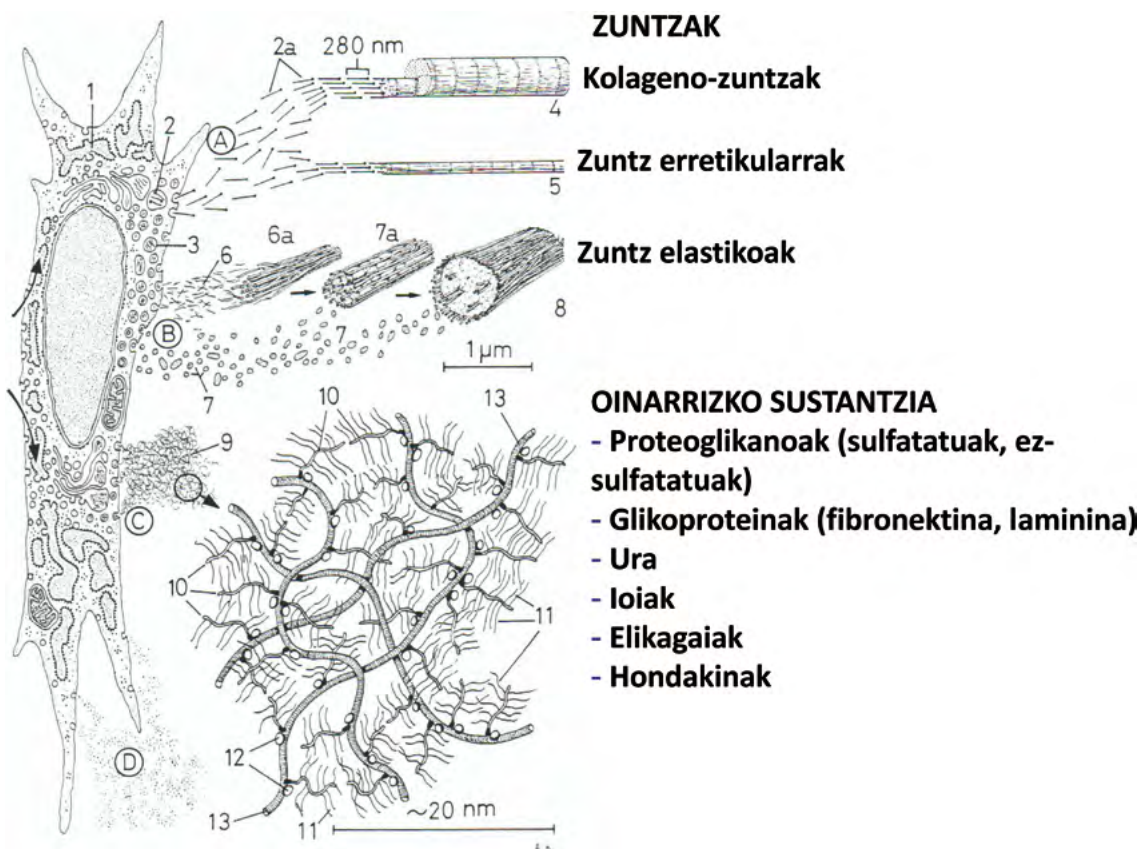
Argi mikroskopio bidez eskuratutako ehun konektibo nagusien irudiak.

- A) Ehun konektibo gelatinotsua. [http://mmegias.webs.uvigo.es/a-imagenes-grandes/conectivo\\_gelatinoso.php](http://mmegias.webs.uvigo.es/a-imagenes-grandes/conectivo_gelatinoso.php),
- B) Arratoiaren bareko ehun konektibo erretikularra. Zuntz erretikularrak, Tindaketa zilarrezko inpregnazioa. [http://mmegias.webs.uvigo.es/a-imagenes-grandes/conectivo\\_reticular.php?pagina=1](http://mmegias.webs.uvigo.es/a-imagenes-grandes/conectivo_reticular.php?pagina=1)
- C) Ehun konektibo adiposo zuria. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$ ,
- D) Ehun konektibo adiposo arrea. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$ ,
- E) Ehun konektibo laxoa. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$ ,
- F) Ehun konektibo dentso ez-modelatua. Tindaketa Masson trikromikoa. Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$ ,
- G) Ehun konektibo figuratua: kartilago hialinoa. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$ ,
- H) Ehun konektibo figuratua: hezur-arola. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 200  $\mu\text{m}$



## 5.2. Zelularteko matrizea eta ehun konektiboko zelulak

Ehun konektiboa zelulaz eta zelularteko matrizeaz osatuta dago, non oinarrizko substantziak eta zuntzak agertzen diren (5.4. irudia). Ehun konektibo motaren arabera, zelula kanpoko matrizearen osagaiak, beren proportzioa eta ezaugarriak aldakorrak dira.



5.4. irudia

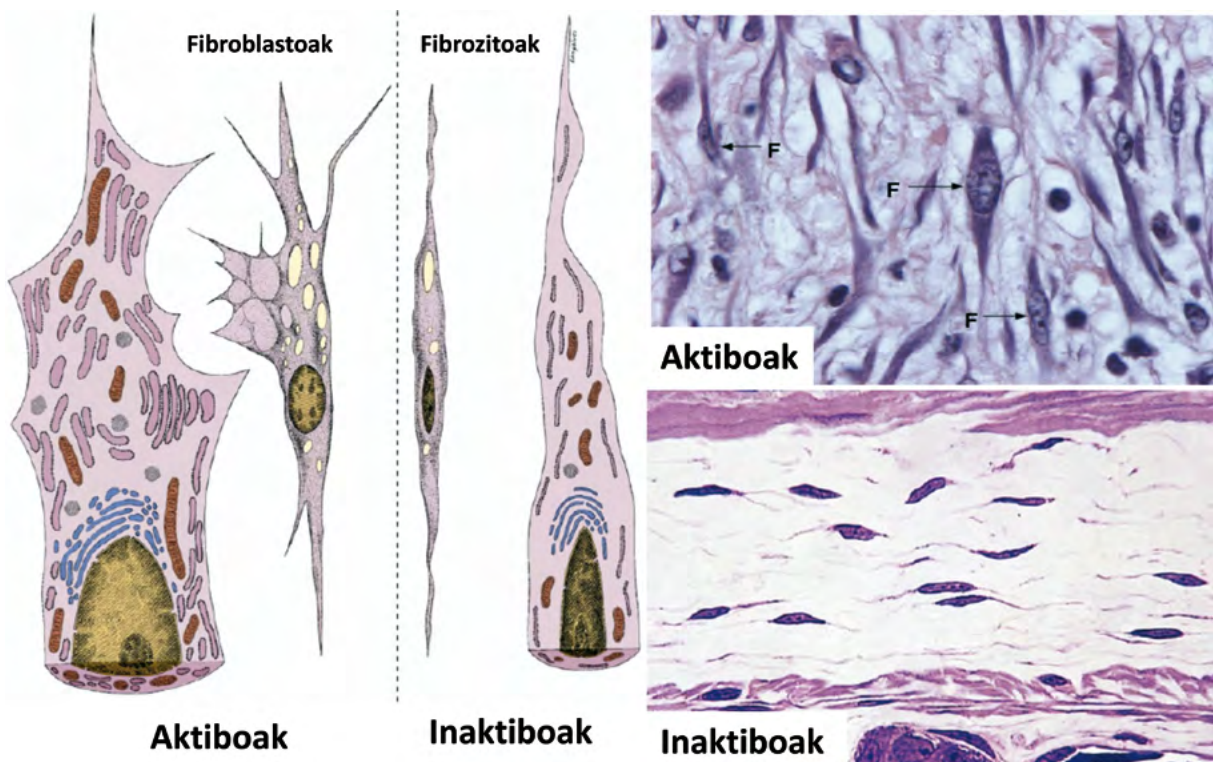
**Fibroblastoen ekoizten dituzten ehun konektiboko zelularteko matrizearen osagaiak. (Krstic, 1989tik moldatua)**

Zelularteko matrizearen zuntzak proteina estrukturaleraz osatuta daude; kolageno, elastina edo zuntz erretikularrak izan daitezke horiek. **Kolageno-zuntzek** egitura erresistenteak sortzen dituzte, baina haren antolakuntza oso aldakorrak izan daitezke, ehun motaren arabera. Kolagenoa 21 mota biltzen dituen proteinen familia da eta ugaztunengan agertzen den proteina ugariena da, gorputzaren proteinen %25 betetzen baitu. Kolagenoak erresistentzia ematen baldin badu, **zuntz elastikoak** elastikotasuna ematen die ehunei, elastina proteinari esker. **Zuntz erretikularrak** euste-sare baten parte dira; ez dira elastikoak, eta organoak biltzen dituzte. Lehen uste zen zuntz mota desberdina zela, baina, gaur egun, jakina da gehienetan III. motako kolagenoa direla.

Zuntzez aparte, ehun konektiboaren zelularteko matrizean, oinarrizko substantziak egongo dira. Transluzidoak, oso hidratatuak eta izaera gelatinatsua izaten dute. Zelulak eta

zuntzak oinarrizko substantzietan murgilduta daude. Oinarrizko substantzia, zelulen arteko metabolitoen trukean (elikagaiak, hondakinak), lagungarria da. Oinarrizko substantzien artean, honako hauek ditugu: proteoglikanoak sulfatatuak eta ez-sulfatatuak (kondroitin sulfatoa, heparan sulfatoa, keratan sulfatoa eta azido hialuronikoa), glikoproteinak (fibronektina, laminina), ura, ioiak, elikagaiak eta hondakinak.

Oinarrizko substantzietan eta zuntzetan aparte, osagai zelularrak garrantzi handia dauka. Ehun konektiboan topatu ditzakegun zelulak bi motatakoak izan daitezke: finkoak eta mugikorak. **Zelula finkoak** eta oinarrizkoak ehun konektiboa sortzeko **fibroblastoak** dira (5.4. irudia). Fibroblastoek ehun konektiboko zelularteko matrizearen zuntzak eta oinarrizko substantziak ekoitzi eta jariatzen dituzte. Fibroblastoek nukleo obaldua dute, eta, askotan, bi nukleolo ere izan ditzakete. Fibroblasto aktiboak itxura fusiformea dute eta erretikulu endoplasmatico pikortsua eta Golgi aparatua oso garatuak dituzte, matrizeko osagaiak sintetizatu ahal izateko. Fibroblasto inaktiboak, berriz, txikiagoak dira, eta erretikulu endoplasmatico pikortsu gutxiago dute; zelula zapalagoak dira, luzakin zitoplasmatico ugariekin (5.5. irudia). Ez dute sintesirik egiten, baina estimulupean aktiba daitezke.



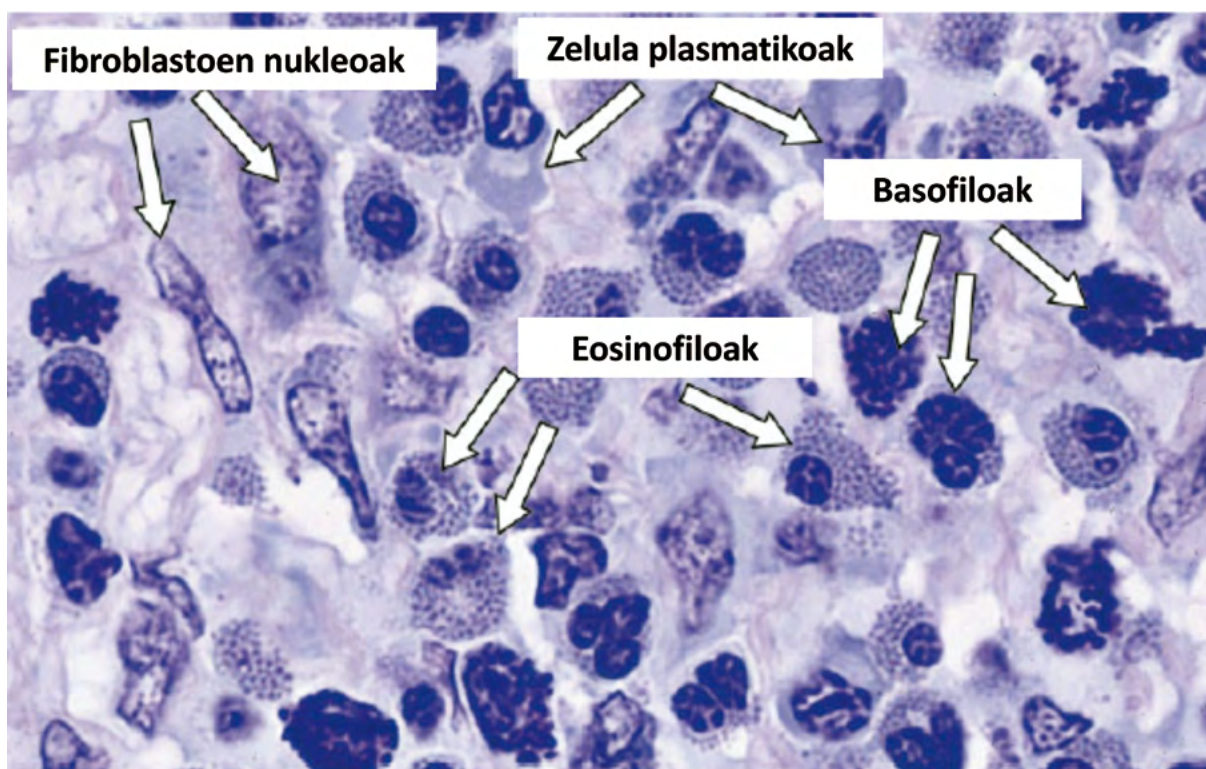
5.5. irudia

**Fibroblasto aktiboen eta ez-aktiboen arteko konparaketa. Tindaketa hematoxilina/eosina. (Junqueira & Carneiro, 2005tik moldatua)**

Beste alde batetik, zelula mugikorren mota ugari aurkitu daitezke ehun konektiboetan. Immunologia-sistemarekin erlazionatuta dauden zelulak dira, eta, askotan, eremu argizko

mikroskopia bitartez ez dira errazak lokalizatzeko ez badaude erantzun immune batean murgilduta. Linfozitoak, eosinofiloak, zelula plasmaticoak, histiozitoak, monozitoak eta mastozitoak dira ehun konektiboan topatu ditzakegun zelula mugikorak (5.6. irudia).

Linfozitoak (B linfozitoak eta T linfozitoak) zelula txikiak dira (7.5-9  $\mu\text{m}$ ); oro har, gutxi daude, baina ugaltu egin daitezke gorputz arrotzen bat agertuz gero. Mastozitoek 10-20  $\mu\text{m}$  diametroa dute, eta, B linfozitoek bezala, immunoglobulinak sintetizatzen dituzte. Erretikulu endoplasmatico pikortsua oso garatuta daukate eta kromatina, erradioetan paratuta. Monozitoak (12-20  $\mu\text{m}$ ) hezur-muinetik datozen makrofagoak dira eta bakterio eta hondakinak fagozitatzen dituzte. Zelula horiek mugimendu ameboidea dute eta pigmentuak metatu ditzakete substantzien degradazioa dela eta. Monozitoetatik antzekoak diren histiozitoak desberdintzen dira; horiek lisosoma eta hondakin-gorputz ugari izaten dituzte. Granulozito eosinofiloak ere ager daitezke ehun konektiboan; fagozitzatzeko ahalmena dute eta kristal proteikoak betetako besikulak izan ohi dituzte. Lamina propioan, oso ugariak dira mukosen babes egokia bermatzeko. Bukatzeko, mastozitoak ditugu 20  $\mu\text{m}$  arte izan ditzakete eta 2  $\mu\text{m}$ -ko pikorrak izaten dituzte, besteak beste, heparinarekin, histaminarekin eta serotoninarekin. Beraz, alergia erreakzioetan parte hartzen dute.

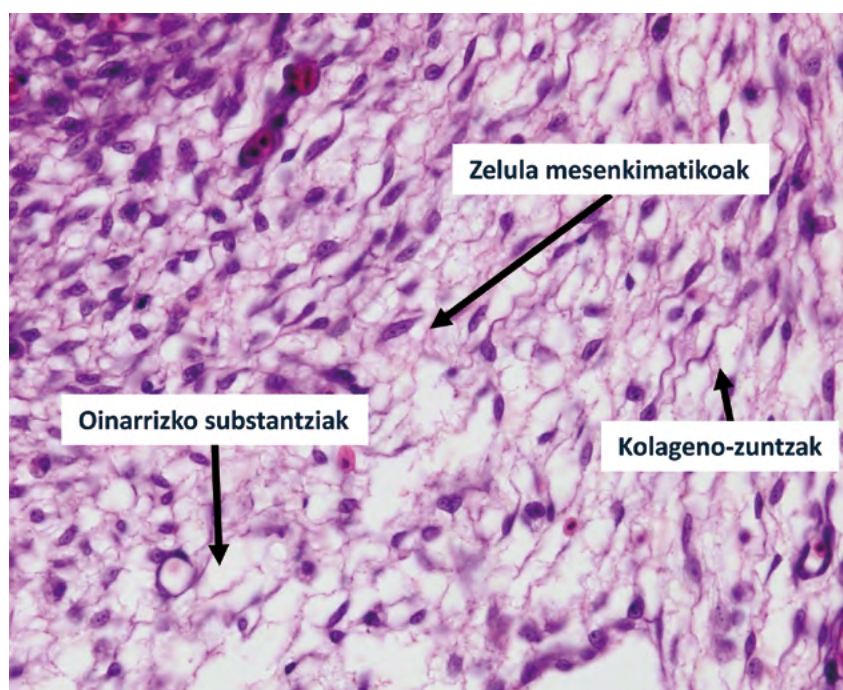


5.6. irudia

Ehun konektiboaren zelula higikorak fibroblastoen artean  
(Junqueira & Carneiro, 2005tik moldatua)

### 5.3. Mesenkima

Ehun konektibo mota horrek enbrioi-faseetan soilik agertzen da eta beste ehun konektiboko barietateen jatorria da. Ez da ehun konektiboen jatorria soilik, baita beste ehun batzuen ere, adibidez, muskuluarena. Ehun mesenkimatiko horren konposizioa berezia da, eta, haren zelularteko matrizea oinarritzko substantzietan aberatsa da eta kolageno zuntz gutxi ditu. Zelulei dagokienez, zelula mesenkimatikoak ditugu partaide bakar eta berezi gisa. Izar-itxurako zelulak dira eta luzakin zitoplasmatiko luzeak dituzte. Ehun konektibo helduan, zelula batzuek desberdintzatu gabe jarraitzen dute eta ordeko populazio moduan jokatzen dute. Hiru dimentsioko sarea osatzen dute, eta, tartekaturik, odol-kapilarrak daude (5.7. irudia). Zatitzeko ahalmen handia dute eta ematen dituzten zelula berriak mota ugarian bereiz daitezke; beraz, esan daiteke zelula pluripotenteak direla.



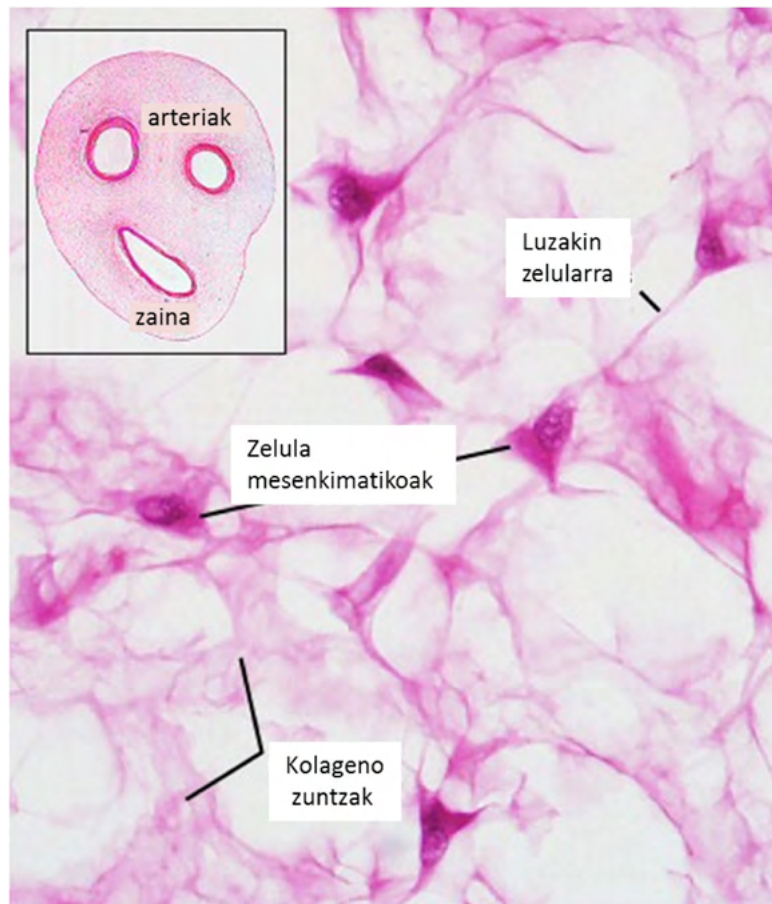
5.7. irudia

**Oilasko enbrioiaren mesenkima. Tindaketa hematoxilina/eosina.**  
 (Atlas de Histología Vegetal y Animal Dpto. de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.  
 Facultad de Biología. Universidad de Vigo España  
[http://mmegias.webs.uvigo.es/a-imagenes-grandes/conectivo\\_mesenchima.php#n](http://mmegias.webs.uvigo.es/a-imagenes-grandes/conectivo_mesenchima.php#n))

### 5.4. Ehun konektibo gelatinoso edo mukitsua

Ehun konektibo horrek, bereziki, zilborrestean egoten da eta **Wharton gelatina** ere deitzen zaio. Zilbor-hestearen ebaketa histologiko batean, triangelu-itxura duen egitura ikusten da ehun konektibo gelatinakara mukitsuan murgilduta, non bi arteria triangeluaren oinarrian eta zain bat puntan ikusiko baitira. Topatzen den zelularteko matrizea, kolageno-zuntzen artean, oso hidratatua dago eta oinarritzko substantzia ugari dauzka (azido hialuroniko ugari),

eta tentetasuna bermatzen du horrek. Horko zelulak zelula mesenkimatikoen antzekoak dira, baina kopuru txikiagoan (5.8. irudia). Wharton gelatina horretan agertzen diren zelulak zelula pluripotenteak edo totipotenteak dira (zelula amak) eta horregatik gorde eta kontserbatzen da zilbor-hestea hainbat aplikazio biomedikotarako.



5.8. irudia

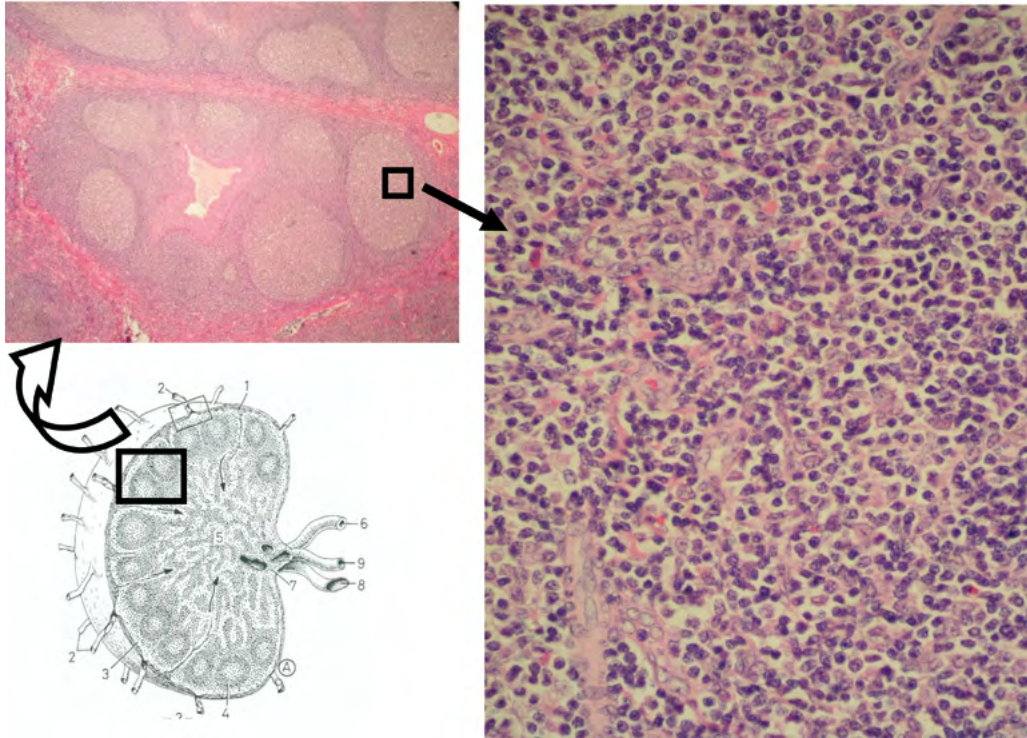
**Zilbor-hestearen ehun konektibo gelatinatsua. Tindaketa hematoxilina/eosina.**  
(<http://www.lab.anhb.uwa.edu.au/mb140/CorePages/Connective/Connect.htm>)

### 5.5. Ehun konektibo erretikularra

Odol-zelula migratzaileekin (leukozitoekin) erlazionatuta dauden organoen inguruan, funtzio estrukturala betetzen du. Hezur-muinaren, barearen eta nodulu linfatikoen kanpo-euskarria da, hiru dimentsioko sare batean antolatuta. Guruin-lobuluak isolatzen ditu eta odol- eta linfa-kapilarrekin erlazionatzen da. Zuntz erretikularrak organismoaren beste lekuetan egon daitezke, baina aipatutako gune horietan bakarrik jotzen da ehuntzat. Zuntz horiek gluzido asko daukate; horregatik, zilar edo Periodic acid Schiff (PAS) tindaketekin ikusaraz daitezke (5.3. irudia). **Zelula erretikularrak** fibroblasto espezializatuak dira, III. motako kolagenoaren zuntzak jariatzen dituzte eta zuntz erretikularrak sortzen dira. Zuntz erretikular horiek zuntzeko sare mehe bat osatzen dute, eta, beren artean, zelulak kokatzen dira. Zelula horien luzakin zitoplasmatikoek zun-

tzak inguratzen dituzte baita oinarrizko substantzien apurrak ere. Egitura arol bat da, non zelulak eta likidoak mugi daitezkeen sortzen diren trabekulen artean (5.9. irudia).

### NODULU LINFATIKOA



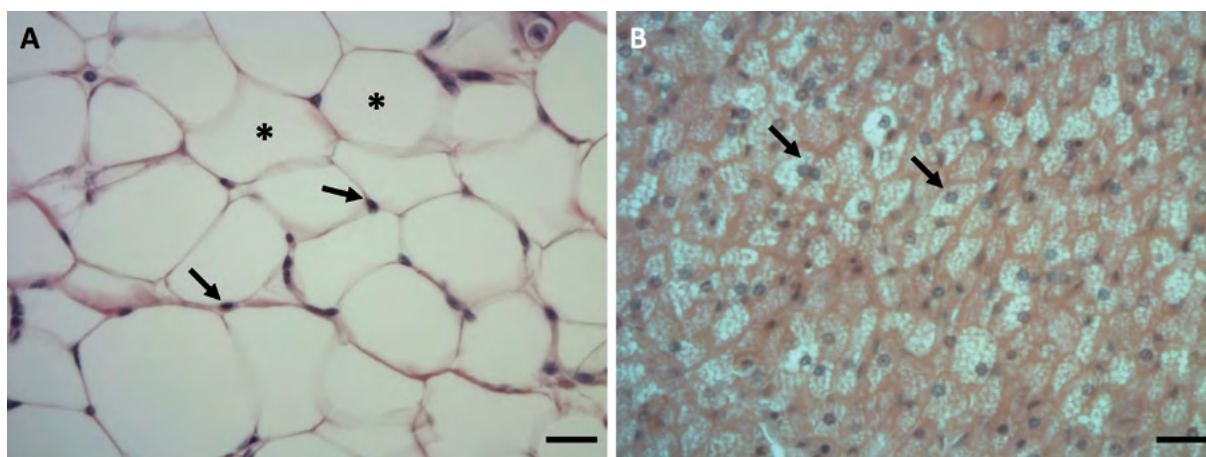
5.9. irudia

Argi mikroskopioarekin eskuratutako ehun konektibo erretikularren irudiak. Tindaketa hematoxilina/eosina. (Krstic, 1989tik moldatua).

### 5.6. Ehun konektibo adiposo

Ehun konektibo horren oinarria zelula adiposoak edo **adipozitoak** dira. Adipozito horiek modu isolatuan ager daitezke; beste ehunen barruan, talde txikiak osatzen edo talde handietan ager daitezke; kasu horretan, ehun adiposo ere deitzen zaio. Zelula eta ehun horien funtzio nagusia erreserba energetikoarena da, triglizeridotan ugariak baitira, eta organismoaren energia-erreserba nagusitzat hartzen da. Ehun mota horrek, besteak beste, honako funtzio hauek ditu: gorputzaren azalera modelatzen du; indargetze mekanikoa; ez-garaturiko organoetarako lekua betetzen du; eta isolamendua babes termikorako.

Adipozitoak zelula mesenkimatikoetatik eratortzen dira eta xafla basalez eta ehun konektibo erretikularrez gaineztatuta daude. Energia-erreserbarako diren lipidoak sintetizatzen eta metatzen dituzte. Bere zitoplasma lipido tantetan, mitokondriotan eta Golgi aparatutan aberatsa da, beraz. Bi adipozito mota topa ditzakegu bere lipido tanta kopuruen arabera: lokulubarrak eta lokuluaniztunak (5.10. irudia). Ehun adiposoak bi aldaera ditu adipozito mota horien arabera, beste berezitasun batzuen artean. **Ehun konektibo adiposo zuria** edo lokulubakarra eta **ehun konektibo adiposo arrea** edo lokuluaniztuna (5.10. irudia).



5.10. irudia

**Ehun konektibo adiposoa. A) Ehun adiposo zuriaren adipozito unilokularren xehetasuna; asteriskoak tanta lipidikoa markatzen du, B) Ehun adiposo arrearen adipozito polilokularren xehetasuna. Geziek adipozitoen nukleoa markatzen dute. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 20 µm**

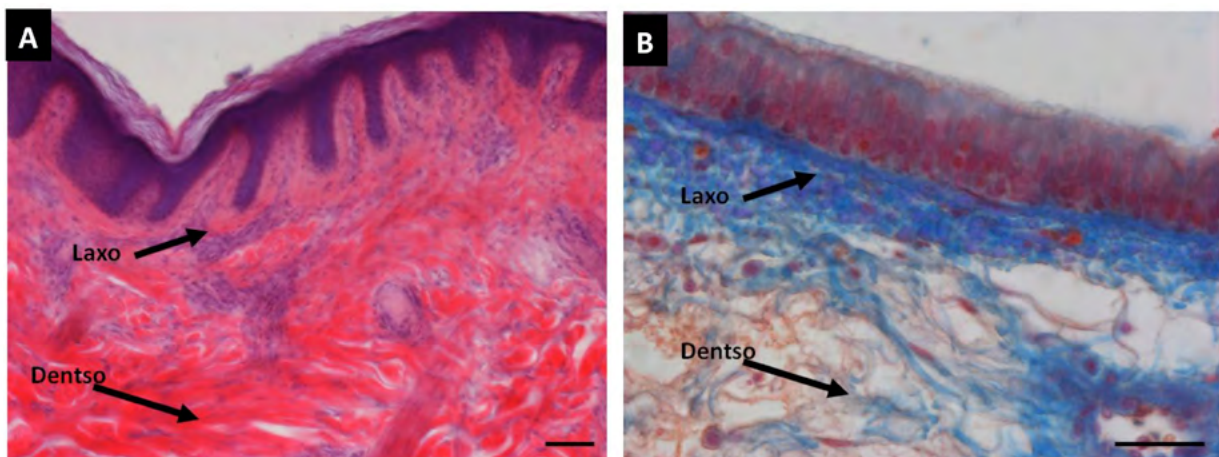
### 5.6.1. *Ehun konektibo adiposo lokulubakarra*

Gizakien ehun adiposo gehiena ehun konektibo lokulubakarra da; jaiotzean, uniformeki banatuta dago gorputz osoan zehar, baina, gero, leku batzuetan, galdu eta bestetan metatu egiten da, sexuaren eta adinaren arabera. Ehun konektibo lokulubakarraren edo gantz zuria-  
ren oinarria **adipozito lokulubakarrak** dira. Zelula horien diametroa 50-150 µm inguru izaten da; beraz, oso handiak dira eta zuntz erretikularrez inguratuta daude, indargetze-funtzioarekin erlazionatuta. Oso esanguratsua den lipido tanta bakarra dute beren zitosolean. Lipido tanta horrek zelularen pisuaren % 95 da eta bimentinazko piruen sare batez inguratuta dago. Lipido tanta horren ondorioz, zelularen nukleoa eta organuluak periferian desplazatuta gelditzen dira. Eredu argizko mikroskopioan ikusten dugun egitura hutsa da lipido tantak utzitako lekua, prozesamendu histologikoan lipido hori galtzen delako. Lipido metabolismoarekin lotuta adipozito lokulubakarrak gantz azidoak eta triglizeridoak metatzea eta kanporatzea eraentzen dituzten hormonetarako (intulina, glukokortikoideak), hartzailak dituzte. Zelula mesenkimatikoetatik sortu eta gero, ez dute beren kopurua emendatzen. Egiturazkoak izan daitezke; beti dago pilatze maila bat edo/eta metaketazkoak, lipidoak metatzen direnean erreserba gisa erabiltzeko.

### 5.6.2. *Ehun konektibo adiposo lokuluaniztuna*

Ehun konektibo lokuluaniztunaren edo gantz arrearen oinarria **adipozito lokuluaniztunak** dira. Adipozito horien zitosolean, hainbat tamainatako lipido tanta dituzte. Adipozito lokulubakarren aldean, adipozito lokuluaniztunak askoz ere txikiagoak dira, baita haren lipido tantak ere. Beste alde batetik, nukleoa posizio zentrala hartzen du eta haren mitokondriak ere bereziak dira eta gangar okertuak dituzte. Haren funtzio nagusia beroa produzitzea dugu; lipolisia azkar-

tzen du, baita gantz azidoen oxidazioa ere; oxidazio horrek beroa sortzen du, baina ez ATPrik. Hori gertatzen da ehun konektibo lokuluaniztunaren mitokondrioetan elektroien garraioa fosforilazio oxidatibotik desgardainatuta dagoelako termogenina (UCP1) mintz tarteko proteinaren eraginez. Oso odoleztatutako ehuna da eta sortzen den beroak odola berotzen du eta gorputz osora sakanbanatzen. Termogenesi hori oso garrantzitsua da ugaztunen fetu eta jaioberrietan eta ehun mota hori ugari dute leku estrategikoetan. Ehun konektibo lokuluaniztuna ez da hazten jaiotza ondoren; horregatik, organismo helduetan, oso urria da ehun mota hori; hibernatzen duten animalien gan izan ezik, beroaren produkzioarekin erlazionatuta dago.



5.11. irudia

Bi aldaerak ikus daitezke, ehun konektibo laxoa eta dentsoa. A) Ugaztunen epidermisaren azpian. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$ . B) Trakearen epitelioaren azpian. Tindaketa Masson trikromikoa. Eskala-barra: 20  $\mu\text{m}$

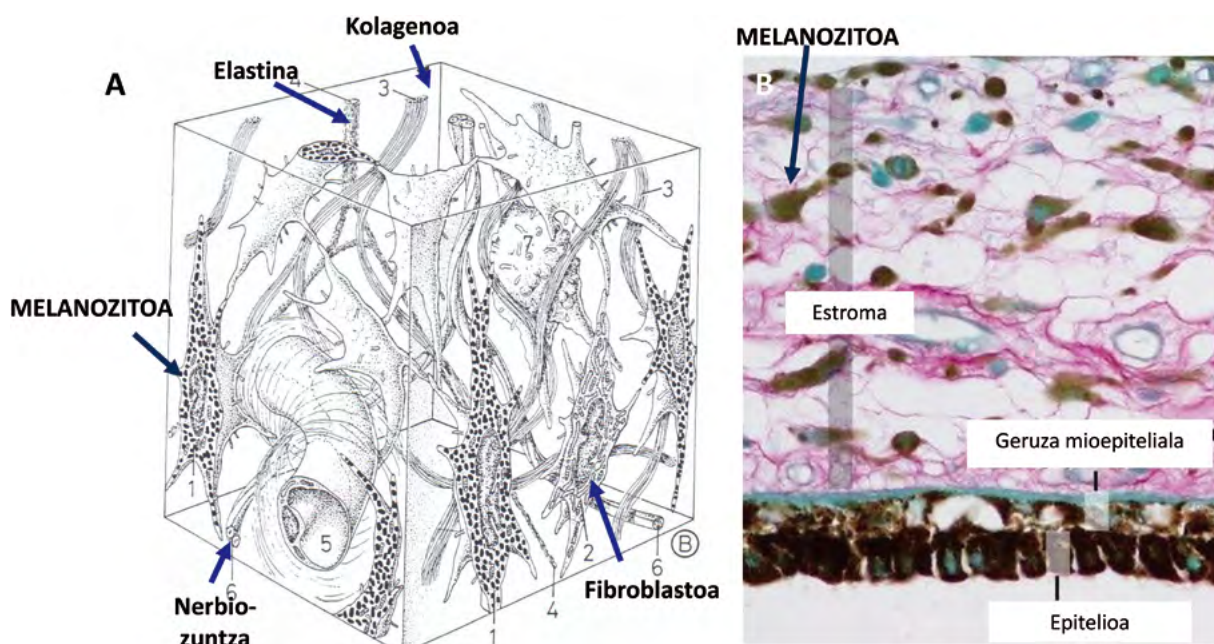
### 5.7. Ehun konektibo laxoa

Ehun konektibo laxoa edo aerolarra, ehun biguna, malgua eta elastikoa da, baina nahiko indartsua beste ehunak elkarren artean lotzeko (5.11. Irudia). Oso hedatua dago eta edozein epitelioren azpian agertzen da, baita muskuluen eta nerbioen artean eta organoen estrometan ere. Esan bezala, zelula ugari, fibroblasto gehienbat, eta zuntz gutxi, kolagenoa oro har, dauka. Ehun konektiboak immunologia-sistemako **zelula migratzaile** ugari ere izan ditzake, askotan erlazionatuta kanpoaldearekiko hurbiltasunarekin, eta, erantzun immune bat gertatzen denean, zelula horiek ugaritzen dira. **Perizitoak** eta fibroblastoak-**fibrozitoak** dira ehun konektiboan agertzen diren zelula egonkorak. Perizitoek kapilarren endotelioko zelulak besarkatzen dituzte, eta odol-hodiaren diametroa kontrolatu, substantziak trukatzeko. Perizitoek kapilarrak utzi eta lekuz alda daitezke eta ehunetara migratu.

Badaude ehun konektibo laxoko aldaerak hainbat egitura eta zelula berezirekin: **ehun konektibo laxo pigmentatuta**, **ehun konektibo laxo zelularra**, eta **ehun konektibo laxo erretiformea**.



Ehun konektibo laxo pigmentatua begietako irisean agertzen da (5.12. irudia). Fibroblastoez eta zelularteko matrizeaz aparte, melanozitotan aberatsa da. Melanozitoak, tipikoki, gure epidermisan agertzen diren zelula ektodermiko fusiforme eta pigmentatuak dira, eta, kasu horretan, begietako kolorea ematen dute ehun konektibo laxo pigmentatuan. Animalietan, beste zelula pigmentatuak, melanozito antzekoak, ager daitezke tegumentuko ehun konektiboan txertatuta. Zelula horiek kromatoforo deitzen dira, eta, horiei esker, animalien kolorea alda daiteke.



5.12. irudia

**Ehun konektibo laxo pigmentatua A) Ehun konektibo laxo pigmentatuaren ilustrazioa (Krstic, 1989tik moldatua); B) Iris-aren ebaketa histologia, Irisaren estroman aurkitzen den ehun konektibo laxo pigmentatua. Tindaketa Van Gieson. (<http://www.lab.anhb.uwa.edu.au/mb140/corepages/eye/eye.htm>) moldatua**

Ehun konektibo laxo zelularra obulutegiaren kortikan agertzen da, obarioko folikuluak inguratzen. Matrizean, zuntz gutxi ikus daitezke zurrumbilo moduko antolamendua duten fibro-zito ugarien artean.

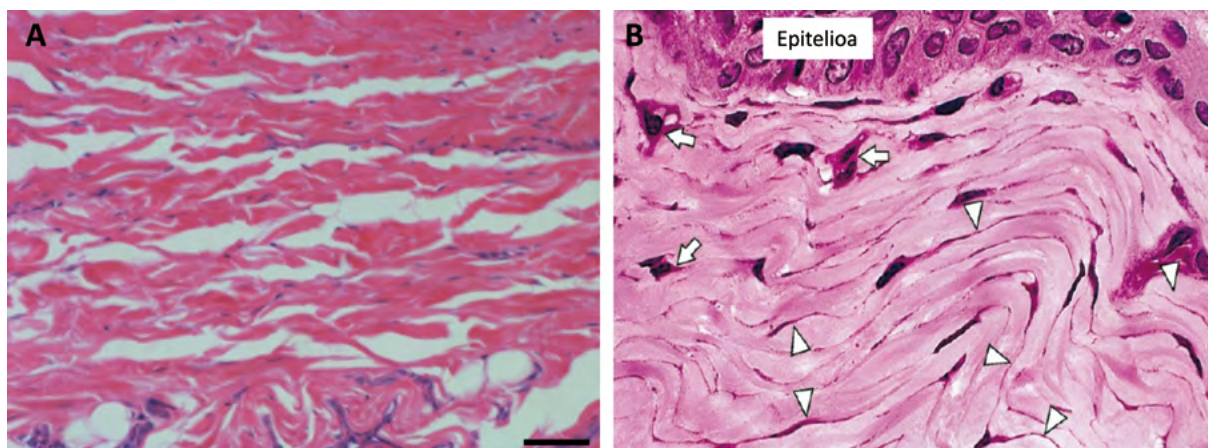
Bestalde, ehun erretiformea dugu, non **omentoak** ikus daitezkeen. Mesotelioz inguratuta, erretikulina zuntzak, fibroblastoak, perizito, adipozito eta beste zelula higikorak (immu-neak) ager daitezke. Omentoak peritoneoko tolesturak dira eta erraiek elkar lotzen dituzte baita odol-hodien euskarriak badira ere.

## 5.8. Ehun konektibo dentsoa

Ehun konektibo zuntzezko dentsoan, kolageno zuntzak oso ugariak dira eta beti dira zelulak eta oinarritzko substantzia baino ugariagoak. Garatuta dauden ehun dentso helduetan, fibroblastoak ez dira oso aktiboak eta zelula migratzaile gutxi daude, makrofago gutxi batzuk soilik. Ehun konektibo dentsoaren bi mota nagusi daude, ez-modelatua eta modelatua.

### 5.8.1. Ehun konektibo dentso ez-modelatua

Ehun konektibo dentso ez-modelatuak edo ez-orientatuak fibrozito eta oinarritzko substantzia gutxi ditu. Kolageno-zuntzak ikusten dira gehienbat eta posizio irregularrean eta zoriz antolatzen dira. Organoen gehiegizko luzapenen aurkako babesa ematen du mekanikoki indartsua den egitura delako. Odol-hodi eta nerbio-zuntz gutxi daude eta horrek adierazten digu metabolismo geldoko zelula eta zelula konplexuak direla. Oro har, organo guztien kapsulan hartzen du parte, pankreasenean izan ezik, non ehun konektibo laxo gehiago dagoen, eta, ugaztunen dermisean ere, oso ugaria da, eta erraz ikusten da (5.13. irudia).



5.13. irudia

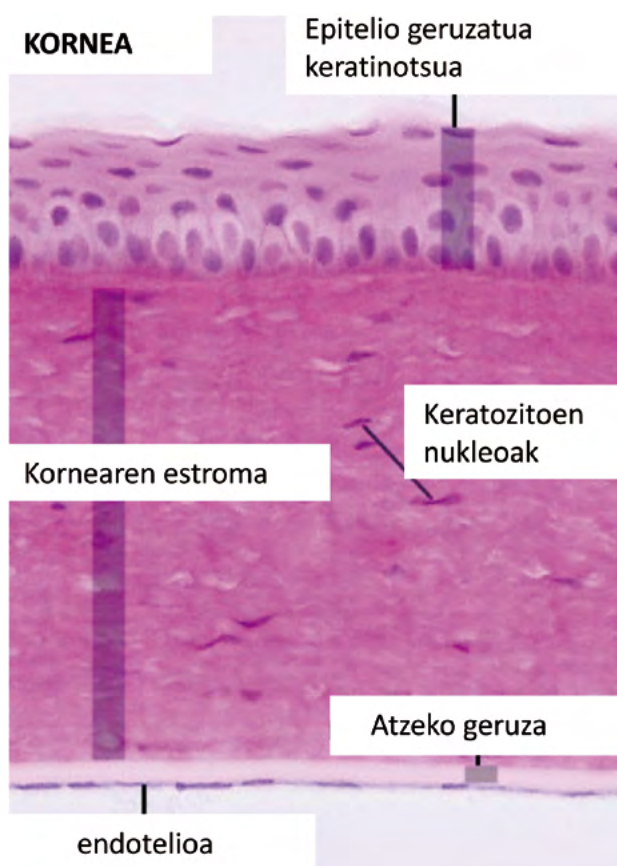
**Ehun konektibo dentsoaren motak: A) ez-orientatua edo ez-modelatua. Eskala-barra: 20  $\mu$ m, Tindaketa hematoxilina/eosina. B) orientatua edo modelatua. Tindaketa hematoxilina/eosina. (Junqueira & Carneiro, 2005tik moldatua)**

### 5.8.2. Ehun konektibo dentso modelatua

Ehun konektibo dentso modelatuan (orientatuan), matrizeko zuntzak (kolageno, elastina...) oso organizatuta dauden egiturak agertzen dira fibrozitoak (**tendinozitoak**) zuntz horien artean orientatuta ere agertzen dira. Tendoiak eta lotailuak zuntz-azaoak paralelota antolatuta daude, hain zuzen ere, eta fibrozitoak paraleloki ere kokatzen dira eta zuntzeko horiei lekua egiten die. Zuntzak eta azaoak mugimenduaren norabidean antolatuta daude. Azaoak ehun konektibo erretikularrezko zorro batez (endotenon deritzona) bilduta daude, eta horiek epitenon izeneko ehun konektibo dentsoko zorro barruan daude. Azkenik,

tendoi osoa paratenon izeneko ehun konektibo laxoz inguratuta dago. Lotailu elastikoak norabide berean paraturiko zuntz elastikoak erraz ikusten dira behien lepoaldea, bizkarrezurra eta ahots-kordak.

Muskuluak gaineztaten dituzten mintzetan, faszietan eta baita **aponeurosia**n (tendoi lauak) ere, zuntzak oso antolatuta daude, baina azaoetan daude. Kornearen estroma ere ehun konektibo dentso modelatua da, aponeurosiatan bezala elkarren artean gurutzatutako azaoekin. Kasu horretan, zelula bereziak agertzen dira kolageno-xafilen artean: keratozitoak. Zelula horiek glikosaminoglikanoak (GAG) eta keratosulfatoak jariatzen dituzte matrizerara, zuntzak lezkatuta mantentzeko (5.14. irudia, kornea, tendoia, lotailu...).



5.14. irudia

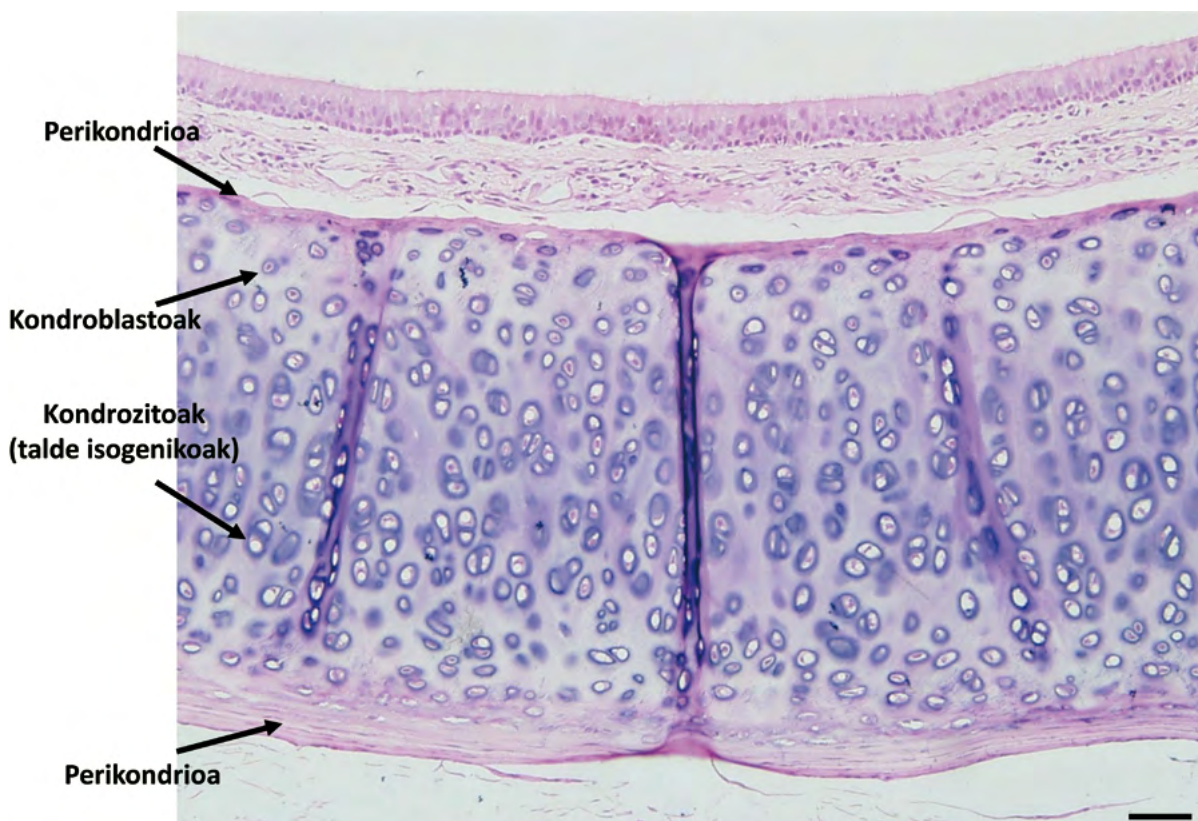
Ehun konektibo modelatua kornean. Tindaketa hematoxilina/eosina.  
(<http://www.lab.anhb.uwa.edu.au-tik> moldatua.)

### 5.9. Kartilagoa

Kartilagoa, hezurra bezala, ehun konektibo figuratu gisa definitzen da. Ehun konektibo mota horren osagaiak, oro har, beste ehun konektiboetan agertzen direnen antzekoak dira, baina, kasu horretan, antolatuago daude. Kartilagoak organismoari euspen eskeletikoa eskaintzen dio; bereziki, ehun bigunen euskarria izango da. Kartilagoa sortzen duten zelulak eta karti-

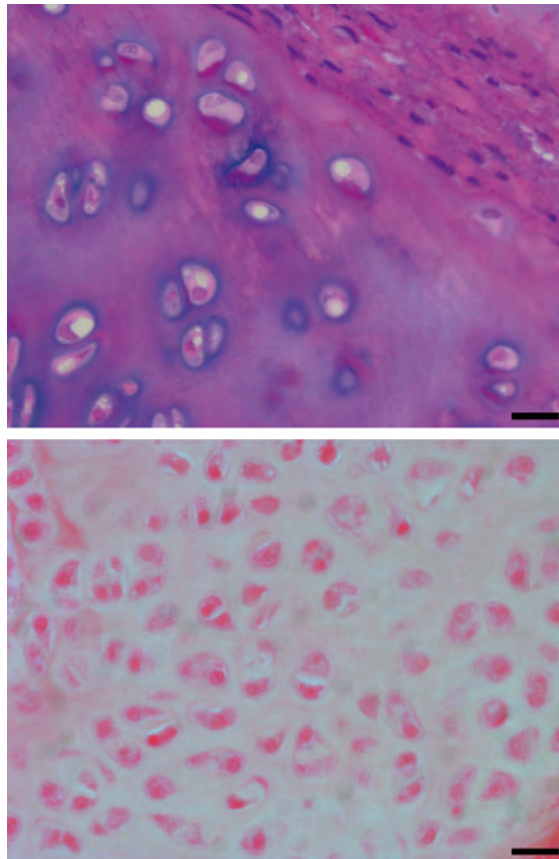
lagoan agertzen direnak **kondroblastoak** eta **kondrozitoak** dira. Zuntzak kolageno eta elastina dira eta, kasu horretan, biskositate handiko oinarrizko substantziekin nahasita daude. Kartilagoaren osagai nagusia zelularteko matrizea da. Zuntzak eta erdi-zurruna den oinarrizko substantziak malgua baina erresistentea den matrizea egiten dute. Kartilagoan ez da nerbiorik ezta odolirik ailegatu eta elikapena difusioz gertatzen da ondoko ehunetatik.

Kartilagoa **perikondrio** (ehun konektibo zuntzezko dentsu) izeneko geruza batez inguratuta dago (5.15. irudia). Perikondriotik kartilago barrunbera bidean, kondroblastoak daude. Horiek Golgi aparatu eta erretikulu endoplasmatico pikortsu ugari dute, matrizeko substantziak sortzeko. Kartilagoaren erdian, guztiz desberdintzatutako zelulak (kondrozitoak) egoten dira, zelularteko matrizez inguratuta. Kondrozitoek ere Golgi aparatu garatua, erretikulu endoplasmatico pikortsu asko eta zitosi besikula ugari dituzte; mitokondriotan, glukogenoan eta lipido tantatan, era aberatsak dira. Kondrozitoak **aintzira** izeneko zelularteko matrizearen barrunguneetan egoten dira. Aintzira bakoitzean, kondrozito bat kokatzen da, eta, zatiketa mitotikoz, hainbat zelula sortzen dira. Taldekatuta gelditzen diren zelula talde horiei **talde isogeniko** deritze (5.16. irudia). Talde isogeniko horien artean ez dago loturarik, ezta talde bereko zelulen artean ere. Kondrozitoen inguruan, zelularteko matrizeak zenbait atal ditu: **lurraldeko matrizea** edo **matrize kapsularra**, aintziretatik gertuen dagoena, eta **kondroitin sulfatotan** aberatsa da.



5.15. irudia

**Kartilagoa. Kartilago hialinoa, perikondrioarekin, kondroblastoekin eta kondrozitoekin. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$**



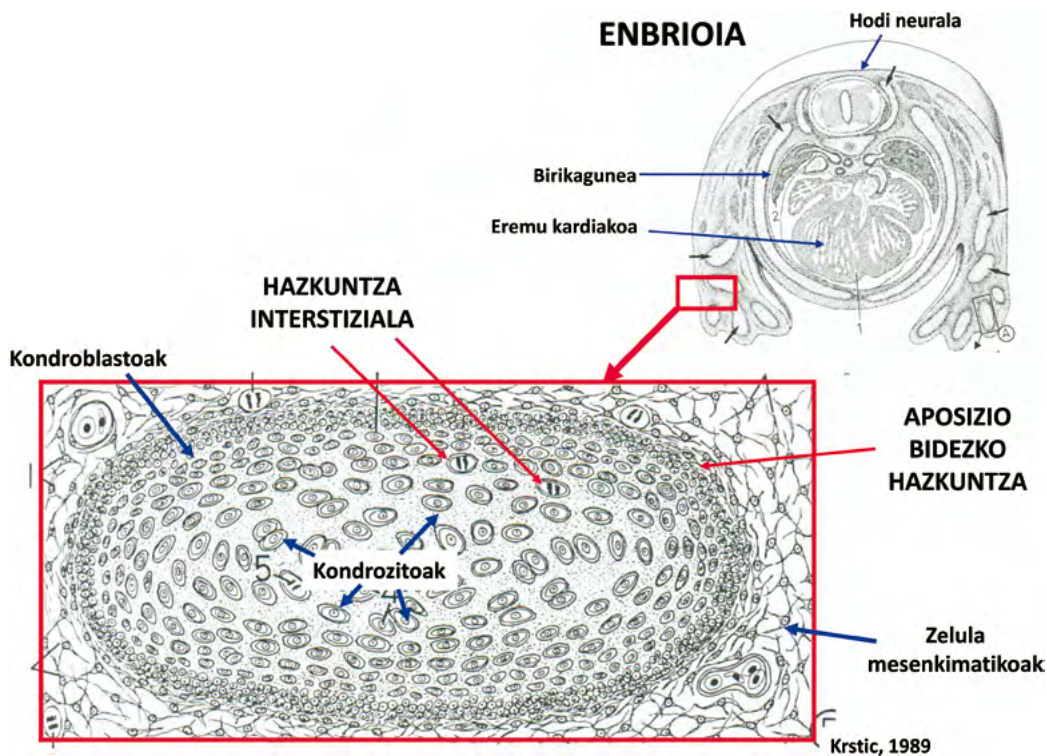
5.16. irudia

**Kartilagoa. Talde isogenikoak, kondroziotoak, aintzirak eta matrizea. Matrize kapsularra eta lurraldeko matrizea. Tindakta hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 20  $\mu$ m**

Zelularteko matrizearen zuntzak, kolagenoa (I. eta II. motakoak) eta zuntz elastikoak dira. Oinarritzko substantziak glikosaminoglikano sulfatatuak (keratan sulfatoa, kondroitin sulfatoa) eta azido hialuronikoa dira, besteak beste. Kartilagoaren funtzio nagusia bere matrizearen ezaugarriengatik lortzen du. Zelularteko matrizeak estres mekanikoa jasateko beharrezko malgutasuna du, baina deformazio nabaririk jaso gabe.

Hiru kartilago mota daude matrizeko zuntzen konposaketaren eta proportzioaren arabera: **kartilago hialinoa**, **kartilago elastikoa** eta **fibrokartilagoa**.

Kartilago hialinoa animalien gorputzean dagoen kartilagorik ugariena da eta erraz identifikatzen da eremu argiko mikroskopia bidez; orain arte azaldutakoa kartilagoaren zatian, guztiz betetzen ditu kartilago hialinoaren ezaugarriak, kondroblasto, kondroziotoak eta perikondrio ageriekin. Hazkuntzan dauden hezur luzeen xafla epifisiarioan agertzen da baita hezurren artikulazio eskualdeetan, sudurrean, laringean eta trakean ere. Kondroziotoak oso adierazgarriak diren aintziretan bananduta daude, eta talde isogeniko tipikoak sortzen dituzte. Matrizean dauden zuntzak II. motako kolagenozkoak dira eta ez dute orientazio nabaririk; zuntzen artean, kondroitin sulfato ugari dago (5.17. irudia).



5.17. irudia

### Kondrogenesia azaltzen duten eredu histologikoen eskemak (Krstic, 1989tik moldatua)

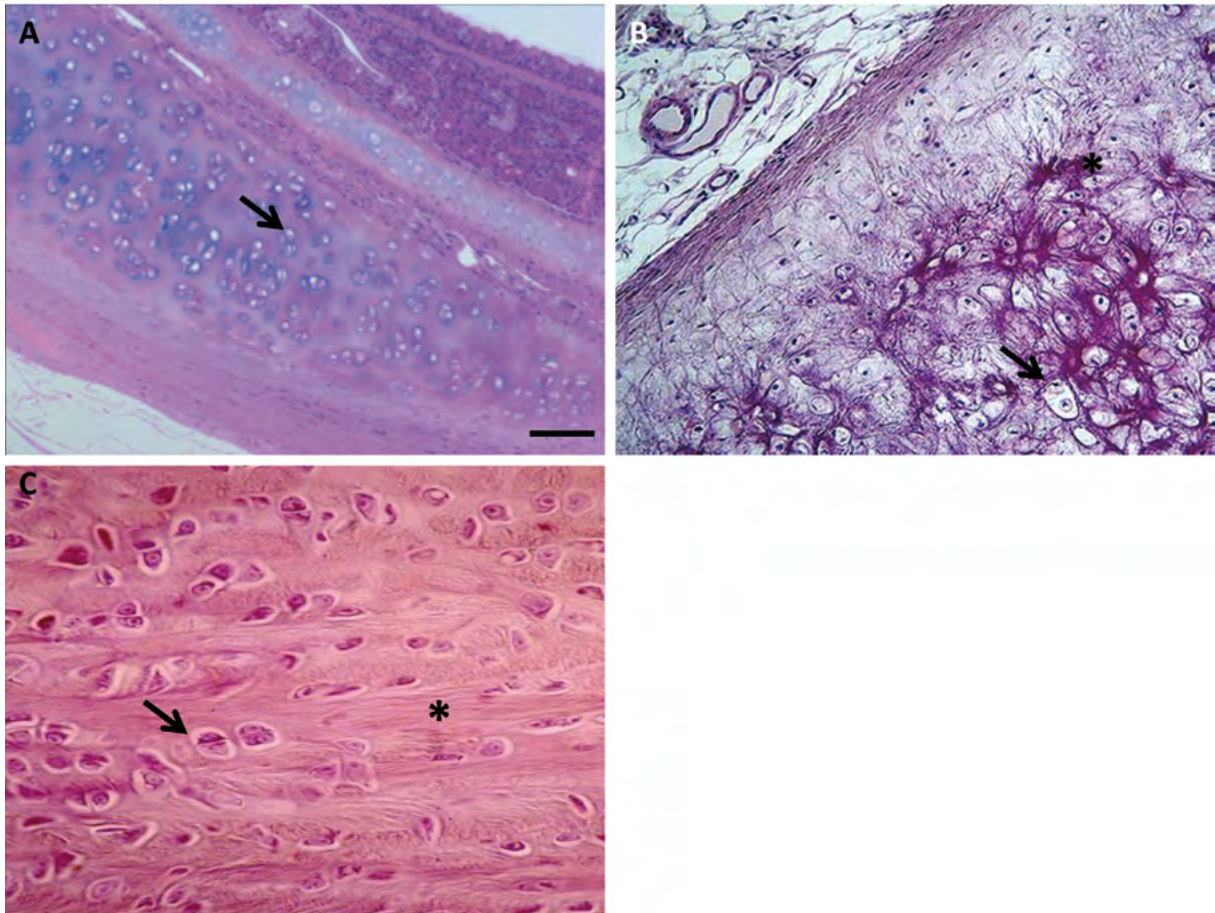
Kartilago elastikoaren ezaugarri esanguratsuena moldagarritasuna eta malgutasuna dira. Kartilago mota horrek belarrietan eta epligotisean agertzen dira, eta, II. motako kolagenoaz gain, kondrozitoen aintziren inguruan kokatzen diren zuntz elastiko ugari ditu. Kartilago elastikoan, kondrozitoak ugariagoak dira kartilago hialinoan baino. Kartilago elastikoa ez da birsortzen, ezta hezurtzen ere.

Kartilago moten artean, fibrokartilagoa da erresistenteena da, eta ornoen arteko diskoe-tan agertzen da. Zelularteko matrizea oso ugaria da eta I. motako kolageno zuntzen sare den-tsoz osatuta dago. Kondrozito gutxi daude, bat edo bi aintzira bakoitzeko. Aintzira horiek lerro paralelotan kokatuta daude zuntzen artean. Ez du perikondriorik; beraz, uste da kondrozitoak fibroblastoetatik eratortzen direla.

#### 5.9.1. Kondrogenesia

Kartilagoa sortzeko prozesuari kondrogenesia deritzo. Enbrioi-garaian, zelula mesenkimati-koek kondrifikazio-gunea sortzen dute eta, mitosi asko jasan eta gero, ehun protokondrala sor-tzen da. Beste alde batetik, nukleo kartilogenosoaren inguruan, kondentsazio-prozesu bat gerta-tzen da eta perikondrioa agertzen da. Nukleo kartilogenosoaren hazkuntza hasiko da, non matrize gehiago ekoizten duten zelula gehiagok parte hartuko baitute. Hazkuntza bi gunetan gertatzen da (5.18. irudia). Gune interstizialean, hazkuntza barrutik kanpora gertatzen da (**hazkuntza intersti-**

**ziala**) eta jadanik existitzen diren zelulak hazten dira; horiek zelularteko matrizea jariatzen dute eta mitosiak egiten dituzte. Beste gunea **aposizio bidezko hazkuntzarena** da; periferian gertatzen da eta perikondrioaren zelulak kondroblastoetan desberdintzen dira, eta, horiek heldutasunera heltzean, kondrozitoetan desberdintzen dira, eta, hala, kartilago heldua bukatu egiten da.



5.18. irudia

**Kartilago motak:** A) Kartilago hialinoa trakean, Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$ , B) Kartilago elastikoa epiglotisean. Geziak: kondroblastoak eta talde isogenikoak. Asteriskoa: zuntz elastikoak. Tindaketa Gomori Aldehido-fuksina (10X); (<http://www.medic.ula.ve/histologia/anexos/atlas/8/epiglottis.htm>), C) Fibrokartilagoa bizkarrezur-diskoetan. Geziak: kondroblastoak eta talde isogenikoak. Asteriskoa: kolageno zuntz orientatuak. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala barra: 20  $\mu\text{m}$  ([http://histologiaunah.hostzi.com/index\\_files/Page415.htm](http://histologiaunah.hostzi.com/index_files/Page415.htm))

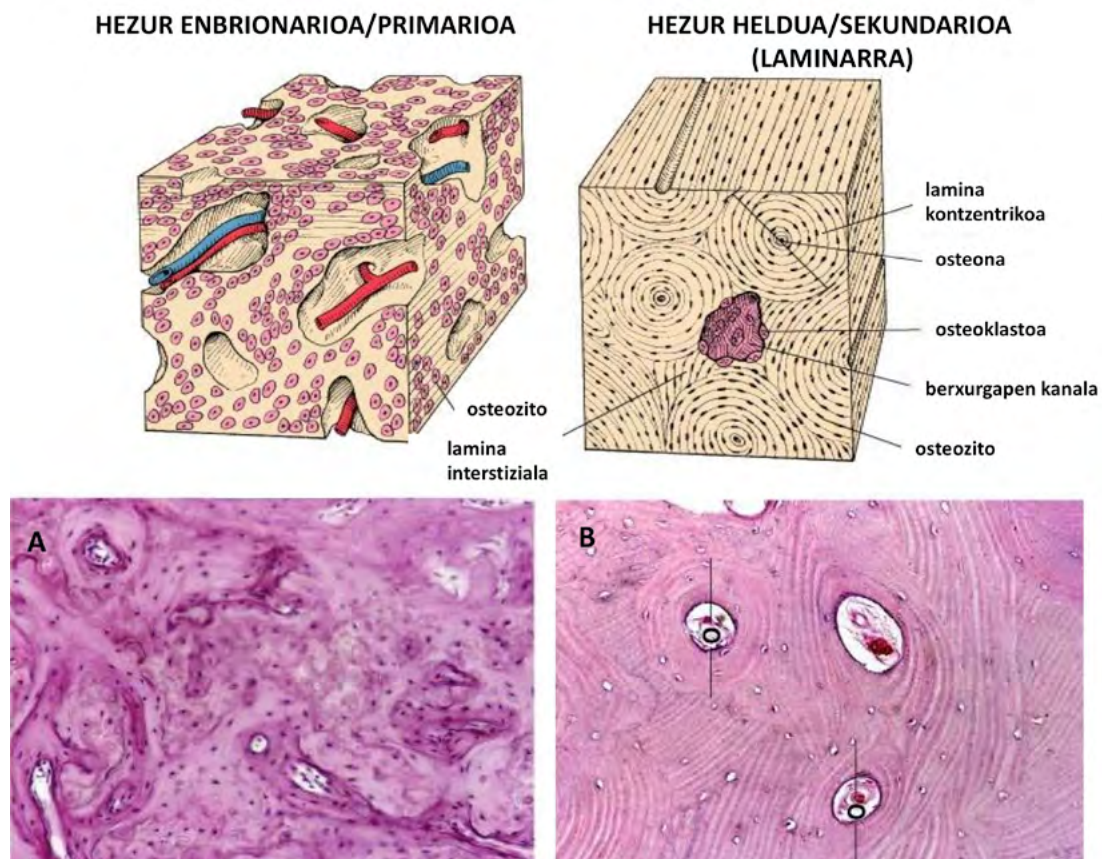
### 5.10. Hezurra

Kartilagoa bezala, hezurra ehun konektibo figuratua da. Ehun mota hori ordodunen berezitasuna da; ez da agertzen beste filumetan. Kartilagoan bezala, zelulak, askotan, zelularteko matrizean isolaturik gelditzen dira. Kartilagoaren aldean, askoz ere gogorragoa da zelula kanpoko osagaiak kaltzifikatuak daudelako. Kartilagoan ez dauden **hidroxiapatito** ( $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$ ) fosfato

gatzak agertzen dira, matrizeari gogortasuna emateko (kaltzifikatuta dago), eta odol-hodiak ere agertzen dira zelula horien mantenua bermatzeko.

Matrize gogor horretan, zelulak isolatuta ager daitezke eta beren arteko kontaktua luzakin zitoplasmatiko meheaz lortzen dute. Besteak beste, elementu zelular hauek ditugu: osteoprogenitoreak (zelula hezur-sortzaileak), **osteozitoak**, **osteoblastoak** eta **osteoklastoak**. Zelularteko matrizeko zuntzak I. motako kolagenoak dira, eta, oinarrizko substantzia gisa, glukoproteinak eta fosfoproteinak, kondroitin sulfatoa eta keratan sulfatoa dituzte. Hezuraren funtzioen artean, barne-euskarria ematea izango da garrantzitsua. Beste alde batetik, hezurra ehun pitsua da eta, mugitzeko, muskulu eta tendoiaren aingurapen sendoak izango ditu. Bizi-organoen babesa ere bermatzen du, hala nola garezurrari eta toraxeko hezurrei esker. Hainbat ornodunetan (arrainetan ez), hezurak oso garrantzitsua den beste funtzioa ere betetzen du; barrunberola sistema hematopoietikoa kokaleku nagusia da eta odol-zelulak hor sortu eta garatzen dira. Azkenik eta kaltzifikatutako egitura denez, kaltzioaren mobilizazioarako erreserba ere bada.

Nahiz eta hezurak ehun nahiko homogeneoa diren, bi mota bereiz daitezke garapen-fasearen arabera: hezur enbrionarioa edo primarioa eta **hezur heldua** eta **sekundarioa** (5.19. irudia).



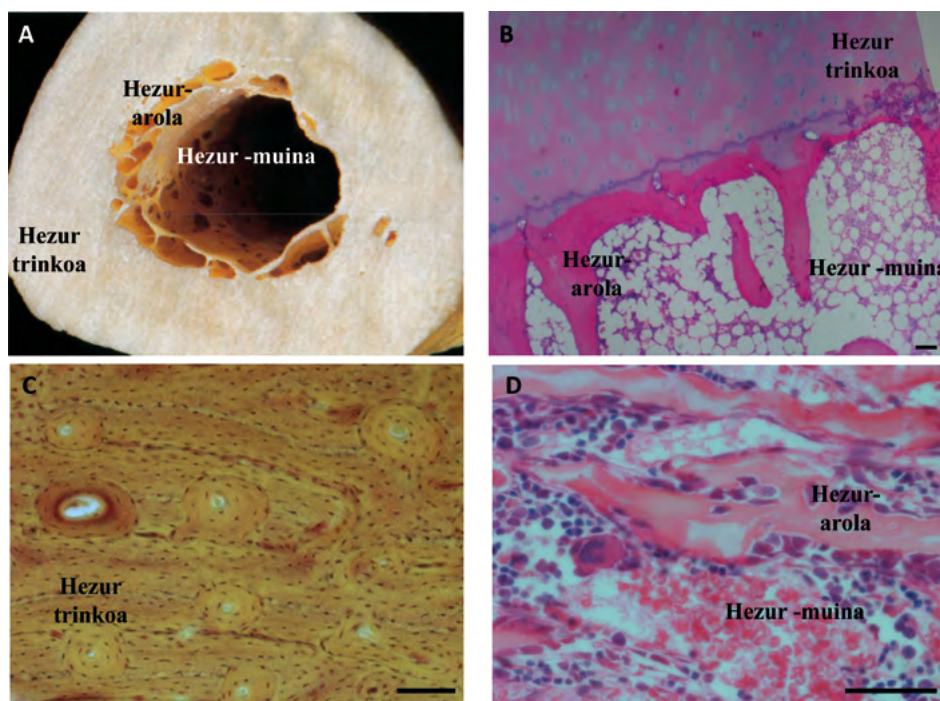
5.19. irudia

Hezur enbrionarioaren eta hezur helduaren arteko konparaketa eta mikrografiak.  
 A) Hezur enbrionarioa; B) Hezur heldua. Tindaketa hematoxilina/eosina.  
 (Ross & Pawlina, 2006tik moldatua)



Hezur enbrionarioa, bere izenak adierazten duen bezala, enbrioiaren eskeletoan egoten da. Kolageno-zuntzak, norabide zehatzik gabe, zoriz orientatzen dira; osteozitoen proportzioa handia da eta ez dute **hezur-xaflaxkarik** (laminarik) sortzen. Hezur mota hori behin-behinekoa da, eta, garapena aurrera doan heinean, **hezur laminarrak** (helduak) ordezkatu du.

Hezur heldua edo sekundarioa (hezur laminarra ere deitzen zaio) helduen eskeletoan egoten da, eta, kasu horretan, kolageno-zuntzak oso antolatuta daude, paraleloki. Osteozito gutxi daude ondo antolaturiko hezur-xaflaxken artean (5.20.C. irudia). Histologikoki desberdinak diren bi gune ditugu, **hezur arola** eta **hezur trinkoa** (5.20.A eta B. irudiak). Hezur arolak hezur-horma meheak eta adarkatuak ditu, eta, geratzen diren barrunbeetan, **hezur-muina** edo sistema hematopoietikoa kokatzen da (5.20.D. irudia). Hezur trinkoak itxura zurruna du eta, barrenean, zulo edo irekiune gutxi eta txikiak ditu. Mikroskopiok soilik bereiz daitezke.

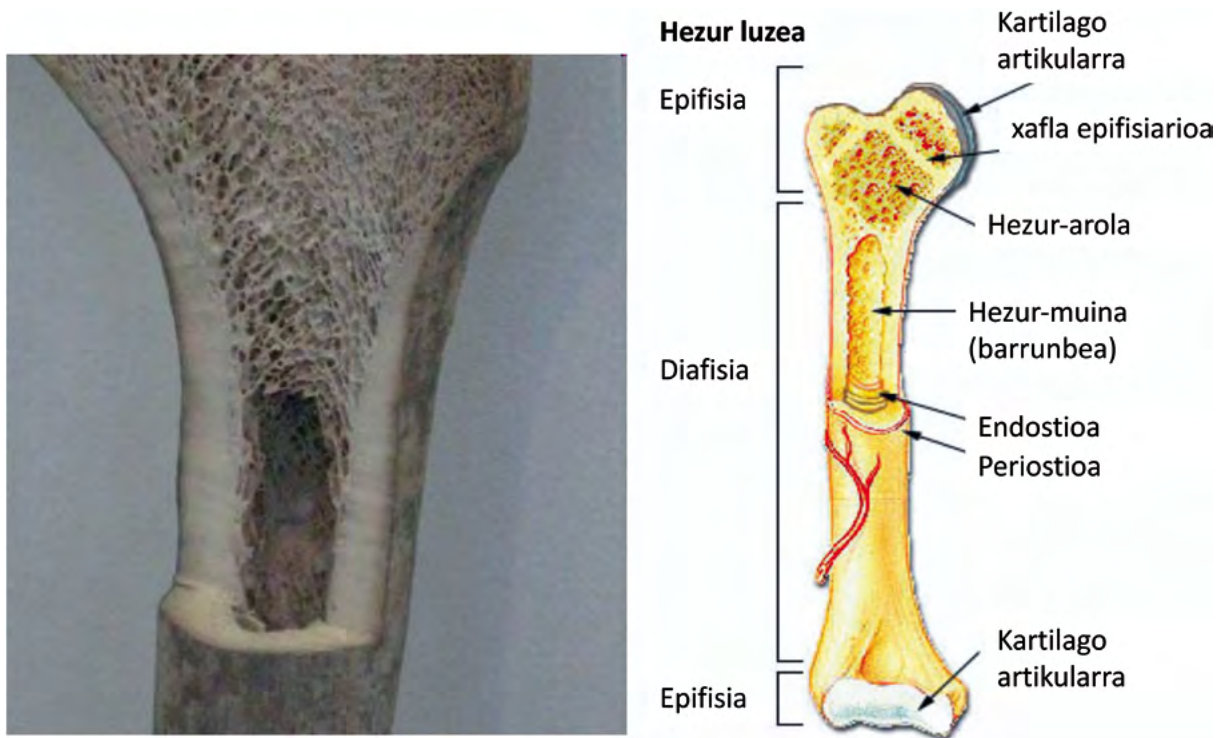


5.20. irudia

**Hezur heldua. A) Zeharkako ebaketa morfologikoa non hezur trinkoa, arola eta muinaren hutsunea ikusten baitira, B) Zeharkako ebaketa histologikoa non hezur trinkoa, arola eta muinaren hutsunea ikusten baita, HE tindaketa. Eskala-barra: 100  $\mu\text{m}$  C) Hezur trinkoaren xehetasun histologikoa, non xaflaxka antolatuak ikusten baitira, Tindaketa zilarrezko inpregnazioa. Eskala-barra: 100  $\mu\text{m}$  D) Hezur-arolaren eta hezur-muinaren xehetasun histologikoa Tindaketa hematoxilina-eosina. Eskala-barra: 20  $\mu\text{m}$**

Egitura horiek guztiak **hezur luzeen** ezaugarriak dira. Hezur luzeen morfologia aztertzen badugu (5.21. irudia) ikusten dugu hezurra zilindro huts luzea dela diafisi izeneko zatian eta pro-

tuberantzia borobilduetan (**epifisi** izenekoak) bukatzen dela bi muturretan. **Diafisiaren** hormak hezur trinkoz osaturik daude eta, barnealdean, hezur-muina kokatzen da hezur arolaren tarteetan. Epifisian, hezur arola dugu nagusiki, hezur trinkoaren geruza fin batez gaineztatuturik. Hazten ari diren hezur luzeetan, beste gune bat ere badago, epifisiaren eta diafisiaren arteko ukipen-eskualdean, metafisietan, kartilagogunea dago **epifisi-xafla**. Hezurra epifisi-xafla horretatik hazi eta luzatu egiten da.



5.21. irudia

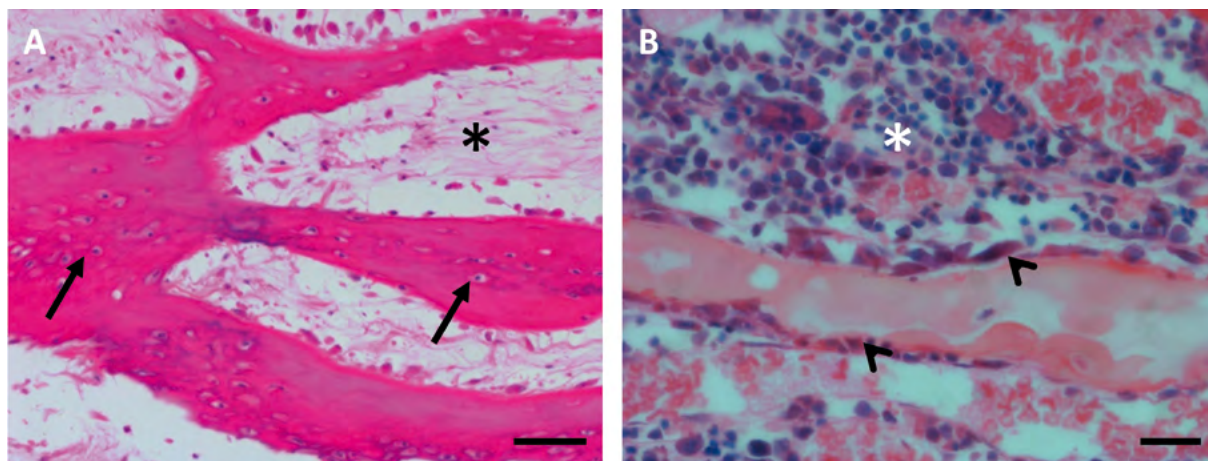
**Hezur luzearen morfologiaren irudia**  
(Junqueira & Carneiro, 2005tik moldatua)

### 5.10.1. Hezur-ehunaren zelulak

Hezur helduetan, oso ondo antolatutako zuntzen artean, zelula erdi isolatuak agertzen dira. Zelula horiek (osteozito, helduak direnean) **zelula osteoprogenitoretik** (hezur-sortzailak) desberdintzen dira. Osteoprogenitoreek hezuraren zelulak sortuko dituzten zelula aitzindari ez-aktiboak izango dira. Zelula horiek periosteotik (hezuraren gaineztatzen duen ehuna) eta endosteotik (hezuraren barrunbeak gaineztatzen duen ehuna) etortzen dira. Bi zelula osteoprogenitore mota egon daitezke: zelula mesenkimatikoak, osteoblastoak sortuko dituztenak, eta monozitoak, osteoklastoak sortuko dituztenak.

Zelula mesenkimatikoetatik eratortzen diren osteoblastoek, hezur berria eratzen ari diren eskualdeetan, pseudoepitelio bat eratzen dute. Osteoblastoak erretikulu endoplasmatico pikortsuan eta Golgi aparatuan aberatsak dira, hezuraren matrizeko osagai organikoak

sintetizatzen eta matrize horretan kolagenoa, proteoglikanoak eta hidroxiapatita gatzak jariatzen. Matrizea sortzeaz aparte, pentsatzekoa da kaltzioaren garraioan ere parte hartzen dutela fosfatasa alkalinoan aktiboak direlako. Osteoblastoek sortzen duten zelula kanpoko matrizeaz inguratuta eta ia isolaturik geratzen direnean, heldu direla esaten da eta osteozito deritze (5.22. irudia).

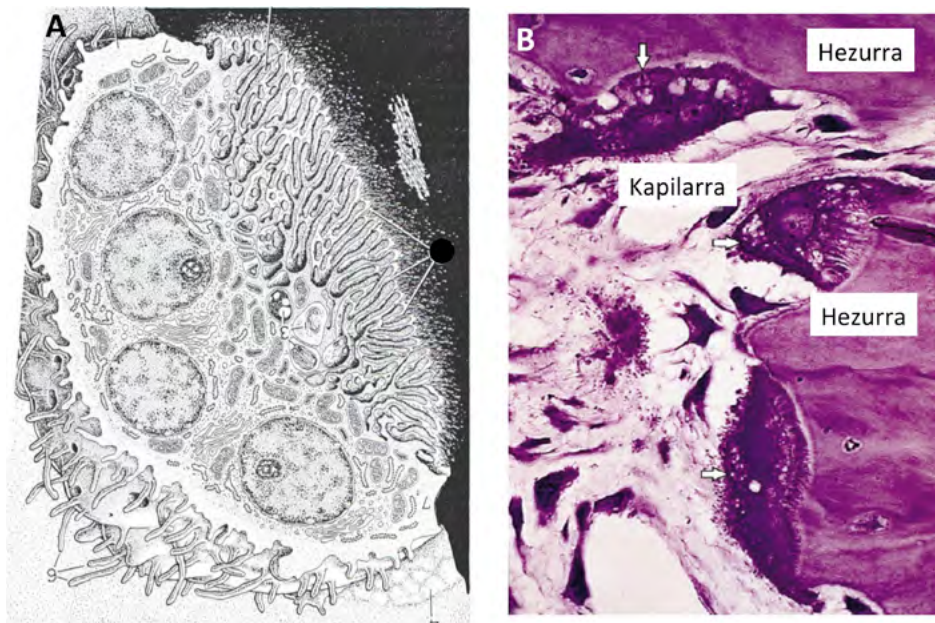


5.22. irudia

Hezurra. A) Geziak: osteozitoak; asteriskoa: hezur-muina. HE tindaketa. Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$ .  
B) Gezi-buruak: osteoblastoak hezur-arolaren inguruan; asteriskoa: hezur-muina.  
Tindaketa hematoxilina/eosina.. Eskala-barra: 20  $\mu\text{m}$

Osteozitoak hezurren kanpo matrizeko aintziretan kokatuta daude eta ez daude guztiz isolatuta, luzakin zitoplasmatiko oso luzeen bitartez zelulen artean erlazioa baitute. Luzakin horiek matrizean dauden kanal txikietatik sartzen dira eta, beste osteozitoen artean, nexu motako loturak eratzen dituzte. Osteoblastoetatik desberdintzen dira ultrastrukturalki, erretikulu endoplasmatikoa pikortsu eta Golgi aparatua gutxiago dutelako, baina, hala ere, inguruko hezurra birsortzeko gaitasuna mantentzen dute.

Monozitoetatik etortzen diren osteoklastoek eratutako hezurra suntsitu eta bixurgatzen dute hezur arolak sortzeko. Hezur-arolean, **Howship** izeneko barreguneetan egoten dira (5.23. irudia). Barregune horiek hezuraren bixurgapenaren ondorioz agertzen dira. Osteoklastoak zelula nahiko handiak dira, eta monoziotoen fusioen ondorioz sortzen dira; horregatik, multinukleatuak (2-25 nukleo) dira. Ultrastrukturalki, mitokondrioetan, Golgi aparatuan eta lisosometan aberatsak dira eta mikrobiloxka ugari dituzte hezuraren azalari begira. Beraz, bixurgapenerako makineria zelularra dute eta, hala, hezur-matrizea digeritzen duten jariatzen duten entzima hidrolitikoak eraginez, kaltzioa bixurgatzeko eta odolera askatzeko.



5.23. irudia

**Osteoklastoen irudiak. A) Osteoklasto baten ilustrazioa (Krstic, 1989tik moldatua. B) Hezuraren argi mikroskopiazko irudia. Osteoklastoak Howship barreguneetan ikusten dira. Tindaketa hematoxilina/eosina. (Junqueira & Carneiro, 2005tik moldatua).**

### 5.10.2. Hezur-ehunaren matrizea

Hezuraren zelularteko matrize zurrun eta gogorra analizatzen badugu, ikusten dugu matrize kaltzifikatu bat dugula, eta horrek metabolitoen difusioa oztopatzen du hala ere, oso baskularizatuta egon daiteke eta hori ezinbestekoa da zelulen mantenturako. Topa ditzakegun oinarrizko substantzien artean, erdibana banatzen dira, pisu lehorrean, matrize organikoa eta gatz mineralak. Matrize organikoan, honako glikoproteina hauek ditugu: I. motako kolagenozuntzak, glikosaminoglikanoak (kondroitin eta keratan sulfatoak) eta osteonektinak. Zelula kanpoko matrizearen parte organiko horri osteoidea ere deitzen zaio. Osteoidea ez dena parte inorganikoa da, eta, besteak beste, fosfato kaltzikoak (hidroxiapatita), bikarbonatoz eta magnesioz, potasioz edo sodioz osatuta dago.

### 5.10.3. Hezur-ehunaren gaineztadurak

Zelularteko matrizeaz eta zelulez aparte, badaude bi gaineztadura hezuraren: kanpotik, **periostioa**, eta, barrutik, **endostioa**.

Periosteoa hezuraren kanpoko azalerak gaineztatzen ditu, artikulazioetan izan ezik. Baskularizatuta dagoen ehun konektibo dentsozko kanpo-geruza zuntzazkara bat dago kanpoaldean, eta, barneko aldean, ehun konektibo laxoa den eta zelula osteoprogenitoreak eta osteoblastoak dituen osteogenoa izeneko geruza dugu. Hezuraren hazkuntzan eta elikapenean parte hartzen du. Horretaz aparte, tendoiaren eta lotailuen aingurapenguneak diren **Sharpey zuntzak** agertzen dira, ezinbestekoak organismoaren hezurak mugitzeko.

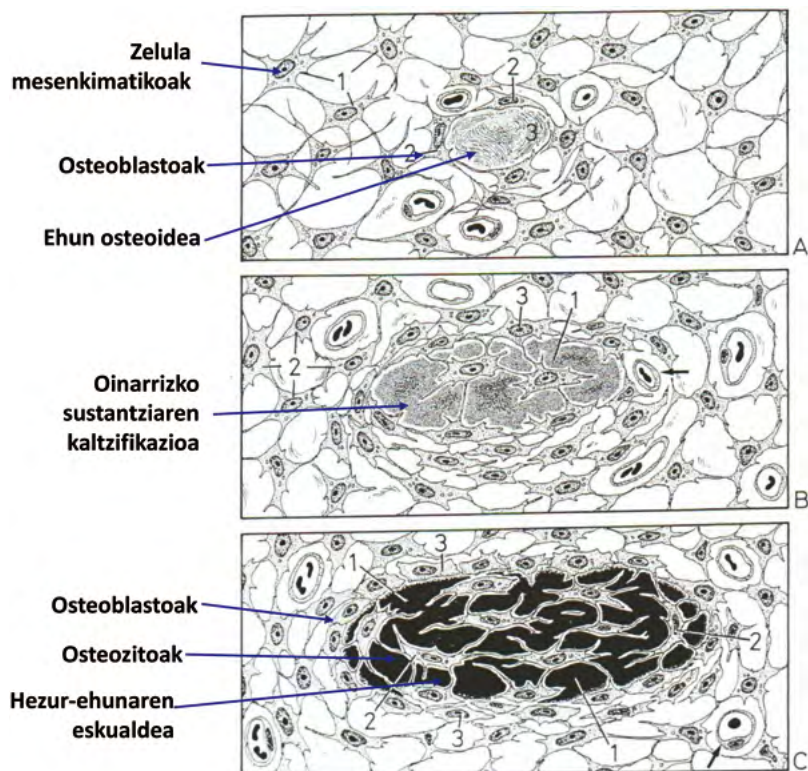
Endostioa, hezuraren barnealdeko azalerak gaineztatzen ditu; hezur arola, trabekulak, hezur-muina, **Havers** eta **Volkman kanalak**. Zelula osteogeniko (osteoblasto) lauen geruza nahiko jarraitua da. Osteoblastoek hezurra hazarazi, konpondu eta elikatzen dute.

#### 5.10.4. Osteogenesisia

Hezurra beste ehun konektibotik eratortzen da eta bi hezurtze mota daude: **intramintzakara** edo **desmala** eta **kondrala** edo endokondrala. Hezurtze desmala **hezur lauetan** edo mintzakaretan gertatzen da eta desberdintzatugabeko ehun konektibotik (zelula mesenkimatikoak) sortzen da. Hezurtze kondralean, berriz, hezurra jadanik sortuta dagoen kartilagoetik sortzen da eta hezur trinkoa eta arola sortuko du. Bi osteogenesi motek hezur heldugabea (intramintzakara) sortzen dute, eta, ondoren, garapen-prozesuen arabera, hezur helduak (laminarrak) sortuko dira.

##### 5.10.4.1. HEZURTZE DESMALA

Hezur lauetan (garezurra, aurpegia, klabikulak...) gertatzen den garapena da Zelula mesenkimatikoaren taldekatzearekin hazten da prozesua; ondoren zelulen taldekatze horietan, matrize dentso bat sortzen da, **osteoidea** izenekoa. Matrize horretan, zelula mesenkimatikoak osteoblasto bihurtzen dira eta hezuraren matrizea sintetizatzen dute (I. motako kolagenoa, hidroxiapatitoa). Matrizeaz inguratutako geratzen direnean, osteoblastoak osteozito bihurtzen dira eta beren heltze-prozesua bukatzen. Hasierako zelulen taldekatzea inguratzen zuen ehun konektiboa periostio eta endostio izatera igaroko da (5.24. irudia).



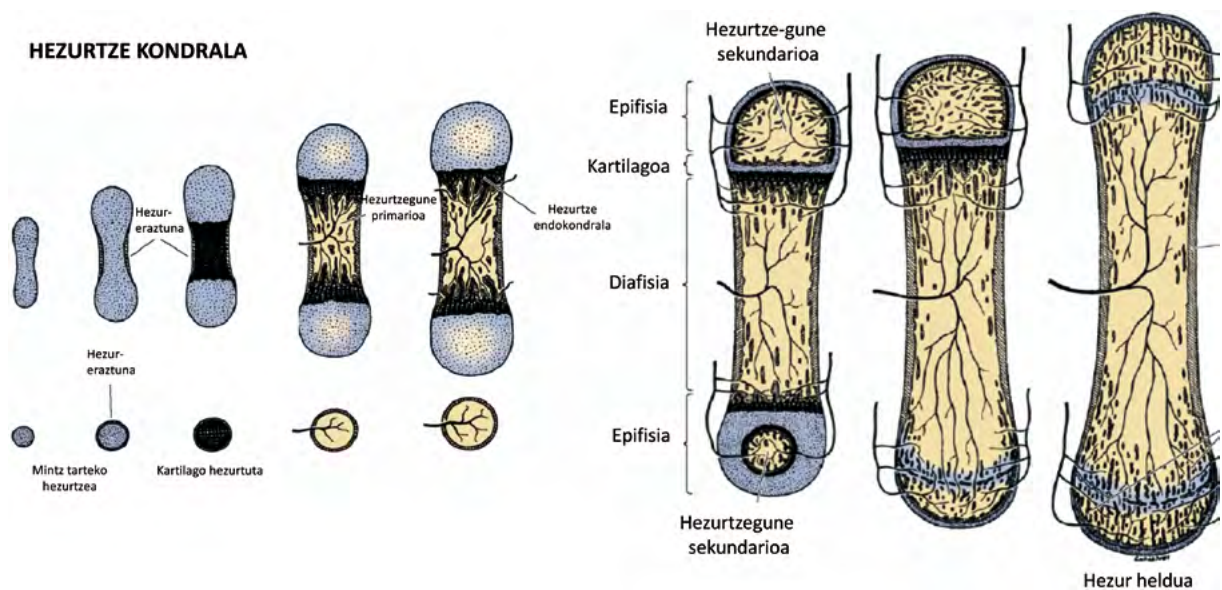
5.24. irudia

Hezurketa desmalaren irudi eskematikoak (Krstic, 1989tik moldatua)

## 5.10.4.2. HEZURTZE KONDRALA

Hezur luzeetan gertatzen den garapena da (5.25. irudia). **Hezurtze perikondrala** zuzena gertatzen da eta kartilago hialinoa garatua agertzen da. Erastun-hezur perikondrialak desberdintzatzen da. Osteoblastoek eta osteozitoek hezurtze-prozesua hasten dute. Ondoren, kondrozitoen hipertrofia gertatzen da, hezurketa endokondral ez-zuzena. Kondrozitoak zutabeetan antolatzen eta hipertrofiatzen dira; kaltzifikazio-gunea hasten da beren inguruan. Kaltzifikazio-gune horretan, baskularizazioa gertatzen da, odol-hodiak **hezur-eratzuna** apurtu eta barneratzen dira; lehenengo osteoblasto goiztiarrak agertzen dira zelula mesenkimatikoe-tatik. Odol-hodien adarkamenduarekin batera, kondroklastoak laguntzaz, hezur-muina eratu egiten da eta hezur-eratzuna ere garatu egiten da periostio barrenean. Hurrengo pausoan, **kartilago besikularraren** garapena hasten da, non honako gune hauek desberdintzen baitira (5.26. irudia):

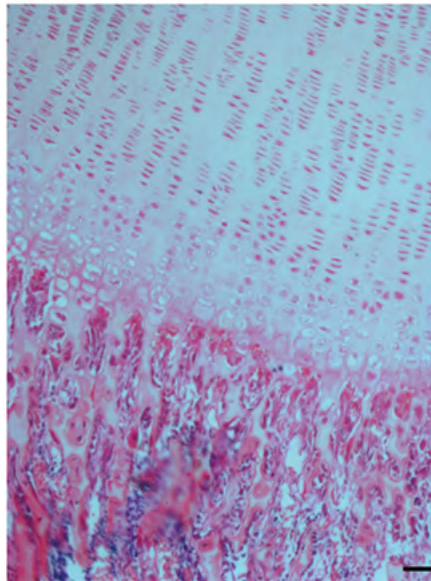
- I. Osifikatu gabeko kartilago gune hialinoa (erreserba-eskualdea).
- II. Kartilago kolumnarra (proliferazio-haziera).
- III. Kaltzifikazio-eskualdea (kondrozito hipertrofiatuak).
- IV. Kartilagoaren suntsipen-eskualdea (kondroklastoak).
- V. Hezurtze endokondralaren eskualdea.



5.25. irudia

**Hezurketa kondralaren eskema (Junqueira & Carneiro, 2005etik moldatua)**

Kaltzifikazio-muga definitzen da eta kaltzifikazio-gune sekundarioa ere sortzen hasten da. Osteoblastoak eta osteoklastoak aktiboago daude eta hezur-barrunbeari forma ematen diote. Hurrengo pausoan, gune epifisiarioaren garapena eta xafla epifisiario definitua ikus daitezke; diafisia hezurtu egiten da. Luzetarako hazkuntzak jarraitzen du eta artikulazioaren kartilagoa geratzen da, kartilago ez-kaltzifikatua. Luzeetarako hazierarekin, hezurra guztiz garatua geratzen da eta, besteak beste, osteoblasto, osteozito eta osteoklasto zelulak geratzen dira.

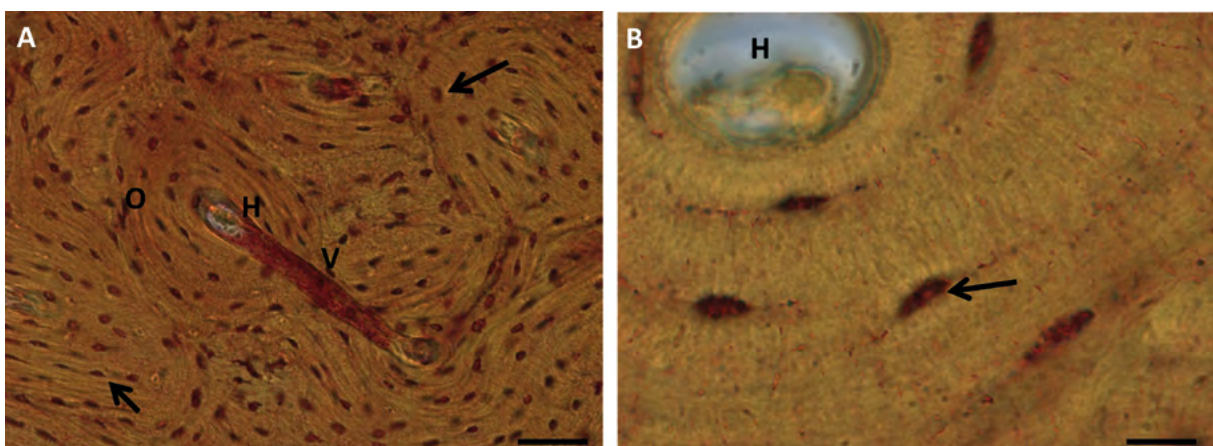


5.26. irudia

**Kartilago besikularraren zonazioa. Tindaketa hematoxilina/eosina.. Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$**

#### 5.10.4.3. HEZURTZE SEKUNDARIOA

**Hezur primarioen** sorrera bukatzen denean, hezurak berrantolaketa-prozesu bat egingo du. Osteoklastoak kaltzio eta beste substantzia batzuk birxurgatzen hasiko dira eta osteoblastoek hezur-barrunbea birmoldatuko dute. **Osteonak** sortuko dira, non Havers eta Volkmann kanalak bereiziko diren, betiere odol-kapilarrak erdigunean izaten dituztela. Antolaketa histologiko hori (osteona) hezuraren unitate estrukturala da (5.27. irudia). Birmoldaketa hori bizitza osoan zehar gertatzen da. Osteozitoak xaflaxka zirkular zentrokidetan antolatzen dira kapilar baten inguruan; Havers kanala deritzo eta elkarren artean komunikatzen dituzte Volkmann kanalak. Halakoetan, osteozitoak ez dira xaflaxka zentrokidetan agertzen (5.27. irudia).



5.27. irudia

**Hezur trinkoa. Tindaketa zilarrezko inpregnazioa. A) Eskala-barra: 50  $\mu\text{m}$ . B) Eskala barra: 10  $\mu\text{m}$ . O: Osteona , H: Havers kanalak, V: Volkmann kanalak, geziak: osteozitoak**

## 6. gaia

### Muskulu-ehuna

---

6.1. Muskulu-ehuna kontzeptua eta haren ezaugarriak .....	88
6.2. Miogenesia .....	90
6.3. Muskulu leuna .....	90
6.3.1. Muskulu leunaren uzkurketa .....	92
6.4. Muskulu ildaskatua .....	93
6.4.1. Muskulu ildaskatu eskeletikoa .....	94
6.4.1.1. Muskulu ildaskatu eskeletikoaren uzkurketa .....	97
6.4.2. Bihotz-muskulu ildaskatua .....	98
6.4.2.1. Bihotz muskulu ildaskatuaren uzkurketa .....	99
6.4.3. Ornogabeen muskulu ildaskatuak .....	99
6.4.3.1. Ornogabeen muskulu ildaskatuaren uzkurketa .....	99

---

#### 6.1. Muskulu-ehuna kontzeptua eta haren ezaugarriak

Animaliengan, giharrek kontrolatzen dituzte organismoaren desplazamendua eta barne-erriaren mugimenduak. Giharrek muskulu-ehunaz osaturik daude nagusiki. Muskulu-ehunaren ezaugarri nagusia uzkurtzeko gaitasuna da eta haren zelulak, **miozitoak**, uzkurketa-prozesuetan espezializaturik daude. Miozitoek proteina uzkurkorren (aktina eta miosina) **miopiruen** kantitate handia dute. Proteina horiek uzkurketarako beharrezkoa den indarra sortzen dute, eta, hala, elkarrekin lotu eta **miozuntzak** eratzen dituzte.

Miozitoak itxura luzeko zelulak dira eta, milimetro batetik hasi, eta hainbat zentimetrotako luzera izan dezakete. Zelula zapalak edo zilindrikoak dira eta 10-100  $\mu\text{m}$  bitarteko zabalera izan dezakete. Zelula muskularrak estuki lotuta daude elkarri eta muskulu zuntzak eratzen dituzte. Miozitoen barne-antolaketa berezia duenez, beren ultrastrukturan, termi-





## 6.2. Miogenesia

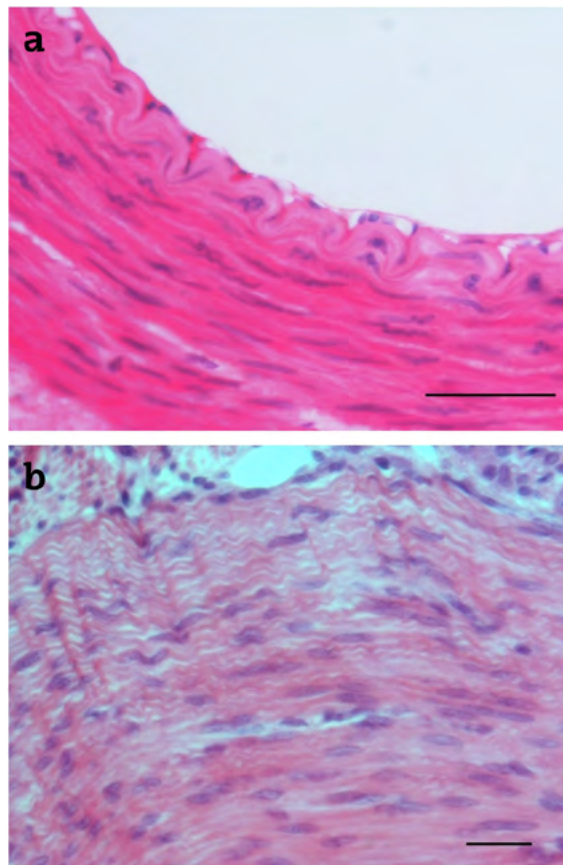
Muskulu-ehunaren garapena miogenesi-prozesuaren bidez gertatzen da enbriogenesisian. Miozitoak mesodermoko zeluletatik eratorriak dira, mioblasto izeneko zelula aitzindari baten desberdintzapenez. Miosinen familiako proteinak (MyoD, Myf5, miogenina, etab.) egotea da ezaugarri goiztiarretako bat. Muskulu ildaskatu eskeletikoaren kasuan, miozito sortu berriak fusionatzen dira, eta zuntz nukleoaniztunak sortzen dituzte. Beste muskuluetan, miozitoak estuki lotzen dira, baina beren izaera indibiduala mantentzen dute. Mesodermoko zelula aitzindarietatik, bigarren muskulu-zelulen leinu bat ere sortzen da, **zelula sate-liteak** edo miosateliteak. Zelula horiek xafla basalaren inguruan kokatzen dira, muskulu ildaskatu eskeletikoaren kasuan. Zelula sateliteak miozitoetan desberdintzatu daitezke kinada kimiko hormonalen pean, eta muskuluaren berriztapenean edo berreraketan hartzen dute parte.

## 6.3. Muskulu leuna

Muskulu leunak ez du ildaskarik eta haren uzkurketa-mugimendua ez-borondatezkoa da. Honako hauen kanpoaldean agertzen da: animalien heste gorria, urdaila, heste mehea, bronkioak, uteroa, uretra, maskuria eta odol-hodiak. Ile folikuluen muskulua ere bada, eta ileen tentetzea kontrolatzen du.

Muskulu leuneko zelulak itxura luzanga (fusiformea) dute; nukleoa zentrala da eta uzkurketa-ahalmen oso handia dute (6.2 irudia). Zelula kanpoko matrizea oso elastikoa da eta kolagenoan (I. eta III. motakoa), elastinan, glikoproteinatan eta proteoglikanotan aberatsa da. Zelulak taldekatzean, azaoak edo sortak eratzen dituzte eta zelulak nexuen bidez lotuta egoten dira. Sarkoleman, kabeolak oso arruntak izaten dira. Muskulu leuneko miozitoen barne-antolaketa, miozuntzak elkarrekiko eta zelularen ardatz nagusiarekiko paraleloki kokatzen dira eta ez dute ildaskarik eratzen (6.3. irudia). Miozuntzen arteko eskualdeetan eta miozuntzak mintz plasmaticoarekin lotzen diren eskualdeetan, aingurapen-xaflak edo **gorputz dentsoak** izaten dira. Gorputz dentsoak alfa-aktininan aberatsak dira, eta aktina miopiruak lotzen dituzte. Gorputz dentsoetan ere, piru ertainak (bimentina eta desmina) egon daitezke eta egitura sendotu. Gorputz dentsoak sarkoleman agertzen direnean, zelula-kanpoko matrizearekin ere, loturak eratzen dituzte eta ukipen fokaletan parte hartzen dute.

Muskulu leunaren miosina-molekula nagusia II. motako miosina da, baina lau isoformatan ager daiteke. Aktina oso ugaria da eta beste muskulu moten aldean, muskulu leuna aberatsena da. Bi uzkurketa-proteina nagusi horiekin batera, kalmodulina (uzkurketaren aktibatzailea miosina aktibatuz), kaldesmona (uzkurketaren inhibitzailea kalmodulina zein aktina lotuz) eta kalponina (uzkurketaren inhibitzailea aktina lotuz) proteinek ere parte hartzen dute uzkurketa-prozesuaren kontrolean. Tropomiosina ere agertzen da, eta aktina-miopiruak gainzatu egiten dira.



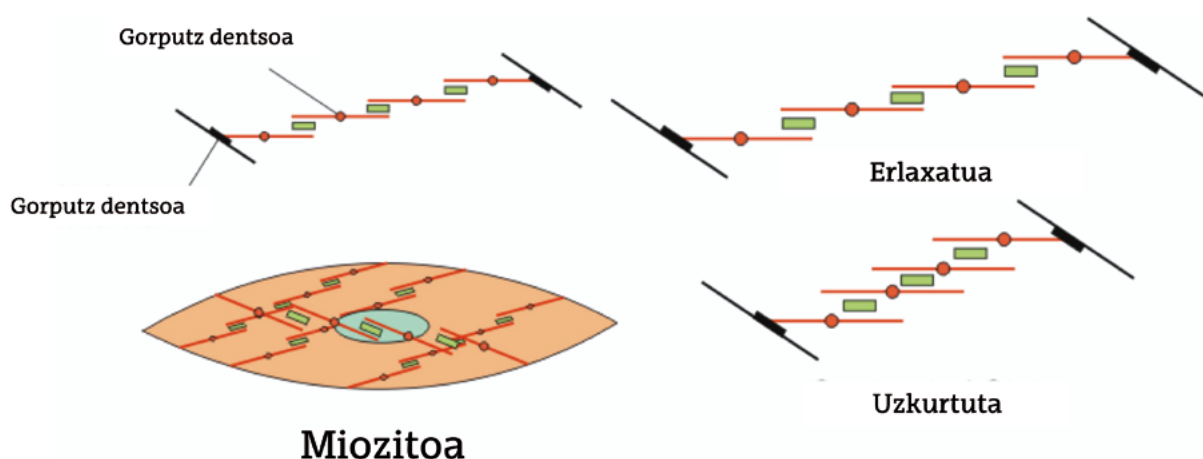
6.2. irudia

Muskulu leuna.

A) Muskulu leunaren antolaketa arterian. Itxura fusiformea dute eta nukleo zentrala.

B) Muskulu leunaren antolaketa heste mehean. Tindaketa hematoxilina/eosina.

Eskala-barra 50  $\mu$ m



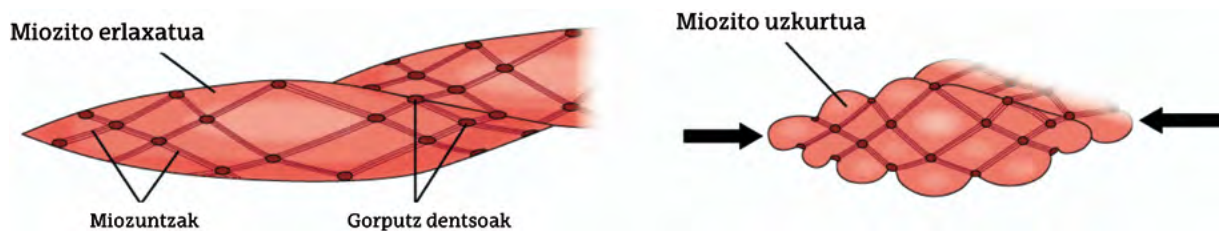
6.3. irudia

Muskulu leuneko miopiruen antolaketa. Miozuntzak elkarrekiko eta zelularen ardatz nagusiarekiko paralelo antolatzen dira. Miozuntzen lotura guneei gorputz dentso deritze. (Wikipediatik moldatua)

### 6.3.1. Muskulu leunaren uzkurketa

Muskulu leunaren uzkurketa ez-borondatezkoa da eta uzkurketa-ahalmena oso handia da. Uzkurketa-ahalmenean oinarrituz, muskulu leunaren bi azpimota edo aldaera daude. Hots, muskulu leun bakuna eta unitate askoko muskulu leuna. Lehenengoaren kasuan, muskuluan dauden zuntz (zelula) guztiak aldi berean uzkurtzen eta erlaxatzen dira. Zelulen arteko mugak oso lausoak dira eta zitoplasmak elkarri konektaturik daude nexu ugarien bitartez. Bigarrenaren kasuan, muskulu-zelula bakoitza inerbaturik agertzen da eta mailakako uzkurdura-ahalmena du. Muskulu leun bakuna arruntena da eta gernu-traktuan eta odol-hodien eta digestio-traktuko organoen inguruan agertzen da. Unitate askoko muskulu leuna trakean, eta arteria luzeen eta begiko irisaren inguruan agertzen da.

Muskulu leunaren uzkurketan, miozuntzak elkarren gainean irristatzen dira, eta, gorputz dentsoen bitartez, zelula espiralki uzkurtzen da (6.4. irudia). Uzkurketaren eragileak hormonak, neuropeptidoak, neurotransmisoreak eta ioiak dira. Muskulu leuneko zelulek modu desberdinean erantzun diezaiekete molekula kitzikagarrii, muskuluen kokapeneren arabera. Adibidez, epinefrinak eragin basokonstriktorea du larruazaleko odol-hodien kasuan, baina basodilatadorea da muskulu ildaskatu eta bihotz muskulu inguruko odol-hodietan.



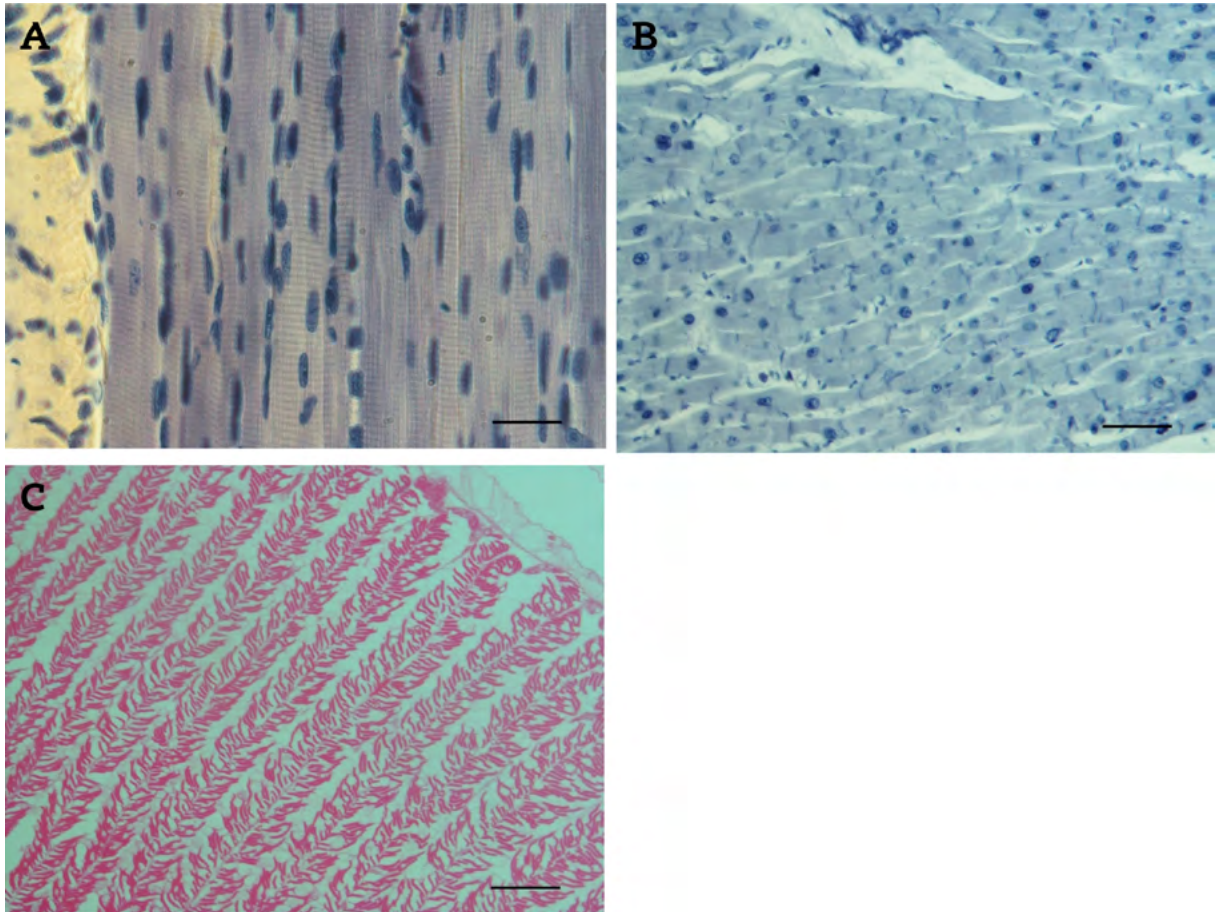
6.4. irudia

**Muskulu leunaren uzkurketa-mekanismoa. Miozitoak uzkurtzean, miozuntzak elkarren artean irristatzen dira, eta, gorputz dentsoetan dituzten aingurapenengatik, zelula espiralean uzkurtzen dira. Uzkurdura-ahalmena oso handia da eta epe luzean mantentzeko gaitasuna du. (Wikipediatik moldatua)**

Muskulu leuneko miozitoen artean dauden loturei esker, uzkurketaren koordinazioa transmititzen da ehuna eratzen duten zelulen edo zuntz guztien artean. Nexuen bitartez, zelulak kimikoki zein elektrikoki konektaturik daude eta kaltzioak modu askean zirkula dezake miozitoen askatzean, sarkoplasmaren artean. Kaltzioa kalmodulinarekin lotzen da. Kaltzio-kalmodulina konplexu entzimatiakoak miosina aktibatzen du (miosinaren kinasen aktibazioaren bitartez) eta uzkurketa-prozesua abiarazten da. Uzkurketa oso indartsua izaten da, baina, proportzioan, energia-kontsumoa (ATP hidrolisia) nahiko txikia da. Uzkurketa azkarra (fasikoa) edo motela (tonikoa) izan daiteke, eta, muskulu leuna zein organo edo egituratan kokatzen den, horren arabera da.

## 6.4. Muskulu ildaskatua

Bere xingola edo ildaskengatik du muskulu-ehun ildaskatuaren izena. Mota desberdinetako muskulu ildaskatuak daude, xingolak zeharkakoak edo helikoidalak diren (6.5. irudia). Zeharkako xingolak dituzten muskulu ildaskatuak ere bi azpitalde nagusitan banatzen dira: xingola jarraituak eta ez-jarraituak. Ornodunen muskulu ildaskatuak (eskeletikoa eta bihotzekoa) xingola jarraituak ditu; ornogabeek, aldiz, xingola ez-jarraituak.

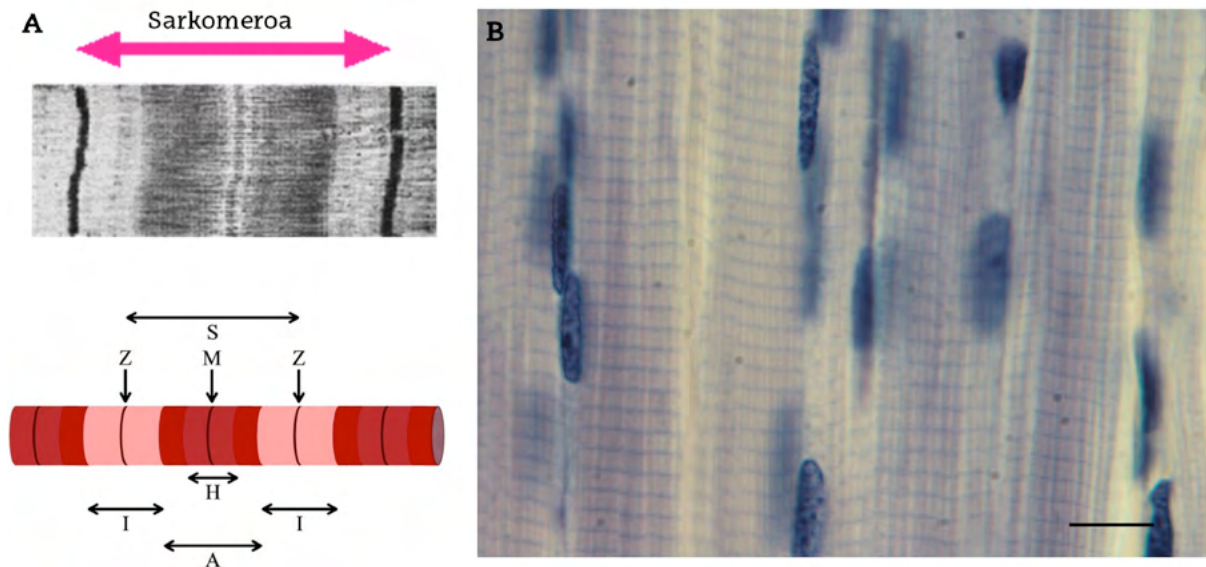


6.5. irudia

**Muskulu ildaskatua. A) Muskulu ildaskatu eskeletikoa. B) Bihotz-muskulu ildaskatua. C) Muskulu ildaskatu helikoidala. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra 50  $\mu\text{m}$  (A eta B), 100  $\mu\text{m}$  (C)**

Xingolen edo ildasken izaerak muskulu-zuntzetan dauden aktina eta miosina miopiruen antolaketa bereziarekin du zerikusia. Miozuntzak antolaketa errepikakorrean kokatzen dira, eta **sarkomeroak** eratu (6.6. irudia). Horiek, muskulu ildaskatuaren unitate uzkurkortzat hartzen dira. Aktinazko miopiruak Z-lerroa izeneko egitura elektrodentso proteikoei lotuta daude. Bi Z-lerroek sarkomero-unitatea mugatzen dute. Sarkomeroak mikroskopikoki aztertzean, xingola argi eta ilunen konbinazioa ikus daiteke, eta, uzkurketa-prozesuan, haien zabalera aldatu egingo da. Z-lerroaren ertzetik hasita, honako xingola hauek ere bereiz daitezke:

- I-xingola: aktinazko miopiruak agertzen dira, baina ez miosinazko miopiruak.
- A-xingola: bi miopiruek (aktina eta miosina) gaineztatzen duten sarkomeroaren eskualdea. Uzkurketaren motorra hor kokatzen da.
- H-xingola: sarkomeroaren erdialdea; miosinazko miopiruak soilik daude.



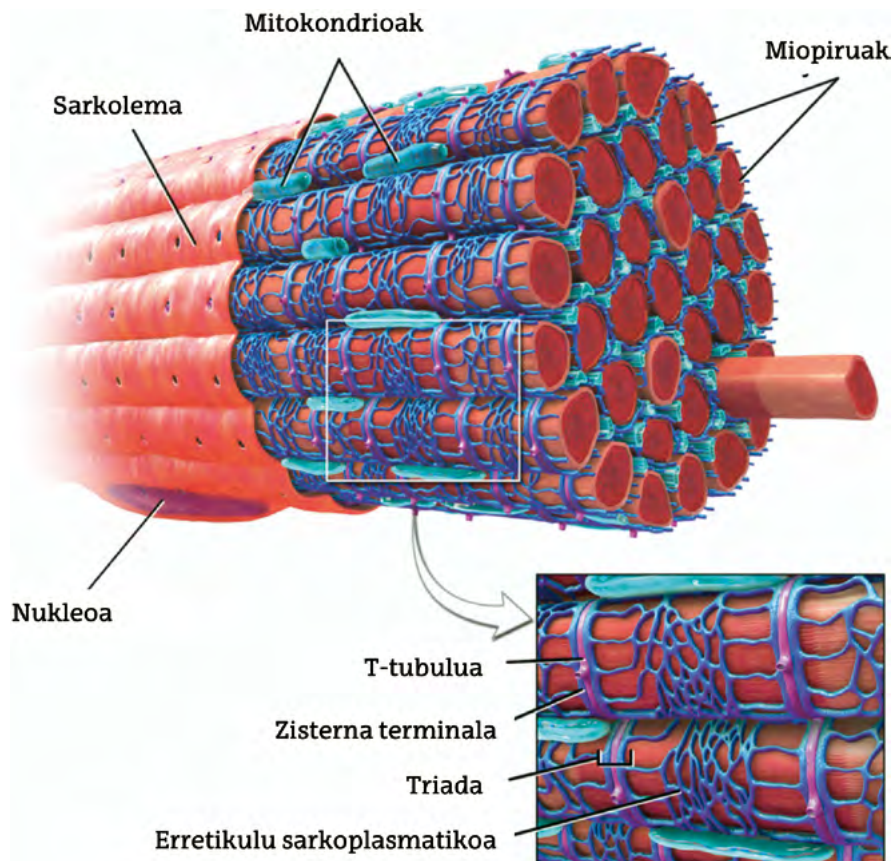
6.6. irudia

**Muskulu ildaskatua sarkomeroa. A) Goian transmisio-mikroskopia elektronikoarekin lorturiko mikroargazkia. Argi ikus daitezke Z-lerroak eta miozuntzen antolaketa. Beheko eskeman, sarkomeroaren xingolen identifikazioa ikus daiteke (Wikipediatik moldatua). B) Muskulu ildaskatu eskeletikoaren mikrografia, non sarkomeroen Z-lerroak ikus baitaitezke. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra 10  $\mu\text{m}$**

Aktina eta miosinazko miopiruak Z-lerroko proteina itsaskor elastikoei (adibidez titina eta nebulina) loturik daude. Ornodunengan, sarkomeroen Z-lerroak elkarri paralelo agertzen dira muskulu zuntzetan; ornogabeengan, berriz, Z-lerro ez-jarraituak edo modu helikoidalean paratuak agertzen dira.

#### 6.4.1. Muskulu ildaskatu eskeletikoa

Muskulu-ehun horren unitate estrukturala muskulu-zuntza da (6.5. eta 6.7 irudiak). Miozitoen fusioz eraturiko zuntz luze eta nukleoaniztuna da. Zuntzen periferian, sarkolemaren azpian, itxura luzeko nukleoak kokatzen dira. Zuntzen sarkoplasmaren zatirik handiena miozuntzez beteta dago, eta organuluak, nukleoak bezala, periferian daude. Muskulu ildaskatu eskeletikoak uzkurketa boluntarioak ditu eta nerbio-sistema zentralaren menpeko kontrola du. Organismoen mugimenduz arduratzen da eta eskeletoko osagai mugikorrek estuki loturik dago, tendoien bitartez.

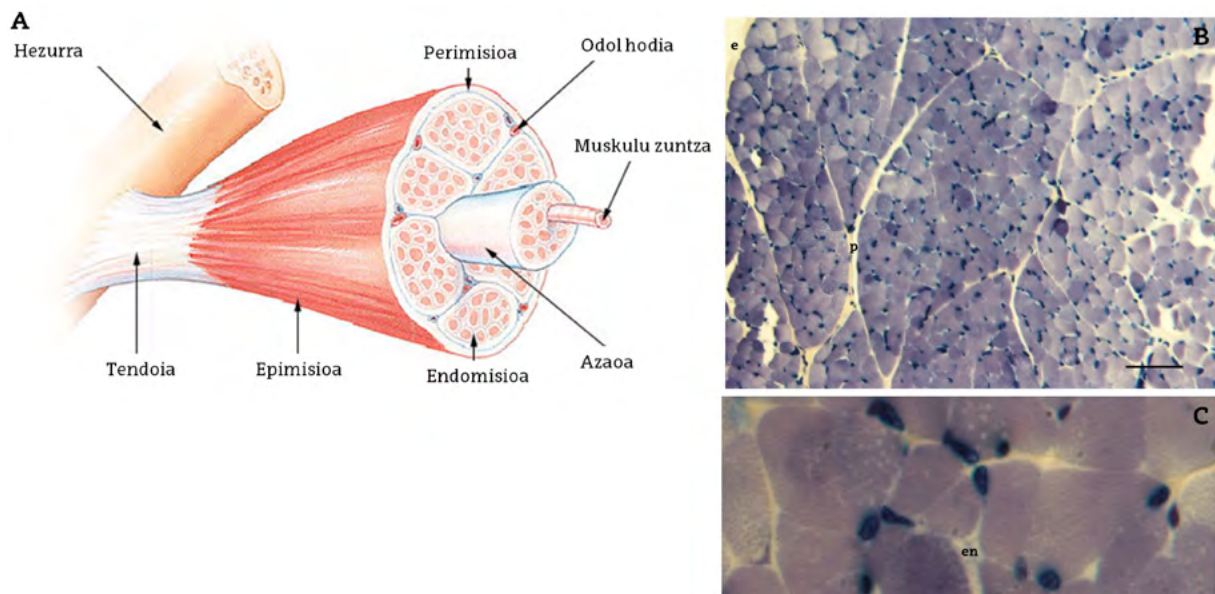


6.7. irudia

**Muskulu ildaskatu eskeletikoaren zuntzen antolaketa. Miopiruen taldekapenez miozuntzak eratzen dira eta, horien taldekapenez, muskulu-zuntz nukleoaniztuna eratzen da. Triadaren egitura ikus daiteke: bi erretikulu sarkoplasmatikoz eta T-tubulu batez osaturik dago eta muskulu ildaskatu eskeletikoaren ezaugarria da. (Wikipediatik moldatua)**

Muskulu ildaskatu eskeletikoa azaotan (faskikuluak) antolatzen da. Azaoak muskulu-zuntzen (zelulanitzak) taldekatzeaz osatuta daude (6.8. irudia). Muskulu-zuntz bakoitzak baditu x-fla basala eta ehun konektibo zuntzeko dentsozko gainezadura bat, **endomisia**. Azaoak ere badu ehun konektibo zuntzeko gainezadura bat, **perimisia**. Azaoek, elkartzean, gihar-egitura eratzen dute eta, ehun konektibo zuntzeko kanpo-gainezadura batez, **epimisia**, inguratzen daude. Epimisia, perimisia eta endomisia ehun konektiboaren egitura jarraitu bat da, azaoen eta zuntzen artean adarkatzen dena.

Erretikulu sarkoplasmatikoa itxura berezia hartzen du miozuntzak inguratuz. Haren ertzak borobilduak dira eta sarkolemaren hodi formako barrungune batekin estuki erlazionaturik dago. Sarkolemaren barrungune edo inbaginazio horri T-tubulu deritzen. Bi erretikulu sarkoplasmatikoren ertzak eta T-tubulu batek osatzen duten egiturari **triada** esaten zaio eta muskulu ildaskatu eskeletikoaren ezaugarri ultraestruturala da (6.7. irudia). Zuntzen mintzaren despolarizazioa erretikulu sarkoplasmatikoaren mintzera transmititzea da T-tubuluaren funtzioa; hala, kaltzio askarazi eta muskulu-zuntzaren uzkurketa sorrarazten du. Triadak sarkomeroen I eta A xingolen kontaktuguneetan egoten dira.



### 6.8. irudia

**Muskulu ildaskatu eskeletikoaren antolaketa. A) Muskulu-ehunean agertzen diren hiru gainetadurak (endomisiao, perimisioa eta epimisioa) ikus daitezke (Wikipediatik moldatua). B) Muskulu ildaskatu eskeletikoaren mikroazgatzia zuntzak eta azaoak erakutsiz. Epimisioa (e) eta perimisioa (p) ikus daitezke. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra 50  $\mu\text{m}$ . C) Aurreko mikroazgatziko azao baten handipena non zuntzak ikusi baitaitezke eta endomisioa (en) bereiz baitaiteke. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra 10  $\mu\text{m}$**

Giharrak zenbait zuntzez eraturik daude. Muskulu ildaskatuko zuntzak beren fisiologiaren (mioglobina edukia eta miosina menpeko ATPasa jarduera) eta ultrastrukturaren (mitokondrio kopurua) arabera sailkatu daitezke. Horrela, baditugu I. motako edo II. motako zuntzak (6.9. irudia). I. motako zuntzei «**zuntz gorri**» ere deitzen zaie. Uzkurketa-abiadura motelekoak dira eta metabolismoa nagusiki aerobioa da. Mitokondrioetan, aberatsak dira eta glukogeno-edukia txikia da. Mioglobina-edukia handia da eta odol-hodi ugari inguratzen daude. Hortik datorkie zuntz gorri ezizena. II. motako zuntzei «**zuntz zuri**» deitzen zaie. Ultrastrukturalki, mitokondrio eta mioglobina gutxiago dute, baina glukogeno-mailak altuak dira. Metabolismoa, hein handi batean, anaerobioa da eta uzkurketa-abiadura oso azkarra da. Odol-hodien kopurua zuntz gorrietan baino txikiagoa da. Tamainaz, zuntz gorriak zuntz zuriak baino estuagoak dira.

Muskulu zuntzen sarkolemaren eta xfla basalaren artean, muskuluko zelula sateliteak kokatzen dira. Zelula horiek miozito bihurtu daitezke eta existitzen diren zuntzekin fusionatu, eta, hala zuntzaren hazkuntzan eta konponketan parte hartu. Muskulu ildaskatu eskeletikoaren kasuan, zuntzen berreraketa eredu biri jarraitzen die. Berreraketa jarraituari eta ez-jarraituari. Berreraketa jarraituan, zuntzaren eskualdea kaltetuan odoleko makrofagoen bitartez garbitu



egiten da eta, jarraian, muskulu-zuntzaren bi erpinetatik nukleoen hipertrofia eta zatiketa eta sarkoplasmaren luzapena gertatzen dira. Apurtutako zuntzaren bi muturrak fusionatzen dira eta zuntz berrizatu bat eratzen. Berreraketa ez-jarraituan, muskuluko-zelula sateliteek parte hartzen dute. Makrofagoek kaltetutako eskualdea garbitu ondoren, zelula sateliteek zuntzaren erdialdera migratzen dute eta miozitoetan desberdintzatzen dira, eta, hala, zuntzarekin fusio-natzen dira. Horrela, zuntza berreratu eta berriztatzen da.



6.9. irudia

**Muskulu ildaskatu eskeletikoaren zuntz motak. ATPasa immunohistokimikaren bitartez, kolore argiz, I motako zuntzak (zuntz gorriak) ikus daitezke eta kolore ilunez, II motako zuntzak (zuntz zuriak). (Wikipediatik moldatua)**

Muskulu ildaskatu eskeletikoko zuntzek bibrazioak eta soinua (10-70 Hz) sorraraz ditzakete. Zenbait animaliarengan, miozitoak eraldatu dira eta elektrizitatea sorrarazteko egitura bihurtu dira. *Electrophorus electricus* arrainaren kasuan, miozitoek miozuntzen antolaketa galdu dute eta elektrizitatea garraiatzeko eta sortzeko zelula bihurtu dira: elektroitoak. Horietako bakoitzak 150 mV deskarga bat sorraraz dezake, eta, guztira, 600 V-ko bat-bateko deskarga sor dezakete.

### 6.4.1.1. MUSKULU ILDASKATU ESKELETIKOAREN UZKURKETA

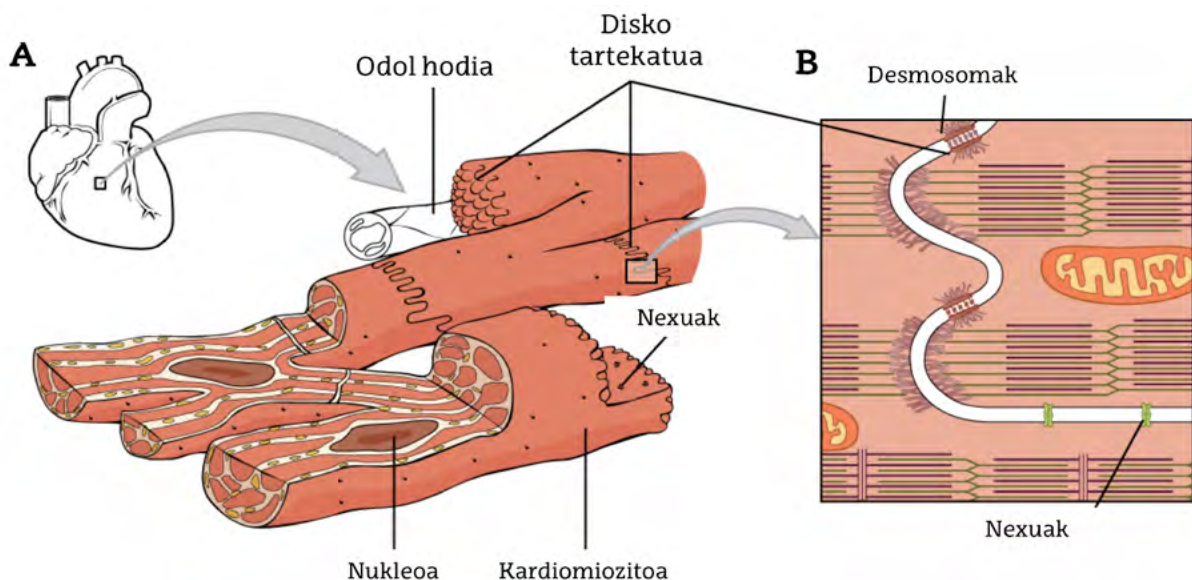
Muskuluaren uzkurketarako, dauden troponina eta tropomiosina proteina garrantzitsuak dira aktinarekin eta miosinarekin batera. Erretikulu sarkoplasmatikotik kaltzioa askatzen denean, troponinarekin lotzen da eta konplexu aktibatuak aktinari estuki lotuta dagoen tropomiosina mugiarazten du. Horrela, aktinaren miosinarako aingurapen-tokiak agerian geratzen dira, eta miosinaren buru aktibatuak aktinaren gainean mugi daitezke. Muskulu ildaskatu eskeletikoko zuntzen kitzikapena nerbio-amaiera eferente baten bidez gertatzen da, xafla motorren bidez, hain zuzen (ikusi Nerbio-ehuna). Zuntz bakoitza inerbatuta egoten da eta parte hartzen duen neurotransmisorea azetilkolina da.

Xafla motorrean, sinapsi-eskualde oso hertsia eratzen da. Han, azetilkolina askatzean, sarkoleman dauden azetilkolinaren hartzaileetara lotu, eta muskulu zuntzaren mintza despolarizatu egiten da. T-tubuluaren bitartez, despolarizazioa erretikulu sarkoplasmatikora hedatzen da; hala, kaltzioa askatu egiten da eta, aipatu bezala, muskulu-zuntza uzkurten da.

#### 6.4.2. Bihotz-muskulu ildaskatua

Bihotz-muskulu ildaskatua bihotzean soilik egoten da eta miozitoek **kardiomiozito** izena hartzen dute. Haren uzkurdura ez-borondatezkoa da eta funtzio nagusia bihotz-taupadak sorraraztea da, odola modu egokian ponpatzeko.

Kardiomiozitoak ez dira fusionatzen, baina estuki loturik daude elkarri **disko tartekatua** izeneko egituren bitartez (6.10. irudia). Disko tartekatua lotura konplexuak dira, non desmosomak, *fascia* adhaerens eta nexu moduko zelularteko loturak ugariak diren. Lotura konplexu horrek bihotzeko muskulua zelulak elkarri lotuta mantentzeaz gain, uzkurketaren transmisioan ere parte hartzen du. Kardiomiozitoak itxura adarkatua dute. Zelulek, oro har, nukleo bakarra eta zentrala dute, nahiz eta zenbait kasutan bi nukleo ere izan ditzaketen. Erretikulu sarkoplasmatikoaren kopurua urriagoa da muskulu ildaskatu eskeletikoaren aldean. Bihotz-muskulu ildaskatuan, **diada** izeneko egitura espezifiko berezitu daiteke. Erretikulu sarkoplasmatikoaren zisterna bakarra eta T-tubulu baten arteko ukipen-eskualdea da. T-tubulu kopurua txikiagoa da eskeletikoaren aldean, baina bihotz-muskulu ildaskatuko T-tubuluak zabalagoak eta handiagoak dira.



6.10. irudia

**Bihotz-muskulu ildaskatuaren antolaketa. A) Kardiomiozitoen irudia non nukleo zentrala eta disko tartekatua ikusi baitaitezke. B) Disko tartekatuen antolaketa. Desmosomak eta nexuak funtzio garrantzitsuak dute horrelako lotura konplexuetan. (Wikipediatik moldatua)**

Bihotz-muskuluaren berriztapen-tasa oso txikia da ildaskatu eskeletikoaren aldean. Hala ere, kardiomiozitoen inguruan, badaude zelula miogeniko desberdintzatu gabeak, baldintza egokietan bihotz-muskuluko zeluletan desberdintzatu daitezkeenak eta kalteturiko kardiomiozitoak ordezkatu.

### 6.4.2.1. BIHOTZ-MUSKULU ILDASKATUAREN UZKURKETA

Bihotz-muskuluaren uzkurketa-mekanismoa ildaskatu eskeletikoaren oso antzekoa da. Sarkomeroa da uzkurketa-unitatea eta aktina-miosina motorraren bidez gertatzen da prozesua. Kaltzioa erretikulu sarkoplasmatikotik zein zelularen kanpoaldetik lortzen da. Kaltzioa troponinarekin lotu egiten da eta, tropomiosinaren konformazioa aldatuz, aktinaren miosinaren-tzako lotura-guneak agerian uzten ditu.

Bihotz-muskuluaren inerbazioa oso berezia da. Muskulu-zelula guztiak ez daude inerbatuta eta nerbio-bukaerak bihotzaren eskualde zehatzetan soilik ikus daitezke. Nerbio-bukaera begetatiboa da eta nodo sinoaurikularra kitzikatzen du. Egitura horretatik, Purkinje zuntza izeneko adarkamendu zelularrak hedatzen dira bihotzean zehar eta kontaktuak eratzen dituzte kardiomiozitoekin. Kontaktugune horietan, kardiomiozitoen uzkurketa-abiadura kontrolatzen da, odol-fluxuaren beharrianen arabera. Kardiomiozitoen uzkurketa-seinalea bihotzak lehen taupada egiten duenean jartzen da martxan, eta, ondoren, uzkurketa-abiadura soilik kontrolatu egiten da.

### 6.4.3. *Ornogabeen muskulu ildaskatuak*

Animalia ornogabeengan, muskulu ildaskatua Z-lerro ez-jarraituetan edo modu helikoidalean antolatzen dira. Badaude artropodoen giharretan Z-lerroak jarraituak dituzten zuntzak eta ornodunen muskulu ildaskatu eskeletikoarekin antzekotasun handia dute. Gainera, miozito horiek nukleoaniztunak dira. Zenbait moluskutan, Z-lerro ez-jarraituen muskulu ildaskatua agertzen da. Moluskuen miozitoak nukleo bakarrekoak dira eta sarkoplasma miozuntz bakarrez eraturik dago. Muskulu ildaskatu helikoidala anelidoetan, nematodoetan, moluskuskoeetan, brakiopodoetan eta ketognatuetan agertzen da. Sarkomeroen antolaketa modu helikoidalean egiten da.

#### 6.4.3.1. ORNOGABEEN MUSKULU ILDASKATUAREN UZKURKETA

Muskuluaren uzkurketa zenbait nerbio-bukaerak kontrolaturik dago. Muskulua multiinerbatuta dagoela esaten da. Gihar bat eratzen duten muskulu-zuntzen artean, uzkurketa motela, azkarra eta tartekoa duten zuntzak daude. Baita uzkurketa inhibitzen duten nerbio-bukaerak ere. Horrela kontrolatu egiten da zuntzen uzkurketa-ahalmena eta -abiadura.

## 7. gaia

### Nerbio-ehuna

---

7.1. Nerbio-ehunaren ezaugarri orokorrak .....	100
7.2. Nerbio-ehunaren histogenesia.....	101
7.3. Neuronak .....	101
7.3.1. Ekintza potentziala eta neurotransmisoreak .....	103
7.3.2. Sinapsiak .....	105
7.4. Neuroglia .....	106
7.5. Nerbio-sistema zentrala .....	110
7.6. Nerbio-sistema periferikoa .....	112
7.6.1. Nerbio-bukaerak .....	113

---

#### 7.1. Nerbio-ehunaren ezaugarri orokorrak

Nerbio-ehunaren funtzioa organismoen atal desberdinen arteko koordinazioa egitea da. Era berean inguruneko kinaden harrera eta erantzunak koordinatzen ditu. Egitura sensorialen bitartez, kanpo-kinadak jaso egiten ditu eta informazioa garraiatzeaz, integratzeaz eta transmititzeaz arduratzen da. Jarduera mentalean ere, parte-hartze oso garrantzitsua du.

Bere osagai zelular nagusiak **neuronak** eta **glia zelulak** dira. Neuronak kinaden harrera, prozesamendua eta transmisioa egiten dute. Glia zelulak, berriz, neuronen euskarri dira eta nerbio-ehuneko zelula ugariak dira.

Nerbio-ehuna kokapenaren eta funtzioaren arabera, bi atal nagusitan sailkatzen da: **nerbio-sistema zentrala** eta **nerbio-sistema periferikoa**. Nerbio-sistema zentralean, gai grisa eta gai zuria izeneko eskualdeak desberdintzen dira. Nerbio-sistema periferikoan nerbioak eta gongoilak aurkitzen dira. Funtzionalki, nerbio-sistema periferikoa somatikoan edo

autonomoan berezitu daitezke. Sistema periferiko somatikoak borondatezko mugimenduak koordinatzen ditu, adibidez, muskulu ildaskatu eskeletikoaren uzkurketa-prozesuak. Bide aferentea (informazioaren harrera) eta eferentea (seinaleen periferiaranzko transmisioa) barneratzen ditu. Sistema periferiko autonomoak (bihotz-taupada, digestio-mugimenduak, arnasketa, begi-ninien mugimendua, iraitz-aparatuaren eta ugaltze-aparatuaren koordinazioa) modu ez-borondatezkoan jarduten du. Burmuinean, nerbio-sistema autonomoaren kontrola hipotalamoan egiten da. Oro har, bide eferentean (seinaleen transmisioa periferiara) jarduten du. Sistema sinpatikoan eta parasinpatikoan azpisailkatzen da. Sistema sinpatikoa alarma-egoeretan aktibatzen da; parasinpatikoa, aldiz, egoera erlaxatuetan aktibatzen da. Nerbio-sistema autonomoan, sistema enterikoa ere sailkatzen da. Digestio-aparatuan zehar agertzen den nerbio-sistema propiotzat har daitekeena.

### 7.2. Nerbio-ehunaren histogenesia

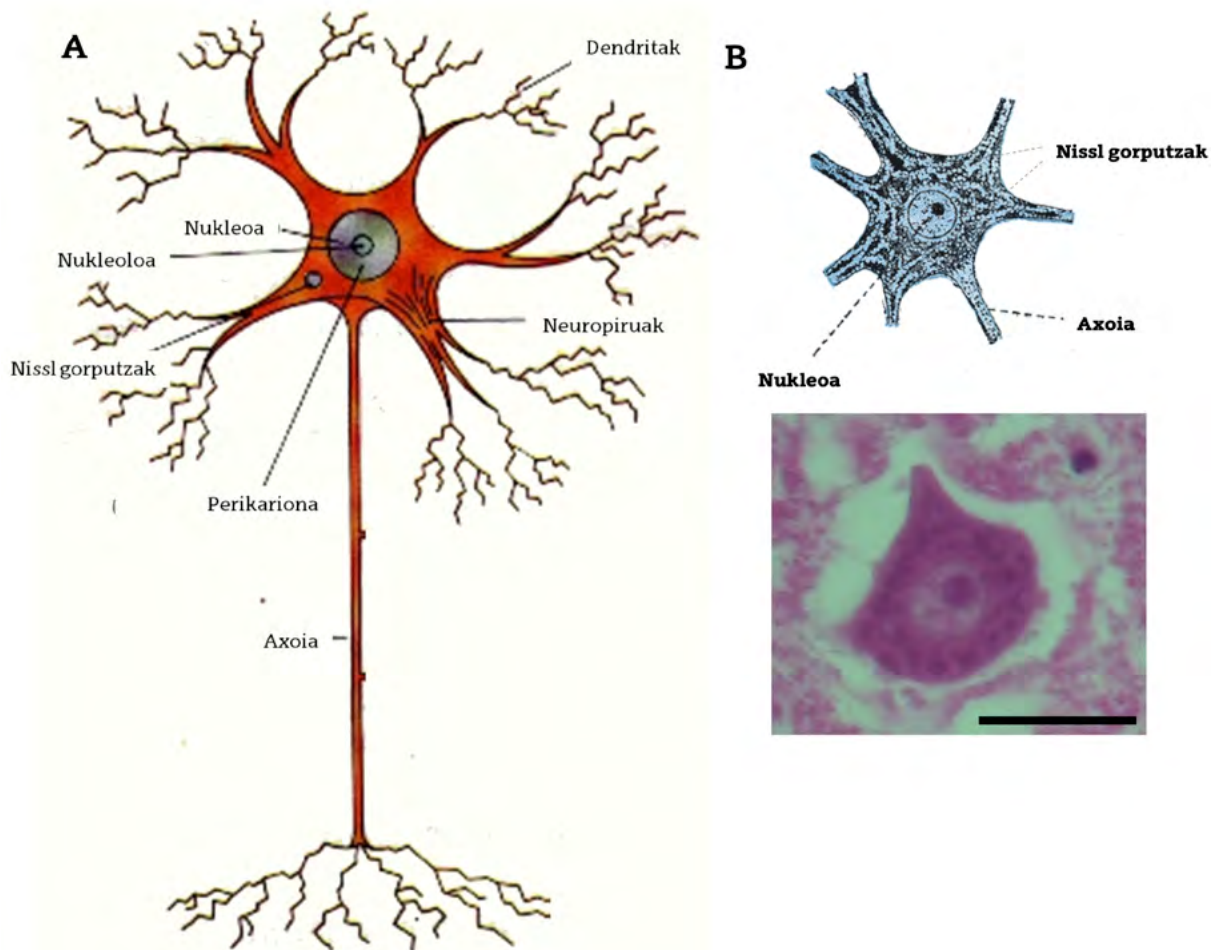
Nerbio-sistema ektodermoko zeluletatik eratortzen da. Plaka neurala eratzen da lehenengo pausuan eta bere erdialdean dauden zelulak nerbio-sistema zentraleko zeluletan desberdintzatuko dira. Kanpoaldean dauden zelulek nerbio-sistema periferikoa sortuko dute. Garapenean aurrera, hodi neurala eta gangar neuralak eratzen dira. Hodian, nerbio-sistema zentraleko zelulak egongo dira, eta, gangar neuroaletan, nerbio-sistema periferikoko zelulak. Prozesu horri **neurulazio** deritzen. Neuronen hazkuntza neurotrofina izeneko seinale-molekulen bidez kontrolatua da.

### 7.3. Neuronak

Nerbio-ehuneko zelula nabariak dira. Nerbio-ehunaren funtzioen arduradun nagusiak dira eta organismo baten koordinazioa burutzen dute. Beren egitura oso berezia da eta zenbait atal bereiz daitezke (7.1. irudia): **axoia**, **perikariona** (edo soma) eta **dendritak**.

Dendritak perikarionaren luzakin zitoplasmatiko estuak dira eta, beste neuronekin, kontaktuak (**sinapsiak**) sorrarazten dituzte. Dendriten bitartez, neuronek transmititu edo integratu beharreko seinaleak jasotzen dituzte. Neurotransmisoreei edo kinada elektrikoiei erantzuten diete, eta neuronaren mintza despolarizatu egiten da. Seinalearen integrazioa perikarionaren eskualdean gertatzen da eta axoiaren bidez seinalea, edo sortu den erantzuna, elektrikoki transmititzen da. Axoi-bukaerak sinapsiak eratzen dituzte eta, han, neurotransmisoreak askatu egiten dira seinalea eskualde post-sinaptikoko zelulari transmitituz. Axoiak oso luzeak izan daitezke eta adarkatu egin daitezke sinapsi anitzetan parte hartzeko.

Neuronaren ultrastrukturan nagusi diren egiturak neuropiruak (piru ertain bereziak), mikrotubuluak, mitokondrioak, erretikulu endoplasmatico pikortsua eta jariapen besikulak dira. Nukleoa perikarionean kokatzen da. Zentrala eta handia izaten da, nukleolo oso nabariarekin. Zitoplasman, erretikulu endoplasmatico egitura dentsuak agertzen dira, **Nissl gorputzak** (7.1. irudia).

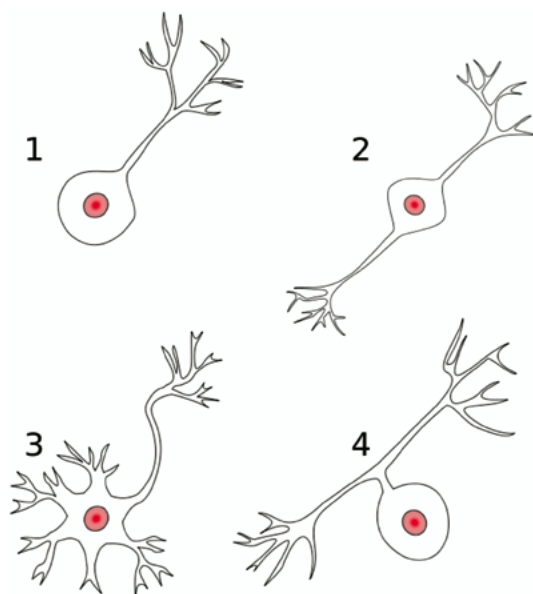


## 7.1. irudia

**Neurona baten irudia. A) Atal nagusiak ikus daitezke: perikariona (edo soma), dendritak eta axoia. Nukleoa eta organulu gehienak perikarionaren eskualdean kokatzen dira. Neuronetan espezifikoak diren neuropiruak (piru ertain bereziak) eta Nissl gorputzak (erretikulu endoplasmatico pikortsuaren metaketa dentsuak) ere adierazita daude (Wikipediatik moldatua). B) Perikarionaren eskualdeko irudia Nissl gorputzen xehetasunarekin (goian, Wikipediatik moldatua) eta nerbio-sistema zentraleko neurona baten mikroargazkia. Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra 50  $\mu\text{m}$**

Neuronak sailkatzeko orduan funtzionalki edo estrukturalki egin daitezke. Horrela, funtzioari begiratu neurona sentzorialak, neurona motorrak eta interneuronak bereizten dira. Neurona sentzorialak kanpo-seinaleak jaso eta nerbio-kinada moduan transmititzen dute. Bide aferentean parte hartzen dute, beraz, informazioa nerbio-sistema periferikotik nerbio-sistema zentralera garraiatuz eta kanpo ingurunetik jasotako informazioa prozesatzen dute. Neurona motorrak nerbio-kinada nerbio-sistema zentraletik periferikora transmititzen dute eta zelula somatikoak kitzikatzen dituzte. Azkenik, interneuronak nerbio-sistema zentralean aurkitzen dira eta neuronen arteko konexioak bideratzen dituzte. Saillkapen estrukturalari dagokionez, neurona multipolarrak, bipolarrak, pseudopolobakarrak eta polobakarrak daude (7.2. irudia). Neurona arruntenak multipolarrak dira eta nerbio-sistema zentralean ugariak dira. Mota horretakoak dira neurona motorrak eta interneuronak. Dendrita ugari eta axoi luze bat

dute. Neurona bipolarrak zentzumen-organoetan agertzen dira eta bide aferenteko lehenengo neuronak dira. Dendrita bakarra eta axoi bat dute. Neurona pseudopolobakarrak ere egitura sensorialetan agertzen dira, baina dendrita eta axoia leku beretik sortzen dira. Azkenik, neurona polobakarrak interneurona bereziak dira. Zerebeloaren geruza pikortsuan agertzen dira eta bukaera adarkatuko dendrita bakarra dute. Zenbait neuronak ez dute axoirik eta dendrita gutxi batzuk dituzte. Neurona horiei amakrino deitzen zaie.



7.2. irudia

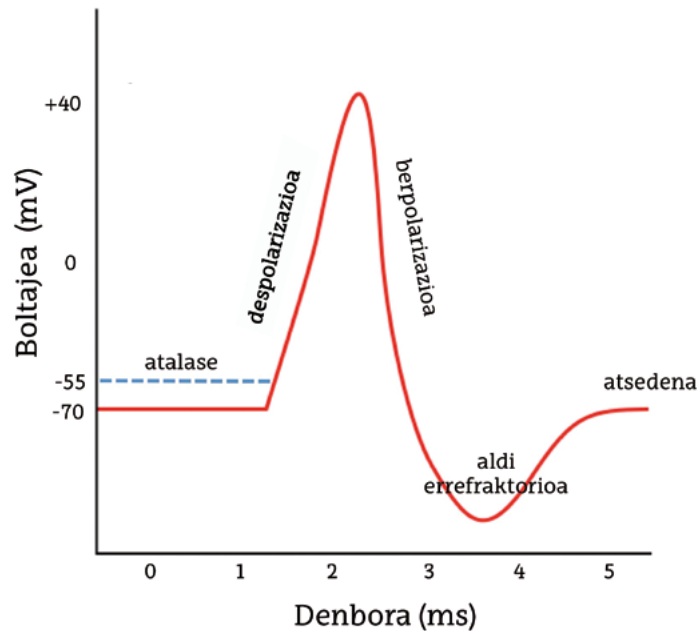
**Neuronen sailkapena, egitura aintzat hartuta.**  
**Unipolarra (1), Bipolarra (2), Multipolarra (3), Pseudounipolarra (4).**  
**(Wikipediatik moldatua)**

### 7.3.1. Ekintza potentziala eta neurotransmisoreak

Neurona guztiak elektrikoki kitzikagarriak dira. Potentzial diferentzia dute mintzaren bi aldeen artean. Horretarako, ioi-punpak eta ioi-kanalak agertzen dira neuronan mintz plasmatikoa. Potentzial diferentzia sortzeko, sodioa, potasioa, kloroa eta kaltzioa erabiltzen dira. Mintzean zeharreko potentzial diferentziak tentsio-menpeko ioi-kanalak irekiarazi eta itxiarazten ditu. Horrela, neuronan zeharreko ekintza potentziala sortzen da eta seinalea garraiatu eta transmititu egiten da (7.3. irudia). Ekintza hori milisegundotan gertatzen den prozesu bat da.

Mintzaren despolarizazioak, lehenengoz, tentsio-menpeko sodio-kanalak irekiarazten ditu. Sodioa zelulan barneratzean eta mintzaren alde zitosolikoa positiboki kargatzean, ekintza potentzialaren transmisioa abiarazten da. Mintzaren bat-bateko karga positiboen aldaketak tentsio-menpeko potasio-kanalak zabalduz eta potasioa zelulatik kanpora barreiatzen da. Horrek, mintzaren potentzialean, oreka lortzea eragiten du sodio-kanalak partzialki itxiz eta tentsio-menpeko kloro kanalak zabalduz. Kloroa zelula barrura sartzean, karga negatiboa berreskuratzen da mintzeko alde zitoplasmatikoa eta sodio- eta potasio-kanalak guztiz ixten dira. Atsedeen-egoerako

ioi-oreka ATP menpeko mintzeko ioi-punpekin berreskuratzen da. Mekanismo horrekin, axoian zehar kokaturiko tentsio-menpeko ioi-kanalak zabalduz eta itxiz doaz, eta, hala, seinalearen garraioa sortzen da. Azkenean, axoiaren amaiera aldean (eskualde aurre-sinaptikoa) boltai menpeko kaltzio-kanalak zabaltzen dira eta neurotransmisoreak jariatu egiten dira.



### 7.3. irudia

Ekintza potentzialaren garapenean, neuronaren mintz plasmatikoa gertatzen den tentsio-aldaketa. Atsedeen-egoeran, mintzaren alde zitoplasmatikoa negatiboki kargaturik dago (-70 mV). Kinada elektrikoaren eraginez, mintza despolarizatu egiten da eta, atalase maila (-55 mV) gaituztean, bat-bateko ekintza potentzial bortitza eta azkarra sortzen da. Despolarizazio-prozesuan, Na<sup>+</sup> kanalak zabaldu egiten dira eta mintz plasmatikoa eskualde zitoplasmatikoa positiboki kargatu egiten da (+40 mV). Horrek mintzeko K<sup>+</sup> kanalak zabalarazi egiten du; hala, potasioa kanporatu eta berpolarizazio-prozesua hasi egiten da. Jarraian, Na<sup>+</sup> kanalak partzialki ixten dira eta Cl<sup>-</sup> kanalak zabaldu egiten dira; horren ondorioz, kloroa barneratu eta mintza negatiboki kargatu egiten da (aldi errefraktorioa). Na<sup>+</sup> kanalak eta K<sup>+</sup> kanalak itxi egiten dira guztiz eta Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> punparen eta Cl<sup>-</sup> punparen bitartez, mintz plasmatikoa atsedeen-egoerako karga berreskuratzen da. (Wikipediatik moldatua)

Neuronak kitzikatzean, seinale-molekula baten jariapena gertatzen da. Seinale-molekula horiei **neurotransmisore** deitzen zaie. Neurotransmisoreak, besteak beste, peptidikoak, lipidikoak eta aminergikoak izan daitezke. Beren funtzio nagusia itu-zelulak (neuronak edo zelula somatikoak) kitzikatzean datza baita erantzun bat sorraraztean ere (muskuluaren uzkurketa, adibidez). Neuronak neurotransmisore bat sintetizatzean eta jariatzean daude espezializaturik. Horrela, neurotransmisoreen edukian oinarrituz, honako neurona hauek identifika daitezke:

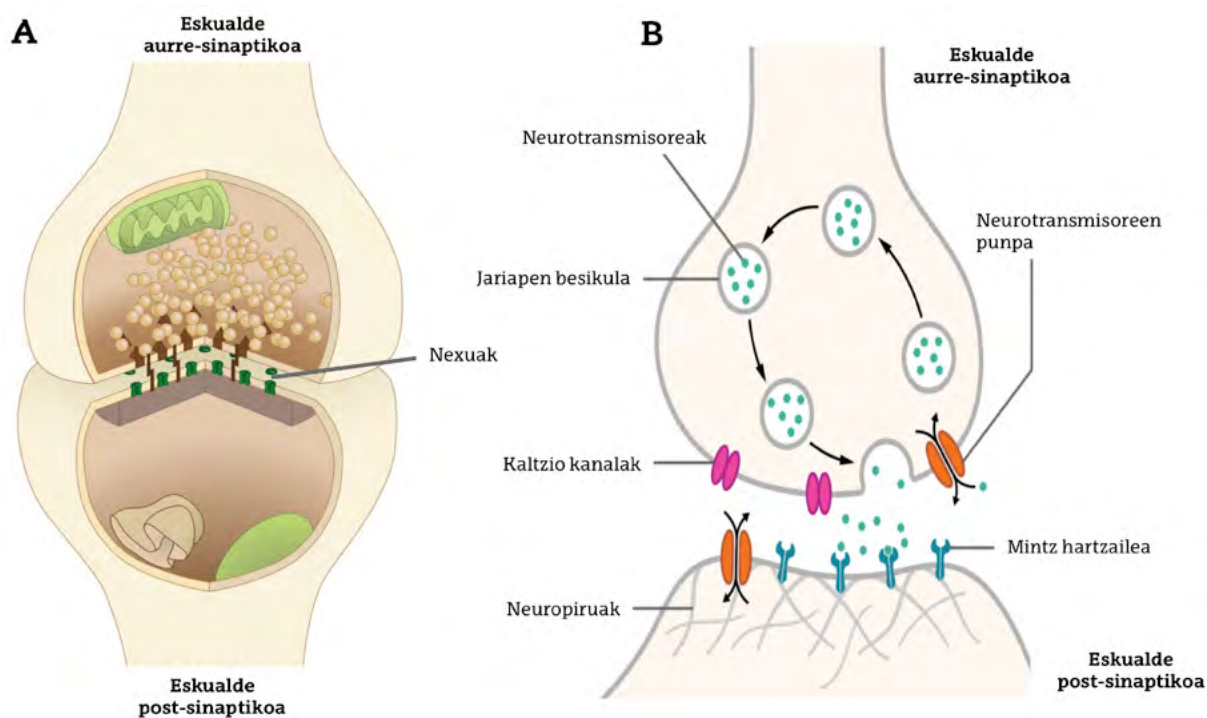
- Neurona kolinergikoak: azetilkolina dituzten neuronak. Estekatzaile menpeko ioi-kanalen aktibatzaileak dira.
- Neurona GABAergikoak: GABA jariatu. Estekatzaile menpeko ioi-kanalen inhibitzaileak dira.



- Neurona glutaminergikoak: glutamatoa jariatu. Estekatzaile menpeko ioi-kanalak eta GPCR hartzaileen kitzikatzaileak dira.
- Neurona dopaminergikoak: dopamina jariatu. GPCR hartzaileen aktibatzaileak dira.
- Neurona serotonergikoak: serotonina jariatu. GPCR hartzaileak eta estekatzaile menpeko ioi-kanalak aktibatzen dituzte.
- Neurotransmisoreek beren efektua itu-zelulen mintzean dauden hartzaile espezifikoek bitartez eragiten dute. Hala ere, neurotransmisore bera aktibatzailea edo inhibitzailea izan daiteke itu-zelularen arabera edo itu-zelularen garapen-egoeraren arabera.

### 7.3.2. Sinapsiak

Neuronen arteko eta neuronen eta zelula somatikoek arteko konexioei sinapsi deitzen zaie. Sinapsietan sortu egiten da ekintza potentzialaren hastapena. **Sinapsi elektrikoak** edo **sinapsi kimikoak** izan daitezke (7.4. irudia). Sinapsi elektrikoetan, sinapsi-eskualdea oso estua da. Bi zelulak ukitu egiten dira eta mintz plasmaticoek kontaktuguneak dituzte; nexuak edo **gap** loturen bidez lotuta daude. Seinalearen transmisioa oso azkarra da, eskualde aurre-sinaptikoan gertatzen den polarizazio-aldaketa zuzenean pasatzen baita eskualde sinaptiko ondokora.



### 7.4. irudia

Nerbio-sisteman dauden sinapsi motak. A) Sinapsi kimikoa ikus daiteke, bi zelulak elkarri lotuta daude nexuen bitartez. Ekintza potentzialaren transmisioa jarraitua da. B) Sinapsi kimikoa adierazten da. Eskualde aurre-sinaptikoan, neurotransmisoreak dituzten jariapen-besikula ugari daude. Mintzaren despolarizazioaz kaltzio-kanalak irekitzean, neurotransmisoreak exozitosiz kanporatuak dira eskualde sinaptikora. Eskualde post-sinaptikoko zelularen mintzean, neurotransmisoreekiko espezifikoak diren mintz hartzaileak daude. (Wikipediatik moldatua)

Sinapsi kimikoetan, zelulen arteko kontaktugunea zabalagoa da eta neurotransmisore bidezko komunikazioa gertatzen da. Eskualde aurre-sinaptikoan kokaturiko neuronak besikula sinaptikoetan metatuta dauzkan neurotransmisoreak askatzen ditu gune sinaptikora eta eskualde sinaptiko ondokoan dagoen zelulak neurotransmisore horietarako mintz hartzaile espezifikoak ditu. Sinapsi-eskualdetan agertzen diren hartzaileak tentsio-menpeko ioi-kanalak eta bigarren mezulariekin erlazionaturiko hartzaileak dira. Neurotransmisore motaren eta hartzaile motaren arabera sortzen den erantzuna kitzikagarria, inhibitzailea edo modulatzaila izan daiteke. Oro har, neurona mota bakoitza neurotransmisore baten sintesian espezializaturik dago. Hala ere, efektu askotarikoak sorraraz dezake itu-zelulen arabera.

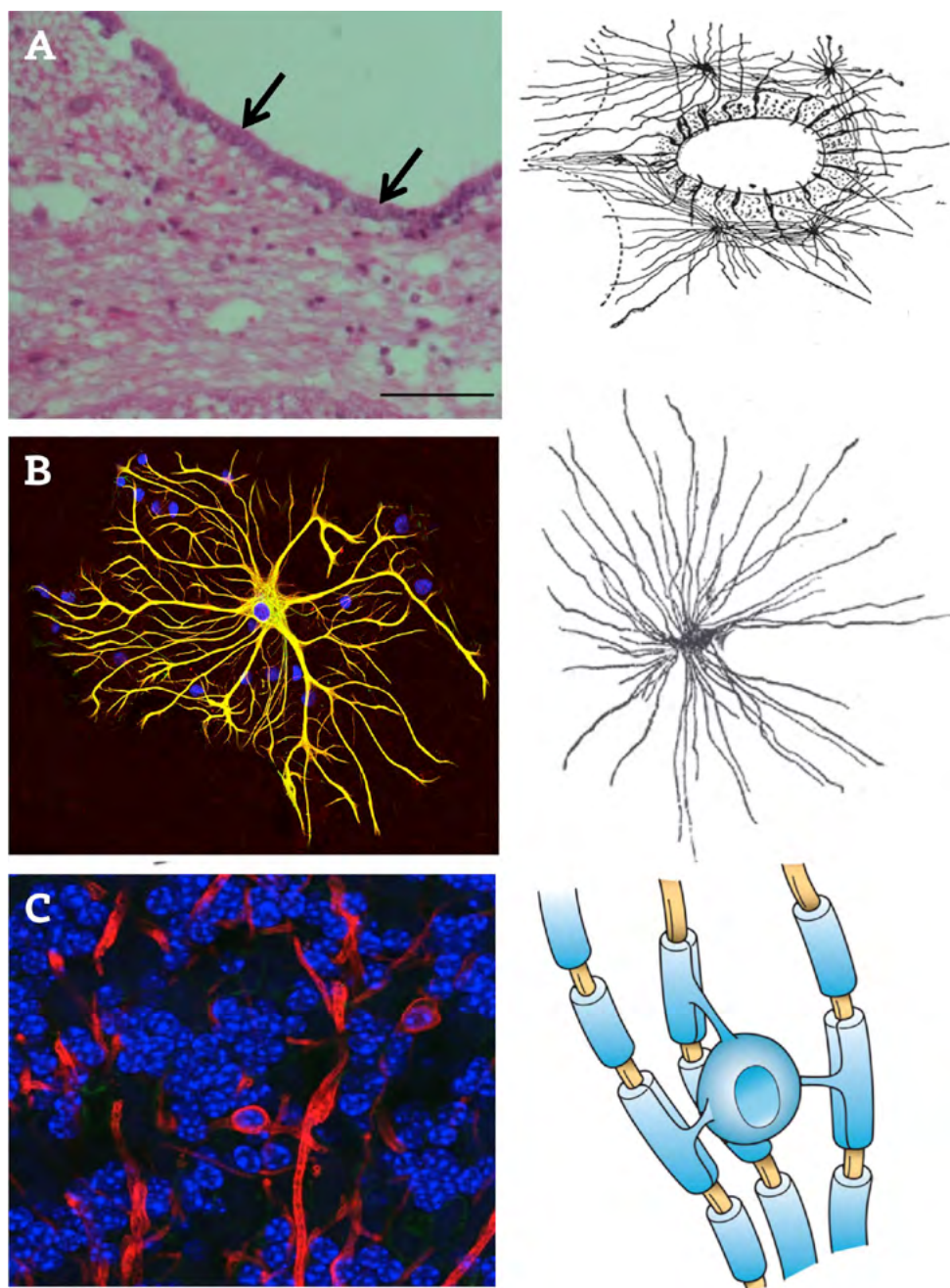
Sinapsiak neuronen artean gertatzen direnean, arruntena axoi-dendritikoa da. Hau da, neurona baten axoiak beste neurona baten dendrita bat kitzikatzen du. Hala ere, beste konexio neuronalak ere existitzen dira. Adibidez, axoi-axonikoak, dendro-dendritikoak, axoi-zelula jariatzailea, zelula somatiko-dendritikoa eta dendro-zelula somatikoa.

#### 7.4. Neuroglia

Neuronak ez diren beste nerbio-zelula guztiak neuroglia kontzeptuaren barruan sailkatzen dira. Nerbio-sistema zentraleko gai grisean, **neuropilo** deitzen da. Beren funtzio nagusia neuronon euskarri fisiko eta metabolikoa izatea da. Neuronak baino txikiagoak izaten dira, baina, forma aldetik eta funtzionalki, oso dibertsoak dira. Nerbio-sistema zentrolean eta nerbio-sistema periferikoan, glia zelula desberdinak agertzen dira. Nerbio-sistema zentrolean glia epiteliala eta glia interstiziala bereiz daitezke (7.5. irudia).

**Ependimoa:** nerbio-sistema zentrolean dagoen epitelioa. Garuneko eta bizkar muineko barrunbeak gaineztatzen ditu. Osagai zelular nagusia ependimozitoak dira. Gaineztadura-epitelio bakun kubiko bat eratzen dute. Zelula ziliatuak dira eta kontaktu zuzena dute likido zefalorakideoarekin. Hortik, elikagaiak eta seinale-molekulak xurgatu egiten dira eta neuropiloko beste glia zeluletara garraiatzen dira.

**Astrozitoak:** nerbio-sistema zentraleko glia nagusia. Glia interstizialeko makrogliako osagaiak dira. Astrozitoak luzakin ugariko zelulak dira eta izar-itxura hartzen dute (hortik datorkie beren izena). Neuronak, bereziki perikariona eta dendritak, inguratzen dituzte eta eusten diete. Odol-hodiekin eta ependimozitoekin kontaktatzen dituzte, eta neuronak, elikagaiak eta beharrezko molekula guztiak garraiatu. Gliako mintz mugatzaile peribaskularra eta gliako mintz mugatzailea eratzen dute. Astrozitoek ere zelula kitzikagarriak dira eta kaltzio menpeko jariakinak askatu ditzakete, gliotransmisoreak. Badaude zenbait astrozito mota: zuntzazkarak (gai zurian), protoplasmikoak (gai grisean) eta hegaldunak edo erradialak (zerebeloaren gai grisean). Astrozito zuntzazkarak organulu gutxi dituzte eta egitura zitoplasmatiko oso luzeak dituzte. Neuronak odol-hodiekin kontaktatzen dituzte eta elikagaien trukea bideratzen dute. Astrozito protoplasmikoak organuluen edukian aberatsak dira eta luzakin zitoplasmatiko laburrak dituzte. Hala ere, luzakin horiek oso adarkatuta daude eta konexio ugari egiten dute nerbio-ehuneko zelulen artean. Astrozito hegaldunak edo erradialak oso garrantzitsuak dira nerbio-sistemaren garapenean. Neuronen migrazio-prozesuetan eta konexioen garapenean hartzen dute parte. Astrozitoek ere funtzio garrantzitsua betetzen dute nerbio-sistema zentraleko berreraketa-prozesuetan. Kaltetutako zelulak ordezkatzen dituzte, eta, zenbait egoeratan, neuronetan desberdintzatu daitezke.



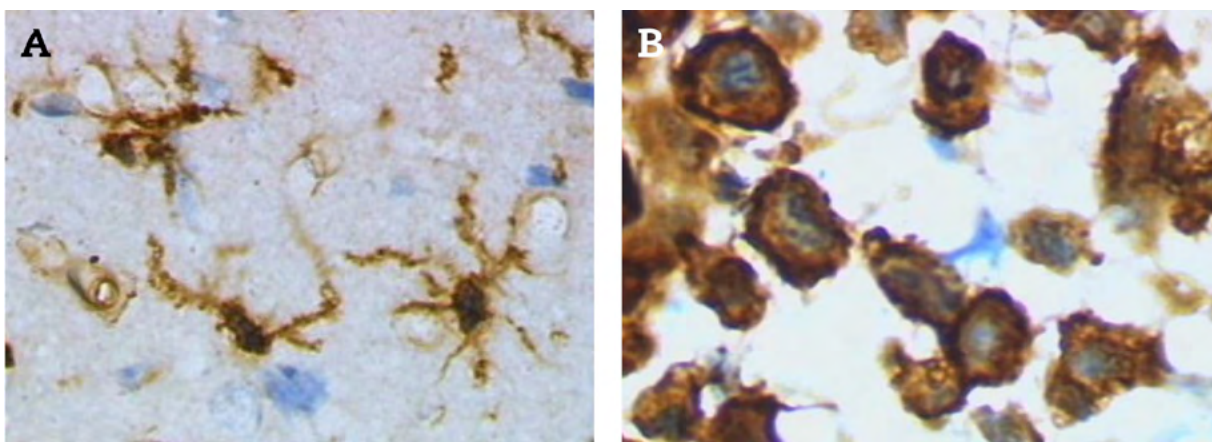
7.5. irudia

Nerbio-sistema zentraleko glia zelulak erakusten dituzten mikroargazkiak eta irudiak. A) Neuroglia epiteliale ikus daiteke, gaineztadura-epitelio bakun kubiko bat eratzen. Zelula epitelialeak ependimozitoak dira eta nerbio-sistema gaineztatzen dute; hala, likido zefalorra-kideoarekin kontaktua sortzen dute. Mikroargazkian, Tindaketa hematxilina/eosina. Eskala-barra 100  $\mu\text{m}$ . (Wikipedia). B) Astrozito zuntzazkararen irudia eta mikroargazkia. Izar-itxura duten zelula dira luzakin zitoplasmatiko ugariekin. Mikroargazkian, kolore horiz, neuropiruak markaturik daude (GFAP eta bimentina); urdinez, nukleoak (DAPI tindaketa) (Wikipedia). C) Oligodendrozoitoen irudia eta mikroargazkia. Oligodendrozoitoak hainbat axoiren inguruan kiribiltzen diren luzakinak garatzen dituzte eta mielina-zorroa eratu. Mikroargazkian, gorriz, mielina gaineztadura markaturik dago, eta urdinez, nukleoak (DAPI tindaketa). (Wikipedia)

**Oligodendroitoak:** nerbio-sistema zentralean glia interstizialeko zelulak dira. **Mielina** estalkia sortzeaz eta mantentzeaz arduratzea da beren funtzio nagusia axoien gainazalean. Mielinak axoian zeharreko kinaden transmisioa errazten du eta transmisio-abiadura azkartzen du. Mielina-zorroaren funtzio nagusia axoia inguruetik isolatzea da eta seinalearen transmisioa modu eraginkorrago batean ahalbidetzea. Oligodendroitoak zelula txikiak dira eta luzakin zitoplasmatico gutxi dituzte. Glia zelularik ugariena da. Ultraestruturalki, organuluetan, zelula aberatsak dira, nagusiki Golgi aparatua eta erretikulu endoplasmaticoa. Oligodendroitoak hainbat neuronaren axoien gainazalean kiribildu daitezke eta mielina-zorroa sortzen da. Mielina, nagusiki, lipidoz osaturik dago, baina baita oligodendroitoen mintz plasmaticoan dauden beste glikoproteina eta proteina lipidikoak agertzen dira. Kolesterolaren oinarritako elementu bat da eta zerebrosideen familiako glikolipidoak oso ugariak dira. Esfingomielinak mielinazko zorroa eratzean eta egonkortzean hartzen du parte.

**Mikroglia:** mikroglia zelulak nerbio-sistema zentralean makrofagoak dira. Río-Hortega zelula ere deitzen zaie, lehenengo aldiz deskribatu zituen ikertzailearen omenez. Neuroglia zelula txikiak eta mugikorak dira. Beren funtzio nagusia kaltetu duten egiturak eta zelulak garbitzean datza. Infekzioen kasuan, patogenoak ere erantzuten diete. Erantzuna oso azkarra eta sentikorra izaten da, neuronei kalterik ez eragiteko eta patogenoak elimintzeko mekanismoak modu azkarrean aktibatzen.

Ultraestruturalki, oso aberatsak dira erretikulu endoplasmatico pikortsuan, Golgi aparatuan eta lisosomatan. Luzakin zitoplasmatico ugari dituzte eta ahalmen fagoziticoa erakusten dute. Mikroglia zelulak, modu inaktiboan edo atsedenean daudenean, beren itxura oso desberdina da (7.6. irudia). Fagozitosi-ahalmena galtzen dute eta seinaleen harrerarako hartzaileak ugariak dituzte. Kalteak (neuronen apoptosia edo patogenoen presentzia) agertzean, mikroglia zelulak aktibatzen dira eta mugitzeko zein fagozitateko ahalmena eskuratzen dute. Era berean, seinale-molekulak askatzen dituzte zelulen arteko gunea, hala nola zitokinak, kemokinak, proteasak, amiloideen aitzindariak eta oxido nitrikoa.



7.6. irudia

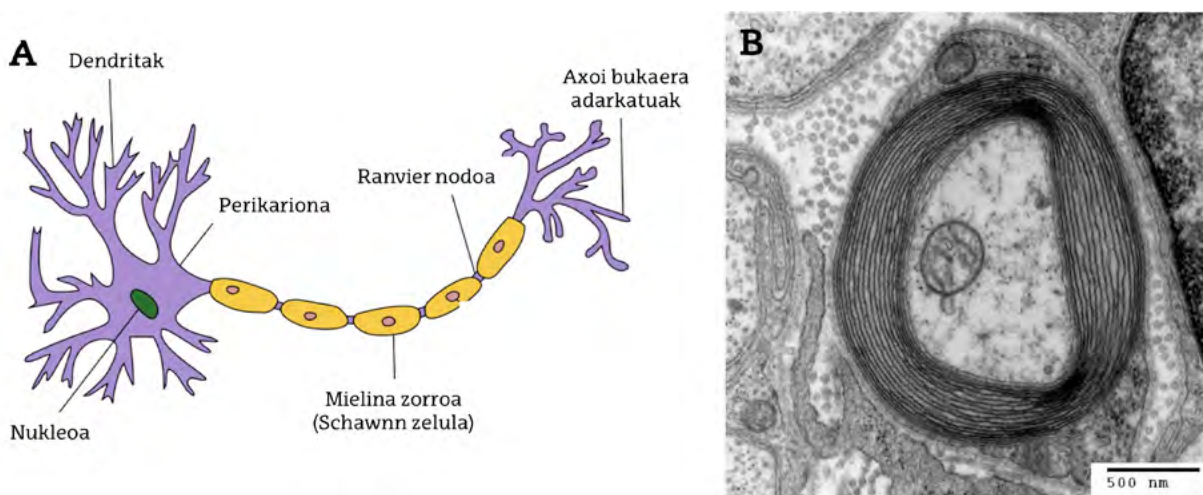
**Mikroglia zelulak.** A) Egoera ez-aktiboan dauden mikroglia zelulak. Adarkamendu ugari ikus daitezke (Wikipedia). B) Kalte baten ondorioz aktibatutako mikroglia zelulak. Forma esferikoagoa dute, makrofagoen itxura hartzen dute eta fagozitosi-ahalmena eskuratu. Tinketa lektinarrako immunohistokimika eta HRP bidezko bisualizazioa. (Wikipedia)

Mikrogliaiko zelulek jatorri mesodermikoa dute eta, beraz, nerbio-ehunean dauden zelulen artean, ektodermotik eratortzen ez diren bakarrak dira.

**Polidendrozitoak:** oligodendrozitoen zelula aitzindaritzat ere hartzen dira, baina astrozitoetan ere desberdintzatu daitezke kinada espezifikoaren eraginpean. Ezaugarrien artean, NG2 proteoglikanoaren presentzia mintz plasmatikokoan dago. Polidendrozitoak ugaztunen nerbio-sistema zentralean aurkitu daitezke. Organismoaren bizitzan zehar zatitzeko ahalmena dute (zahartzaroarekin ahalmen hori murrizten da) eta neurogliaren berriztapena betetzen dute nerbio-sistema zentralean.

Nerbio-sistema periferikoan, neuroglia hiru zelula mota nagusitan banatzen da:

- **Schwann zelulak:** nerbio-sistema periferikoan, axoien gainazalean mielina-zorroa eratu eta mantentzen dute (7.7. irudia). Oligodendrozitoen parekoak dira, eta, ultraestruturalki, antzeko ezaugarriak dituzte. Nerbioetan dauden axoien inguruan kiribiltzen dira eta, hala, mielina-zorroa sortzen dute. Lehenengo pausoen, Schwann zelulak axoiaren eskualde baten gainean kokatzen da eta, luzapen zitoplasmatikoak hedatuz, axoia besarkatzen du, eta, hala, **mesoaxoi** izeneko egitura sortzen da. Ondoren, mesoaxoiaren ertzetako bat neuronaren axoiarekin kontaktuan mantenduko da eta beste ertzak aurrekoaren gainean kiribilduko dira eta mielina-gaineztadura eratuko da. Schwann zelulek xafla basala ere badute. Axoi bakar batean, hainbat Schwann zelula kiribildu aurkitu daitezke, eta, beren arteko ukipenguneetan, **Ranvier nodoa** izeneko eskualdeak agertzen dira. Ranvier nodoetan, mielina-gaineztadura mehetu egiten da (ia desagertu), eta axoia agerian geratzen da. Eskualde horietan gertatzen da ekintza potentzialaren erantzuna; alegia, axoiko mintz plasmatikokoan dauden tentsio-menpeko ioi-kanalak zabaldu egiten dira. Mielinaz gaineztaturiko axoien zeharreko ekintza potentzialaren saltokako garraio-prozesu horri Hodgkin-Huxley eredua edo eredu klasikoa deritzo. Berriki, Solitoi teoriaraino oinarrituz, solitoi-eredua proposatu da, non uhin bidezko mekanismoak eragin baitezake ekintza potentzialaren garraioa. Schwann zelulak ez daude mielinadun axoietan soilik; axoi ez-mielinadunetan ere agertzen dira. Horietan, euskarri-funtzioa dute eta axoiari eutsi egiten diote. Axoi biluzi horietan, seinaleen transmisioa askoz motelagoa izaten da axoi mielinadunen aldean.
- **Glia periferikoko zelula sateliteak:** gongoiletan agertzen dira eta nerbio-sistema periferikoko neuronaren perikarionarekin kontaktu estua dute. Nerbio-sistema zentralean, astrozitoek betetzen duten antzeko funtzioa dute. Ultraestruturalki, oso aberatsak dira erretikulu endoplasmatikokoan (batez ere pikortsua), Golgi aparatuan eta lisosoman eta peroxisomatan. Euskarriaren eta metabolismoaren eraentze-funtzioez gain, glia periferikoko zelula sateliteek eskualdeak isolarazten dituzte neurona periferikoen perikarionean. Horrela, mikroingurune egokia ematen zaie neuronei beren funtzioa aurrera eramateko. Astrozitoak bezala, kinada elektrikoei erantzuteko gaitasuna dute glia periferikoko zelula sateliteek eta zenbait neurotransmisore ekoitzi eta jariatu ditzakete.
- **Glia enterikoa:** digestio aparatuan agertzen diren nerbio-ehuneko zelulak dira. Gaineztadura-epitelio xurgatzailearen azpian kokatzen dira glia enterikoko zelulak. Itxura aldetik, astrozitoen antzekoak dira. Nerbio-sistema periferikoan dauden nerbio-bukae-rak eta zelula epitelialak kontaktatzen dituzte.



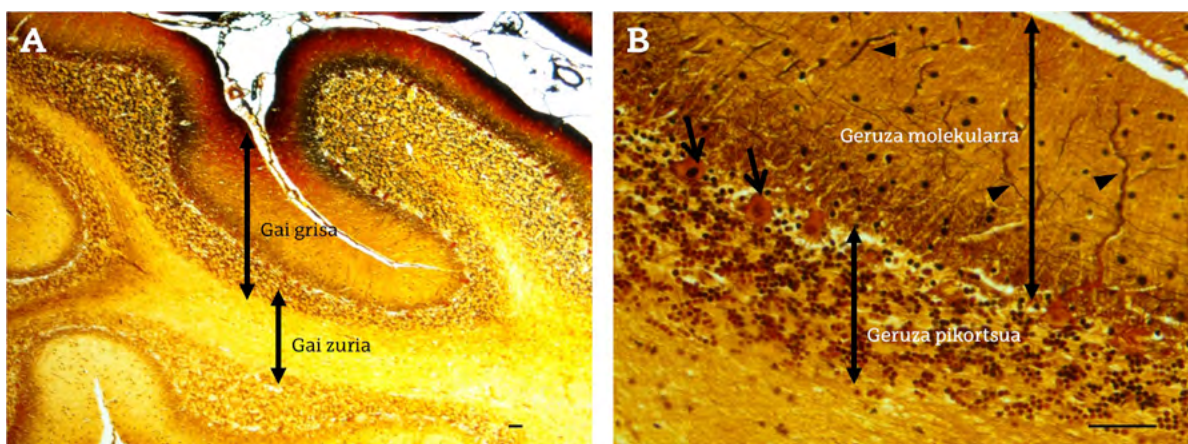
### 7.7. irudia

Schawnn zelulek mielina-zorroa eratzen dute nerbio-sistema periferikoan. A) Nerbio-sistema periferikoan dauden neurona motor multipolarren irudia. Axoian zehar, hainbat Schwann zelula adierazten dira, eta bakoitzak mielina-zorro bat eratzen du. Bi Schwann zelulen arteko kontaktuguneetan, Ranvier nodoa agertzen da (Wikipediatik moldatua). B) Transmisio-mikroskopia elektronikoz lorturiko mikroargazki honetan, mielina-gaineztadura ikus daiteke axoi bat gaineztatuz. Mielina gaineztaduraren kiribilduak bereiz daitezke. (Wikipediatik moldatua)

### 7.5. Nerbio-sistema zentrala

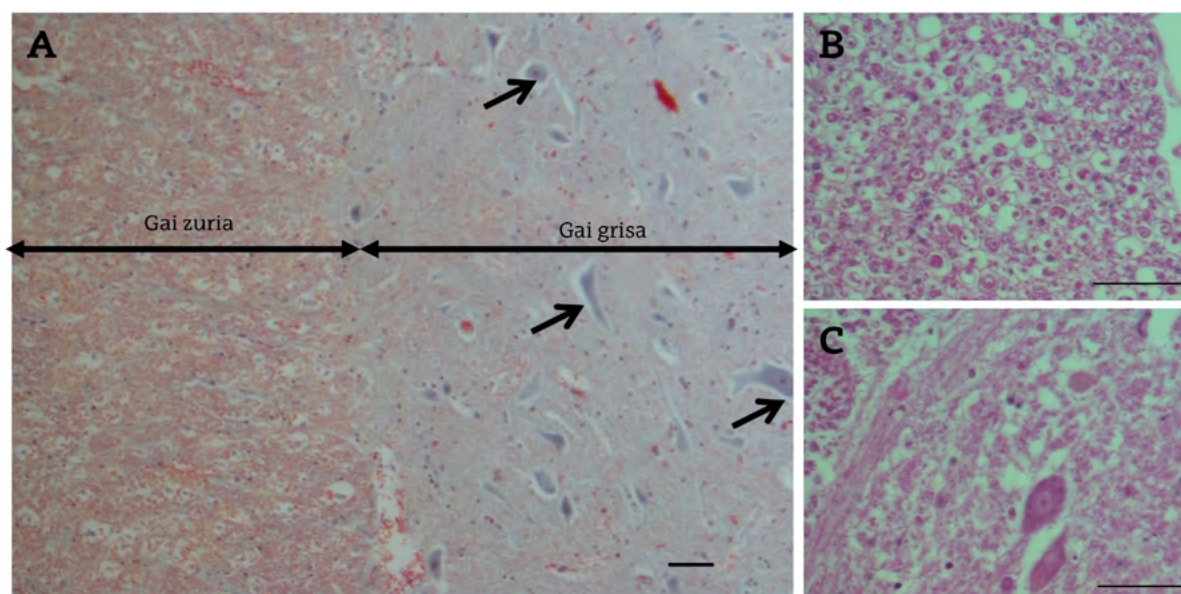
Zerebroan, zerebeloan eta bizkar-muinean kokatzen da. Bi atal nagusitan banantzen da: **gai grisa** eta **gai zuria** (7.8. eta 7.9. irudiak). Gai grisean, neuronen perikarionak, dendritak eta axoi ez-mielinikoak daude. Baita astrozitoak (protoplasmikoak), oligodendrozitoak eta mikrogliaiko zelulak ere. Gai zuria axoi mielinadunak, astrozito zuntzakaraz, oligodendrozitoz eta mikrogliaiko zelulaz osaturik dago.

Nerbio-sistema zentralean, kinaden eta seinaleen prozesamendua gai grisean gertatzen da. Han, sinapsi-eskualdeak kokatzen dira eta, interneuronen bitartez, bide aferentearen eta eferentearen arteko konexioa gertatzen da. Prozesamenduaren ondoren sorturiko seinaleak gai zurian kokatzen diren axoietatik garraiatzen dira.



7.8. irudia

Nerbio-sistema zentralaren banaketa zerebeloan. A) Gai zurian, axoiak kokatzen dira eta, gai grisean, neuronen perikarionak. Zerebeloak dituen tolesdurengatik, nerbio-sistemaren antolaketa berezia da. Eskala-barra  $100\ \mu\text{m}$ . B) Handipen handiagoko mikroargazkia. Gai grisean, bi eskualde nagusi bereizten dira. Geruza molekularra eta geruza pikortsua. Bien artean, Purkinje neuronen (geziak) lerroa dago. Neurona horiek oso handiak dira eta zerebeloan prozesatzen den informazio guztiaren arduradunak dira. Geruza molekularrean, Purkinje neuronen dendritak (gezi buruak) eta interneuronen axoiak daude. Geruza pikortsuan, interneuronen perikarionak ikus daitezke. Tindaketa zilarrezko inpregnazioa. Eskala-barra  $100\ \mu\text{m}$

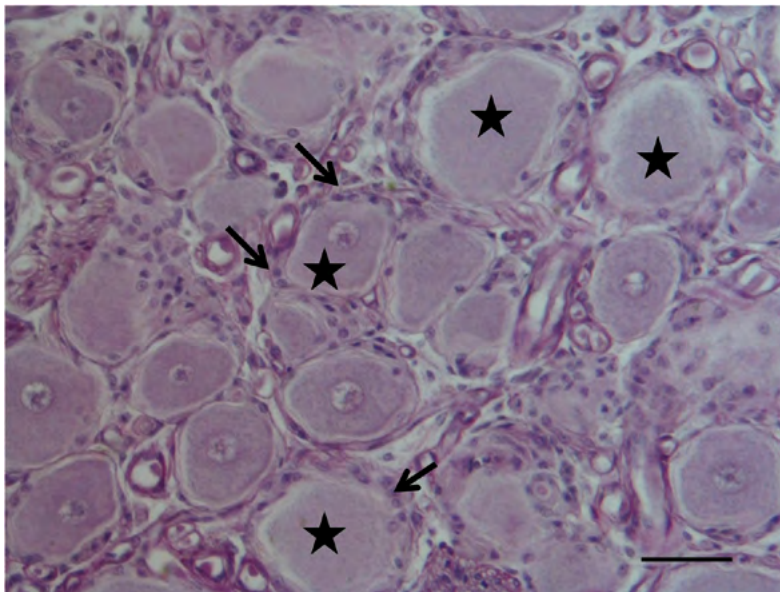


7.9. irudia

Nerbio-sistema zentralaren banaketa bizkar-muinean. A) Ezkerraldean, gai zuria kokatzen da eta, eskuinaldean, gai grisa. Gai zurian, batez ere, nerbio-sistema zentraleko neuronen axoiak daude. Gai grisean, berriz, neuronen perikarionak (geziak) eta astrozitoak. Eskala-barra  $100\ \mu\text{m}$ . B) Gai zuriaren handipen handiagoko mikroargazkia. Axoi mielinikoak ikus daitezke, baita oligodendrozitoen nukleoak ere. Eskala-barra  $50\ \mu\text{m}$ . C) Gai griseko handipen handiagoko mikroargazkia. Ondo bereiz daitezke neuronen perikarionak nukleo oso nabarmenarekin. Astrozitoen nukleoak ere ikusi daitezke. Tindaketa hematoxilina/eosina da mikroargazki guztietan. Eskala-barra  $50\ \mu\text{m}$

### 7.6. Nerbio-sistema periferikoa

Egitura nagusiak **gongoilak** eta **nerbioak** dira. Gongoiletan, perikarionak, dendritak eta gliako zelula sateliteak daude (7.10. irudia). Gongoilak batzen dituzten neurona moten arabera espinalak (bizkar-muinaren inguruan) edo begetatiboak izan daitezke. Gongoil espinalak bide aferentean parte hartzen dute eta seinaleak nerbio-sistema zentralera garraiatzen dituzte egitura sentso-rial periferikoetatik. Han kokatzen diren neuronak pseudopolobakarrak dira. Gongoil begetatiboak seinaleak nerbio-sistema zentraletik egitura periferikoetara garraiatzen dituzte. Nerbio-sistema autonomoaren barruan parte hartzen dute.



7.10. irudia

**Nerbio-sistema periferikoko gongoil errakideoen egitura. Neuronen perikarionak (izarrak) ikusten dira, nukleo eta nukleolo nabariekin. Perikarion bakoitzaren inguruan kapsula-egitura bat eratuz, glia periferikoko zelula sateliteak daude (geziak). Tindaketa hematoxilina/eosina. Eskala-barra 50 µm**

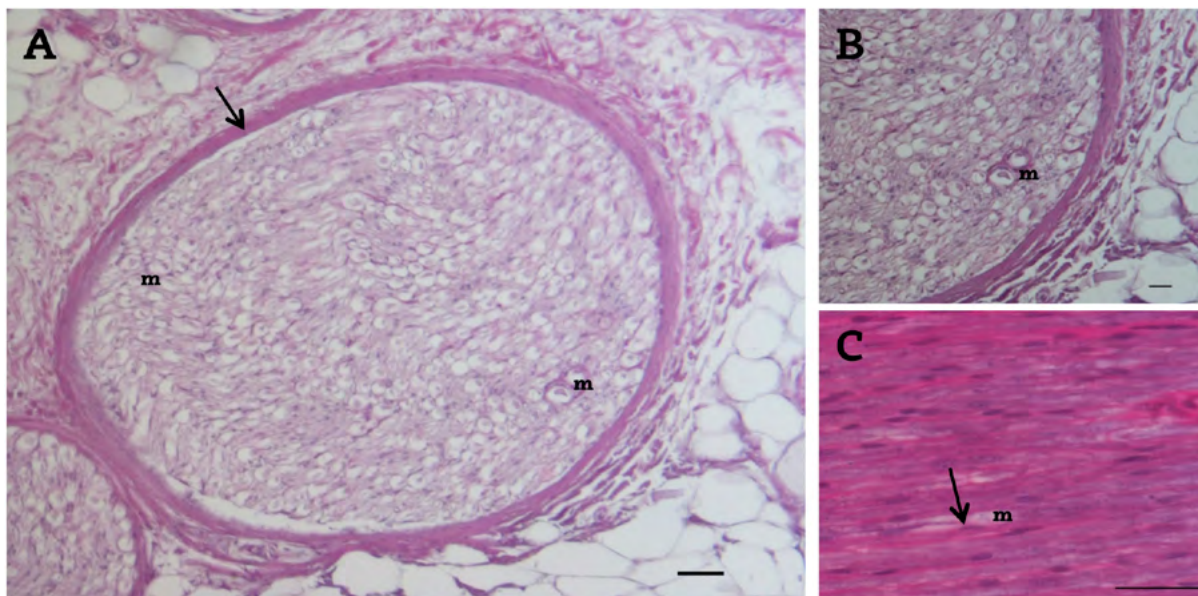
Nerbioen konposizioan, axoi mielinadunak eta ez-mielinadunak, Schwann zelulak eta ehun konektiboa daude (7.11. irudia). Nerbioetan agertzen den ehun konektiboa zuntzezko dentsoa da. Hiru gaineztadura eratzten ditu, eta nerbioak azaoetan antolatzen ditu.

- **Endoneuria:** axoi bakoitzaren inguruan agertzen den ehun konektibozko gaineztadura. Kolagenoa eta erretikulina zuntzak ugariak dira.
- **Perineuria:** axoiaren taldekatzeaz eratutako azaoak inguratzen dituen ehun konektibozko geruza. Batez ere, kolageno zuntzaz osaturik dago.
- **Epineuria:** nerbio-egitura osoa inguratzen duen ehun konektiboari deritzo.

Nerbio-sistema periferikoan, kinaden prozesamendua gongoiletan gertatzen da eta, nerbioen bitartez, informazioa itu-zelula edo eskualdetara garraiatzen da. Nerbioetan, zuntz mielinadunak eta ez-mielinadunak daude. Zuntz mielinadunak diametro handiagoa dute eta mie-



lina gaineztadurari esker, seinaleen transmisioa oso azkarra izaten da. Nerbio-sistema zentrolean ez bezala, nerbio-sistema periferikoan zuntzen berreraketa egin daiteke kalte edo apurketa baten ondoren.



7.11. irudia

**Nerbio periferikoaren antolaketa.** A) Nerbioak azaoetan antolatzen dira perineurioz (gezia), ehun konektibozko geruza batez, inguraturik. Azao bakoitzaren barruan, badaude nerbio-zuntzak, mielinadunak (m) eta ez-mielinadunak; eta bakoitzak endoneurio izeneko ehun konektibozko gaineztadura bat du. Eskala-barra 100  $\mu\text{m}$ . B) Axoi mielinadunen (m) eta ez-mielinadunen arteko diferentzia nabarmena diametroan. Eskala-barra 50  $\mu\text{m}$ . C) Nerbio-zuntzaren zehar-ebakian mielinazko zorroak (m) ikus daitezke eta, bi Schawnn zelulen ukipen-lekuetan, Ranvier nodoa bereizten da (gezia). Tindaketa hematxilina/eosina da mikroorgazki guztietan. Eskala-barra 50  $\mu\text{m}$

### 7.6.1. Nerbio-bukaerak

Nerbio-bukaerak eferenteak edo aferenteak izan daitezke. Hau da, seinaleak nerbio-sistema zentraletik periferiara garraiatu edo nerbio-sistema periferikotik jasotakoak nerbio-sistema zentralera garraiatu.

Bide aferentean, seinaleak jaso egiten dira egitura edo zelula sentsozialen bitartez. Kanpo-kinadak seinale elektrikoa bihurtzen dira eta, nerbio-sistema periferikoko neurona aferentean bidez, informazioa nerbio-sistema zentralera garraiatzen da. Egitura sentsozialak mota askotakoak dira eta zelula isolatuak, nerbio-bukaera biluziak edo egitura konplexuak izan daitezke. Oro har, nerbio-bukaera askeak edo zelula espezializatuak inerbatzen dituzten egituretan sailkatu daitezke. Nerbio-zuntzak egitura epitelialetara hedatzen direnean, mielina-gaineztadura galtzen dute eta nerbio-zuntzek zein epitelioetako xafla basalek bat egiten dute. Bide aferenteko nerbio-bukaeren artean, bukaera endoepidermal askeak zein Merkel-en ukipen-zelulak

(minaren pertzepzioa), Meissner gorpuzkulua (ukipen arina), Vater Paciniren gorpuzkulua (ukipen presioa) eta zentzumen-zelulak daude, besteak beste.

Bide eferentean, seinaleak zelula somatikoetara edo periferiarantz garraiatzen dira. Bai axoi mielinadunak bai ez-mielinadunak dituzten nerbioek hartzen dute parte. Mielinadun axoietan zelula somatikoekin kontaktu eskualdetan sortzen diren sinapsietan, mielina gainezadura edo zorroa desagertzen da. Sinapsi nerbio-muskularrak dira bide eferenteko adibide ezagunenak. Alde batetik, **xafila motorra** dago, nerbioa eta muskulu ildaskatu eskeletikoko zuntzak kontaktatzen dituena. Bukaera eferente hori borondatezko mugimendu muskularrak koordinatzen ditu. Azetilkolina erabiltzen da neurotransmisore moduan eta, beraz, neurona kolinergikoek hartzen dute parte. Nerbio eferentea muskulu-zuntzarekin kontaktatu aurretik adarkatu egiten da. Adarkatzerakoan, axoi gaineko mielina-gainezadura desagertu egiten da eta axoia biluzik uzten. Schwann zelula eraldatu batzuk, **telogia zelulak**, axoiaren eta muskulu-zelularen arteko sinapsi-eskualdea eratzen dute, egitura isolatuz eta trinkotuz. Muskulu-zuntzaren sarkolemak (mintz plasmatikoa) tolesdura ugari garatzen ditu sinapsi-eskualdean. Horrela, sarkolemaren azalera handitzen da eta azetilkolinarekiko mintz-hartzaile kopurua oso handia izaten da.

Bigarren bide eferente nagusia nerbio-bukaera begetatiboak dira. Plexu-egituretan antolatzen dira eta nerbio-sistema autonomoaren bitartez kontrolaturik daude. Muskulu leunaren inerbazioa da adibide ezagunena. Nerbio-zuntzek mielina gainezadura galtzen dute zelula muskularrekin kontaktatzerakoan. Giharra osatzen duten muskulu leuneko zelula guztiek ez dute zertan inerbaturik egon, xafila motorraren kasuan gertatzen ez zen bezala. Muskulu leuneko miozitoen arteko zitoplasmen jarraipenari esker (nexu loturen bitartez) inerbaturiko zelula batera uzkurketa-seinalea heltzean, jarraian, alboko zelulak uzkurrazten ditu eta muskulu leuneko uhin moduko uzkurketa-prozesua abiarazten da. Nerbioa, muskulu leuneko zelulen inguruan, barikositare antzeko egiturak garatzen ditu, non ukipen eskualdeak eratzen diren eta neurotransmisoreak askatu egiten diren.

## 8. gaia

### Animalia-histologia konparatua

---

8.1. Animalia-histologia konparatuaren sarrera.....	115
---	-----

---

#### 8.1. Animalia-histologia konparatuaren sarrera

Histologia konparatuaren aita gisa, Franz Von Leydig histologo eta zoologo alemana (1821-1908) proposatu da orain dela gutxi (Schneider, 2012). Franz von Leydig arren ugaltze-aparatuan bere izena dituzten zelulak (Leydig zelulak) identifikatu, deskribatu eta konparatu egin zituen hainbat animalien artean. Horretaz aparte, lan garrantzitsuak egin zituen arratoien eta beste ugaztunen biboteen egitura histologikoa aztertzen. Marcello Malpighi histologiaren fundatzailea (1628-1694) eta Theodor Schwann (1810-1882) teoria zelularren fundatzailea ere pertsona garrantzitsuak izan dira histologia konparatuaren munduan, zelularen eta histologiaren munduan beren lan eta aurrerapauso garrantzitsuak direla eta.

Orain arte ikusitako zelula eta ehunen deskribapenak ugaztunetan eta, bereziki, gizakian oinarritu egin dira. Argi dago animalia-erreinuan aldakortasun izugarria dagoela eta zelulen eta ehunen antolamendua guztiz desberdina izan daitekeela animalia filumen artean. Egitura horiek aztertzeko eta ulertzeko, histologia konparatua erabil dezakegu. Zelula, ehunak, organoak eta sistemak modu integratuan konpara ditzakegu, egitura horiek dituzten funtzioak ingurumenearekin eta eboluzioarekin erlazionatuz. Histologia konparatuan, animalien zelulak, ehunak eta anatomia mikroskopikoa aztertzen dira, eta, animaliak osatzen dituzten sistemen zehar, eboluzioaren bideak azaltzen dira beren zelula, ehunen eta organoen bitartez. Ornogabeen eta ornodunen filumen zelula eta ehunen egiturak aztertu eta beren funtzioekin erlazionatu egiten dira.

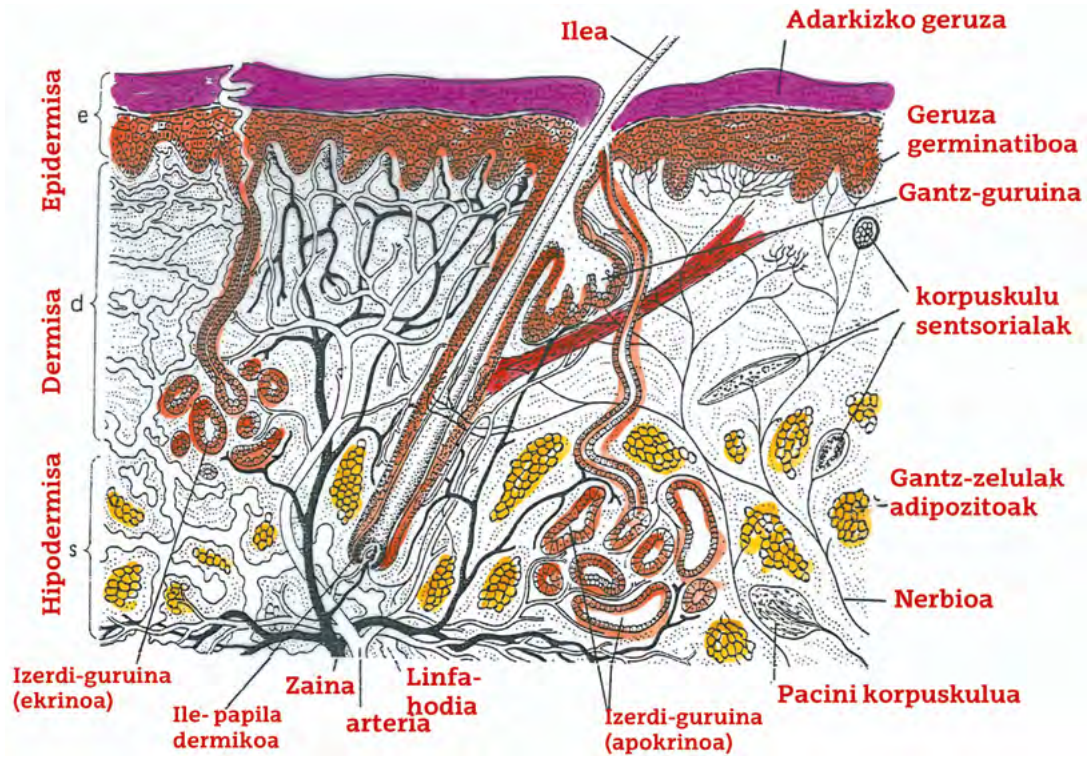
Animalien histologia konparatuan zein bereizmen mailatan gauden, horren arabera, beste arlo eta integrazio maila batzuekin parekatu edo tartean egon daiteke;  $\mu\text{m}$  eta  $\text{mm}$  tartean kokatuko gara. Organoen, aparatuen eta sistemen antolakuntza eta funtzionamendua ulertzeko, anatomia mikroskopikoaren eta organografia mikroskopikoaren arloan sartu behar dugu. Organoetako ehunen arteko harremanak eta ehun bakoitzaren zereginak ekarpen morfofuntzio-

nalak, garapen eta berriztapena ulertzeko histologia berezia erabiltzen da eta ehunetako zelula moten ultrastruktura (forma eta funtzioa) eta zelulen arteko elkarrekintzak ulertzeko ehunen biologia zelularrean kokatzen da.

Garrantzitsua da gogoratzea zelulak oinarri gisa hartuta nola antolatzen diren ehunak. Ehunen arteko erlazioa behar da organoak antolatzeko, eta organoak aparatutan antolatzen dira. Azkenik, ehunen arteko erlazioa sistemetan antolatzen dira. Horrela defini daitezke egitura mailak.

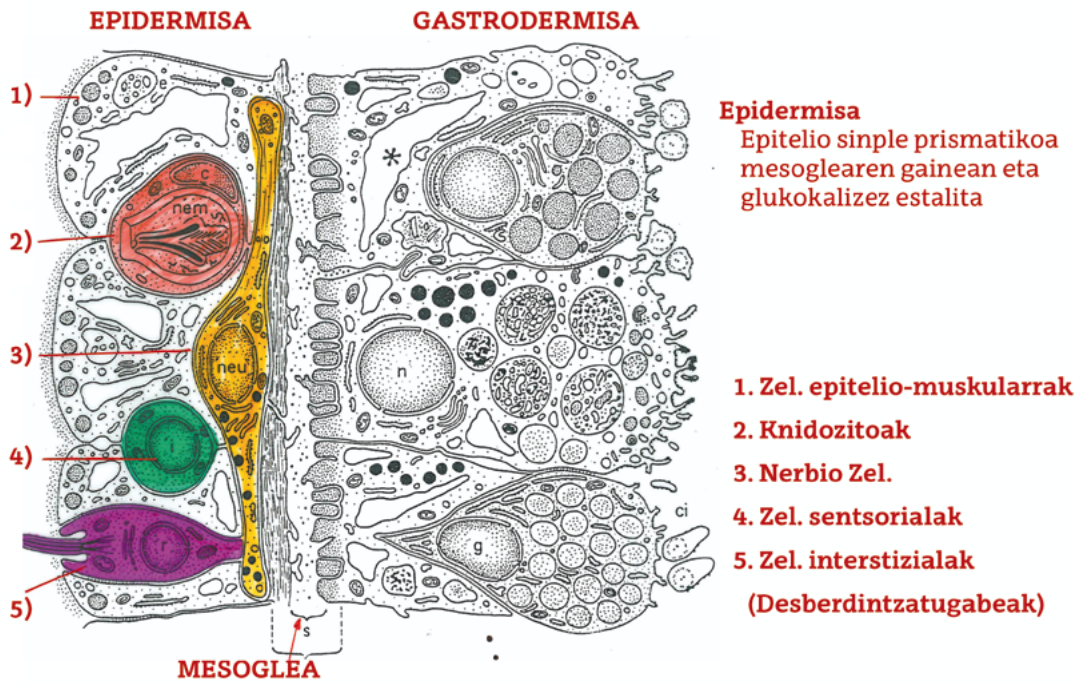
- **Ehuna.** Zelula talde organizatuak eta beren produktuak, funtzio espezifiko bat aurrera eramateko elkarturik. Orain arte, liburu honetan lau ehun mota azaldu dira (epitelioa, muskulua, ehun konektiboa eta nerbioa), eta horien arteko erlazioak eta antolamenduak hurrengo organizazio mailara eramango gaituzte, organora, alegia.
- **Organoa.** Funtzio berarekin parte hartzen duten elementu histologikoen multzoaz osaturiko organismo zelulaniztun baten parte desberdintzatua. Anatomikoki bereziak eta disezcionagarriak dira eta, esan bezala, ehun mota bat baino gehiagoz antolatuta egon behar dute. Behintzat, bi ehun behar dira, baina, askotan, lau ehun mota agertzen dira koordinaturik.
- **Aparatua.** Funtzio organismiko espezifiko batean lan egiten duten organoen multzoa. Anatomikoki, berezia eta disezcionagarriak izango dira. Adibide bezala, zirkulazio-aparatuan, bihotza, zainak, arteriak, kapilarrak izango ditugu edo digestio-aparatuan agertzen diren digestio-traktua eta guruin laguntzaileak.
- **Sistema.** Sistema bat izango dugu baldin eta aparatua jakin batean beste aparatuen egiturek parte hartzen badute, funtzio espezifiko bat lortzeko. Anatomikoki, bereizezinak dira eta ezin dira disezcionatu. Organoz eta zelula barreatuz osatuta daude. Bi mota bereiz ditzakegu: sistema difusoak eta sistema diskretuak. Sistema difusoen artean, nerbio-sistema, sistema endokrinoa, odola eta linfa eta egitura sentorialak ditugu. Sistema diskretuak, berriz, tegumentua, digestio-traktua, arnas sistema eta traktua, iraitz- eta osmoeraenketa-sistema eta ugaltze-aparatuak.

Sistemen antolamenduan oinarrituta, histologia konparatuan bidaia egin dezakegu filumen artean, beren berezitasunak eta ingurumenarekiko adaptazioak aztertuz. Orain arte, liburu honetan, hainbat ehun, organo eta sistemaren egiturak aztertu dira, baina adibide guztiak, oro har, ugaztunenak izan dira eta, bereziki, gizakian oinarritu dira. Baina, animalia-erri-nuan, hainbat filum daude bakoitzak bere berezitasunak dituela. Baita filumen barruan ere, nahiz eta filogenetikoki hurbil egon, aldaera ikusgarriak egon daitezke ingurumen desberdinetan bizi diren espezieen artean. Adibidez, tegumentua edo azala aztertzen badugu, liburu honetan zehar ikusi dugu gizakien (ornoduna, ugaztuna; 8.1. irudia) epidermisa epitelio estratifikatua, laua eta kutikuladuna dela, eta dermisean egitura bereziak dituela guruinak eta ileak bezalakoak; baina, marmoken (ornogabe, knidarioa; 8.2. irudia) epidermisa aztertzen denean, epitelio bakuna prismatikoa eta biluzia (kutikula gabe) ikusten da, non oso zelulak bereziak dituzten, knidozitoak. Knidozitoak filum-eko zelula espezifikoak dira eta, arpoi baten bitartez, pozoia injekta diezaiekete beren harrapariei. Bi tegumentu horiek eta beren zelulen eta ehunen berezitasunak adierazten digute animaliek zer bizimodu duten eta zein ingurumenetara egokituta dauden. Animaliek oso anitzak, espezifikoak eta bakarrak izan daitezkeen eraldaketa zelular eta histologikoak dituzte eta histologia konparatuak horien posizio filogenetikoa, garapena eta ingurumenerako erlazioarekin batera aztertzen ditu.



8.1. irudia

Ugaztunen tegumentuaren eskema orokorra (Welsch, & Storch. 1976tik moldatuta)



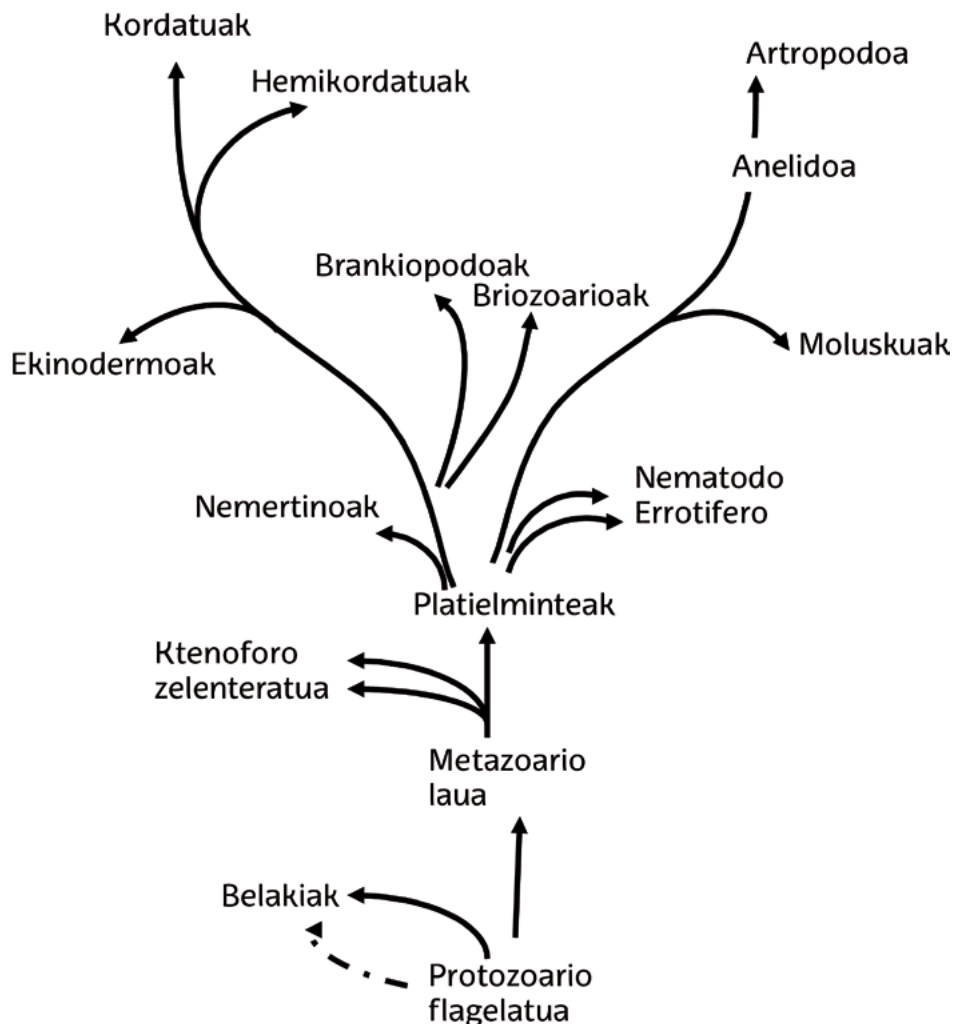
**Epidermisa**  
Epitelio simple prismatikoa mesoglearen gainean eta glukokalizez estalita

1. Zel. epitelio-muskularrak
2. Knidozitoak
3. Nerbio Zel.
4. Zel. sentsorialak
5. Zel. interstizialak (Desberdintzatugabeak)

8.2. irudia

Knidarioen tegumentuaren eskema orokorra (Welsch, & Storch. 1976tik moldatuta)

Kontzeptu histologikoez gain, histologia konparatuan, beste kontzeptu asko aztertzen eta hartzen dira kontuan, zelulen eta ehunen funtzioa eta eboluzioa ulertzeko. Hala, filogenia, garrantzia eta ingurumena testuinguruan jarri behar dira animalia filumen artean sistemen desberdintasunak ulertzeko (8.3. irudia).

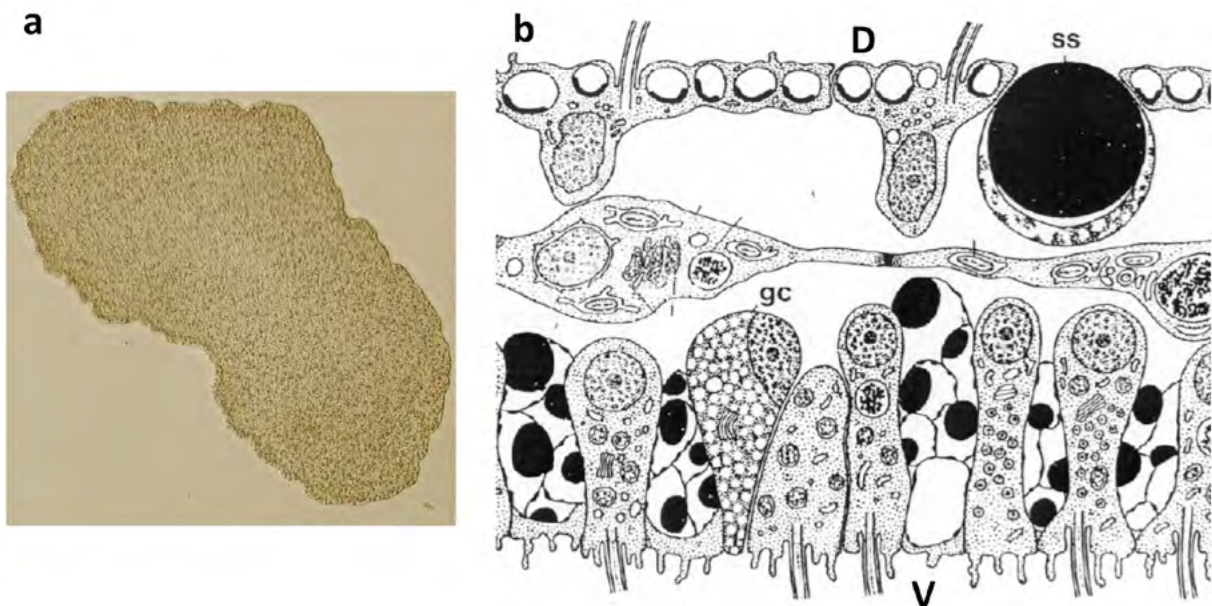


8.3. irudia

### Animalia-erreinuaren zehaztasun handiagoarekin filogenetikoaren modelo bat

Filumen arteko konparaketa histologikoak egiteko, beren ehunen funtzioarekin erlazionatzeko, guztiz beharrezkoa da filogenia aztertzea eta animalia-taldeak non kokatzen diren ikuspuntu ebolutibo batetik jakitea. Horrek balio du ulertzeko histologikoki eta zelularki desberdinak diren animalien egiturak nondik (bide ebolutibo; filogenetiko) sortu eta eraldatu diren. Garrantzitsua da zelula edo ehun mailan egon daitezkeen espezifikotasunek desadostasun filogenetikoak argitu dezaketelako eta hainbat espezieren egoera zehaztasun handiagoarekin azaltzeko. Hala, Plakozoa filum adibide argi bat da (*Trichloplex* generoa hain zuzen ere). Animalia-filum hori Franz Eilhard Schulze zoologo aleman batek deskubritu zuen XIX. mendearen bukaeran, Austriako Graz institutuaren akuarioan. Hasiere batean ez zekiten

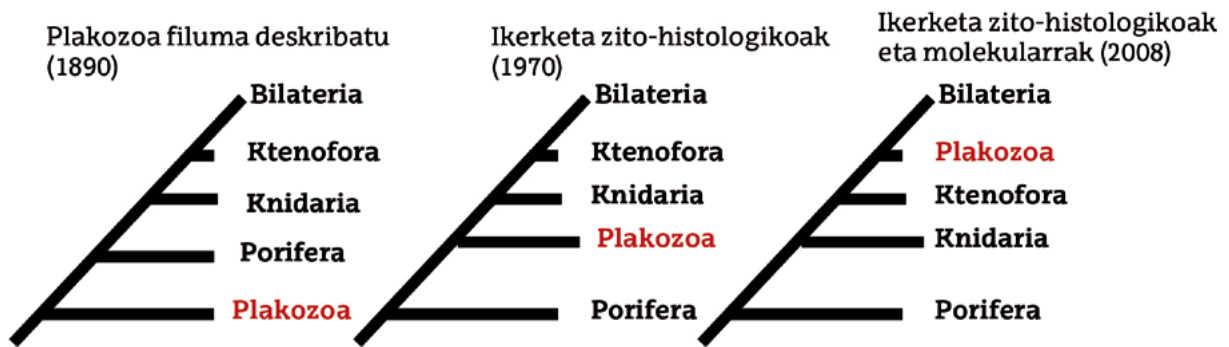
landare bat, animalia bat, animalia baten zatia edo larba bat zen. Akuario horietako animalia baten larba zelakoan utzi zuten, baina, geroago, Grellék 1971n, Mediterraneoan topatu zuen bizirik eta aske eta, geroztik, ur beroko beste hainbat lekutan topatu zuten. Larba bat zela baztertu zuten, eta oso animalia sinpletzat jo zuten, porifera (belakiak) baino lehen ere kokatu zuten zuhaitz filogenetikoan. Orduan, hasi ziren ikerketa histologiko sakonak eta, horien ondorioz, haren kokapen filogenetikoa aldatu egin zen. Ikerlariak ondorioztatu zuten animalia horrek gune dorsal eta bentral argiak zituela eta epitelia bi alde horietan desberdina zela (8.4. irudia); beraz, hain primitiboa ez zen. Hala ere, erabakigarria izan zen beste aurkikuntza bat egin zuten ultraestuktura aztertuz. Epidermisan, zelula epitelialen artean, lotura zelular sendoak deskribatu ziren (zonula adherens), horrelako loturak ez dira Porifera filumean agertzen; beraz, poriferen ondoren sortuko ziren eta knidario eta ktenoforoetatik hurbil kokatu ziren. Azkeneko ikerketa molekularrek ere egiaztatzen dute plakozoa filuma knidariotik eta ktenoforotik hurbilago dagoela eta bilateria talde filogenetikora ere hurbildu daitekeela (8.5. irudia).



8.4. irudia

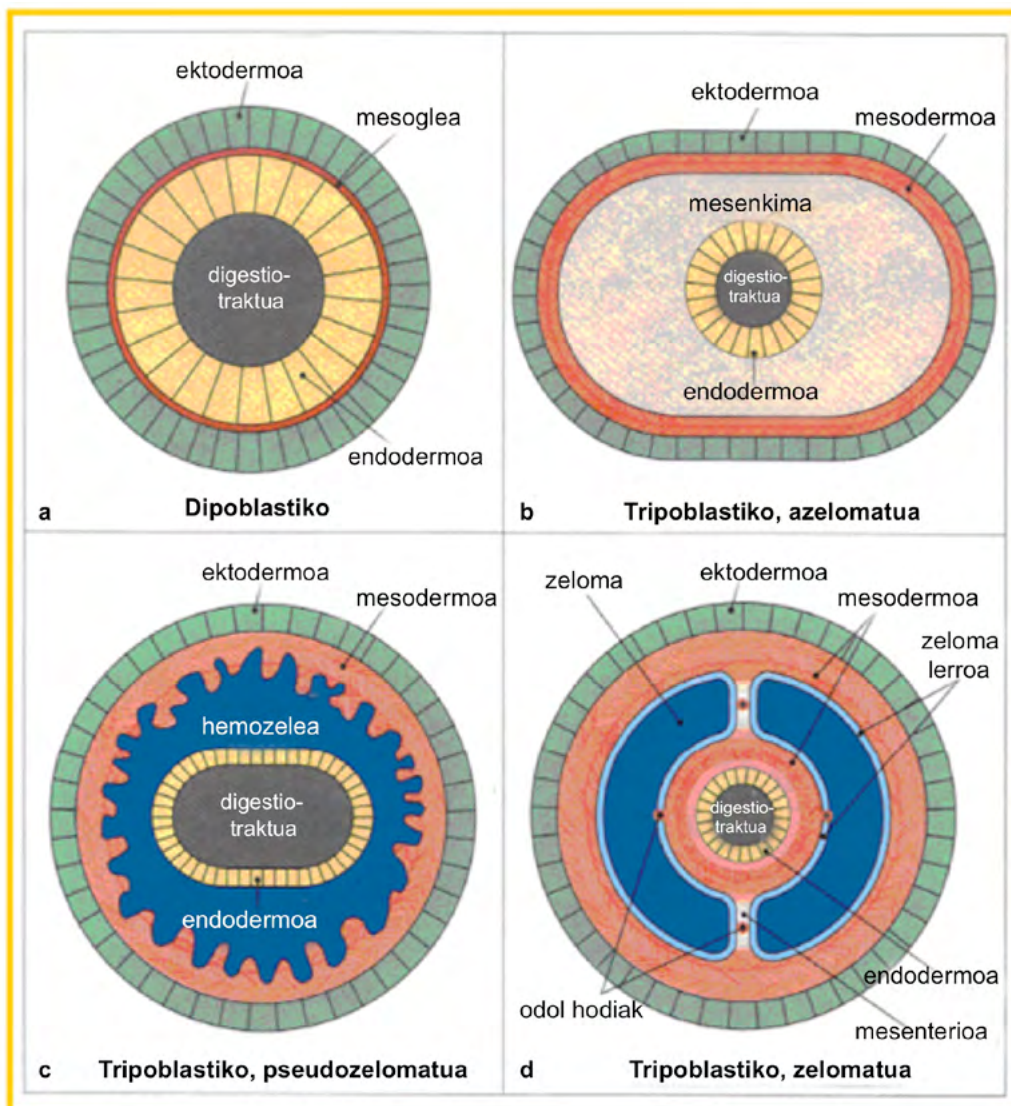
a) Plakozoo baten (*Tricplex adherensa*) irudia <https://es.wikipedia.org/wiki/Placozoa>, b) Plakozoo baten epitelio dorsalen (D) eta bentralen (V) eta erdiko zelula uzkurkorren letrora (I). Ikusi guruin-zelulak alde bentralean, (gc) janariaren digestioa egiteko, eta gune dorsalean, gorputz esferiko izeneko tanta lipidikoak (SS). (Grell eta Rothman, 1991tik aldatua)

Garapen enbrionarioa eta organogenesia jakitea eta ulertzea oso lagungarria izan daiteke konparatzen baditugu espezie baten barruan egitura desberdinak edo espezieen artean ageri diren ehun eta egituren jatorria. Oro har, garapen enbrionarioaren arabera, baditugu animalia diblastikoak (bi orri enbrionario; ektodermoa, endodermoa) eta triblastikoak (hiru orri enbrionario; ektodermoa, mesodermoa eta endodermoa) (8.6 irudia).



8.5. irudia

Plakozoa filumaren kokapena garai desberdinetan



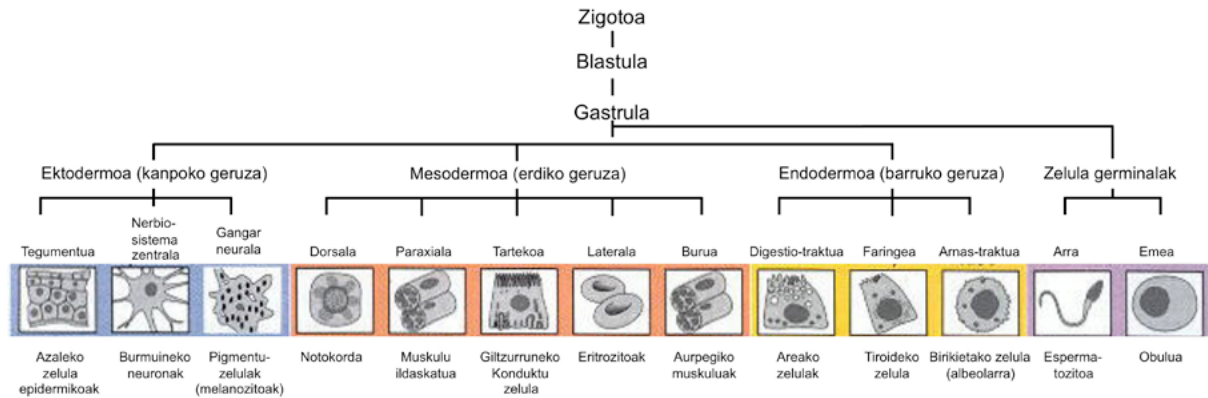
8.6. irudia

Animalia-erreinuan animalia diploblastikoen eta triploblastikoen zeharkako ebaketen eske-  
mak, non geruza germinatiboetatik baitatoz ehunak



Adibidez, animalia diblastikoek ez dute izango ehun konektiborik ezagutzen dugun bezala, mesoderma-orri enbrionariorik ez dutelako. Hala ere, endodermotik eratortzen diren antzeko egiturak izan ditzakete (mesohiloa/mesoglea, porifera eta knidarioetan). Animalia horien garapenaren informazioa izanik, badakigu agertzen diren egitura analogoek jatorri desberdina dutela eta horrek, halaber, laguntzen digu beren kokapen filogenetikoaren zein den ulertzeko.

Hau izan daiteke beste adibide on bat ehunak konparatiboki ulertzeko: organo eta aparatuen/sistemen funtzionamenduan garapenak duen garrantzia tegumentuaren eta nerbio-sistemaren jatorria da (8.7 irudia). Hasiera batean pentsa dezakegu nerbio-sistema (sistema sentorialarekin batera), eta tegumentua oso urrun dauden sistemak direla, beren funtzioa posizio eta egituragatik. Baina bi sistema horien egiturak, biak, ektodermotik etortzen dira. Tegumentuan, oso garrantzitsuak dira egitura sentorialak kanpoaldean dauden kinadak jasotzeko (adibidez, ftohartzailea, argi-aldaketak detektatzeko; mekanohartzailea aldaketa mekanikoak detektatzeko). Egitura hartzaile horien zeluletan oinarritzen bagara, ikusiko dugu alde apikalean zelularra den elementu hartzaile luzatu bat dutela (zilio edo mikrobiloxekin erlazionatuta), non aldaketa ioniko bitartez kinada baten transdukzioa egingo duten eta mintzaren potentzial-aldaketa bihurtuko duten. Informazio hori zelularen gune basalera joango da; kaltzioa sarraraziko du eta jasotako informazioa jariapen kontrolatu baten bidez pasatuko dio beste zelula bati; zelula hori zelula eragilea izan daiteke edo neurona bat, informazioa behar den lekura bideratzeko.



8.7. irudia

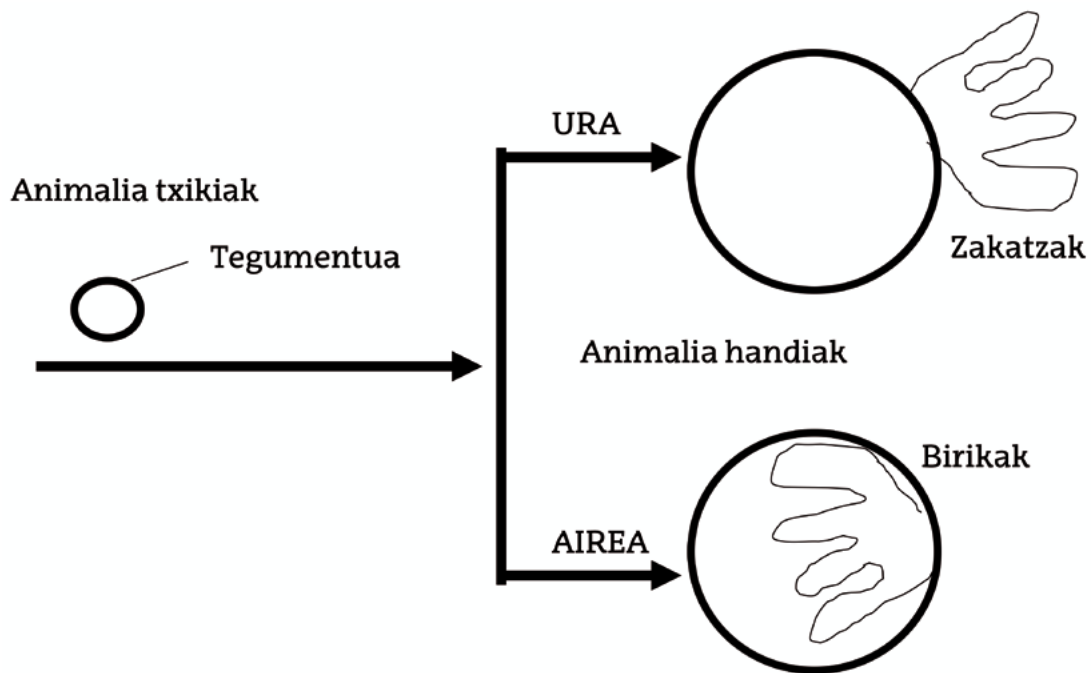
**Ornodunen garapenaren eskema hierarkikoa; organogesian zehar ikusten da nerbio-sistemako eta larruzaleko zelulek orri enbrionario beretik datozela, ektodermotik, hain zuzen ere. (Gilbers 2005-tik moldatuta)**

Animalia sinpleenek (zuhaitz filogenetikoan behean; adib: knidarioak) ez dute nerbio-sistema garaturik, baina kinadak jaso eta erantzuten dute sistema berari jarraituz, adibidez zelula epiteliomuskularren bitartez edo knidozitoen bitartez. Neuronen egiturak eta funtzionamendua ikusita, dendritak informazioa jasotzeko daude eta, beste aldean, informazioa bideratzeko axoia eta gune sinaptikoa dute, hainbat animaliaren zelula epiteliomuskular an-

tzeko sistemari jarraituz. Gainera, tegumentutik eta nerbio-sistema orri enbrionario beretik, ektodermotik, datorrenez, esan dezakegu oso litekeena dela gaur eguneko nerbio-sistemako neuronak, zelula sentzorial aitzindarietatik etortzea. Zelula aitzindari horiek gorputzean joan dira barneratzen, babeserako, eta konplexutasuna emendatu dute, kondentsatu eta integratu dira, eta, hala, nerbio-sistemak sortu dira, kanpo-kinadei erantzun egoki eta azkarrak bermatzeko.

Zelulak, ehunak edo aparatuak eta ingurumenaren arteko erlazioa ikustea da beste oinarritzko puntu bat. Hainbat egituraren aldaera histologiko eta organografikoak ingurumenarekiko adaptazioak dira. Zelulek eta ehunek aldaerak jasan dituzte egitura eta organo berriak sortzeko, ingurumenarekiko adaptazio egokia lortzeko. Ingurune fisikoaren arabera, zenbait ehun eta organo edukiko dituzte oinarritzko funtzioak aurrera eramateko. Ez bakarrik argi definitu diren ingurumenetan (hala nola urtarra edo lurtarra), baizik eta animaliek, urtarrak izanda, egitura histologiko desberdinak izango dituzte itsasadarretan bizi badira edo gune abisaletan. Beste faktore asko egon daitezke: elikadura-erregimena edo dieta motak guztiz moldatuko dute janari hori lortzeko behar diren egitura erlazionatuak, adibidez, hortz garatuak janaria birrintzeko edo zakatz eraldatuak suspentsioan dau den partikulak harrapatzeko eta ahora eramateko. Beste alde batetik, presio biologikoak mota askotakoak izan daitezke: bizkarroiak, harrapariak, lehiakideak, ugalketarako bikotea aurkitzea, patogenoak... Elementu horiei eta beste askori aurre egiteko, animaliek zenbait moldaera-adaptazio histologiko izango dituzte eta horiek histologia eta anatomia konparatuan aztertzen dira.

Adibide bezala, horrelako aldaketak ikus daitezke animaliak dituzten oxigenoa lortzeko erremintak aztertuz (8.8 irudia). Gaur eguneko animalia-erreinuan zehar, baita ikuspuntu ebolutibo batetik ere, ikus dezakegu tamaina txikiko hainbat animaliak ez dutela behar inolako egitura edo organo berezirik beren zeluletara oxigenoa eramateko. Oxigenoaren eta CO<sub>2</sub>-ren trukatzeari, zuzenki, tegumentutik gerta daiteke, difusio hutsez. Baina animalia handiagoetan edo eboluzioan zehar zelomaren eta animalien tamaina handitu denean, azalaren eta bolumenaren arteko erlazioa aldatzen da eta ez da posible oxigenoa organismoaren zelula guztietara difusio hutsez ailegatzea. Beraz, oxigenoa modu eraginkorragoan lortzeko, egitura espezializatuak sortu ziren, hala nola zakatzak edo birrikak. Bi elementu horiek antzeko egitura histologiko epitelialak dituzte, epitelio oso fina barne, eta kanpo-inguruaren artean, oxigeno eta CO<sub>2</sub> trukatzeko. Baina guztiz desberdina dira arnas epitelio horiek txertatzeko diren euste- eta babes-egiturak. Zakatzak kanpora aterata daude eta uraren dentsitatea bera nahikoa da egitura behera ez etortzeko. Bestalde, animalia lehortarrak barneratu dute sistema azalera emendatzeko, eta birikien bitartez arnasten dute. Animalia lurtar horiek birikiak babestuta daukate gorputz barrenean (giro egokia sortu gas trukea egiteko) eta mekanismoak dute oxigenoz betetako airea berriztzeko (diafragma). Uretan sartuta, oxigenoa lor daiteke uretatik, presio-desberdintasunaren ikuspegitik oraindik posible delako, baina sistema ez dago prestatuta ura ateratzeko, airea baino dentsuagoa delako, eta, oxigenoa bukatzen denean, ezin da ura berriztatu eta ito egiten gara. Kontrajarriz, zakatzek airetik oxigenoa atera dezakete, baina inguruneak ez du behar den dentsitatea, eta oso tolestua den epitelioa eta egiturak batuko dira eta airearen ukipen-azalera txikituko da; horren ondorioz, oxigenoa sartzea oztopatuko da, eta, halaber, egiturak lehortuko dira eta zelulak kaltetu.



8.8. irudia

**Animalien eboluzioan zehar tamainaren handipenaren ondorioz oxigenoa lortzeko bizi-inguru-nearen arabera gertatu diren moldaerak**

Azken finean, histologia konparatua aldagai horiek guztiak hartuko ditu kontuan esparru zelular eta histologikotik. Animalia-espezie baten barruan, konparaketa histologikoak balio du izaki bizidunen zelula eta ehunen egiturak hobeto ulertzeko eta beren funtzionamenduarekin lotzeko. Ornogabeen eta ornodunen filumen zelula eta ehunen egiturak aztertu eta haien funtzioekin erlazionatu egiten dira, ingurumena eta eboluzioaren ikuspuntua galdu gabe.

## III. Landare-histologia

## 9. gaia

### Landare-ehunak

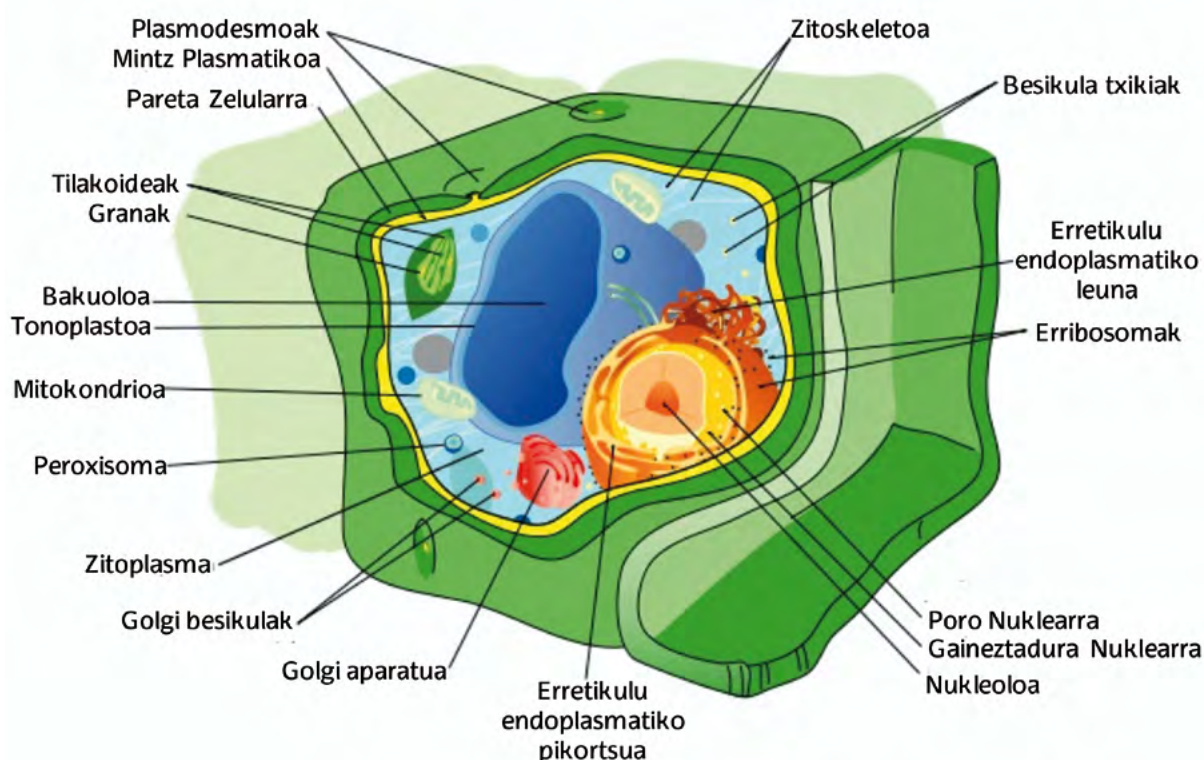
---

9.1. Landare-histologiaren sarrera orokorra.....	125
9.2. Meristemoak.....	128
9.3. Sistema dermikoak.....	130
9.3.1. Epidermisa.....	130
9.3.2. Peridermoa.....	131
9.4. Ehun jariatzaileak.....	132
9.4.1. Kanpo-ingurunera jariatzen dituzten egiturak.....	132
9.4.2. Barne-ingurunera jariatzen dituzten egiturak.....	134
9.5. Oinarrizko sistema.....	135
9.5.1. Parenkima.....	135
9.5.2. Kolenkima.....	137
9.5.3. Esklerenkima.....	138
9.6. Sistema baskularra.....	139
9.6.1. Xilema.....	140
9.6.2. Floema.....	140

---

#### 9.1. Landare histologiaren sarrera orokorra

Landare-ehunak azaldu aurretik, kontutan hartu behar da landare-zelulek dituzten ezaugarri bereziak. Landare-zelulen antolamendua animalia-zelulen antzekoa da, baina azken horietan agertzen ez diren edo oso garrantzi gutxi duten zenbait osagai dituzte (9.1. irudia).



9.1. irudia

**Landare-zelula baten eskema orokorra.***(Iturria: Wikipediatik moldatuta)*

Alde batetik, landareek **pareta zelularra** dute eta pareta hori mintz plasmatikoa inguratzen duen egitura zurruna da. Pareta zelularra zelulak berak sintetizatzen du eta landare-zeluletan agertzen den garatu gabeko zitoskeletoa ordezkatzen du; hala, zelulari zurruntasuna ematen dio. Landare-zelulak zatitzen direnean, sortzen den lehendabiziko egitura bi zelula alabaren artean kokatzen den **tarteko lamela** da, substantzia pektikoz osatutako trenkada banatzaile bat. Substantzia pektiko horiek bi zelulak itsatsita mantenduko ditu. Ondoren, zelula alaba bakoitza, bere aldetik, pareta zelular primarioa sortuko du tarteko lamelaren bi aldeetara. Pareta zelular primario hori, nagusiki, **zelulosaz** eta **hemizelulosaz** osaturik dago. Zenbait landaretan pareta zelular sekundarioa ere egon daiteke non, zelulosaz gain, **ligninaz** ere osatuta dagoen. Landare zelula desberdintzatu guztiek tarteko lamela eta pareta zelular primarioa dute, baina pareta zelular sekundarioa soilik zelula batzuetan agertzen da.

Beste alde batetik, aipagarria da landare-zeluletan berebiziko garrantzia duten bi organulo daudela; **bakuoloak** eta **kloroplastoak**. Bakuoloak presio hidrostático handia duten barrunbeak dira, eta garrantzitsuak dira zelularen bolumena kontrolatzeko. Horretaz gain, bakuoloak hainbat molekula metatzeko edo degradazio-prozesuak egiteko gaitasuna dute; izan ere, jarduera lisosomikoa dute. Askotan, landare-zelularen zitoplasma osoa bakuolo handi batez osatuta egoten da. Kloroplastoetan, fotosintesia gertatzen da. Egiturari dagokionez, kloroplastoak eta mitokondrioak badituzte antzekotasunak; hala, kloroplastoak gainztadura deitzen

den mintz bikoitz batez mugatuta daude, baina, kasu horretan, barruko mintzak ez du gando-  
rrik. Kloroplastoen barne aldean, **estroma** dago, eta, han, besteak beste, kloroplastoen DNA  
dago. Estroman ere, mintz-egitura batzuk desberdintzatzen dira, **tilakoideak**, hain zuzen. Ti-  
lakoideak mintz-egitura zapalak dira eta taldeetan antolatzen dira eta **granak** osatzen dituzte.  
Tilakoideen mintzean, fotosintesia egiteko beharrezkoak diren proteina eta molekula guztiak  
daude, horien artean, **klorofila** pigmentua. Pigmentu hori ezinbestekoa da argi-energia harra-  
patzeko.

Edozein organismotan gertatzen den bezala, landareetan ere, beharrezkoak diren fun-  
tzioak betetzeko, zelulak ehunetan antolatzen dira eta ehun horiek funtzio espezializatuak di-  
tuzte. Modu berean, ehunek ere elkarren artean antolatzen dira organoak eta sistemak sor-  
tzeko. Hala, oro har, landareetan, 4 sistema nagusi ditugu: **meristemoak**, sistema dermikoak,  
oinarrizko sistema eta sistema baskularra (9.1. taula). Atal honetan, sistema edo ehun bakoit-  
zaren berezitasunak azalduko ditugu.

### 9.1. taula

#### Landare-ehunak eta zelula motak

Sistema	Ehuna	Zelula-mota	Funtzioa
Meristemoak	Apikalak	Zelula meristematikoa	Zatiketa zelularra. Hazkuntza primarioa- ren arduradun nagusiak
	Ertzetakoak	Zelula meristematikoa	Zatiketa zelularra.
	Tartekatuak	Zelula meristematikoa	Zatiketa zelularra.
Dermala	Epidermisa	Hainbat	Mekanikoa: babesa, uraren galera ekidin, barne aireztapena estomen bidez
	Peridermoa	Hainbat	Sustrai eta hazietan epidermisa ordez- katu. Aireztapena
Oinarrizkoa	Parenkima	Parenkima-zelula	Arnasketa, liseriketa, fotosintesia, meta- keta, zaurien konponketa, berriztapena
	Kolenkima	Kolenkima-zelula	Landarearen sostengua
	Esklerenkima	Zuntzak	Sostengua, metaketa
		Esklereidak	Babes mekanikoa
Baskularra	Xilema	Trakeidak	Uraren garraioaren arduradun nagusia gimnospermo eta hazirik gabeko landa- reetan
		Hodien elementuak	Uraren garraioaren arduradun nagusia angiospermoetan
	Floema	Bahe-zelulak	Elikagaien garraioa gimnospermoetan
		Strasburger-zelulak	Proteina eta metabolitoen sintesia
		Bahe-hodi elementuak	Elikagaien garraioa angiospermoetan
		Zelula laguntzaileak	Proteina eta metabolitoen sintesia

## 9.2. Meristemoak

Zigotoaren zatiketarekin hasita eta normalean landarea hiltzen den momentura arte, landareek zelula berriak sortzen dituzte eta organo berriak garatzen dira. Garapen enbrionarioaren hasierako faseetan, hazkuntza organismo osoan zehar geratzen da, baina, enbrioia organismo independente bilakatuz doan heinean, zelula berriak gunere berezi batzuetan bakarrik sortuko dira.

Enbrioia zenbait berezitasun dituzten gunere berezi horiek landarearen bizitza osoan zehar mantentzen dira eta meristemo (Grekoko *merismos*-etik eratorria; zatiketa) deitzen zaie.

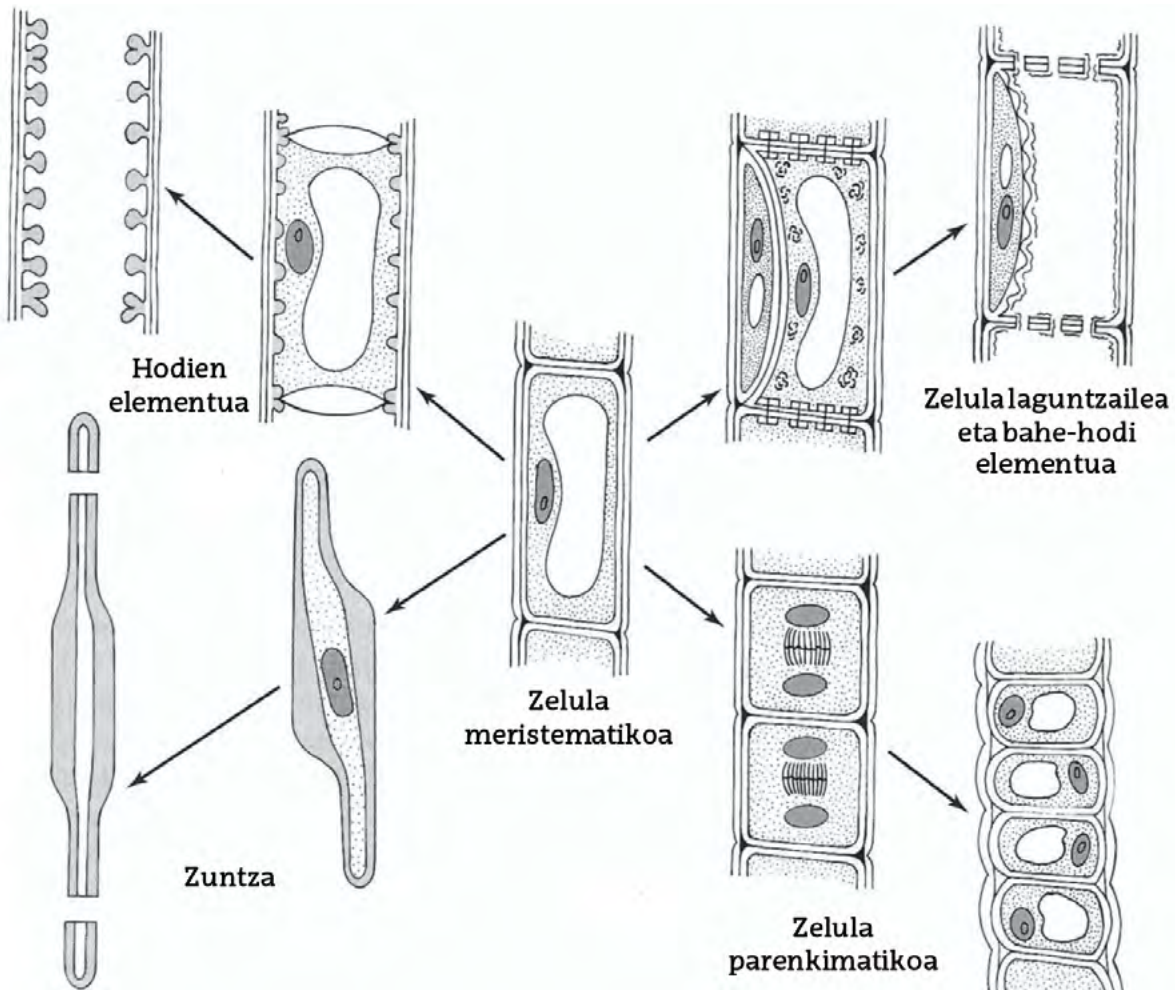
Badirudi landarearen hazkuntzaren ardura organismoaren gunere berezi batzuetara mugatzea espezializazio ebolutiboaren prozesuekin erlazionatuta dagoela. Landare primitiboetan (espezializazio maila baxuena dituztenak), zelulak oso antzekoak dira eta zelula guztiek hartzen dute parte zatiketa zelularrean, fotosintesian, elikagaien metaketan, garraioan edota jariapen-prozesuetan. Antza denez, espezializazio progresiboaren bitartez, zatiketa zelularra meristemoetara eta handik eratorritako ehunetara mugatzen da landare eboluzionatuenetan. Hala ere, landareetan bizirik dauden organoetan, zelula berriak sortzea bultzatu daiteke, baina meristemoak dira funtzio horretan espezializaturik dauden landareen ehun bakarrak.

Animalien zelula amekin gertatzen den modu berdintsuan, landareetan, meristemoko zelulak zatitzen direnean ere bi aukera dituzte zelula alabek. Batetik, meristemoko zelula gisa jarrai dezakete eta zatiketa zelularrean espezializatu, edo, bestela, desberdintzapen-prozesu bat hasten dute eta zelula heldu desberdintzatu bilaka daitezke (9.2. irudia).

Meristemoko zelulek desberdintzatu gabeko zelulen berezitasun zitologikoak dituzte; zelula txikiak dira eta pareta zelular primario mehea dute. Zitoplasman, erribosoma ugari dituzte, eta erretikulu endoplasmatikoko pikortsu urria, eta mitokondriek gangar gutxi dituzte; Golgi aparatua oso garatuta dago (pareta zelularrerako beharrezkoak diren osagaiak sortzeko); plasto ugari dituzte, eta bakuoloak txikiak eta ugariak izaten dira. Nukleoa zentrala eta handia da eta kromatina oso kondentsatua dago. Meristemoen sailkapena landarearen gorputzean duten kokapenaren arabera egin daiteke. Hala, baditugu meristemo apikalak, ertzetako meristemoak eta meristemo tartekatuek.

Meristemo apikalak zurtoin eta adar bakoitzaren erpinean kokatzen dira, baita sustrai nagusiaren zein bigarren mailako sustraien erpinaldean ere. Meristemo apikaletatik sortzen diren zelulek lehendabiziko desberdintzapen bat jasaten dute eta, oraindik ere, guztiz desberdintzatu gabeko ehun horiek izen desberdinak jasoko dituzte emango dituzten ehunen arabera. Hala, meristemo apikaletatik eratorriko dira **protodermoa** (geroago epidermisa eratuko duena), **protocambiuma** (geroago sistema baskularra eratuko duena) eta oinarritzko meristemoa (geroago oinarritzko sistemako osagaiak eratuko duena). Meristemo apikalek luzeran hazarazten dituzte landareak.





9.2. irudia

**Meristemoko protocambium edo cambium vascularretik desberdintza daitezkeen zelula mota batzuk. (Evert, 2006tik moldatua)**

Hazkuntza sekundarioan, hau da, zabalerako hazkuntza duten landareetan, ertzetako meristemoak agertzen dira. Meristemo horiek adar edo sustraien diametroa handitzearen arduradun nagusiak dira. Ertzetako meristemoetako zelulak plano periklinalei jarraituz zatitzen dira. Meristemo horiek ez dira landare guztietan agertzen (monokotiledonetan, adibidez, ez dago ertzeko meristemorik) ezta organo guztietan ere (hostoetan, adibidez, ez dago ertzeko meristemorik). Ertzeko meristemoaren bi mota daude: **cambium baskularra** deritzona, ehun garraiatzaile sekundarioak eratzeaz arduratzen dena, eta **cambium suberogena edo felogeno** deritzona, epidermisaren aitzindaria dena. Edozein kasutan, ertzeko meristemoak, biak, hodi jarrai gisa edo itxi gabeko eraztun gisa kokatzen dira zurtoin edo adar osoan zehar.

Landare monokotiledonetan, ordea, zurtoinaren luzerako hazkuntza ez dago meristemo apikalen menpe, meristemo tartekatuen menpe baizik. Meristemo tartekatuek ehun ez-meristematikoen artean egoten dira, nagusiki korapiloen artean baita hostoen gainetaduran ere.

### 9.3. Sistema dermikoak

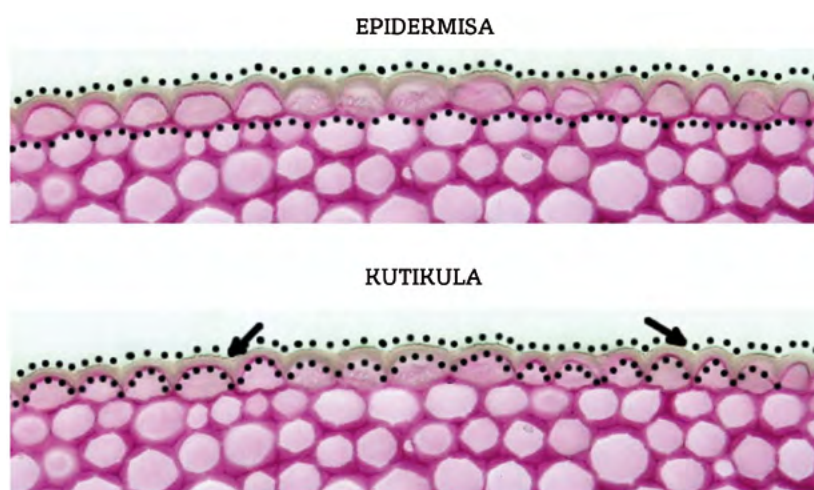
Sistema dermikoak landareen kanpo-atala osatzen du eta kanpo-ingurunearekin kontaktuan dagoen landarearen atala da. Sistema dermikoak bi osagai nagusi ditu: epidermisa, hazkuntza primarioa duten landareetan agertzen den geruza babeslea, eta **peridermoa**, hazkuntza sekundarioa duten landareetan dagoen geruza.

#### 9.3.1. Epidermisa

Landareen hazkuntza primarioan zehar, zurtoinaren, sustraien, hostoen, loreen, fruituen eta hazien babes-ehuna da epidermisa. Epidermisaren jatorria meristemo apikalen kanpo-geruzan dago, protodermoan, hain zuzen, eta handik desberdintzatzen da. Epidermisa babes-funtzioa duen egituratzat hartzen bada ere, bestelako funtzio garrantzitsuak betetzen ditu; besteak beste, transpirazioa kudeatzen du, gasak trukatu, metatu edo jariatu.

Epidermisa, normalean, zelulen geruza bakar batez osaturik dago, baina, zenbait kasutan (zenbait espezieren sustrai aereoetan, adibidez), geruza bat baino gehiagoz osaturik dago. Epidermisa egitura konplexua da eta, han, zelula mota bat baino gehiago agertzen da. Hala, badi-tugu ugariak diren zelula epidermikoak, derberdintzapen maila baxua dutenak, baina, halaber, derberdintzapen maila altuagoa duten estomen **zelula oklusiboak** edo **trikomak**.

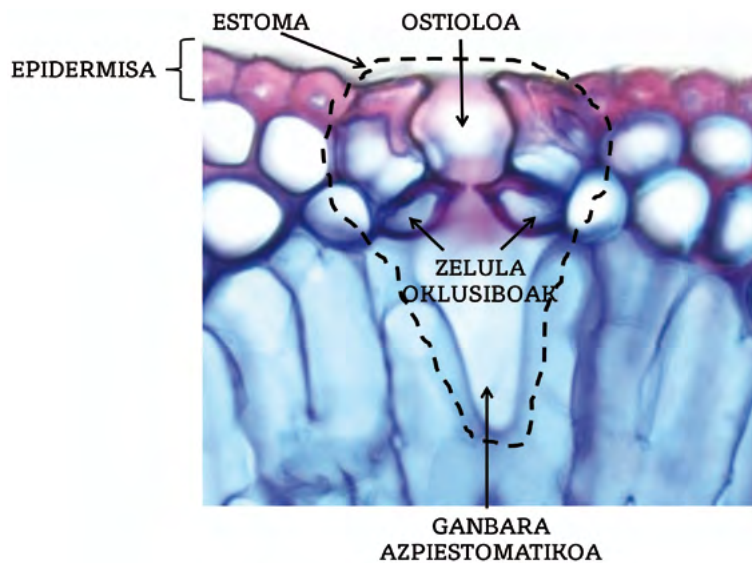
Zelula epidermikoak elkarrekin estuki lotuta agertzen dira eta morfologia aldakorra dute landarearen zein ataletan dauden. Hala, zurtoinean, luzeagoak izaten dira, adibidez. Gune aereoan dauden zelula epidermikoek lipidotan ugaria den **kutina** deituriko substantzia bat sintetizatu eta jariatzen dute, eta kutikula deritzon geruza jarrai bat osatzen dute (9.3. irudia). Sustraien eta ile erradikularren epidermisan, **suberina** jariatzen da. Kutikularen lodiera aldakorra da eta, zenbait kasutan, kutikularen gainean, bestelako substantzia lipidiko batzuk metatu daitezke (argizariak).



9.3. irudia

Landare-epidermisa eta kutikula. Tindaketa, safranina eta altzian urdina.  
(<http://webs.uvigo.es/mmegias/inicio.html>-tik moldatua).

Zelula epidermikoak ez ezik, bestelako egitura espezializatuak ere badaude epidermisan, hala nola **estomak**. Estometako zelula oklusiboak modu berezian antolatzen dira **ostioloa** ize-neko irekidura bat sortzeko, eta, hala, landarearen barne-ingurua kanpo-inguruarekin kontaktuan jartzen da. Ostioloaren azpian, airez betetako **ganbara azpiestomatikoa** dago. Zelula oklusiboek giltzurrun-itxura dute, eta mitokondrio ugari, nukleo handia eta kloroplasto gutxi dituzte. Gainera, zelula oklusiboak gaineztatzen duen kutikula epidermiseko zelulak gaineztatzen duenetik desberdina da, konposizio kimikoari dagokionez. Zelula oklusiboen kutikula urarekiko iragazkorragoa da. Beren pareta zelularra modu ez-uniforme batez lodituta dago, eta, dirudienez, tentetasun-aldaketekin, beren morfologia alda dezakete, ostioloaren tamaina handituz edo txikituz (9.4. irudia).



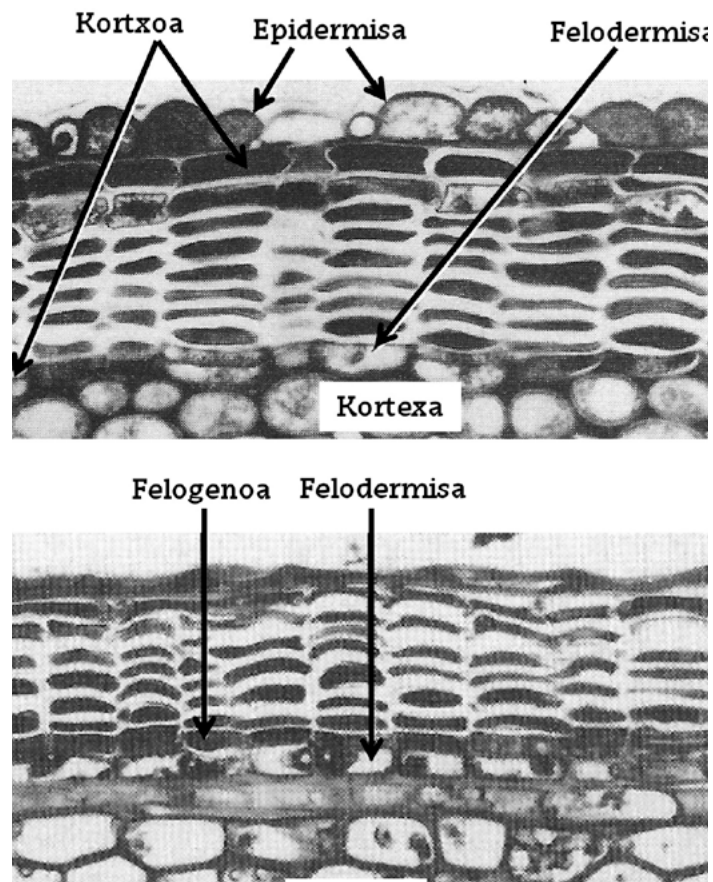
9.4. irudia

**Pinuaren (*Pinus spp*) estoma. Tindaketa, safranina eta altzian urdina.**  
<http://webs.uvigo.es/mmegias/inicio.html-tik moldatua>.

Trikomak itxura oso aldakorreko epidermiseko luzakinak dira. Beren funtzioa aldakorra da; zenbait kasutan, transpirazioa eta argi handia direla eta, babes-mekanismoak dira edota landarearen inguruan lurruna barreiatu dezakeen geruza bat sortzen dute landarearen inguruan. Orobat, egitura jariatzaile gisa funtziona dezakete. Oso arrunta da landare eta egitura gazteetan trikomen kopurua handia izatea eta garapenean zehar horiek galduz joatea.

### 9.3.2. Peridermoa

Hazkuntza sekundarioa duten sustrai eta zurtoinen ataletan agertzen da eta felogenoaren jarduera dela eta sortzen da (ez protocambiumaren jarduera dela eta). Felogenoko zelulak zatitzen direnean, zelulek organoaren kanpoaldera edo barnealdera modu desberdin batez migratzen dute. Kanpora migratzen duten zelulak ugariagoak dira; suberifikatzen dira, eta **suberra** edo kortxoia eratzen dute. Barnealdean geratzen diren zelulak bizirik daude; metatu egiten dira, eta **felodermisa** osatzen dute (9.5. irudia).



9.5. irudia

*Betula* generoko adar txiki baten peridermo.  
(Evert, 2006tik moldatua)

#### 9.4. Ehun jariatzaileak

Zenbait autorek landareetan ehun jariatzaile eta irazitze-ehunak bereizten dituzten arren, jariapena eta irazketa konpartimendu beretan edo landareen kanpo-azaleran gertatzen dira eta zelula mota berdeek hartzen dute parte bi prozesuetan; beraz, atal honetan, irazketa eta jariapena nora gertatzen den egingo dugu sailkapena. Ehun jariatzaileen artean, kanpo-ingurunera eta barne-ingurunera jariatzen dituzten ehunak ditugu.

Morfologia orokorrari dagokionez, ehun jariatzaileak era askotakoak dira, eta beren kokapena ere oso aldakorra da. Hala, landareen barnealdean zein kanpoaldean, zelulabakarra edo zelulaniztuna den egitura jariatzaile bat egon daiteke.

##### 9.4.1. Kanpo-ingurunera jariatzen dituzten egiturak

Epidermiseko zelula guztiak jariatzaileak dira; izan ere, zelula guztiek kanpo-ingurunean metatzen diren substantziak sintetizatzen dituzte, baina, halaber, egia da badaudela funtzio

horretan espezializatutako zelulen populazio bat. Landareen azaleran, beraz, hainbat egitura jariatzaile daude; hala, epidermisetik ateratzen diren ile-itxurako egitura zelulabakar zein zelulaniztunak ditugu, baita epidermiseko azaleraren parte diren egiturak ere. Jatorriari dagokionez, normalean, epidermiseko zeluletatik eratoritzen dira zatiketa eta desberdintzapen zelularren prozesuak direla medio. Egitura batzuek substantzia hidrofiliakoak jariatzen dituzte eta beste batzuek, egitura lipofiliakoak, eta badira bi substantzia motak jariatzen dituztenak ere. **Petaloetan**, adibidez, egitura jariatzaileak oso garrantzitsuak dira, besteak beste, loreen lurrina sintetizatzeaz eta jariatzeaz arduratzen dira, baina zurtoinetan eta hostoetan ere agertzen dira.

Ile-itxurako egitura jariatzaileek oin edo pedunkulu bat eta zelulabakarra zein zeluaniztuna izan daitekeen buru bat dute. Buru horretan, jariatze beharreko produktua metatzen da. Askatzeari dagokionez, produktua poroetan zehar askatzen da edota ilearen burua apurtzearen ondorioz. Beste zenbait kasutan, egitura jariatzailea zelulen geruza batez edo biz eratuta dago, eta epidermisaren antzeko itxura du. Bi zelula-geruzaz eratuta dagoenean, barneko geruza biltzailea da eta kanpokoa jariatzailea da. Hala ere, normalean, kanpo-ingurunera jariatzen dituzten egitura jariatzaileak jariatze motaren arabera sailkatzen dira.

Ingurune gazietan bizi diren landareek ingurune hauetara moldatzeko hainbat egokitzapen garatu dituzte eta, besteak beste, **gatz-guruinak** ezagutzen dira ondoen. Jariatutako gatz-soluzioaren konposizioa sustraietako ingurumenaren konposizioaren arabera da. Hala ere,  $\text{Na}^+$  eta  $\text{Cl}^-$  jariatzeaz gain, oso arrunta da  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  edota  $\text{HCO}_3^-$  topatzea. Zenbait kasutan, oso zaila da gatz-guruinen eta **hidatodoen** arteko bereizketa egitea, azken horiek ere gatzak jariatzen dituztelako, baina, hidatodoen aldean, gatz-guruinek ez dute kontaktu zuzena sistema baskularrekin. Gatz-guruinen morfologia oso aldakorra da; zenbait kasutan, gatz bakoitza erraldoi batean metatzen da, eta, beste batzuetan, zuzenean, kanpo-ingurunera jariatzen da gatzak.

Hidatodoek ura eta disolbatutako zenbait substantzia jariatzen dute kanpo-ingurunera, nagusiki hostoetan, eta horiek tanta gisa metatzen dira. Ur hori, zuzenean, xilemako trakeidetatik dator eta prozesuari **gutazio** deitzen zaio. Egiturari dagokionez, hidatodoak hostoen egitura eraldatuak dira. Hidatodoak hiru egitura nagusiz osaturik daude: sistema baskularren trakeidak, urez betetako estomak eta bi sistema horiek kontaktuan jartzen dituzten tarteko egiturak, **epitema** izenekoak. Azken zelula horiek pareta fina eta kloroplasto gutxi dituzten zelulak dira, seguruenik mesofilotik eratorriak. Egitura aldakorra dute, eta, zenbait espezieetan, ia ez dira agertzen, baina beste espezie batzuetan, berriz, oso ugariak dira. Ur gezatan bizi diren zenbait espezieetan, estomak agertu beharrean, irekidura apikal batzuk besterik ez dira agertzen. Hidatodoetatik ateratzen den ura hainbat gatz, azukre eta bestelako molekula organiko izan ditzakete.

**Nektarioak** azukretan joria den fluido urtsua (nektarra) jariatzen duten egiturak dira; normalean, fluido urtsu horren jatorria floeman egoten da. Bi motatako nektarioak bereizten dira, loreetan daudenak eta loreetatik kanpo daudenak. Lehendabizikoak polinizazioarekin erlazionaturik daude zuzenean. Morfologiari dagokionez, nektarioak oso aldakorrak dira. Hala, zenbait kasutan, guruin-azalera batzuk besterik ez dira, baina, beste batzuetan, oso egitura konplexuak izan daitezke, non hainbat zelularen geruza dauden, eta sistema baskularreko egiturak ere ager daitezke. Epidermis jariatzailea morfologikoki epidermiseko zelulen antzekoa da, baina trikoma gisa ere agertu daiteke, edota luzatutako hesi-zelularen itxura izan dezake.

**Koleterra** hosto gazteetan agertzen den egitura jariatzailea da. Sintetizatu eta jariatzen duten substantzia muzilaginosua edo erretxinaren antzekoa da eta uretan disolbaezina da. Koleterrak hosto gazteetan sortzen dira, eta beren jariakin itsaskorrek begi osoa estaltzen du. Begia hazten denean eta hostoa zabaltzen denean, koleterrak lehortu eta erortzen dira. Proposatu da beren funtzioa oraindik ere lokarturik dauden begiak babestea dela.

**Osmoforoak** substantzia hegazkorrek sintetizatu eta jariatzen dituzten egiturak dira, bezaraz, haiei esker, usaina izaten dute hainbat landarek. Osmoforoek, normalean, hainbat zelularen geruzaz osaturiko egitura jariatzailea da eta osmoforoen zelulak mitokondriotan eta amiloplastotan joriak dira. Lipido tantak ere ugariak dira.

Horietaz aparte, landareetan ere, substantzia erresumingarria, terpenoideak eta bestelako substantziak jariatzen dituzten egiturak aurkitu ditzakegu. Beste alde batetik, aipatu beharra dago landare berean hainbat egitura jariatzaile izaten direla. Landare haragijaleen hostoetan, adibidez, intsektuak harrapatzeko trikomak daude, nektarioak, eta entzima proteolitikoak jariatzen dituzten egiturak. Eta kasu horretan, trikoma bakar batek hainbat substantzia mota jariatzen ditzake.

#### 9.4.2. *Barne-ingurunera jariatzen dituzten egiturak*

Barnera jariatzen diren substantziak landarearen ehunetan metatuko dira, eta, zenbait kasutan, landarearen bizitza osoan zehar geratuko dira metatuta. Barne-ingurunera substantziak jariatzen dituzten egiturak, normalean, epidermisetik urrun daude eta nagusiki parenkima kortikalean kokatzen dira. Nagusiki, hiru egitura jariatzaile bereiz ditzakegu.

Zelula jariatzaileak edota **idioblasto** jariatzaileak. Horiek banaka agertzen diren zelula espezializatuak dira eta inguruko zeluletatik morfologikoki desberdinak dira. Zenbait kasutan, zelula luzeak dira eta hodi ere deitzen zaie. Zelula horiek hainbat substantzia sintetizatzen dituzte (erretxinak, muzilagoak, taninoak baita kristaliza daitezkeen substantziak ere). Idioblasto jariatzaile askok substantzien nahasketak dituzte.

Konduktu edo barrunbe jariatzaileetan, jariatu beharreko produktu edo substantzia zelularen arteko guneetan metatzen da. Gune horiek landarearen edozein tokitan egon daitezke eta bi prozesuren bitartez sortzen dira. Zelulen banaketagatik sor daitezke, eta, hori dela eta, erdian barrunbe bat sortzen da inguruan zelula jariatzaileak daudelarik (gune eskizogeniko izenekoak), eta horixe gertatzen da hodi erresiniferoetan. Eta produktuak alde aurretik sintetizatu eta ondoren endekatu diren zelulen galeraz sorturiko gunean ere izan daitezke. Gune horiei gune lisogeniko deitzen zaie eta oso nabarmenak dira zitrikoetan.

Latiziferoak banaka edo taldetan agertzen diren eta latexa metatzen duten zelulak dira. Egitura horiek hainbat zelulaz osaturik badaude, hodiak eratu ditzakete. Beren egituraren arabera, artikulatu eta ez-artikulatu gisa sailkatu daitezke. Lehenengoak mintz zelularra fusionatua duten zelulez osaturik daude, eta bigarrenak, ez.

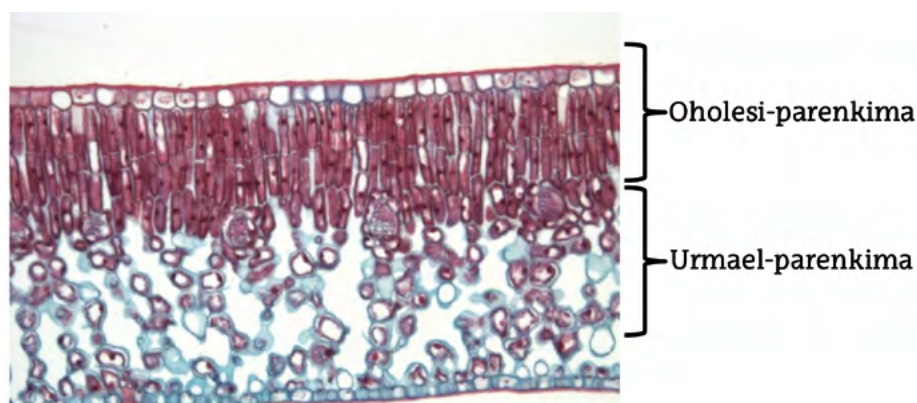
## 9.5. Oinarritzko sistema

### 9.5.1. Parenkima

**Parenkima** desberdintzapen maila baxua duen ehuna da, eta era askotako funtzioak betetzen ditu. Parenkimako zelulek, besteak beste, fotosintesia, elikagaiak metatu, substantziak xurgatu edota ehunak berriztatu egiten dituzte. Zelula mota bakar batez osaturik dago, zelula parenkimatikoak, eta, normalean, pareta zelular primario fina izaten du. Proposatu da haren desberdintzapen maila baxua dela eta zelula parenkimatikoak bestelako zelula moten aitzindaria izan daitekeela; espezializazio maila baxua izanik, zelula meristematikoekin antzekotasun handiena duen zelula mota da. Gainera, des-desberdintzatzeko ahalmena du, eta, beraz, haren pareta zelularra finagoa bilaka daiteke eta jarduera meristematikoa berreskura dezake zelula totipotente bat bilakatuz.

Parenkimak egitura jarraituak sortzen ditu zurtoinaren eta sustraien azalean eta muinean, baina hostoen mesofiloan, fruituen mamian eta hazien endospermoan ere egon daiteke parenkima. Xilema eta floemako egiturekin lotuta ere egon daitezke zelula parenkimatikoak. Haren funtzioan oinarrituz, lau parenkima mota daude.

Parenkima klorofilikoa: (edo klorenkima) fotosintesian espezializaturik dagoen ehuna da; izan ere, haren zeluletan, kloroplasto ugari daude. Normalean, epidermisaren azpian kokatzen da, eta, nahiz eta hostoetan ugaria izan, zurtoin berdean eta azalean ere egoten da. Hostoetan dagoen parenkima klorofilikoari mesofilo deritzen, eta bi modutan antolatuz egon daiteke. 1) Oholesi parenkima osatuz, non zelulak luzeak diren eta zelulen arteko guneak txikiak diren, eta 2) urmael motako parenkima, non zelulak borobilagoak diren eta zelulen arteko gunean nabarmenagoak diren (9.6. irudia).

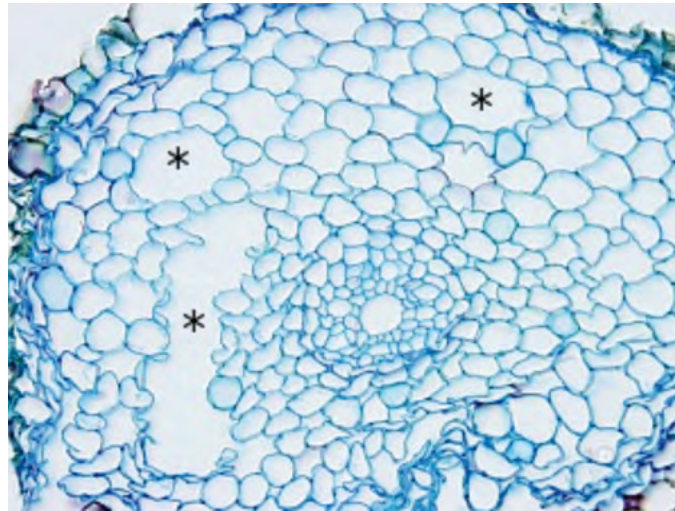


9.6. irudia

### Hosto baten mesofiloaren irudia bi parenkima mota nagusiekin. GUS tindaketa

Parenkima aeriferoaren (edo aerenkima) kasuan, zelulek, beren artean, barrunbe handiak uzten dituzte, eta, horien artean, gasa garraia daiteke. Sustraietan garatzen den parenkima aeriferoa alde aurretik zeuden zelulen lisi eta suntsiketa dela-eta sortzen da. Zurtoinean eta hostoetan, ordea, parenkima aeriferoa izar-itxurako zelulek eratzen dute, eta, beraz, beren artean, zelulen arteko gune handiak geratzen dira. Normalean, ehuna jarraitua da, eta, hala, zurtoinetik

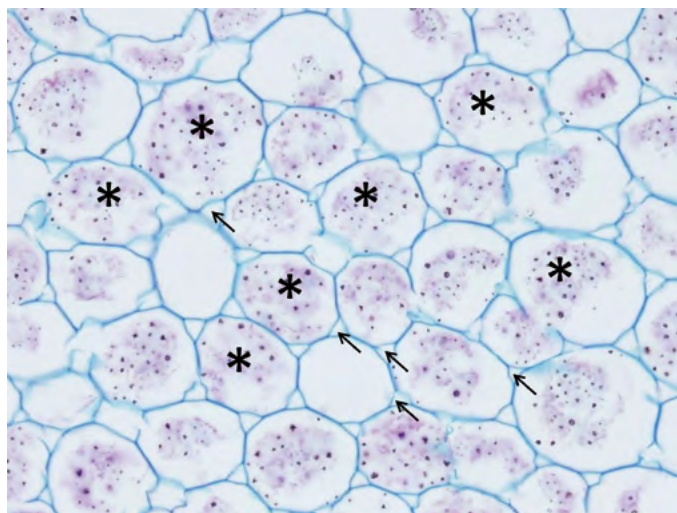
sustraietara errazago garraiatzen dira gasak. Parenkima mota hori oso garatuta dago ingurune heze eta urtsuetan bizi diren landareetan (landare hidrofitoak) (9.7. irudia).



9.7. irudia

***Elodea canadensis* landarearen sustraien parenkima aeriferoa. Asteriskoek gasen garraiorako barrunbeak adierazten dituzte. Tindaketa, safranina eta altzian urdina. (<http://webs.uvigo.es/mmegias/inicio.html>-tik moldatua)**

Erreserba-parenkimako zelulek erreserba materialak sintetizatu eta metatzen dituzte. Substantziak zelula horien zitoplasman disolbatzen dira eta era askotako molekulak dira: proteinak, azukreak, nitrogenotan ugariak diren molekulak, almidoia... Zenbait zelula substantzia mota bakar batean espezializaturik daude, eta beste batzuek, berriz hainbat substantzia metatzen dituzte (9.8. irudia).

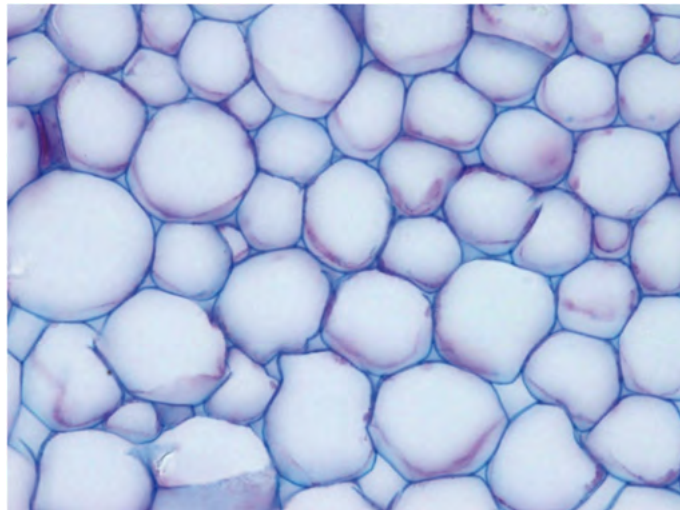


9.8. irudia

***Ranunculus repens* landarearen kortexeko erreserba-parenkima. Asteriskoek almidoi-metaketak dituzten zelulak adierazten dituzte eta geziak zelulen arteko guneak erakusten. Tindaketa, safranina eta altzian urdina dituzte (<http://webs.uvigo.es/mmegias/inicio.html>-tik moldatua).**



Azkenik, parenkima akuiferoa ura metatzen duten zelula handiz osaturik dago. Normalen, zelulak bakuolo handi bat dute eta, han, ura eta muzilagoak metatzen dira. Parenkima mota hori ohikoa da ingurune lehorretan bizi diren landareetan (xenofitoak) (9.9. irudia).

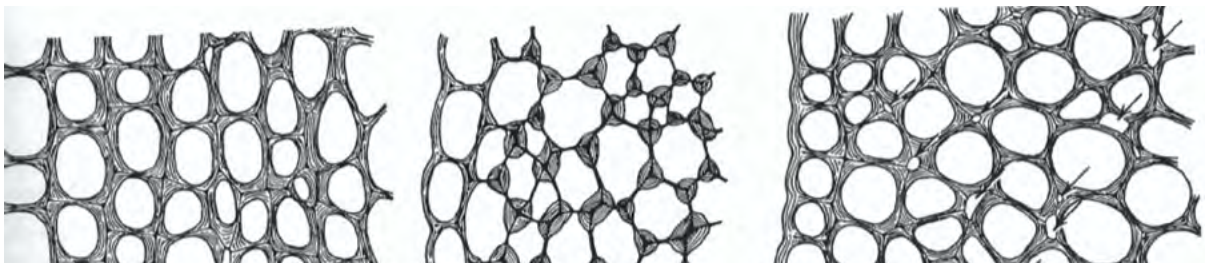


9.9. irudia

**Cactus sp. baten parenkima akuiferoa. Tindaketa, safranina eta altzian urdina (<http://webs.uvigo.es/mmegias/inicio.html>-tik moldatua).**

### 9.5.2. Kolenkima

Parenkimarekin konparatuz, kolenkimako zelulek pareta zelular lodiagoa dute eta erresistentzia mekanikoa ematen diote landareari. Kolenkima zelula mota bakar batez osaturik dago, zelula kolenkimatikoaz. Esan bezala, pareta zelular primario lodia eta ez-lignifikatua du, baina lodiera hori modu desberdinean banaturik dago; zelula kolenkimatikoak, normalean, luzeak dira. Aipatzekoa da zelula kolenkimatikoak gai direla jarduera meristematikoa berreskuratzeko. Zelula horien egiturarik bereizgarriena pareta zelularra da.



9.10. irudia

**Zenbait kolenkimaren irudi eskematikoa. Ezkerretik eskuinera, xafla-itxurako kolenkima, angulu-kolenkima eta laku-itxurako kolenkima. (Evert, 2006tik moldatua)**

Zelula kolenkimatikoaren pareta zelularrak, zelulosaz gain, **pektina** eta hemizelulosa kantitate handia izaten dute, eta, hori dela eta, ehun hori oso malgua eta erresistentea da. Landarean betetzen duen azalera oso garrantzitsua ez den arren, sustraian edota hazkuntza sekundarioa duten organoetan ez da agertzen; normalean, epidermisaren azpian egoten da eta zilindro jarraitu bat eratu edo banda ez-jarraituen itxura hartzen du. Normalean, luzatzen ari diren organoen sostengu-ehun nagusia da (9.10. irudia).

Pareta zelularra nola loditu den sailkatzen dira kolenkima motak. Hala, pareta zelularra modu desberdinean lodituta badago, baina, zelulen arteko gunerik agertzen ez bada, ertz askoko kolenkima dugu. Paretaren loditzea barne- eta kanpo-pareta tangenzialetan gertatzen bada, orduan, xafla itxurako kolenkima dugu. Pareta zelularrak loditzeak zelulen arteko guneak uzten baditu, orduan, laku-itxurako kolenkima deitzen diogu. Azkenik, loditzea uniforme bada zelula osoan zehar, orduan, eraztun-itxurako kolenkima dugu.

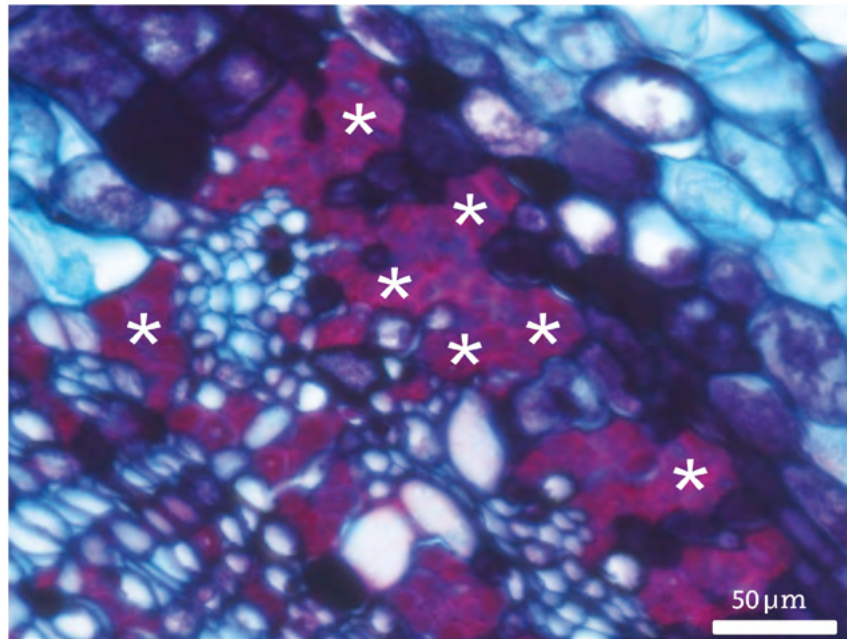
### 9.5.3. *Esklerenkima*

Esklerenkimaz hitz egiten denean, pareta zelular sekundarioa (batzuetan, lignifikatuta) duten zelulei buruz ari gara normalean. Gainera, esklerenkimako zelula helduek ez dute protoplasmarik, zelula hilak direlako. Esklerenkimaren funtzio nagusia hazten ez diren organoak sostengatzea da. Halaber, landareen organo bigunenek estres mekanikotik babesten dute.

Esklerenkimako zelulak bakarka edo taldekatuta agertzen dira landarearen guneeetan. Esklerenkima ehun konplexua da eta bi zelula motaz osaturik dago; **zuntzak** eta **esklereidak**. Zelula horien jatorria zein den oso argi ez dagoen arren, uste da zuntzak zelula meristematikoen desberdintzapenetik eratortzen direla eta proposatu da esklereiden jatorria pareta lignifikatu duten zelula kolenkimatiko edo parenkimatikoetan dagoela.

Zuntzak hainbat geruza dituen pareta zelular sekundarioz osaturiko zelula luze eta puntan amaitutakoak dira. Pareta zelularren lignifikazio maila aldakorra da; eta zenbait zuntz heldutan, paretaren lodiera handia dela eta zelularen barne-aldea ere bete dezake. Zuntzak landarearen hainbat tokitan egon daitezke eta beren kokapenaren arabera sailkatzen dira (9.11. irudia). Zuntz xiliarrak xileman egoten dira, eta zuntz extraxiliarrak, floeman (zuntz floematikoak), azao baskularrak inguratzen (zuntz perobaskularrak) edota azala inguratzen (zuntz kortikalak).

Esklereidak zelula laburragoak dira, lignifikatutako pareta sekundario lodia dute eta, askotan, pareta horretan, barrunbe txikiak izaten dira. Zenbait kasutan, esklereidek pareta sekundario fina dute, eta, orduan, oso zaila da esklereidak edota esklerifikatutako parenkima zelulak diren bereiztea. Zelulek, gainera, itxura geometrikoak izan ditzakete (izar-itxurak, adarkadurak...). Ehunetan modu zabalean daude sakabanaturik, eta, zuntzak bezala, bakarka zein taldeka ager daitezke. Normalean, beren itxuraren arabera sailkatzen dira eta, besteak beste, baditugu astroesklereidak, trikloesklereidak, makoroesklereidak, esklereida filiformeak...



9.11. irudia

**Ezki baten haziaren floema. Asteriskoek esklerenkima zuntzak adierazten dituzte**

Esklereidak, garapenean, nahiko berandu desberdintzatzen diren zelulak dira, eta beren jatorria zelula parenkimatikoetan dago, non, esklerosi-prozesua dela eta, esklereidak sortzen diren. Beren funtzioari buruz gauza gutxi dakigu; zenbait ehunetan funtzio mekanikoa izateaz gain, babes-funtzioa ere esleitu zaie edota uraren eta argiaren garraiatzaile gisa proposatu dira.

## 9.6. Sistema baskularra

Ikuspuntu fisiologiko batetik abiatuta, landareek sistema baskular edo garraiatzaile bat behar dute hazteko; izan ere, ura eta substantzia organikoak banatzeaz gain, sistema horiek ere sostenguan parte hartzen dute eta, horiei esker, landareak haz daitezke. Landare baskularretan, sistema baskularra xilemaz eta floemaz osaturik dago. Landarearen hazkuntza primarioan, **xilema** eta **floema** primarioak protocambiumetik sortzen dira. Hazkuntzan zehar, zenbait estadio daude; hasiera batean, **protoxilema** eta **protofloema** agertu eta **metaxilema** eta **metafloema** ordezkatzen dituzte horiek. Landareak hazkuntza sekundarioa badu, orduan, xilema eta floema sekundarioa **cambium** baskularretik sortzen dira metaxilema eta metafloema funtzional izateari uzten dioten bitartean. Sistema baskularrak konplexuak dira eta hainbat zelulaz osaturik daude. Zelula gehienek jatorria zelula meristematikotik beretan dagoenez, normalean, xilema eta floema elkarrengandik gertu egoten dira landareetan.

### 9.6.1. *Xilema*

Xilema ura eta substantzia organiko eta inorganikoak garraiatzen ditu sustraietatik hostoetara.

Xilemaren egitura zelularri dagokionez, lau zelula mota bereizten dira, hala nola trakeidak, hodian elementuak, zelula parenkimatikoak eta esklerenkima zuntzak. Trakeidak eta hodian elementuak zelula garraiatzaileak edo trakealak dira.

Elementu garraiatzaileak edo trakealak zelula luzeak eta pareta zelular sekundario lodia eta lignifikatuta duten zelulak dira. Zelula horietako protoplasman hustuta geratzen da desberdintzapen-prozedura bukatzen denean. Bi zelula mota horiek elkarren artean bereizteko, pareta zelularren zenbait berezitasunetan oinarritu behar dugu. Hala, pareta zelular sekundarioaren loditzeak ez dira homogeenak eta eraztun-itxura, helikoidalak, punteatuak edo erretikularrak izan daitezke. Trakeiden kasuan, ura sinplastoen bitartez pasatzen da zelula batetik bestera, alboko paretetan dauden pitzadura areolatuei esker. Uste da trakeiden jatorria esklerenkima zuntzetan dagoela eta filogenetikoki hodian elementuak baino primitiboagoak dira. Pteridofitoetan eta gimnospermoetan dauden elementu garraiatzaile bakarrak dira eta, nahiz eta angiospermoetan ere egon, ez dira oso garrantzitsuak. Hodian elementuak diametro handiagoa duten zelulak dira, eta longitudinalki lotzen dira elkarrekin eta, horren ondorioz, hodiak edo trakeak eratu egiten dira. Hor ere, urak **sinplastoei** esker bidaiatzen du, baina, kasu horretan, punteatzeak zeharkako paretetan agertzen dira.

Xileman agertzen diren zelula parenkimatikoak eta esklerenkima zuntzak oinarritzko sisteman azaldutakoaren berdinak dira.

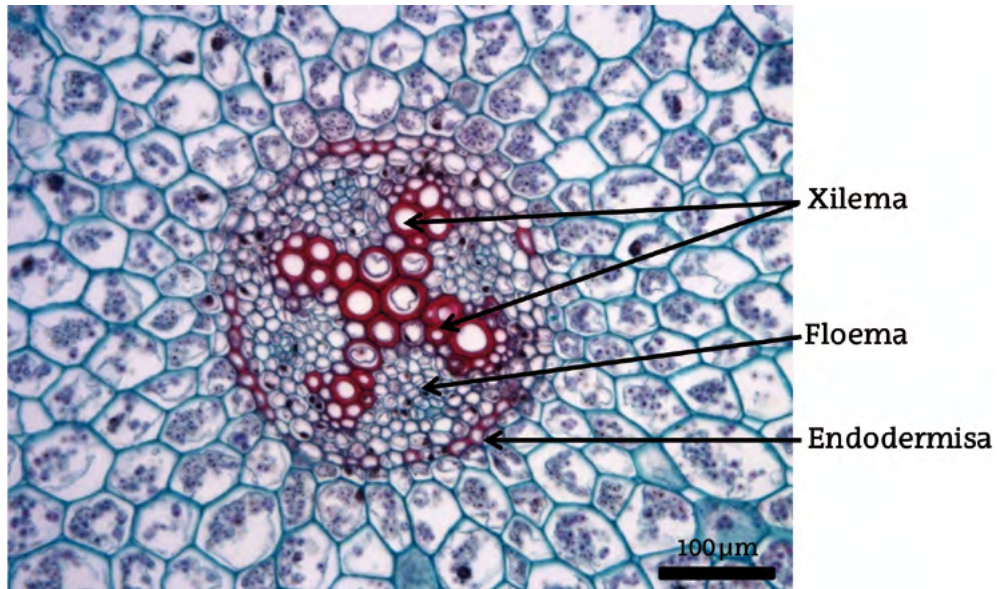
### 9.6.2. *Floema*

Nagusiki hostoetan sintetizatutako eta metaketa-lekuko substantzia organikoak garraiatzen dituen sistema baskularren osagaia da floema. Hala ere, floemaren parte-hartzea aipatutakoa baino zabalagoa da; izan ere, substantziak (lipidoak, aminoazidoak, hormonak, RNA, mikroelikagaiak, lipidoak...) garraiatzeaz gain, komunikazioan eta seinalizazioan ere, berebiziko garrantzia duen egitura da. Askotan, floema xilemarekin loturik agertzen da landare-ehunetan.

Floemaren osagai zelularrei dagokienez, lau zelula mota daude: bahe-zelulak, bahe-hodian elementuak, Strasburger zelulak eta zelula laguntzaileak. Horietaz gain, aipatzekoa da, hala ere, esklerenkima zuntzak eta zelula parenkimatikoak daudela floeman.

Bahe-zelulak zein bahe-hodian elementuak, nukleorik ez daukaten arren, zelula biziak dira. Pareta zelular primario lodia dute. Bahe-zelulak oso luzeak dira eta ertz zorrotzak dituzte. Elkarren artean bahegunea sortzen duten poroen taldekapenen bitartez komunikaturik daude. Bahe-zelulak morfologikoki zein funtzionalki zelula parenkimatiko desberdintzatu batekin erlazionatzen dira (zelula albuminiferoak edo Strasburger zelulak). Gimnospermoetan agertzen diren floemako egitura garraiatzaile bakarra da.

Bahe-hodien elementuak longitudinalalki lerrokatutako zelula zapalez osaturik daude, eta, elkarren artean, bahe-plaka deitzen den egitura espezializatu batez konektaturik daude. Horiek ere, bahe-zelulekin gertatzen den moduan, hegaletako paretetan, bahe-guneak dituzte ondoko hodiekin eta zelula laguntzaile espezializatuekin komunikatzeko. Angiospermoetako floemaren egitura garraiatzaile nagusia da (9.12 irudia).



9.12. irudia

*Ranunculus* generoko landare baten sustriaren sistema baskularra. Xilema 4 besotan antolatzen da eta floema tartean kokatzen da. Egitura guztia endodermo batez inguratuta agertzen da. GUS tindaketa.

## **IV. Metodoak eta teknikak histologian**

# 10. gaia

## Metodoak eta teknikak histologian

---

10.1. Mikroskopia kontzeptua eta historia laburra .....	143
10.2. Mikroskopia motak .....	145
10.2.1. Argi-mikroskopia edo mikroskopia fotonikoa .....	145
10.2.2. Mikroskopia elektronikoa .....	150
10.3. Prozesamendu (zito)histologikoa. Kontzeptua.....	153
10.3.1. Argi-mikroskopia .....	156
10.3.2. Transmisio-mikroskopia elektronikoa .....	165

---

### 10.1. Mikroskopia kontzeptua eta historia laburra

Gure begiak, inguratzen gaituzten egiturak ikusteko prestatuta daude, baina ikusmen-ahalmena mugatua dute; izan ere, argi ikusgaiaren uhin-luzeran bakarrik bereiz ditzakete egiturak. Gainera, begiek hautemateko txikiegiak diren egiturez eginda edo/eta inguratuta gaude, tartean, ehun eta zelula gehienak. Orduan, nola beha diezaiekegu? Mikroskopiaoren laguntzarekin. Dirudienez, Hans eta Zacharias Janssen anaiek asmatu zuten lehen mikroskopia, 1595ean, eta, ordutik hona, zelula eta ehunen inguruan dugun ezagutza asko handitu da, besteak beste, mikroskopiaoren garapenari esker. Hasieran, garaiko burgesen denbora-pasarako tresna zena gaur egun zientzialari andanaren eguneroko lanabes bihurtu zaigu. Baina zer da eta zertarako balio du **mikroskopia**ak? Definizioz, objektu txikiei (begi-bistaz zein lupaz ikusi ezin direnak) begiratzeko tresna optikoa da, leiar-sistema bidez irudi horien bereizgarritasuna ematen duena. Bereizgarritasun hori ez da lortzen irudiak handituz soilik, begiralea irudietara hurbilduz baizik. Hau da, mikroskopiaak **bereizmena** hobetzen digu, edo, beste era batera esanda, bi objektu, bi objektu gisa ikusteko banaketa-distantzia laburtu egiten digu eta, beraz, esan daiteke gu begirale gisa txikitu egiten gaituela eta ikusten ari garen objektuaren pare kokatzen gaituela.

Historiari erreparatuz gero, xvi. mendetik gaur egun arte, ibilbide luzea egin du mikroskopia:

- 1595: Hans eta Zacharias Janssenek mikroskopia asmatu omen zuten.
- 1605: Z. Janssenek bi lente konbergentedun mikroskopia konposatu eratu zuten.
- 1608: J. Keplerrek mikroskopia konposatu bat garatzeko modua proposatu zuen.
- 1665an mikroskopia konposatu bat erabiliz, R. Hook-ek kortxoaz aztertu zuen eta ikusten zituen egitura porotsuei zelula izena eman zien, *Micrographia* liburuan.
- 1674: Leeuwenhoek mikroorganismoak ikusi zituela plazaratu zuen.
- 1828: W. Nicolek argi polarizatadun mikroskopia sortu zuen.
- 1838: Garai horretako behaketetan oinarrituta, M.J. Schleiden-ek eta T. Schwannek zellularen teoria proposatu zuten eta animalien eta adierazi zuten landareen oinarriko egitura funtzionala nukleodun zelulak direla. Ondoren, R. Virchow-ek borobilduko zuen teoria hori.
- 1849: J. Quekett-ek mikroskopia erabileraren gaineko lan praktikoa argitaratu zuen.
- 1876: Abbé irudiaren eraketan difrakzioak duen eragina aztertu zuen eta mikroskopia erabileraren diseinua hobetzeko moduak erakutsi zituen.
- 1881: A.J. Retzius-ek animalia-ehun ugariaren ezaugarriak zehaztasun handiz deskribatu zituen. Ondorengo hamarkadetan, Cajalekin eta beste histologo batzuekin batera, zenbait tindaketa modu sortu zituen eta, denen artean, anatomia mikroskopikoaren oinarriak ezarri zituzten.
- 1886: Abbéren diseinua jarraituz, C. Zeiss-ek hainbat lente ekoitzi zituen, eta, hala, behagarri bihurtu zituen argi-ikusgaiaren muga teorikoan egon daitezkeen hainbat egitura.
- 1908: Köhler-ek eta Siedentopf-ek fluoreszentzia-mikroskopia sortu zuten.
- 1930: Lebedeffek lehen interferentzia-mikroskopia diseinatu eta eraiki zuen.
- 1932: F. Zernikek fase kontrastedun mikroskopia asmatu zuen.
- 1937: E. Ruskak eta M. Knollek lehen mikroskopia elektronikoa eraiki zuten.
- 1952: Nomarskik argi-mikroskopiorako interferentzia diferentzialaren bidezko kontraste-sistema asmatu eta patentatu zuen.
- 1965: CAMBRIDGE Instruments-ek ekortze-mikroskopia elektronikoa sortu zuen.
- 1966: D.W. Fawcettek lehen ultrastruktura-atlasa kaleratu zuen.

Orduz geroztik, mikroskopia motetan oinarritutako lanak etengabe argitaratu ziren. Izan ere, xvi.-xvii. mende lehen mikroskopia horietatik gaur egun arte, hainbat mikroskopia mota eraiki dira (10.1. irudia) eta laginak behagarri egin dituzten teknika edo prozesuak garatu dira. Zenbat eta tamaina txikiagoa izan egiturak, hainbat eta zehaztasun hoberekin espezifikoki bereizi ahal izatea izan da horren emaitza.





10.1. irudia

Leeuwenhok eta R. Hook-ek erabili zuten mikroskopia, hurrenez hurren (Iturria: Wikipedia)

## 10.2. Mikroskopia motak

### 10.2.1. Argi-mikroskopia edo mikroskopia fotonikoa

Hiru lente optikoren jokoetan oinarritzen den eta energia-iturri gisa argiaren fotoiak erabiltzen dituen mikroskopia arruntari eremu argiko mikroskopia, mikroskopia optikoa edo argi-mikroskopia deitzen zaio. Egun gehien erabiltzen den mikroskopiaak lente-joko bat baino gehiago izan ohi duenez, mikroskopia konposatua da, eta gardenak diren egiturei edo edozein egituraren xafla fin gardenei behatzeko erabiltzen da. Mikroskopia konposatu gisa, lente-joko bakarrarekin eraturiko mikroskopia sinpleak baino handipen askoz handiagoa eskuratzen du. Izan ere, lortutako handipena zenbait lente-jokok (objektiboak eta okularrak) ematen duten handipenaren batura izango baita.

Zenbait argi-mikroskopia mota daude, baina ohikoena eremu argiko mikroskopia da eta honela dago antolatuta (10.2. irudia), oinaldetik hasita:

- Oina: mikroskopiaaren beheko alde; mikroskopia zutik eutsi dadin bermatzen du.
- Argi-iturria: zenbait lanpara erabil daitezke lagina homogeneouski argizatzeko. Argiaren intentsitatea kontrolagarria da.
- Kondentsadorea: lehenengo lente-jokoa, argi-izpiak lagina dagoen tokira fokatzen dituen.
- Diafragma: kondentsadorean kokatuta dago, kondentsadorera heltzen diren argi-azaoak erregulatzen ditu, eta desbideratuegi dauden izpiak ezabatu egiten ditu. Argia erregulatzen du eta zenbakizko irekidura egokitzen du.
- Platina: erdigunean hutsune bat duen plataforma horizontala da. Erdigunean, gertakina kokatzen da, eta, hutsuneari esker, azpialdean kokatuta dagoen argi-iturriaren izpiek laginaren kokalekua zeharkatu dezakete. Bi pintzari esker, porta platinan ezartzen da eta, kremaiera-sistema bati esker, gertakina mugi daiteke. Finkoa izan daiteke edo besoarekin lotuta egon daiteke, fokatzea bermatzen duen kremaierari esker.
- Hodia: okularra eta objektiboak kokatzen dituen kamara iluna da. Besoarekin lotuta egoten da.

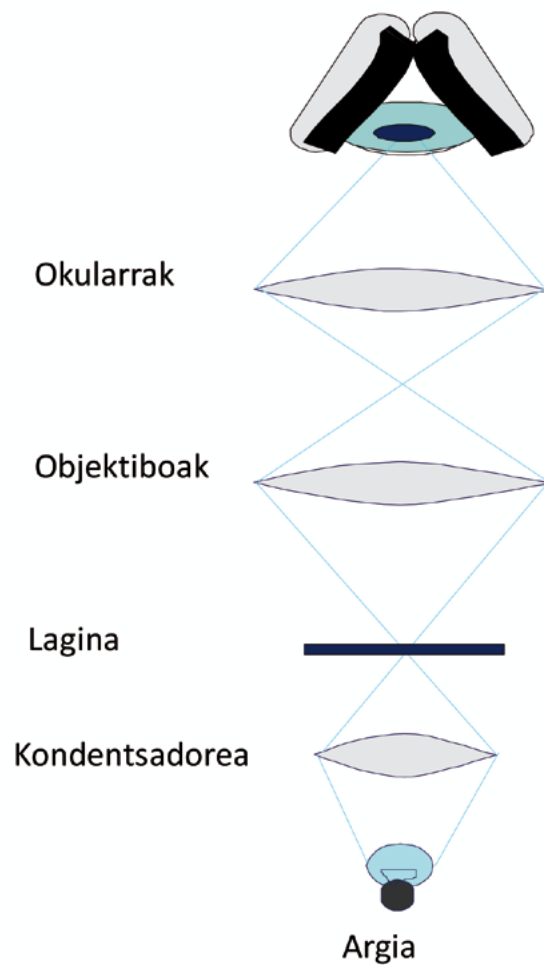
- Besoa: hodiari, platinari eta hodiarekin zein platinarekin lotutako fokatze-torlojuei eusten dien egitura da.
- Errebolberra: handipen ezberdinekin begiratzeko hainbat objektibo biltzen dituen sistema da. Biragarria da, une bakoitzean erabili nahi den objektiboa erraz aukeratu ahal izateko.
- Objektiboak: hodiaren behealdeko errebolberrean txertatuta dauden lente-jokoak dira. Irudi erreal handitu eta inbertitua eskuratzen dute. Beren gainazalean, handipena eta zenbakizko irekidura adierazten da. Koloredun uztai bat dute irudikatuta, eta kolore bakoitzak handipen bat adierazten du:  $\times 4$  (gorria),  $\times 10$  (horia),  $\times 40$  (urdina) eta  $\times 100$  (zuria).
- Okularrak: behatzailearengandik gertuen dagoen lente-jokoa da, objektiboek eraikitako irudia jaso eta handitu egingo dutena. Ninien arteko distantziaren arabera, beren posizioa erregula daiteke.
- Makro eta mikrometrikoa: fokatzeko torlojuak dira, platina edo/eta hodia behetik gora eta goitik behera mugitzen dute. Makrometrikoek esker, desplazamendu zabalak egin daitezke, hasierako fokatzea bideratzeko, eta mikrometrikoak, ordea, desplazamendu laburrak gauzatzen ditu, fokatzea zehaztasun handiagorekin egin ahal izateko.



10.2. irudia

### Eremu argiko mikroskopioren atalen zehaztasuna

Mikroskopioren oinaldean, argi-iturriaren ondoren, lehen lente-jokoa edo kondentsadorea dago eta jarraian dagoen lagingera zuzentzen du argia (10.2. eta 10.3. irudiak). Lagina mikroskopioren platinan kokatzen da eta objektiboak eta okularrak, bigarren eta hirugarren lente-jokoek, irudia fokatu eta ikusten ari garenari bereizmena emango diote. Handipen ezberdinarekin begiratzea ahalbidetzen duten objektiboek esker, okularretan zehar, irudia inbertitu eta handitua ikus daiteke; okularrak, berriz, behatzailearengandik gertuen dauden lenteen sistema osatzen dute, eta objektiboek eraikitako irudia jaso eta handitu egingo dute. Hala,  $40\times$ -handipenarekin begiratu dugun irudia 40 aldiz handituko du objektiboak, baina okularrak emandako handipena kontuan hartuz,  $10\times$ , esaterako, guztira, 400 aldiz ari gara handitzen irudia, bereizmena hobetzeaz gain, noski!



10.3. irudia

**Argi-mikroskopioren lente-jokoen oinarrizko antolaketa (Marigómez eta Cajaraville, 1999)**

Mikroskopiok bermatzen duen bereizmena edo egiturak zehaztasun gehiagorekin ikus-  
tea hauen menpe daude: lenteen ezaugarrien (1) objektua, eta argi-uhinaren interakzioa (2) eta  
objektutik objektibora doan argi difraktatuaren anplitudea (3).

1. Lenteek badituzte aberrazio deritzen akatsak edo mugak, geometrikoak zein kromati-  
koak, eta, beraz, egungo objektiboek aberrazio mota horiek zuzendu ohi dituzte.
2. Objektuaren eta erabilitako argiaren uhinaren elkarrekintzaren ondorioz, objektua  
ikusgai bihurtzen da. Interakzio horren ondorioari «difrakzio» deritzo eta ikusi nahi  
dugun objektua zeharkatzean uhinek duten alterazioaren emaitza da. Uhinek ez ba-  
dute objektua zeharkatzen, ezin da difrakziorik izan, horren ondorioz, erabilitako  
argiaren uhin-luzerarekiko handiak diren objektuek bakarrik difraktatuko dituzte  
argi-uhinak, txikiek ez, eta bereizezin geratuko dira. Zenbat eta uhin-luzera txikia-  
goarekin ari, bereizmen handiagoa eskuratuko da, eta, ondorioz, objektuaren zehaz-  
tasun handiagoa izango dugu. Hala, argia bera mugatzailea da, uhin-luzera batetik  
aurrera, uhin-luzera objektua baino handiagoa izango baita eta, beraz, ez du bereiz-  
mena hobetuko.

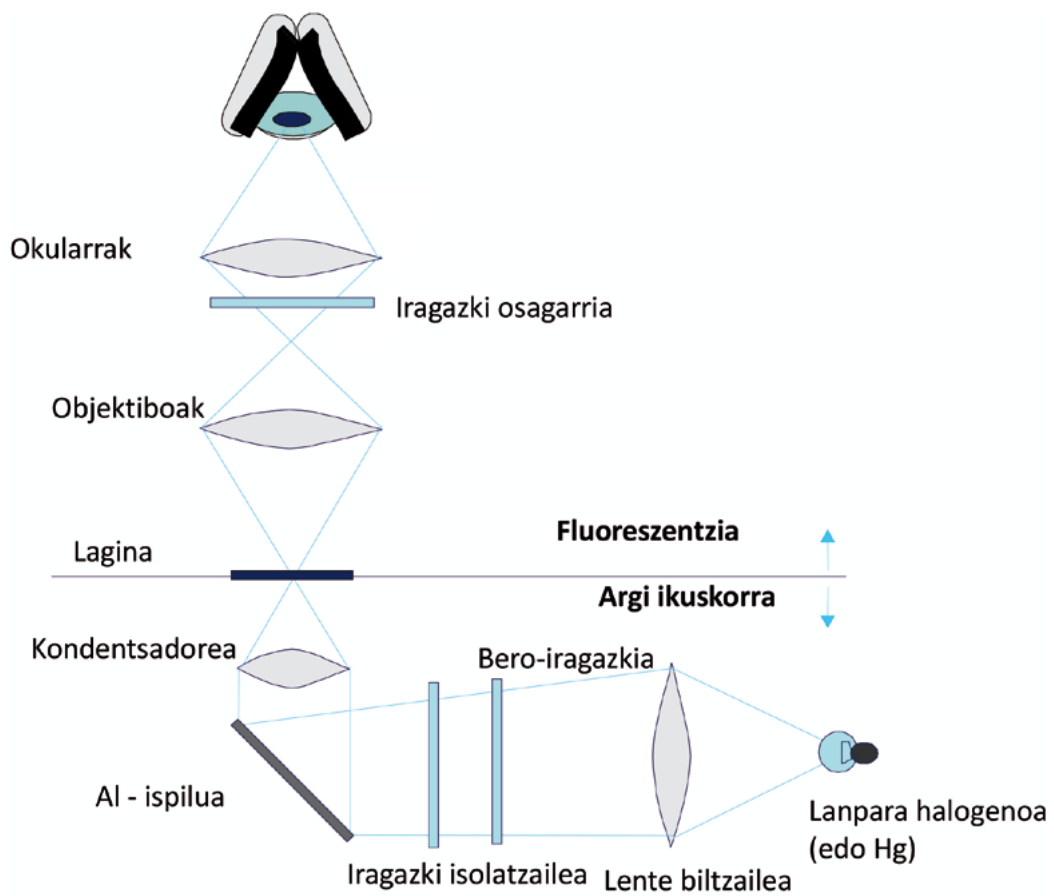
- Objektuaren eta objektiboaren arteko distantzia handia bada, beren arteko angelua txikitu egingo da ( $\alpha$  angelua). Angelua txikia denean, uhin gutxiago helduko dira objektura, eta, beraz, difrakzioa murriztu egingo da, eta bereizmena urritu. Objektua eta objektiboa gertu daudenean, ordea, uhin gehiago helduko dira objektura; objektuarekiko interakzioa nabarmen bermatuko da, eta, beraz, objektuaren zehaztasun hobe eskuratuko da.

Gainera, bereizmena zehazterakoan, objektuaren eta objektiboaren arteko ingurunearen «errefrakzio-indizea» ( $n$ ) eta lenteen ezaugarria den «zenbakizko irekidura» ( $n \times \sin \alpha$ ) ere hartu behar dira kontuan. Oro har, zenbat eta handipen handiagoko lentea, orduan eta zenbakizko irekidura hobe izango du. Hala, bereizmena honela defini daiteke:  $d = 0.61 \lambda / (n \times \sin \alpha)$  gisa. Kontuan hartuz argiaren uhin-luzera  $0.5 \mu\text{m}$  ingurukoa dela eta airearen errefrakzio-indizea, 1, argi mikroskopioen bereizmena  $0.3 \mu\text{m}$  ingurukoa da. Laginaren eta lentearen arteko ingurunea olio bustitzen badugu, berriz, errefrakzio-indizea 1.4 ingurura igoko da, eta, beraz, lortzen den bereizmena  $0.2 \mu\text{m}$ -koa da. Gure begien bereizmena,  $200 \mu\text{m}$  ingurukoa da, beraz, lentesistemak olio-inguru batean eta argi-izpien laguntzaz, 1.000 aldiz hobetu du gure begien bereizmena!!

Horrela, tindaturiko materialari edo pigmentudunari behatzeko, hots, kontraste handi-dun egiturak bereizteko, mikroskopio motarik sinpleena den eremu argiko mikroskopioa erabiltzen da. Eremu argiko mikroskopioan, argiak lagina zeharkatuko du. Eremu ilunerako, berriz, kondentsadorea moldatu egin da, argia alboetatik angelu zeharraz bideratzeko, laginera hel ez dadin; hala, laginera heldutako bestelako izpiek difraktatutako argia bakarrik igaroko da okularretara. Horregatik, laginaren gune argiak atzealde edo fondo beltz gisa agertuko dira eta aztertzen ari diren elementuak egitura distiratsu gisa agertuko dira atzealde ilunarekin kontrastatzean. Eremu iluna, elementu biologiko gardenak, tindatu gabeak edo gutxi tindatuak, zelulen esekidurei zein kultiboari behatzeko erabiltzen da.

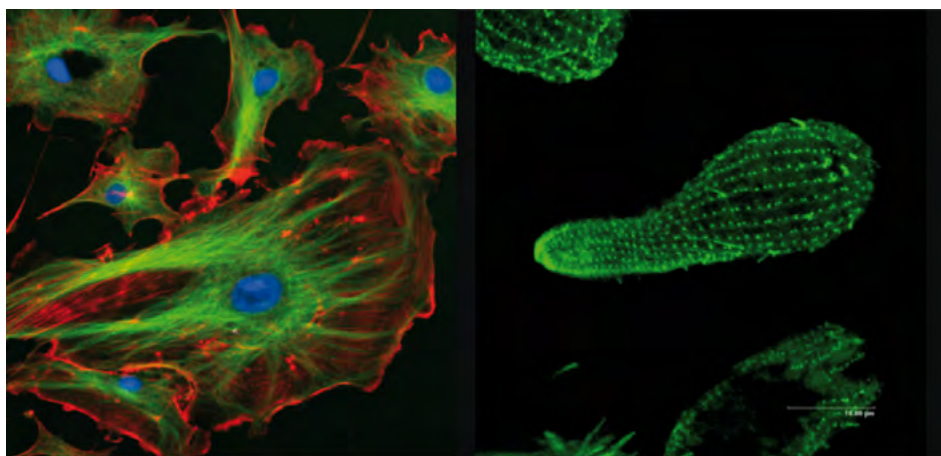
**Alderantzizko mikroskopioa:** argi mikroskopioaren oinarriko egituraketa alderantziz dute; hau da, argi-iturria, goiko aldean, eta okularrak, beheko aldean. Lagina platina finkoan kokatzen da eta, bereizmena galtzen bada ere, eremu-sakonera handiagoa denez, zelulen kultiboak aztertzeke erabilgarria da.

**Fluoreszentiako mikroskopioa:** mikroskopio mota hori laginaren egitura zehatzen bat **fluorokromoen** bidez ikusarazteko erabiltzen da. Ikusi nahi diren molekulak berak jatorriz fluoreszenteak izan daitezke edo markatzaile fluoreszenteak gehitu zaizkie. Hau da, uhin-luzera jakinean, argia xurgatu eta beste uhin-luzera batean igortzeko gaitasuna duten molekulak izan ditzakete. Argi-iturri gisa argi-ultramozko lanparak, merkurio-lanparak, eta lanpara halogenoak erabiltzen dira eta, molekula bakoitzari dagokion uhin-luzera egokia erabiltzeko, iragazkiak. Lehenengo iragazkia kitzikapen-iragazkia da, eta, hari esker, intereseko markatzaile fluoreszentea kitzikatuko duen uhin-luzerak sartu ahal izango dira. Bigarren iragazkiak, objektiboaren eta okularen artean dagoena, berriz, markatzaile fluoreszenteen uhin-luzerak baino ez ditu iragazten uzten (10.4. irudia). Irudiaren atzealde beltz ikusten da eta espezifikoki markatutako zelularen egiturak kolore fluoreszentez ageri dira. Horrela, ohikoa izaten da, adibidez, azido nukleikoak DAPIrekin urdinez markatuta ikusaraztea (10.5. irudia).



10.4. irudia

Fluoreszentzia-mikroskopiaren lente-jokoan eta iragazkien antolaketa orokorra (Marigómez eta Cajaraville, 1999)



10.5. irudia

Ezkerrean, fluoreszentzia-mikroskopiorekin lortutako zelula epitelialaren irudia; urdinez (DAPI), nukleoak ageri dira. Eskuinaldean, *Tetrahymena* ziliodun protozoaren  $\beta$ -tubulinaren markaketa, mikroskopia konfokalarekin behatuta. (Wikipediatik hartuak)

**Mikroskopia konfokala:** ondorengo ataletan azalduko den moduan (10.3. atala), ohiko argi mikroskopiaetan laginei behatu ahal izateko, ebaki egin behar dira eta ebakiz gero, jatorrizko laginaren hiru dimentsioko informazioa galdu egiten da. Mikroskopia konfokalak, berriz, ebaki gabeko lagin biologikoen ebaketa birtualen oso eremu-sakonera txiki eta ondo bereizitako ikuspegiak ematen ditu. Gero, ordenagailuan, zenbait sakonera jarraituen ebaketa optikoen seriea metatu egiten da eta hiru dimentsioko irudia berre-raikiko da. Fluoreszentziako mikroskopia dago oinarrituta, baina eskuratutako irudiak askoz garbiagoak dira (10.5. irudia), fokatze-planoa baino lodiagoak diren laginetan iragazpen espazial bat erabiltzen delako desfokuratutako argiak edo lentearen distirak ezabatzeke. Beraz, bi abantaila nagusi ditu eremu argiko eta fluoreszentziako mikroskopiaen aldean, eremu-sakonera kontrolatua eta fokatu gabe dauden eremuak ezabatzea. Hori dela, eta, mikroskopia konfokala oso egokia da egitura biologiko konplexuen hiru dimentsioko egitura ezagutzeko.

**Fase-contrastedun mikroskopia:** lagina, eremu iluneko mikroskopia erabiltzen den kono hutsa baino estuago batekin argizatzen da. Eratzun formako filtro batek argiaren intentsitatea murrizten du eta, halaber, argiaren atzerapena edo desfasea eragiten du. Gainera, lagina zeharkatzean, argi-uhinaren fasea aldatu egiten da zelulen osagaien errefrakzio-indizeen arabera. Gune dentso edo lodiak zeharkatzean, argi-izpiak atzeratu egiten dira gune gardagoak zeharkatzen dituzten aldera. Fasea desplazatuta egoten da eta horrek eremu argiko mikroskopia ematen duena baino kontraste handiagoa ematen du.

**Interferentziadun mikroskopia eta interferentzia diferentzial bidezko kontrastedun (DIC) mikroskopia:** biak dira kontrastedun mikroskopiaen aldagaiak. Zelulen egiturek eragiten dituzten fase-aldaketak oso txikiak dira; gehienetan, frakzioetako uhin-luzeraren aldaketak izaten dira, aldaketok zehaztasunez neurtu ahal izateko; transmitzen den argia eta laginak desbideratzen duena guztiz banatzeko gaitasuna dute mikroskopia horiek. Erabiltzen den argia, oro har, polarizatua da eta lau egitura gehigarri agertzen dira: polarizatailea, DIC prisma, DIC adierazlea eta analizatailea. Interferentziadun mikroskopia emaitza kuantitatiboak ematen ditu; DIC mikroskopia, ordea, polarizazioa eta prisma berezi batzuen erabilera konbinatzen ditu, erliebe antzeko itxuradun irudiak lortzeko; beraz, hiru dimentsioko itxuradun irudiak eskuratzen dira eta mugitzen ari diren zelulei behatzeko oso erabilgarria da.

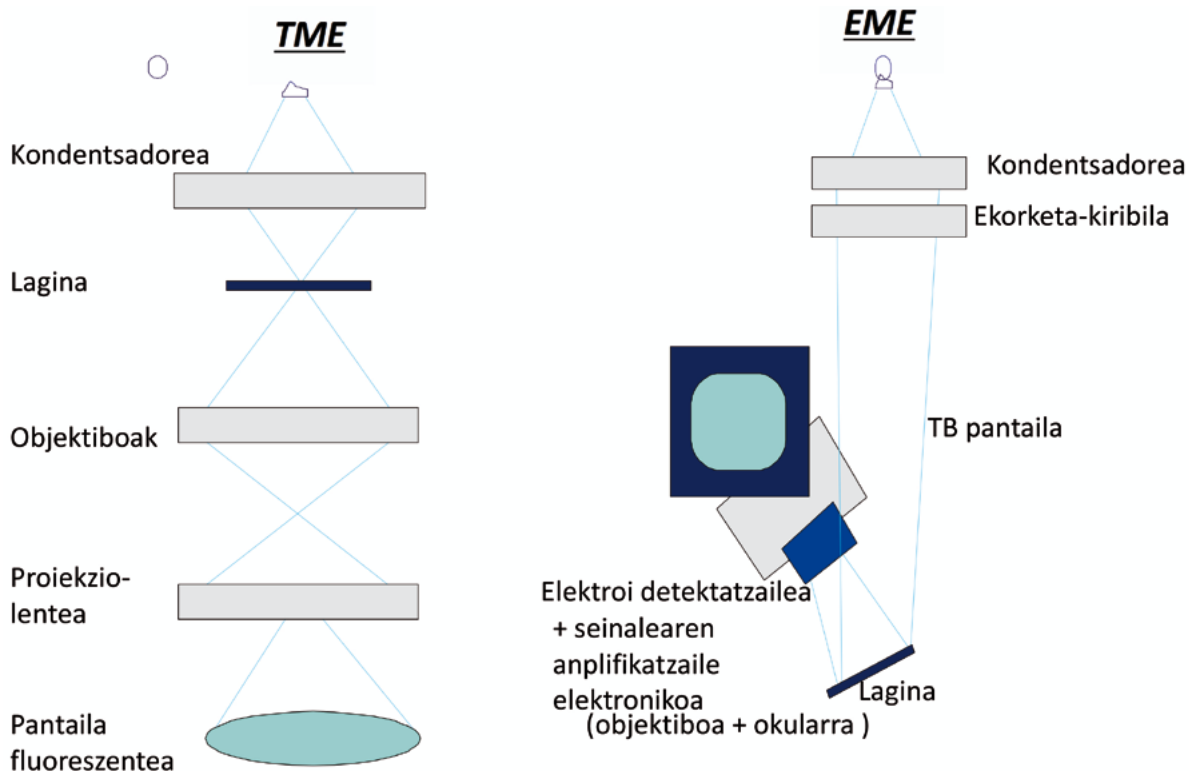
### 10.2.2. Mikroskopia elektronikoa

**Transmisio-mikroskopia elektronikoa:** mikroskopia elektronikoa kanoi elektronikoa batek igortzen dituen elektroien azioak erabiltzen ditu energia-iturri gisa, argi mikroskopiaen fotoien partez, eta sistema magnetikoak, lente hutsen ordez. Elektroiek lagina zeharkatzean, batzuen difrakzioa gertatuko da eta elektroiekiko sentikorra den pantaila batean ikusiko da irudia. Horrela, mikroskopia elektronikoa ematen duen bereizmena argi mikroskopia ematen duena baino hobea da. Izan ere, mikroskopia elektronikoa erabiliz, 0.001  $\mu\text{m}$ -rainoko (nm 1) egiturak bereiz daitezke eta, beraz, zelularen ultraesktruktura aztertzeko erabili ohi da (10.6. irudia).



irudia sortuko duen proiektzio-lentea kokatzen da eta, azkenik, elektroien izpiak argi ikuskor bihurtuko dituen pantaila jartzen da, laginari dagokion irudia zuri-beltzean eta bi dimentsiotan islatuko duena (10.7. irudia).

Mikroskopia mota horrekin, molekula mailako zelulen barneko egiturei ere beha dakieke, baina, horretarako, oso lagin finak (ultrafinak) lortzeko eta tratatzeko prozedura zehatzari jarraitu beharko zaio (10.3. atalean azalduko da).



10.7. irudia

**a) Transmisio-mikroskopia elektronikoaren eta b) ekortze mikroskopia elektronikoaren oinarrizko eskema (Marigómez eta Cajaraville, 1999)**

**Ekortze-mikroskopia elektronikoak:** egitura aldetik, transmisio-mikroskopia elektronikoaren antzeko oinarrizko antolaketa du; hutsean aritzeko eraikita dago; elektroien emailea den kanoia du, eta lente magnetikoak; gainera, detektatzailea eta telebista-pantaila ere baditu (10.7. irudia).

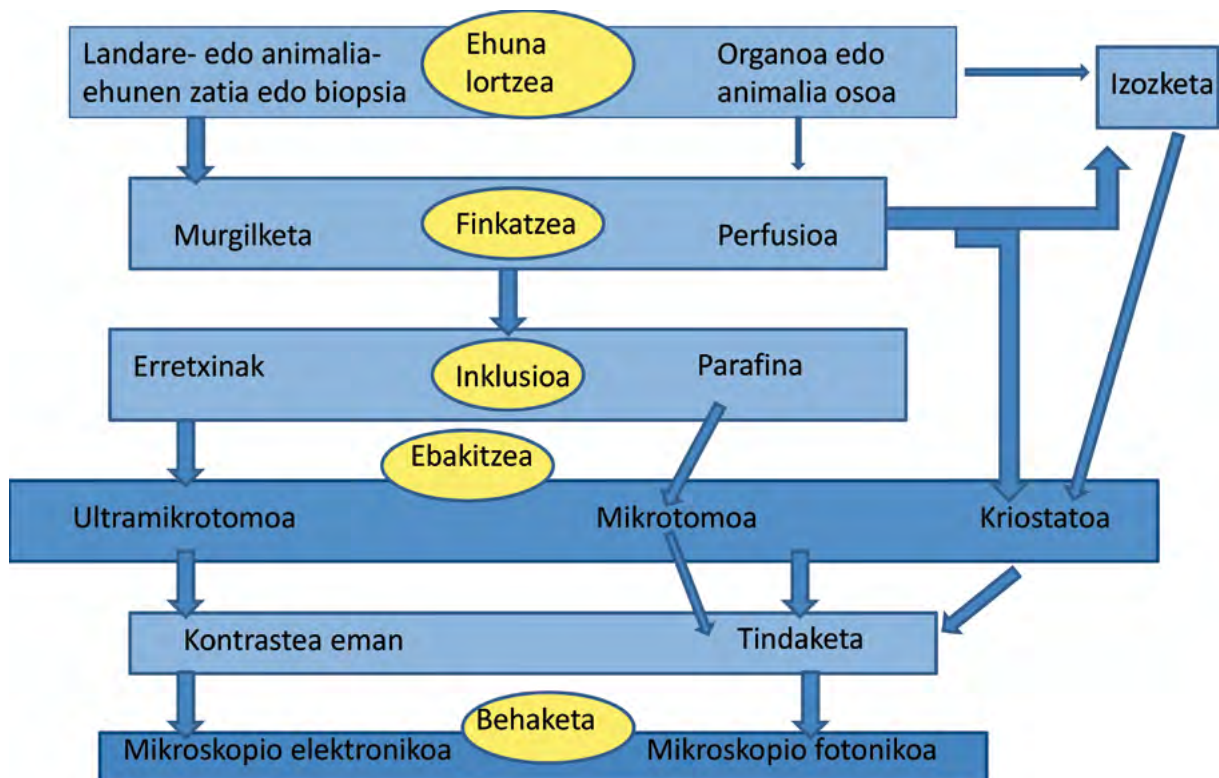
Kanoiarenekin, lente kondentsatzaileak kokatzen dira elektroien-azalera estua eragiteko, baina jarraian dagoen bobina desbideratzaileek elektroien lagina ekor dezaten eragiten dute. Elektroien-azalera laginarekin duten elkarrekintzaren ondorioz, informazio topografikoa emango diguten elektroien sekundarioak eratu dira. Elektroien sekundario horiek objektiboaren funtzioa beteko duen detektatzaile batek jasoko ditu. Azeleratutako elek-



troien igorpen-intentsitatean izandako aldaketak pantailan dagokion puntuaren aldaketa dakar, eta, puntuak banan-banan aldatuz, irudia eratuko da. Horrela, elektroien azaoak ez du lagina zeharkatzen, laginaren azaleraren aurka jotzen du, eta, horri esker, hiru dimentsio-dun egiturei beha dakieke.

### 10.3. Prozesamendu (zito)histologikoa. Kontzeptua

Egitura biologikoak lodiak eta zeharrargiak dira mikroskopio elektronikoz zein fotonikoz behatu ahal izateko. Hori dela eta, zelulen ezaugarriak ahalik eta hobekien mantentzen dituzten, baina, era berean, beren ezaugarrien gaineko zehaztasunak eskuratzea baimentzen duten teknikak garatu dira. Ehunen ezaugarri morfologiko eta molekularrak ikertzea baimentzen duten metodo eta tekniken multzoari prozesamendu (zito)histologiko deitzen zaio. Ikusi nahi ditugun zelula/ehunen ezaugarrien arabera, laginak prozesatzeko erabiliko ditugun teknikak ezberdinak izango dira, eta, beraz, laginen prozesamendua laburbiltzen duen 10.8. irudian, bide ezberdinetatik jo daiteke. Gainera, kontuan hartu behar da oinarritzko eskema horren aldagai ezberdin ugari ere badaudela.



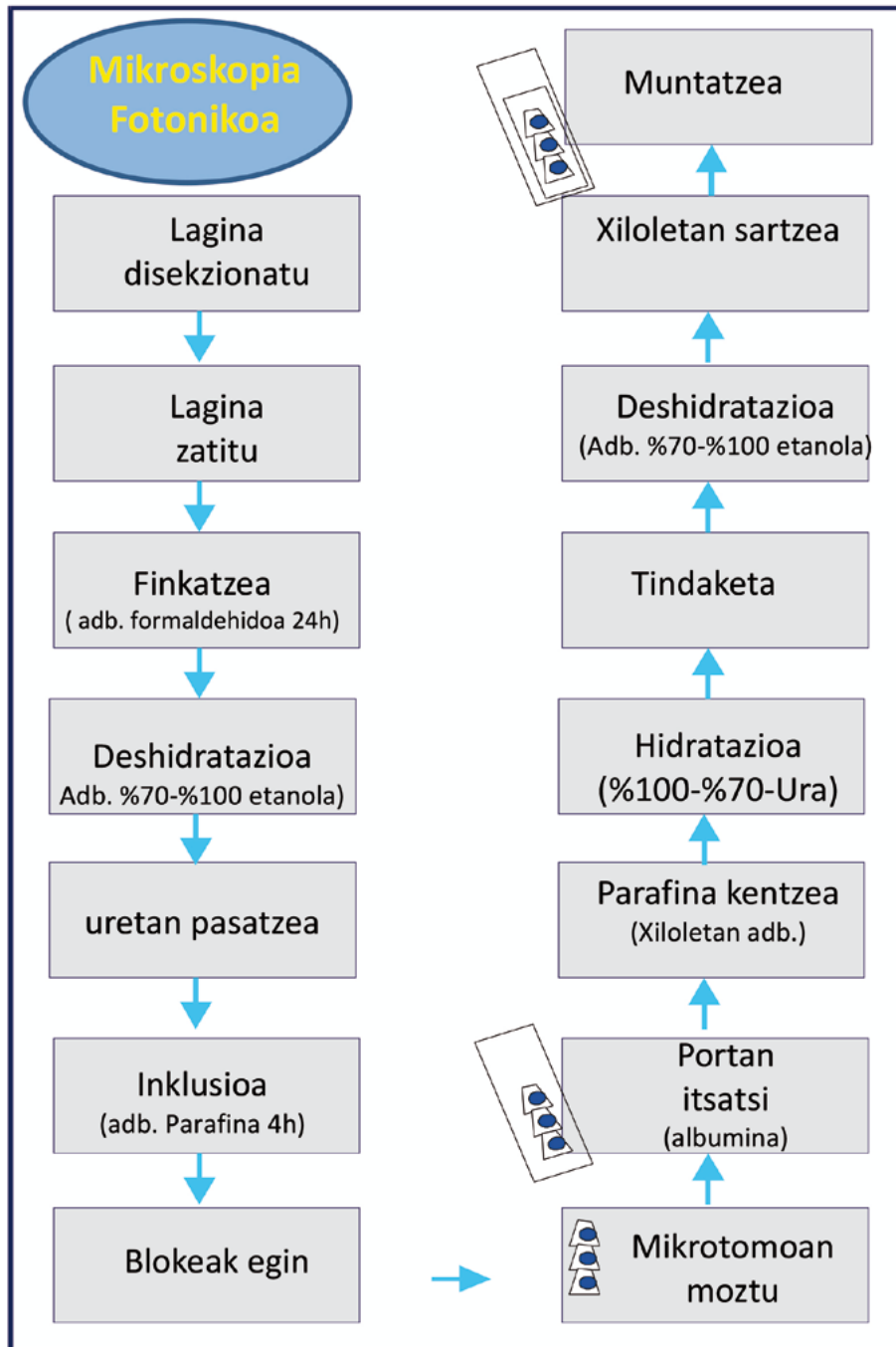
10.8. irudia

Prozesamendu (zito)histologikoaren eskema orokorra  
<http://webs.uvigo.es/mmegias/inicio.html>-tik moldatua

Lagina (zito)histologikoki prestatzeko, ikertu beharreko lagina lortu behar da. Landa-reen kasuan, landarea eratzen duten egiturak hartzen dira zuzenean; animalien kasuan, ber-ritz, hainbat aukera daude: ehun edo organo zati bat har daiteke edo animalia osoa prozesa daiteke; eta ondoren, interesatzen zaigun organoa edo egitura hartu. Edozein kasutan, la-ginak finkatu egiten dira, hau da, zelulen eta molekulen egiturak beren horretan manten-tzen dira, bereziki prozesamendu (zito)histologiko osoan zehar alda ez daitezen bermatzeko eta, mikroskopioan begiratzean, bizirik zeukateneko morfologia (edo ahalik eta antzekoena) izan dezaten. Azken batean, bizirik zeudeneko azken segundoren argazkia lortu nahi da eta, horretarako, egiturak ahalik eta hobekien kontserbatu behar dira. **Finkatzea**, norma-lean, finkatzaile deituriko soluzio likidoekin egiten da, baina, finkatzaile kimikoek edo ondo-rengo prozesamendu (zito)histologikoek laginaren ezaugarriak aldatzen dituztenean, izoz-keta arina ere erabil daiteke.

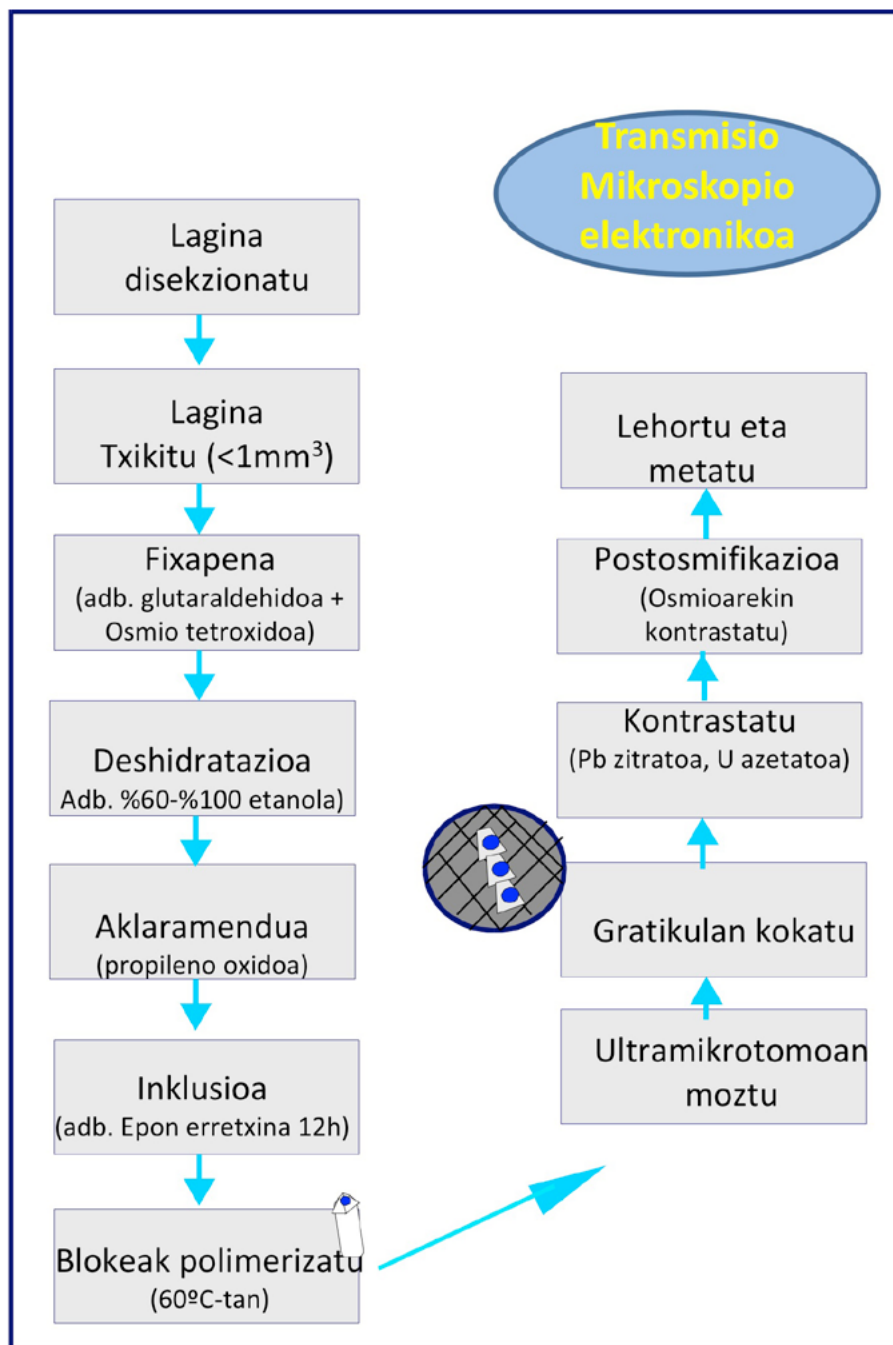
Finkatzearen ondoren, laginari gogortasun nahikoa emango dion **inklusioa** egiten da. Lortu nahi diren laginaren ebakiak zenbat eta finagoak izan, lagina gehiago gogortu beharko da. Gogortze hori polimerizatu (erretxinak) edo gogortu (parafinak) egingo diren substantzia likidoak erabiliz egiten da. Efektu bera lor daiteke laginak izozketa arinaren bidez finkatzean. Izozketa edo inklusioa egin ondoren, laginak **(ultra)mikrotomoan** mozten dira, lodiera ez-berdinetako ebakiak lortzeko. Erabiltzen den aparatuaren arabera, ebaki ultrafinak (nm), er-difinak (0.5-2  $\mu\text{m}$ ), finak (3-10  $\mu\text{m}$ ) eta lodiak (10  $\mu\text{m}$  baino gehiago) lor daitezke. Ondoren, ebakiak tratatu egiten dira, mikroskopioan behagarriak izan daitezen, nahiz eta badauden prozesatu gabeko ebakiak azter ditzaketen mikroskopioak ere, fase-kontraste mikrosko-pioa, esaterako. Ebakiak, normalean, hidrosolugarriak diren tindatzaileekin tindatzen dira eta, horretarako, inklusio-gaia kentzen da. Ebaki ultrafinak (mikroskopio elektronikorako) edo erdifinak (fotonikorako) metal astunekin edo koloratzaileekin ere kontrasta daitezke, hurrenez hurren, inklusio-gaia kendu gabe. Behatu nahi zaizkien helburuen arabera eta apli-katutako prozesamenduaren arabera, ebakiei mikroskopio fotonikoan zein elektronikokoan behatuko zaie ondoren.

Hortaz, ondorengo atalean, laginei mikroskopio fotonikoan behatzeko egin beharreko prozesamendu histologikoa azalduko da (10.9. irudia), urrats bakoitzaren inguruko zehazta-sunak emanez. Jarraian, transmisio-mikroskopio elektronikokoaren behaketak eskatzen duen prozesamenduaren urrats nagusiak (10.10. irudia), bereziki, fotonikoarekiko ezberdintasun nagusiak, deskribatuko dira.



10.9. irudia

Argi-mikroskopioan, murgilletaz finkatutako laginen oinarritzko prozesamentu histologikoa (Marigómez eta Cajaraville, 1999)



10.10. irudia

Transmisio-mikroskopia elektronikoko laginen prozesamendurako eskema orokorra  
(Marigómez eta Cajarville, 1999)

### 10.3.1. Argi-mikroskopia

**Finkatzea:** Organismo bat hiltzean zein organismoetatik zatiren bat eraztean, ehunek zenbait degradazio mota pairatzen dituzte, besteak beste, zelula barneko entzimek eragindako

autolisia, hau da, autodigestioa zein bakterioen ondoriozko usteltzea. Lagin biologikoaren **post mortem** usteldura hori ekiditeko eta egiturei bizirik zeudeneko azken segunduan bezala behatzeko aldaketa edo artefakturik sortu gabe, **finkatze**-prozesuan zehar, bermatu behar da egiturak kontserbatu egiten direla. Beraz, finkatze-prozesuan zehar, gutxienez, honako helburu hauek bete behar dira: (a) lagina bakterioek edo autolisiak sortutako erasoetatik babestea, (b) laginaren egiturak egonkortzea, (d) lagina ondoren egingo diren prozesuetatik babestea, (e) ebaki gardenak lortzeko gogortasun nahiko eskuratzea, eta (f) kontrastea handitzea. Gainera, finkatzearen bidez, zelulen osagai nagusia, hau da, ura, kentzea lortu behar da, egitura biologikoak uzkurto edo apurtu gabe.

Ez dago finkatzaile unibertsalik; aztertu nahi dugun egituraren eta haren ezaugarrien arabera aukeratu behar da erabili beharreko finkatzailea: esate baterako, jarduera entzimatiakoak aztertu nahi badira, entzimen gune katalitikoak aldatzen ez duen tratamendua erabili behar da, nahiz eta ezaugarri morfologikoak galdu; zelularen ultraestruturaz aztertu nahi bada, ordea, mintzak ondo kontserbatzen dituen prozesamendua hobetsiko da, nahiz eta kolozazioan zehaztasunak gal daitezkeen.

Ehunak finkatzeko zenbait modu daude, finkatzaile motaren, finkatu nahi den egituraren eta ondoren ikusi nahi denaren arabera; baina, oinarrian, finkatzeko metodoak fisikoak edo kimikoak izan daitezke.

**Finkatzaile fisikoak** laginaren izozketa arina edo temperatura altua (laginaren uraren lurrunketa) aplikatzean erabiltzen dira. Finkatzaile kimikoek laginaren edo aztertu beharreko egituraren ezaugarriak aldatzen dituztenean, finkatze arin bat behar denean edo/eta helburu den ehunak edo aplikatu nahi diren ondorengo teknikek hala behartuta, finkatzaile fisikoak erabiltzen dira. Lagina modu egokian etiketatutako plastikozko **cassette** batean nitrogeno likidotan izoztea da gehien erabiltzen den finkatze fisikoa, ehuna apurtuko luketen izotz-kristalik sor ez dadin. Izozketa arinago egin nahi bada, nitrogeno likidotan hoztutako isopentanoa erabiltzen da. Beste zenbaitetan, izozketan zehar kristalik ez eratzeko, kriobabesleak erabiltzen dira; % 30eko sakarosa da gehien erabiltzen den kriobabeslea, baina dimetil sulfoxidoa, glizerola edo etilenglikola ere sarri erabiltzen dira. Izoztu eta gero, laginak,  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,  $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$  edo  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ -an gordezen dira, erabili arte.

Horrela, izozketa bidezko finkatzeak hainbat abantaila ditu: a) molekula mailako babesa maximoa da, eta hori oso garrantzitsua da, molekula mailako ezagutze-analisiak egin nahi badira ondoren; b) izoztutako laginak ebaki finetan moztu daitezke, 5-15  $\mu\text{m}$ -an zein lodiagotan (ehunka  $\mu\text{m}$ ); c) prozesu arina da, laginak finkatu ondoren zuzenean mozten direlako, tarteko urrats guztiak egin gabe.

Izozketa arinez finkatutako laginen kriolehorketa ere egiten da maiz, hau da, izotza sublimatuz, laginaren ur guztia ezabatzen da, eta, hala, lagina epe luzean mantentzeko. Beste zenbaitetan, finkatzaile kimiko batekin ordezkatzeko da izotza, krioordezkapen izeneko prozesuan, eta eraldatu gabe dagoen laginaren finkatze kimiko egokia bideratzen da.

**Finkatze kimikoaren** kasuan, egitura biologikoaren gune guztietara ahalik eta arinen heldu behar diren soluzioak erabiltzen dira. Finkatzea murgilketaz edo perfusioz bideratzen da.

Murgilketan, finkatu beharreko lagin zatia finkatzailetan murgiltzen da, denbora jakin batean zehar. Horretarako, laginek tamaina zehatz bat izan behar dute, finkatzailea laginaren gune guztietara ondo irits dadin. Oro har, laginaren bolumena baino 20 aldiz bolumen handiagoa izaten da, eta finkatu beharreko egitura biologikoaren antzeko ezaugarriak betetzen dituen finkatzailea erabiliko da, osmolaritateari edo/eta pH-ari dagokionez. Finkatze-denbora erabilitako finkatzailearen arabera aldatuko da nagusiki.

Perfusioaren kasuan, ordea, finkatzailea, odol-sistemaren bidez sartuko da organismoan edo organoan, eta kapilar-sistemaren bidez hedatuko da. Bonba peristaltiko baten laguntzaz finkatzailea ezkerreko bentrikulotik gehituta, animalia oso bat finka daiteke. Organo bakarra finkatzeko, organoa odoleztatzen duen arteria nagusia erabiltzen da. Perfusioa murgilketa baino eraginkorragoa da, denbora oso laburrean finkatzailea zelula guztien ingurura heltzen baita. Finkatzailea aukeratzeko, murgilketan bezala, osmolaritatea, pH-a eta finkatze-denbora hartu beharko dira kontuan nagusiki. Edozein kasutan, dela murgilketan dela perfusioz, finkatzearen oinarritzko ezaugarriak hartu behar dira kontuan:

- Barneratze-abiadura: finkatze-prozesuak arina izan behar du eta, horretarako, finkatzailearen difusio-abiadura faktore mugatzailea da. Ezaugarri hori laginaren tamainaren eta finkatze-denboraren menpe dago; izan ere, abiadura motela bada, laginaren tamainak txikiagoa izan beharko du eta finkatze-denborak, luzeagoa.
- Finkatze-abiadura: finkatzailearen ezaugarri kimikoen menpekoa da eta finkatze-denbora mugatzen du.
- Gogortasuna: finkatzaileek, oro har, ehunak gogortzen dituzte, eta, beraz, ezaugarri hori finkatzaile motaren eta finkatze-denboraren menpekoa da.
- Osmosia eta pHa: finkatzailearen osmolaritate-aldeak zelulen bolumenean eragin ditzakeen aldaketak ekidin behar dira. Beraz, finkatzaileen eta finkatu beharreko ehunen osmolaritatea doitu behar da. Normalean, pH egokia duten disoluzio indargetzaileak erabiltzen dira.
- Artefaktuak: finkatzaile desegoki batek edo prozesamendu desegoki batek aldaketak eragin ditzake ehunetan, aldaketa morfologikoak, konposatuen kristalizazioa, substantzien desplazamendua... Beraz, haiek ez agertzeaz gain, ondo ezagutu behar dira, laginaren ezaugarriekin ez nahasteko.

Finkatzaile kimiko ugari egon arren, bi talde nagusitan sailka daitezke ehunetan eragiten dituzten aldaketei lotuta: desnaturalizatzaileak eta lotura gurutzatuak eragiten dituztenak. Desnaturalizatzaileek, ehunen ura kentzean, proteinen desnaturalizazioa eragiten dute, baita proteinen koagulazioa ere; bigarrenek, berriz, ehunaren molekulen arteko lotura kimikoak eragiten dituzte. Alkoholetan oinarritzen diren finkatzaileak desnaturalizatzaileak dira (**Bouin** edo **Carnoy**), eta formaldehidoa edo paraformaldehidoa bigarren talde horretakoak dira. Sarritan, finkatzaile puruak erabiltzen dira, baina, beste zenbaitetan, beren arteko konbinaketak hobesten dira:

#### FINKATZAILE PURUAK

**Alkohola:** % 70 eta % 90eko alkoholak erabiltzen dira, eta deshidratatuz finkatzen dute. Desabantaila da alkoholak laginak uzkuritu eta gogortu egiten dituela. Besteak beste, proteinak finkatzeko egokia.

**Azido azetiko:** proteinen egoera koloidala aldatuz finkatzen du. Azido nukleiko eta nukleoproteinak finkatzeko egokia da, baina mintzen finkatze eskasa eragiten du. Beste finkatzaile batzuekin konbinatuz erabiltzen da, eta Bouina eratu, adibidez.

**Azido pikrikoa:** pikrato motako gatzek proteinak koagulatzen dituzte. Zelulen egitura, glukogenoa eta lipidoak ondo mantentzen dira, eta ez du uzkurketarik eragiten finkatze-denbora egokia erabilita. Finkatzaile ona da tindaketa orokorretarako, baina, inklusioa egin aurretik, ondo garbitu behar da parafina bezalako substantziak barneratzea zaildu egiten duelako. Beste finkatzaile batzuekin konbinatzen da, eta, esaterako, Bouin eraten.

**Formaldehidoa:** zubiak eratzen ditu molekulen artean. %4ko kontzentrazioan erabiltzen da. Finkatzaile oso hedatua da; ehunak kontserbatzen ditu, uzkurketa eskasa eragiten du; lipidoen finkatzaile egokia, tindaketa histologiko gehienekin bateragarria, immunozitokimikak eta azido nukleikoen hibridazioak barne. Normalean, soluzio tanponatu eta isotonikoarekin erabiltzen da.

**Glutaraldehidoa:** zubiak eratzen ditu molekulen artean. % 0,5 eta 3 bitarteko ehunekoak erabiltzen dira. Zelulen egitura babesteko gaitasun handia du, eta, beraz, zelulen ultrastrukturari mikroskopio elektronikoan behatzeko erreferentziadun finkatzailea da. Ehunetan barneratze gaitasun mugatua du eta uzkurketak eragin ditzake. Soluzio tanponatu isotonikoetan erabiltzen da.

**Formaldehidoa eta glutaraldehidoa** konbinatzen direnean, formaldehidoak finkatze arina eragiten du, ehunetan sartzeko duen gaitasun handiagatik, eta glutaraldehidoak, berriz, finkatze indartsu baina motelagoa eragiten du; azken horrek ez du ehunaren egitura kaltetuko formaldehidoak aurretik finkatzea burutu duelako.

**Osmio tetroxidoa:** molekulen arteko zubiak eratzen ditu. % 1ean erabiltzen da soluzio tanponatuetan. Zelularen ultrastruktura finkatzeko oso egokia da, bereziki lipidoak eta mintzak finkatzeko.

**Nahasteak:** finkatzaile gehienek zenbait substantzia finkatzaile konbinatzen dituzte, denak soluzio berean nahasita. Finkatzaile puruak hainbat proportziotan konbina daitezke, eta finkatzaileen nahaste berriak sortu. Finkatzaile puruak denboran zehar ere konbina daitezke. Horrela, finkatzaile bakoitzaren ezaugarriak hobeto aprobezia daitezke:

**Bouin:** azido pikrikoa, formaldehidoa eta azido azetiko glazialaren nahastea. Parafinatan sartuko diren laginak prozesatzeko erabiltzen da, tindaketa ugarirekin bateragarria baita. 48 orduko murgilketa egiten da eta, ondoren, lagina 70°ko alkoholetan kontserba daiteke. Inklusioaren aurretik, oso ondo garbitu behar da.

**Carnoy:** etanol absolutua (% 60), kloroformoa (% 30) eta azido azetiko glaziala (% 10). Glukogenoa, karbohidrato sinpleak eta proteina haritsuak finkatzeko egokia.

**Glutaraldehido eta osmio tetroxidoa:** bi finkatzaile horiek denbora-tarte ezberdinetan konbinatzen dira, normalean, laginak glutaraldehidoarekin edo paraformaldehidoarekin finkatzen dira lehenengo. Ondoren, osmio tetroxidoarekin (%1) finkatzen dira. Horrela, mikroskopio elektronikoan zelulen ultrastrukturari behatzeko finkatzaile egokia da.

**Murgilketa:** finkatzea burutu ondoren, lagina soluzio organikoetan murgiltzeko prestatu behar da. Izan ere, inklusiorako erabiltzen diren parafina, erretxina sintetikoak zein plastikoak ezin dira nahasi laginak duen urarekin. Laginaren deshidratazioa egiteko, behetik gorako graduazioko alkohol- eta azetona-bainuetatik, alkohol edo azetona absoluturaino eramaten da. Ondoren, likido argitzaileetan murgiltzen da gaiaren barneraketa errazteko, hala nola xilenoan edo toluenoan (propileno oxidoa transmisio-mikroskopia elektronikoaren kasuan). Urrats hori ezin da asko luzatu, soluzio argitzaileek lagina gogortu egiten baitute eta, beraz, mozketa urratsa zaildu egiten da.

Ondoren, lagina parafina, erretxina sintetikoa edo plastiko sintetikoetan murgiltzen da.

Mikroskopia fotonikoan egitura biologikoen histologia orokorra aztertzeko, formaldehidoa erabiliko da nagusiki finkatzailea eta parafina, laginak barne hartzeko. Parafina, giro-tenperaturan, solidoa da, eta haren fusio-puntua 40 °C eta 70 °C bitartean dago, osatzen duten hidrokarburo asean arabera. Gehienetan erabiltzen denak 60 °C-ko fusio-puntua du; hortaz, parafina 60 °C-an dagoen bainu batean mantentzen da eta laginak bainuan murgilduko dira, 3-4 orduz. Laginaren tamainaren arabera, argitzeko erabilitako soluzioen izaeraren arabera eta parafinaren ezaugarrien arabera, inkubazioa luzatu/laburtu daiteke, baina inkubazio luzeegiek lagina gogortzen dute. Inkubazio-denbora igarotakoan, plastikozko molde edo euskarrietan, parafina likidoa eta lagina gehitzen dira, interesatzen zaigun kokapena/orientazioa emanez, eta solidotzen utziko da giro-tenperaturan (10.11. irudia).



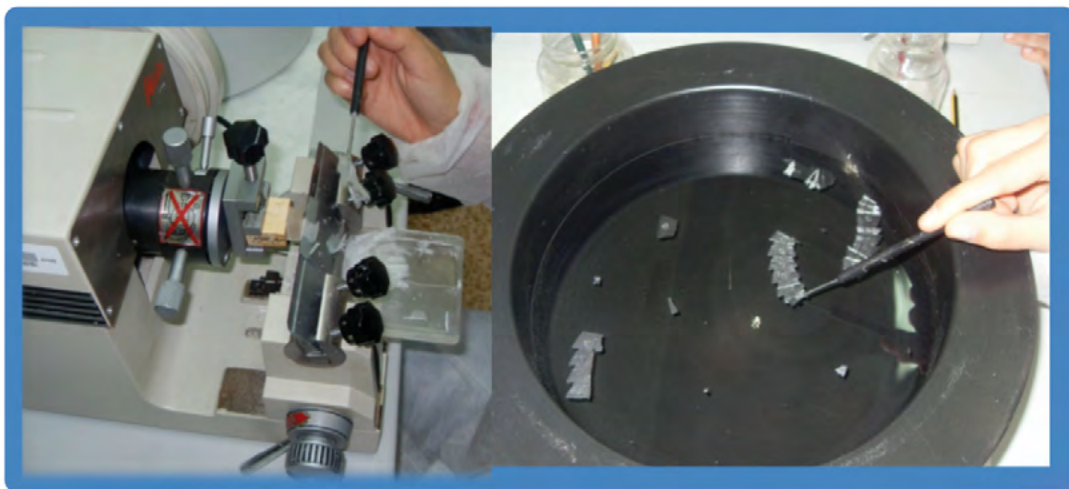
10.11. irudia

**Parafinatan sartutako lagina eta inklusiorako erabilitako euskarria**  
([wikimedia commons-etik hartua](#))

**Mozketa:** mikroskopiaetan, oro har, lodiera gutxiko laginei bakarrik beha dakieke, difusioarekin eta argiarekin lotutako arazoak direla eta. Mozketak egiteko aparatuak **mikrotomo** deitzen dira, eta, lortu nahi den ebakiaren lodieraren arabera, inklusio-inguruaren arabera edo/eta lagina gogortzeko erabilitako moduaren arabera (izozketa edo inklusioa), zenbait mikrotomo mota ditugu.



Argi-mikroskopioan, ebakien lodiera 3-10  $\mu\text{m}$ -koa izaten da, baina, kasu batzuetan, 25, 50, edo 100  $\mu\text{m}$ -ko ebakiak lortu behar izaten dira. Hortaz, zenbait mikrotomo mota erabiliz, parafinadun laginak mozten dira (10.12. irudia). Nagusiki, 5-20  $\mu\text{m}$ -ko lodiera duten ebaki erregularrak eskuratzen dira. Mikrotomoek egitura komunak dituzte: tungstenozko edo altzairuzko aihotza, blokeari eusteko atala eta sistema mekaniko bat; sistema horren bidez, mikrotomo errotazionalan, aurrez zehaztuko zaion ebakiaren lodieraren  $\mu\text{m}$ -tako distantziara hurbilduko du parafina blokea aihotzera, eta ebakiak egingo. Ebakiak kontu handiz hartu eta 45-55  $^{\circ}\text{C}$ -ra dagoen ur-bainu batean utziko dira minutu batzuen buruan, ondo luza daitezela (10.12. irudia). Ebakiak hedatuta eta zimur nagusiak kendutakoan, oboalbuminaz bustitako beirazko porta batekin arrantzatuko dira eta 37  $^{\circ}\text{C}$ -ko estufa batean utziko dira, gutxienez, 48 orduz, behaketarako prestaketa egin aurretik.



10.12. irudia

**Ezkerrean, mozketa-prozesua mikrotomoan, eta eskuinean, ebakiak bainuan nola luzatzen diren**

**Kriostatoa:** 10-40  $\mu\text{m}$  bitarteko ebakiak lortzeko erabiltzen da, nitrogeno likidotan izozketa arinarekin finkatu diren laginetan. Mikrotomoen antzeko sistema darabil, baina ebakiak hotzetan egin daitezela bermatzen du, kamerako tenperatura  $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$  ingurura eta lagina kokatzen deneko burukoaren tenperatura  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ -ra jaitsi baitaitezke. Lagina metalezko ardatz batean itsatsiko da giro-tenperaturan, likidoa baina kriostatoko baldintzetan solidoa den gai batekin. Hortaz, lagina ardatzean itsatsita egongo da baina ez barne hartuta. Mozketaren dinamika mikrotomoaren antzekoa izango da. Ebakiak zuzenean itsatsiko dira kontaktuz beirazko porta batean eta  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  edo  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ -tako izozkailu batean gordeko dira behaketarako prozesatu arte.

**Tindaketa:** Ehun gehienek ez dute kolorerik, eta, beraz, agertzen dituzten ezaugarri morfologikoak ezberdindu ahal izateko, kontrastatu egin behar izaten dira. Kontrastea emateko zenbait modu daude.

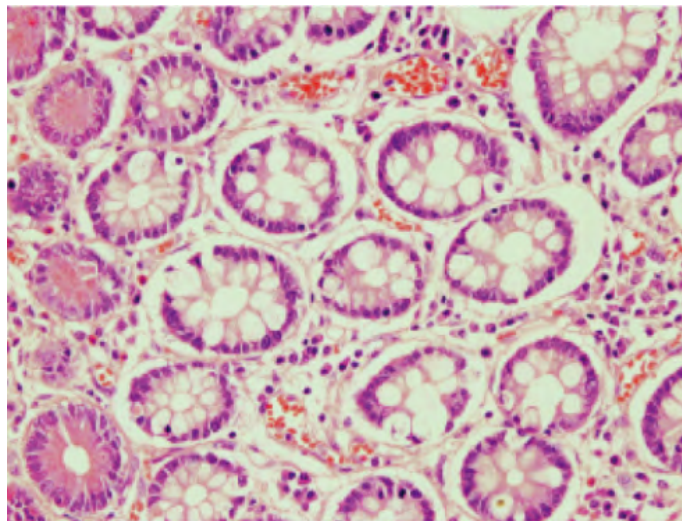
- a) **Tindaketa orokorrak:** substantzia koloratzaileak darabiltzatenak; zelulen egiturak afinitate kimikoz lotzen dituzte. Oro har, argi-mikroskopioan aztertuko diren ebakiak ko-

loratzaile orokorrekin tindatu ohi dira; hau da, ehunei kolorea ematen dieten substantziak erabiltzen dira. Koloratzaileek hiru osagai dituzte, kolorerik ez duen eskeletoa, bentzeno-eraztun aromatikoa (normalean), eta horri gehitutako bi erradikal: kolorea ematen duena, kromoforo izenekoa, eta elementuekin lotura lortzen duen bigarrena, auxokromoa. Koloratzailearen izaera kimikoaren arabera, zenbait mota daude.

- Basikoak: gatzak dira; baseak kolorea ematen du, eta azidoa kolorgea da. Matrize estrazelularreko osagaiak (DNA, RNA —bereziki RNAr— eta glukosaminglikanoak...) egitura azidoekiko dute afinitatea. Besteak beste, safranina, toluidina urdina, metileno urdina eta hematoxilina ditugu.
- Azidoak: gatzak dira; azidoak kolorea du, eta basea kolorgea da. Egitura baseekiko afinitatea dute zitoplasmako proteinek eta matrize estrazelularreko kolagenoak, esaterako. Adibideen artean, eosina, G laranja edo fuksina azidoa daude.
- Neutroak: azidoak eta baseak, biek ematen dute kolorea. Beraz, koloratzaile berak, egitura azidoak zein basikoak, biak, tinda ditzake.

Bestelakoak: berez, ez dira afinitate kimikoz lotuko; egitura biologikoetan disolbatzen dira. Sudana, esaterako, lipidoetan disolbatzen da, eta lipido tantak tindatzen ditu.

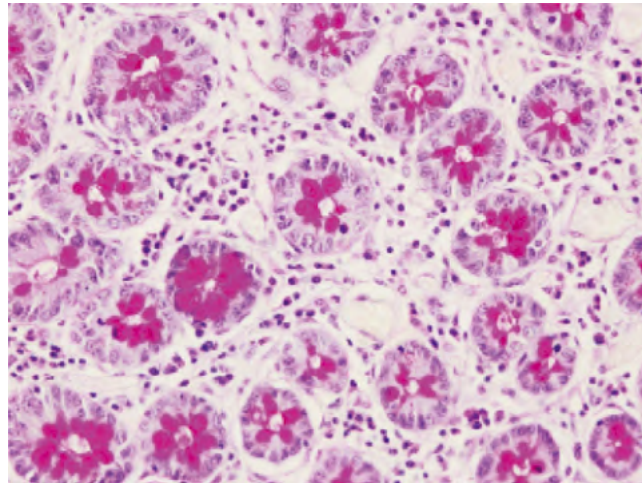
Parafina ebakietan erabiltzen diren tindaketan artean, hematoxilina-eosina oso hedatuta dago. Koloratzaile basiko bat eta azido bat konbinatzen dira, zelularen egitura azido eta basikoak tindatzeko, hurrenez hurren (10.13. irudia). Hala, parafinadun laginak tindatzeko, lehenengo ebakiei parafina kendu behar zaie eta hidratatu egin behar dira, koloratzaileak hidrosolugarriak baitira. Kristatoan moztutako laginetan, urrats hori ez litzateke beharrezkoa. Tindatu ondoren, estalkia gehitzeko erabiltzen den itsasgarriaren izaeraren arabera, berriro deshidratatu ohi dira laginak. Estalkia jartzean, kontu berezia izan behar da aire-burbularik eratu ez dadin. Muntatu eta gero, gertakinak prest daude argi-mikroskopioan behatzeko.



10.13. irudia

**Hematoxilina-eosina tindaketadun ebaki histologikoa**  
(<http://webs.uvigo.es/mmegias/inicio.html>-tik hartua)

- b) **Histokimika:** aztertu nahi den zelularen molekula mota jakin baten eraldaketa kimikoan oinarritzen da, ondoren koloratzaileekin ikusgarri egin daitekeen zelularenean, hain zuzen. Ikertu nahi ditugun ehunetako entzimen gaitasun katalitikoan oinarritzen diren erreakzioak ere sartzen dira talde horretan. Zelularen osagaien baten banaketa «*in situ*» aztertzea da helburua, bereziki, tindaketa orokorrekin nekez ezberdindu badaitezke. Tindaketa mota hori eraginkorra izan dadin, prozesamendu histologikoan zehar, aztertu nahi diren molekulak ahalik eta gutxien kaltetuko dituen teknikak erabili beharko dira. Erreakzio kimikoetan oinarritzen diren histokimiken artean, badaude gluzidoak, proteinak eta nukleotidoak ezberdintzeko teknikak. Horietatik gehien erabiltzen dene-tako bat Periodic Acid Schiff (PAS) tindaketa da; aske zein lotuta agertzen diren karbohidratoei behatzeko erabiltzen da. PAS tindaketa, besteak beste, hematoxilinarekin edo altzian urdinarekin konbina daiteke. Bi kasuetan, polisakaridoak arrosa fuksiaz de-tektatuko dira (10.14. irudia), glukogenotan zein mukopolisakaridoetan (kartilagoa eta oinaldeko mintza ezberdintzeko ere egokia).



10.14. irudia

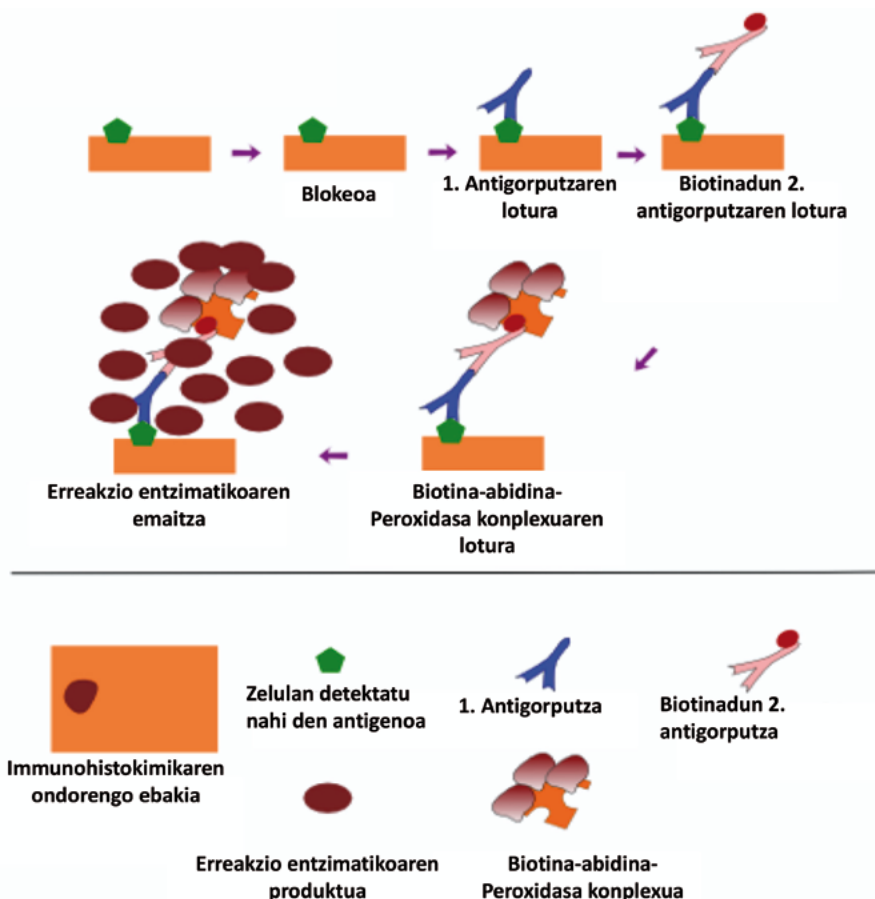
**PAS tindaketa histokimikodun ebaki histologikoa**  
(<http://webs.uvigo.es/mmegias/inicio.html-tik hartua>)

Histokimika entzimatikoak, berriz, aztertu nahi den ehunaren entzima mota jakinaren jardura katalitikoan oinarritzen dira. Entzimak kolore gabeko substratu disolbagarria produktu disolbagaitz koloredun bihurtuko du. Sortutako produktuak entzimak espe-zifikoki sortuak izango dira, eta, beraz, behatutako prezipitatuak entzimaren kokapena adieraziko du. Horretarako, ezinbestekoa da prozesamendu histologikoaren ondoren ere aztertu nahi den entzimaren gune katalitikoa funtzionala izatea. Hori dela eta, la-gina izoztuz finkatuko da normalean. Ohikoa izaten da, besteak beste, peroxidasak, fosfatasak edo/eta deshidrogenasak ikertzeko.

- c) **Immunohistokimikak:** antigorputzen eta antigenoen artean sortzen den afinitate handiko lotura espezifikoan oinarritzen diren behaketarako prozesamendu berezituak dira. Antigeno gisa, zelulen edozein molekulari beha diezaiokegu baldin eta horren aurkako antigorputzak garatu ahal izan badira espezieren batean. Antigorputzak gehi-tzean, antigenoak ezagutu eta espezifikoki lotuko dituzte; ondoren, antigorputzak lotu

direneko guneak ikusarazteko erreakzioak bideratu behar dira. Antigeno-antigorputzaren arteko ezagutza eta lotura bideratu daitezzen, ziurtatu behar da prozesamendu histologikoan antigenoen eraldaketa ahalik eta ahulena dela; horretarako, gehienetan, izoztutako laginekin egiten da lan. Gaur egun, antigorputz komertzial ugari dago eta teknika erraz, arin eta ahaltsu bilakatu da ehunen, zelulen eta organuluaren molekula mailako konposaketa aztertzeko.

Gehien erabiltzen den antigorputza G immunoglobulina da eta, antigeno jakinaren epitopo edo gune bakarra ezagutu dezake, antigorputz monoklonala, edo antigeno beraren epitopo edo gune ugari ezagutu ditzake, poliklonala. Antigeno eta antigorputzaren arteko lotura gertatzean, antigorputzak zuzenean detekta daitezke lotuta daramaten markatzaile fluoreszente edo peroxidasa / fosfatasa alkalina moduko entzimen jarduera katalitikoan oinarrituz. Gehienetan, ordea, seinalea amplifikatu nahian, ez-zuzenean egiten da detekzioa. Hau da, antigenoa ezagutu duen antigorputzaren gune konstantearekin espezifikoki lotuko den bigarren antigorputz batekin inkuba daitezke laginak. Bigarren antigorputz horrek zunda fluoreszente bat, entzima bat edo biotina eraman dezake lotuta. Biotina badarama, espezifikoki ezagutu eta lotuko duen abidinarekin inkubatuko dira ondoren laginak. Aurreko adibideetan bezala, abidina horrek zunda fluoreszente bat edo entzima bat eraman dezake detektziorako (10.15 irudia).



10.15. irudia

Peroxidasa lotuta daukan abidina-biotina konplexuaren detekzioan oinarritutako immunohistokimikaren oinarritzko eskema (<http://webs.uvigo.es/mmegias/inicio.html-tik moldatua>)

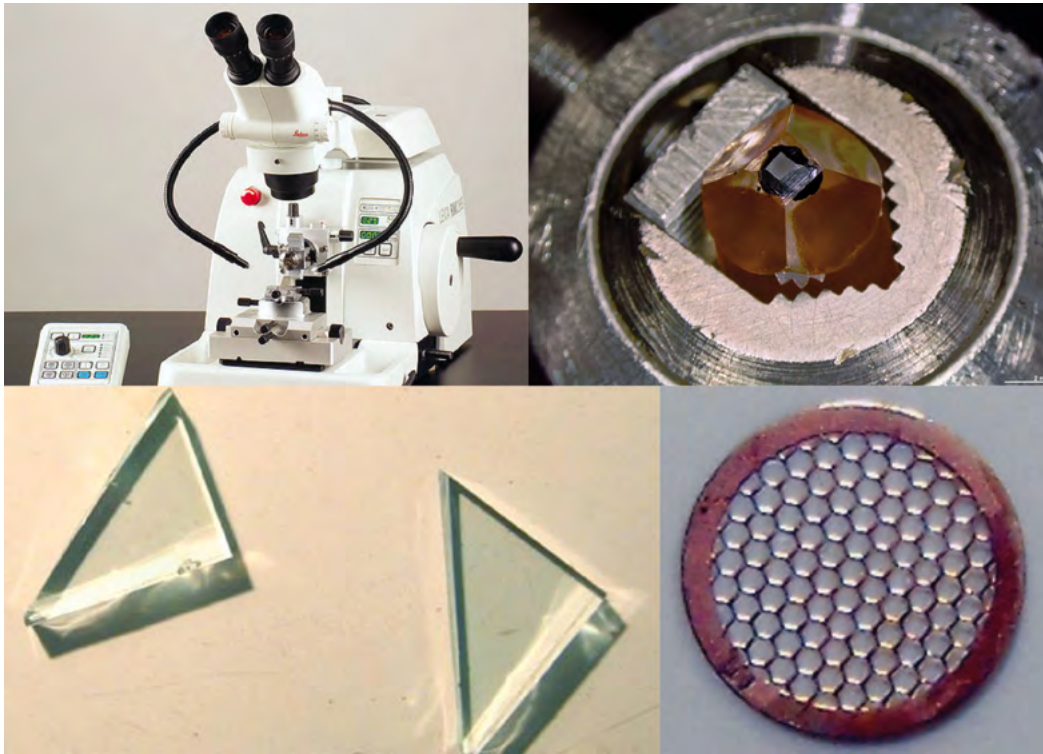
- d) **Lektinak:** lektinak proteinen domeinu bereziak dira, polisakaridoen parte diren gluzidoak espezifikoki lotuko dituztenak. Espezifikotasun handia dute eta glukoproteinen gluzidoa edo/eta matrize estrazelularreko gluzidoak identifikatzeko erabiltzen dira. Horretarako, argi-mikroskopioan edo/eta elektronikoan bereizgarria izango den markatzaile bat gehitu behar zaio lektinari. Oro har, detekzio zuzena egiten denean, markatzaile fluoreszente bat edo peroxidasa / fosfatasa alkalinoa moduko entzima bat lotzen zaio; detekzio ez-zuzena bideratzen denean, ordea, detektatzeko molekula gehigarriak beharko dituzten biotina edo G motako antigorputzak lotzen zaizkio lektinari.
- e) **Hibridazioa:** nukleotidoen arteko lotura osagarrian oinarritzen den metodoa da; horrela, oligonukleotido osagarriak espezifikoki lotuko dira beren artean. RNAm zehatz batekiko osagarria den oligonukleotido markatua erabiliz (zunda), jakin daiteke RNA molekula hori kodetzen duen genea transkribatzen den, zer zelulatan transkribatzen den eta noiz transkribatzen den. Zundek ikertu nahi den genearekiko espezifikoa izan behar dute; beraz, sekuentziak ezaguna izan beharko du. Zundak espezifikoki markatuko dira, digoxigenina, biotina edo markatzaile fluoreszenteak erabiliz, hibridazio-gu-neak ebakian zehar ezberdindu ahal izateko.

### 10.3.2. Transmisio-mikroskopia elektronikoa

Zelulen ultraestruturaz aztertzeko, transmisio-mikroskopia elektronikoa erabiltzen da eta laginaren ebaki ultrafinak (nm) egin behar izatea eskatzen du horrek. Laginak parafinak eman dezakeen gogortasuna baino gogorrago izan behar du; izan ere, nm gutxi batzuetako ebakiak lortu behar dira. Ebaki ultrafinak eginda, lagina asko gogortu behar izaten da, lagina izoztu eta ultrakriotomo batean moztu, esaterako. Oro har, prozesatuko den laginen tamaina milimetro gutxi batzuetakoa da, ehunak osatzen dituzten zelulen zehaztasuna nahi delako eta ez ehunaren antolaketa orokorra. Soluzio finkatzaileek glutaraldehidoa izaten dute eta, ondoren, osmio tetroxido bidezko finkatze ondokoa egiten da. Horrela, osmio tetroxidoari esker ziurtatzen da zelularen ultraestruturaz egoki mantenduko dela, bereziki, inklusioan zehar mintzak osatzen dituzten lipidoak gal ez daitezen. Finkatzea murgiltzetaz zein perfusioz egin daiteke eta deshidratazioa egin ondoren (alkohola edo azetonaren bainuak, graduazio baxutik absolutura), laginak tarteko likido batean murgiltzen dira argitzeko (propileno oxidoa), polimerizazio bidezko inklusioa egin aurretik. Epoxy erretxinak eta, neurri txikiagoan, erretxina akrilikoak (metakrilatoa) erabiltzea da ohikoena. Lagina erretxina likidotan murgiltzean, erretxina ehunetan barneratuko da eta 60 °C-an polimerizatu. Polimerizazioak ez du zelularen ultraestruturan eragiten. Erretxinari azeleratzaileak eta plastifikatzaileak gehi dakizkioke, polimerizazioaren ezaugarriak eta erretxinaren gogortasuna erregulatzeko. Epoxy motako erretxinak erabiltzen dira gehien, homogeneotasun handia ematen dutelako polimerizazioan, eta erraztasun handia ebaki erregularrak lortzeko. Erretxina akriliko batzuk, LR white esaterako, uretan partzialki nahasgarriak dira eta, beraz, ez da beharrezkoa deshidratazioaren urratsa edo/eta tarteko likidoarena egitea.

Erretxinatan murgildu eta gero, laginak moztu egiten dira, normalean, 25-100 nm-an (ebaki ultrafinak) eta, horretarako, **ultramikrotomoa** erabiltzen da (10.16. irudia). Ultramikrotomoak mikrotomoaren antzeko mozketasistemari jarraitzen dio, baina zehatzagoa eta sofi-

tikatuagoa da. Bibrazio txikiak ere ebakian eragina izango lukeenez, mahaien gainean kokatzen da, bibrazioak izatea ekiditeko eta gelako baldintza konstanteak bermatzen dira. Mozketa, eskuz egin daiteke edo elektronikoki. Ebaki ultrafinak eskuratzeko, aihotz zorrotzak erabiltzen dira, beirazkoak edo diamantezkoak (10.16. irudia).

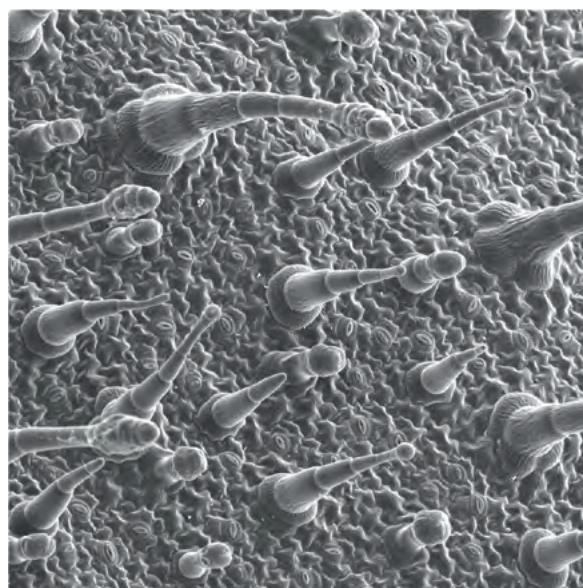


10.16. irudia

**Transmisio-mikroskopia elektronikorako laginen prozesamenduan erabiltzen diren ultra-mikrotomoa, erretxinatan sartutako lagina, beirazko aihotzak eta kobrezko euskarria (wiki-media commons-etik hartuak)**

Helburua ebaki ultrafini behatzea izan arren, lehenengo ebaki erdifinak egin ohi dira ( $0.5-1 \mu\text{m}$ ) aztertu nahi dugun gunearen kokapena zehaztu eta ebaki ultrafinak ondo bideratzeko. Normalean, ebaki erdifin horiek toluidina urdinarekin tindatu ohi dira. Ondoren, ebaki ultrafinak lortu eta kontrastatu egingo dira. Eskuratutako ebakiak aihotzak berak duen ur-ingurunean geratzen dira flotatzen, eta, beirazko portan jaso beharrez, nikelzko edo kobrezko sare zirkularretan jasotzen dira (10.16. irudia).

Kontrastea ez da tinkaketa bat; ez zaio kolorerik gehituko laginari; metal astunak gehituko dira (uranilo azetatoa edo berun zitratoa) zelularen egiturei behatu ahal izateko. Kanoiak emittutako elektroiek laginari gehitutako metal astunekin egingo dute talka. Lagina zeharkatzen duten elektroiek pantailan irudi argia proiektatuko dute; metalekin talka egin duteneko guzuetan, aldiz, iluna; horregatik, transmisio-mikroskopia elektronikoan lortutako jatorrizko irudiak zuri-beltzen izaten dira (10.17. irudia).



10.17. irudia

**Ezkerrean, transmisio-mikroskopia elektronikoarekin ateratako giza arearen zelula azinari-  
raren zehaztasuna. Eskuinaldean, ekortze mikroskopia elektronikoarekin ateratako hos-  
toaren epidermisa (Bi irudiak wikimedia commons-etik eskuratu dira)**

Kontrastea emateko azaldutako bide orokorraz gain, maiz, zitokimikak eta immunozitoki-  
mikak egiten dira. Kasu horietan, argi-mikroskopiorako azaldutako kontzeptu orokor berdina,  
histokimika eta immunohistokimikarenak, hurrenez hurren, aplikatu dakizkieke, baina, detekzio-  
rako, metal opakoak erabiltzen dira, hala nola beruna, urre koloidal edo ferritina.

Izoketa arinez finkatutako laginak hotzean tratatu behar dira, eta, beraz, transmisio-mi-  
kroskopia elektronikorako mozketak ultrakriotomoan egiten da. Ultramikrotomoak, kriostatoa-  
ren antzeko ezaugarriak izango ditu, baina, horri esker, nm gutxi batzuetako mozketak hotzetan  
egin ahal izango dira.

## V. Bibliografia osagarria



## Liburuak

- Alberts B, Bray D, Hopkin K, Johnson A, Lewis J, Raff M, Roberts K eta Walter P. 2011. Introducción a la Biología Celular. 3. edizioa. Ed. Médica Panamericana.
- Alberts B, Johnson A, Lewis J, Raff M, Roberts K eta Walter P. 2008. Biología Molecular de la Célula. 5. edizioa. Omega.
- Alonso E eta Badiola I. 2015. Giza histologia orokorra. Udako Euskal Unibertsitatea eta Euskal Herriko Unibertsitatea.
- Brevini TAL eta Pennarossa G. 2013. Gametogenesis, Early Embryo Development and Stem Cell Derivation. Springer.
- Brusca R eta Brusca GJ. 1990. Invertebrates. Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Carrato A eta Fernández B. 1987. Organografía microscópica animal. Alhambra.
- Cutler DF, Botha T eta Stevenson DWm. 2009. Plant anatomy: an applied approach. Blackwell Publishing Ltd.
- Evert DF. 2006. Esau's Plant anatomy: meristems, cells and tissues of the plant body: their structure, function and development. John Wiley & Sons Inc.
- Fawcett DW eta Jensch RP. 2008. Bloom eta Fawcett-en Histologiaren Sintesia. EHUpress.
- Gartner LP eta Hiatt JL. 2008. Texto Atlas de Histología. 3. edizioa. Ed. Médica Panamericana.
- Gilbert SF. 2003. Developmental biology. 10. edizioa, Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Junqueira LC eta Carneiro J. 2005. Histología Básica. 12. edizioa. Ed. Médica Panamericana.
- Kierszenbaum AL. 2002. Histology and Cell Biology. An Introduction to pathology. Mosby, Inc.
- Krstic RV. 1989. Los tejidos del hombre y de los mamíferos. Interamericana - McGraw-Hill.
- Kühnel W. 2007. Atlas Color de Citología e Histología. 11. edizioa. Ed. Médica Panamericana.
- Marigomez I eta Cajaraville MP, 1999. Zelula (I). Zelula eukariotikoaren azalpenerako testuliburua. Udako Euskal Unibertsitatea.
- Puente AI eta Altonaga K. 2005. Zoología orokorra. Udako Euskal Unibertsitatea.
- Ross MH, Kaye GI eta Pawlina W. 2012. Histología. Texto y Atlas Color con Biología Celular y Molecular. 6. edizioa. Ed. Médica Panamericana.

- Slack JMW. 2012. Essential developmental biology. 3. edizioa. Wiley Blackwell Publishing Ltd.
- Stevens A eta Lowe J. 2006. Histología Humana. 3. edizioa. Ed. Elsevier.
- Taiz L eta Zeiger E. 2015. Landare Fisiologia. Euskal Herriko Unibertsitateko Argitalpen Zerbitzua (UPV/EHU).
- Tyler MS. 2000. Developmental biology, a guide for experimental study, 4. edizioa, Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Welsch U. eta Storch V. 1976. Estudio comparado de la Citología e Histología animal. Urmo.
- Young B eta Heath JW. 2014. Wheater's Histología funcional. Texto y atlas en color. 6. edizioa. Harcourt, Churchill Livingstone.

### Artikuluak

- Cosrove CJ. 2005. Growth of the plant cell wall. Nature Molecular Cell Biology Reviews 6: 850-861.
- De Jonge C. 2005. Biological basis for human capacitation. Human Reproduction Update 11: 205-214.
- Evans JP eta Florman HM. 2002. The state of the union: The cell biology of fertilization. Nature Medicine 8: S57-S63.
- Grell K.G. eta Ruthmann A. 1991..In F.W.Harrisonand eta J. A. Westfall (eds.). Microscopic Anatomy of Invertebrates F 2.: Placozoa, Porifera, Cnidaria, and Ctenophora. Wiley-Liss, New York, pp. 13-27.
- Liu M. 2011. The biology and dynamics of mammalian cortical granules. Reproductive Biology and Endocrinology 9: 149-166.
- O'Connor C. 2008. Meiosis, genetic recombination, and sexual reproduction. Nature Education 1:174.
- Runft LL, Jaffe LA eta Mahlmann LM. 2002. Egg Activation at Fertilization: Where It All Begins. Developmental Biology 245: 237-254.
- Schneider MR 2012. Franz von Leydig (1821-1908), pioneer of comparative histology. J Med Biogr. 20(2):79-83.
- Wassarman PM, Jovile L eta Litscher ES. 2001. A profile of fertilization in mammals. Nature Cell Biology Reviews 3: 59-64.

### Interneteko helbide interesgarriak

<http://webs.uvigo.es/mmegias/inicio.html>

<http://www.deltagen.com/target/histologyatlas/HistologyAtlas.html>

<http://www.ujaen.es/investiga/atlas/>

## VI. Glosarioa

## A

.....

**Adipozito:** ehun adiposoaren zelula nagusia.

**Adipozito lokuluanitz:** zitoplasman lipido tanta ugari eta nukleo zentrala dituen adipozitoa.

**Adipozito lokulubakar:** zitoplasman lipido tanta bakarra eta nukleo periferikoa duen adipozitoa.

**Aingurapen-xaflak:** gorputz dentsuak.

**Aintzira:** kartilagoan, kondroblastoak eta kondroziotoak dauden barrunbeak.

**Akrosoma:** espermatozoiden buruan dagoen eta Golgi aparatutik eratortzen den lisosoma berezia.

**Androgeno:** gizonezkoen ezaugarri diren sexu-karaktere sekundarioen egoera fisiologikoa kontrolatzen duen hormona.

**Animalia-polo:** obozitoaren azaleko gunea, non gorputz polarrak sortzen diren. Arrautzak grabitatearen arabera orientatu ohi direnez, animalia-poloa gorantz gelditzen da.

**Aponeurosi:** tendoi lauak.

**Aposizio bidezko hazkuntza:** kartilagoaren hazkuntza periferikoa.

**Arkenteron:** digestio-traktu primitiboa, gastrulazioan sortzen dena.

**Arrautza alezitiko:** bitelarik gabeko arrautza.

**Arrautza hololezitiko (= mesolezitiko):** bitelo kantitate ertaineko arrautza.

**Arrautza isolezitiko:** bitelo kantitate txikia duen arrautza; dagoen biteloa zelula osoan zehar uniformeki zabaldua dago.

**Arrautza mesolezitiko (=hololezitiko):** bitelo kantitate ertaineko arrautza.

**Arrautza oligolezitiko:** bitelo kantitate txikiko arrautza.

**Arrautza teleolezitiko:** bitelo kantitate handiko arrautza; biteloa arrautzaren mutur batean metatzen da, polo begetatibo deritzon.

**Arrautza zentrolezitiko:** biteloa zelularen erdiko gunean metatuta daukan arrautza.

**Astrozito:** nerbio-sistema zentralerako glia zelula mota bat. Neuronen euskarri eta mantenuaz arduratzen dira.

**Atrio:** garatutako folikuluan agertzen den barrunbea.

**Axioia:** neuronen luzakin handiena eta luzeena. Neuronak seinaleen kanporanzko transmisioa burutzen du axoiaren bitartez.

## B

.....

**Bakuolo:** substantzia organiko edo/eta inorganikoz eta urez beteriko mintzez inguratutako egitura zelularra.

**Besikula sinaptiko:** neurotransmisoreak dituzten jariapen-besikulak. Kinada baten pean edo mintzaren despolarizazioaren ondorioz, neurotransmisoreak jariatzen dituzte sinapsi-eskualdeetan.

**Bereizmen:** bi objektu bereizita ikusteko, ez bat eginik, beharrezkoa den banatze-distantziarik laburrena. Zenbat eta laburragoa izan, orduan eta zehaztasun handiagoarekin ikusiko dugu objektua.

**Berriztatze:** epitelioen gune espezifikoetan dau- den zelula desberbintzatugabekoen (zelula amak) zatiketa, epitelioen funtzioen eta koka- penaren ondorioz galdutako zelulak ordezka- tzeko.

**Bibalente:** meiosiaren hasieran bere kromo- soma homologoarekin lotuta dagoen bikoiztu- tako kromosoma.

**Bihotz-muskulu ildaskatu:** ornodunen biho- tzean agertzen den muskulu ildaskatua. Osa- tzen duten zelulei kardiomiozito deritze.

**Birkonbinazio genetiko:** DNA zatiak apurtu eta berriz lotzen dituen prozesua, non konbinazio berriak sortzen diren.

**Bitelo:** arrautzetan metatzen diren erretserbak enbrioia elikatzeke.

**Blastomero:** zigotoaren lakainketatik sortzen di- ren zelulak. Lakinketa berdina bada, blasto- mero guztien tamaina berdina da. Lakinketa desberdina bada, tamaina desberdineko blas- tomeroak sortzen dira (mikromeroak, meso- meroak eta makromeroak).

**Blastozele:** blastularen barrunbea.

**Blastula:** lakainketaren ondorioz sortzen den en- brioiaren garapen fasea, gastrulazioa gertatu baino lehenagokoa. Enbrioia blastula hutsa (zeloblastula) eratu dezake edo egitura solidoa (estereoblastula) izan dezake.

**Blokeo mekanismo primario:** polispermia eki- ditekoko lehenengo blokeo-mekanismoa, azka- rra, non  $\text{Na}^{++}$  sartzeak obozitoko mintzaren po- tentzial-aldaketa eragiten duen.

**Blokeo mekanismo sekundario:** polispermia ekiditeko lehenengo blokeo mekanismoa, gel- doa, non  $\text{Ca}^{++}$  sartzeak erreakzio kortikala era- giten duen eta geruza iletua desantolarazi.

## C

.....

**Call-Exner gorputz:** granulosa-zelulen artean kokatzen den eta eduki eosinofilikoa duen egi- tura.

**Cambium baskular:** zelula ama fusiformez eta zelula ama erradialez osatutako albo-meriste- moa. Xilemaren, floemaren elementu sekun- darioaren eta parenkima erradialaren sorbu- rua.

**Cambium suberogeno:** kortexeko eta floema sekundarioko zelula helduetan garatzen den geruza.

## D

.....

**Delaminazio:** gastrulazioan gertatzen den mug- mendu morfogenetikoa, non zelula-geruza ba- ten zatiketaren edo migrazioaren bitartez orri paralelo bi edo gehiago eratzen diren.

**Determinazio zelular:** garapenaren biologian, zelula bat determinaturik geratzen da baldin eta garapen-bide zehatz bati jarraitza kon- prometitzen bada. Determinazio zelularrak al- daketak eragiten ditu zelularen barnealdean, eta desberdintzapen zelularra baino lehenago gertatzen da.

**Dendrita:** neuronen perikarionaren eskualde- tik ateratzen diren adarkamendu zitoplasma- tikoak. Neuronetarako seinaleak hartzeko egi- turak dira.

**Diafisi:** hezur luzeetan epifisien arteko gune luze zilindrikoa.

**Diada:** bihotz-muskulu ildaskatuaren ezaugarri ultraestruturala. T-tubulu eta erretikulu sar- koplasmatiko zisterna baten ukipen-eskual- dea da.

**Disko prolifero:** kumulu-zelulek osatzen duten eta obozitua inguratzen duen egitura, garape- nean zein obulazio ondoren ere.

**Disko tartekatu:** bihotz-muskulu ildaskatuaren kardiomiozitoak elkarri lotuta mantentzeko dagoen lotura konplexua (desmosomak, ne- xuak eta *fascia adhaerensa*).

**Diskoblastula:** lakinketa meroblastiko diskoi- dala duten animalia taldeetan sortzen den blastula mota.

## E

.....

**Ehun konektibo:** beste ehunen arteko konexioa egiten duen ehuna eta gorputzaren egituren euste-funtzioa duena. Zuntz eta zelularteko substantzia ugariekin.

**Ehun konektibo adiposo:** ehun konektibo mota bat, adipozitoz beteta.

- Ehun konektibo adiposo arre:** ehun konektibo mota bat, adipozito lokuluanitzez beteta.
- Ehun konektibo adiposo zuri:** ehun konektibo mota bat, adipozito lokulubakarrez beteta.
- Ehun konektibo dentso modelatu:** ehun konektibo dentso mota bat, non zuntzak norabide konkretu baten orientatuak dauden.
- Ehun konektibo dentso ez-modelatu:** ehun konektibo dentso mota bat, non zuntzak ez dauden norabide jakin baten orientatuak.
- Ehun konektibo erretikular:** ehun konektibo laxo mota bat, zuntz erretikularretan aberatsa.
- Ehun konektibo gelatinakara:** enbrioien zilborrestean dagoen ehun konektibo mota bat, zelularteko matrizetan aberatsa.
- Ehun konektibo pigmentatu:** ehun konektibo laxo mota bat, zelula pigmentatuak dituena.
- Ehun konektibo zelularra:** ehun konektibo laxoen mota bat; zelula ugari ditu, eta obarioen estroman dago.
- Ehun konektibo dentso:** ehun konektiboen mota bat, proportzioan zelula baino zuntz gehiago dituena.
- Ehun konektibo laxo:** ehun konektiboen mota bat, zelula baino zuntz gehiago dituena.
- Ektodermo:** enbrioiaaren orri germinala, kanpoaldean gelditzen dena eta epidermisa eta nerbio-sistema sortuko dituena.
- Endodermo:** enbrioiaaren orri germinala, barrualdean gelditzen dena eta digestio-traktua eta erlazionaturiko organoak sortuko dituena.
- Enbrioi:** garapen fase goiztiarrean dagoen organismo gaztea, normalean zigotoa zatitzen hasten denetik aske bizitzeko gai den artekoa.
- Endomisio:** muskulu ildaskatu eskeletikoaren zuntz bakoitzaren inguruan agertzen den ehun konektibo zuntzezkoaren gaineztadura.
- Erretikulu sarkoplasmatiko:** miozitoetan agertzen den erretikulu endoplasmatiko leun berezia. Kaltzioaren metaketan espezializaturiko egitura da.
- Endoneurio:** nerbio periferikoetan axoi bakoitzaren inguruan agertzen den ehun konektibo zuntzezkoaren gaineztadura.
- Endostio:** hezuraren barnealdeko azalerak gaineztatzen dituen ehunak: hezur arolan, hezurmuinean, Havers eta Volkman kanaletan; osteoblastoen geruza laua.
- Entzima hidrolitiko:** lotura kimiko baten apurketa uraren bitartez katalizatzen duen proteina.
- Ependimo zelulak:** nerbio-sistema zentralean neuroglia epiteliara osatzen duten zelulak dira. Likido zefalorrakideoarekin kontaktuan daude eta elikagaiak xurgatzeaz arduratzen dira.
- Epiblasto:** ugaztunen enbriogenesian barne-masa zelularretik bereizten den geruza zelularra, nondik endodermoa, mesodermoa eta ektodermoa garatuko diren.
- Epibolia:** animalia-mota batzuetan, adibidez igelatan, ektodermoa eratzeke gastrulazioan gertatzen den mugimendu morfogenetikoa, non zelula geruza bat hedatzen den animalia-politik abiatuta eta beste zelulen gainetik kokatu.
- Epifisi:** hezur luzeen muturrak.
- Epifisi-xafla:** kartilagotik datorren hezurra hazi eta luzatzen den gunea; epifisiaren oinarrian.
- Epimisio:** gihar bat eratzen duen muskulu ildaskatu eskeletikoaren egitura osoaren inguruko ehun konektibo zuntzezkoaren gaineztadura.
- Epineurio:** nerbio periferikoak gaineztatzen agertzen den ehun konektibo zuntzezko geruza.
- Epitelio bakun:** zelula-geruza bakarreko epiteliua. Zelula guztiak oinaldeko xaflarekin kontaktuan daude. Zelulen itxuraren arabera, laua, kubikoa edo prismatikoa izan daiteke. Zelulek, erpinaldean, mintzaren eskualde bereizgarriak izan ditzakete, mikrobiloxkak adibidez.
- Epitelio geruzatu:** zelula-geruza bat baino gehiago duen epiteliua. Oinaldeko geruzako zelulak oinaldeko xaflarekin soilik daude kontaktuan. Kanpo-geruzako zelulen itxuraren arabera, laua, kubikoa edo prismatikoa izan daiteke.
- Epitelio kubiko:** gaineztadura-epitelio mota bat, non zelulen profila karratua den. Hau da, osatzen duten zelulen altuera eta zabalera antzekoa da. Epitelio geruzatuen kasuan, kanpo-geruzaren zelulak kubikoak dira.
- Epitelio lau:** gaineztadura-epitelio mota bat, non zelulen zabalera altuera baino 2-3 aldiz handiagoa den. Epitelio geruzatuen kasuan, kanpo-geruzaren zelulak lauak ohi dira.

**Epitelio prismatiko (zilindriko):** gaineztadura-epitelio mota bat, non zelulen altuera zabalera baino handiagoa den. Epitelio geruzatuen kasuan, kanpo-geruzaren zelulak prismatikoak dira.

**Epitelio pseudogeruzatu:** oinaldeko xaflaren gainean kokatzen diren altuera desberdineko zelulez osatutako geruza bakar bateko epitelioa. Zelula guztiak ez dira epitelioaren erpinaldera heltzen. Zelulen nukleoak altuera desberdinetan kokatzen direnez, epitelioaren itxura geruzatuarena bezalakoa da argi-mikroskopioan.

**Epitema:** hidatodoen parte diren zelulen taldea, non estometako akuiferoek sistema baskularrekin jartzen duten kontaktuan.

**Erreakzio akrosomiko:** espermatozoide-geruza iletsua lotura gertatzen denean espermatozoide-akrosoma askatzen deneko prozesua.

**Erreakzio kortikal:** espermatozoide-oboizito mintzen arteko fusioa gertatzen denean, pikor kortikalek beren jariakinak askatzeko prozesua.

**Esklereida:** luzatu gabeko esklerenkimako zelula mota bat da, normalean egitura gogorretan agertzen dena.

**Espermatida:** espermatozoideen eratze fasean tarteko formatako bat. Nahiko fase aurreratua.

**Espermatogenesi:** espermatozoideak sortzeko egiten den prozesua.

**Espermatogonia:** espermatozoideen eratze fasean tarteko formatako bat. Hasierako fase-tako bat.

**Espermatozito primario:** espermatozoideen eratze fasean tarteko formatako bat. Espermatiden eta espermatozito sekundarioen artekoa.

**Espermatozito sekundario:** espermatozoideen eratze fasean tarteko formatako bat. Espermatozito primarioen eta espermatiden artekoa.

**Espermatozoide:** gameto ar haploide heldua.

**Estereoblastula:** lakainketaren ondorioz sortzen den blastula mota bat. Blastomeroek egitura solidoa osatzen dute, barruko barrunberik gabe.

**Estrogeno:** emeetako estroa sorrarazten duen hormona estroideetako bakoitza. Hiru dira: estradiola, estriola eta estrona.

**Estoma:** hostoen epidermiseko poro txikia.

**Estroma:** organoetako kanpo-euskarria edo zenbait ehunen artean bateragarria den ehun konektiboa.

**Estroma (kloroplastoan):** kloroplastoetako tilakoiden mintzeko inguruko osagai jariakorra.

## F

.....

**Felodermis:** zurtoinetako hazkuntza sekundarioaz arduratzen diren zelulen geruza.

**Felogeno:** *cambium* suberogenoa.

**Floema:** fotosintesiaren produktuak hosto helduetatik hazkunde- eta biltegi-eremuetara garraiatzen dituen ehunak.

**Fertilina:** oboizitoaren eta espermatozoideen mintzen arteko fusioa baimentzen duen proteina-konplexua.

**Fibroblasto:** ehun konektiboko zelula nagusia, zelularteko matrizea sortzen duena.

**Fibrokartilago:** kartilago mota bat, zuntzetan ugaria, erresistente eta malgua; ohikoa bizkarrezurretan.

**Fibrozito:** fibroblasto ez-aktiboa.

**Finkatze:** lagin biologikoaren *post mortem* usteldura ekiditeko eta egiturei bizirik zeudeneko azken segundoan bezala behatzeko aldaketa edo artefakturik sortu gabe egiten den konserbaziorako urratsa.

**Flagelo:** zenbait zelulatan azaltzen den luzakin zitoplasmatikoa; funtzio nagusia mugimendua ematea da.

**Fluorokromo:** zenbait molekularen talde funtzionala, uhin-luzera zehatz batean energia absorbatu eta uhin-luzera handiagoan (energia gutxiagorekin) emititzeko gaitasuna duena.

**Folikulu obariko:** obariotan dagoen zelulen taldekapena; esferiko-antza da.

## G

.....

**Gai grisa:** ornodunen nerbio-sistema zentraleko eskualdea. Han, neuronen perikarionak eta astrozitoak kokatzen dira.

- Gai zuria:** omodunen nerbio-sistema zentralako eskualdea. Han, neuronen axoiak eta oligodendrozitoak kokatzen dira.
- Gainazal-lakainketa:** arrautza zentrolezitikoe-tan gertatzen den lakainketa mota, non zigotoaren periferian gelditzen den zitoplasma soilik zatitzen den banakako zelulak eratzeko eta erdian gelditzen den biteloa ez den zatitzen.
- Gainezadura-epitelio:** kanpo-azalera edo gorputzeko barrunbeak gaineztatzen eta mugatzen dituen zelula-geruza.
- Gaitze (kapazitazio)-prozesu:** emearen ugaltze-traktuan gertatzen den espermatozoidearen hazkuntza-prozesuaren azkeneko urratsak.
- Gameto:** espezializatutako zelula haploidea; ugalketa sexuala egitea da haren funtzioa.
- Ganbara azpiestomatiko:** estometako zelula oklusiboen azpian kokatzen den parenkimako gunere berezia.
- Garraio-epitelio:** konpartimentuen arteko substantzien garraioa egiten duen gaineztadura-epitelioa.
- Gastrulazio:** lakainketa ondoren gertatzen den prozesua enbrioiaren garapenean. Prozesu horretan, zelulak berrantolatzen dira enbrioi orriak eratzeko. Enbrioiaren barrurantz mugituko diren zelulek mesoderma eta endoderma osatuko dituzte eta kanpotik hedatuko direnek ektoderma osatuko dute.
- Gatz guruin:** landare halofitoetan gatz metatu eta kontzentratzen duen guruina.
- Geruza iletsu:** obozitoa inguratzen duen glikoproteinazko geruza.
- Geruza molekularra:** zerebeloaren gai griseko eskualdea. Purkinje neuronen dendritak eta interneuronen axoiak sinapsiak sorrarazten dituzten eskualdea.
- Geruza pikortsu:** zerebeloaren gai griseko eskualdea. Interneuronen perikarionak agertzen dira hor.
- Glia zelula:** nerbio-ehunean neuronak elikatzeaz, mantentzeaz eta euskarri- eta babesfuntzioa dituzten zelulak.
- Gongoil:** nerbio-sistema periferikoan neuronen perikarionak batzen dituzten egiturak.
- Gorputz albicans:** gorputz luteoaren endekapez sortzen den egitura.
- Gorputz dentsuak:** muskulu leuneko miozitoetan agertzen diren miopiruetarako aingurapen-xafla edo eskualdeak. Proteina itsas-korrez eraturiko egiturak dira eta miozitoen uzkurketa eta aingurapenean hartzen dute parte.
- Gorputz luteo:** obulazioan zehar obozito sekundarioa askatzen denean obarioan geratzen den folikulu obarikotik garatutako gorputza.
- Gorputz polarra:** oogenesisian zehar meiosiak gertatu eta gero obozitoarekin batera sortzen den egitura, baina berriz garatuko ez dena.
- Grana:** kloroplastoetako tilakoideen metaketa.
- Granulosa-zelula:** garatzen ari den obozitoarekin estuki erlazionatuta dagoen zelula somatiko.
- Guruin anfikrino:** guruin mistoa, jariapen endokrinoa eta exokrinoa batera egiten duena. Organoaren barruan, zelula batzuek jariapen endokrinoa egiten dute; beste zelula batzuek, berriz, jariapen exokrinoa egiten dute.
- Guruin albeolar:** zati jariatzailearen soslai irregularra edo lobulatua duen guruin exokrino exoepiteliala.
- Guruin azinar:** zati jariatzailearen soslaia boro-bildua duen guruin exokrino exoepiteliala.
- Guruin endoepitelial:** gaineztadura-epitelioaren barnean murgilduta dagoen guruina eta, beraz, hodi irazlerik behar ez duena, jariakina kanpo-ingurunera zuzenean askatzen baitu. Zelulabakarra edo zelulaniztuna izan daiteke.
- Guruin-epitelio:** substantzien ekoizpenean eta jariapenean espezializatuta dauden zelulaz osatutako epitelioa.
- Guruin exoepitelial:** gaineztadura-epitelioaren azpian dagoen ehun konektiboko guruin exokrinoa, eta jariakina kanpo ingurunera askatzeko hodi irazle baten bitartez epitelioarekin lotuta dagoena.
- Guruin endokrino:** jariakina barne-ingurunera (ehun konektibora, zelomara, zirkulazio-sistema) jariatzen duen guruina.
- Guruin exokrino:** jariakina, gorputzaren kanpo-azalera edo barruko barrunbe batera jariatzen duen guruina.
- Guruin heterokrino:** gutxienez bi zelula mota desberdin duen guruina eta, beraz, gutxienez bi jariakin mota sintetizatzen dituena.



**Guruin holokrino:** guruin exokrinoa, non jariakinekin batera zelula osoa askatzen baita, adibidez, gantz-guruinak.

**Guruin homokrino:** zelula mota bakarra duen guruina, eta, beraz, jariakin mota bakarra sintetizatzen duena.

**Guruin konposatu:** zati irazlea adarkatua duen exoepiteliala.

**Guruin mukitsu:** polisakaridoetan oso aberatsak diren eta glikoproteinak jariatzen dituzten guruin exokrinoak; zelulabakarrak edo zelulaniztunak izan daitezke.

**Guruin seromukitsu:** guruin exokrino mistoak edo heterokrinoak. Guruina osatzen duten zelula batzuk serosoak dira, eta beste zelula batzuk mukitsuak dira.

**Guruin serotsu:** jariakin proteikoa jariatzen dituzten guruin exokrinoak.

**Guruin tubular:** zati jariatzailearen morfologia zuzena duen guruin exokrino exoepiteliala.

**Gutazio:** sustraiako presioak eraginda hostoetan agertzen den jariakin likidoa.

## H

.....

**Havers kanala:** odol-hodien inguruko hezur helduen kanalak.

**Hazkuntza interstizial:** barrutik kanpora gertatzen den kartilagoaren hazkuntza.

**Hemizelulosa:** zelulosaren gainazalera lotzen diren polisakaridoen talde heterogeneoak.

**Hezur arola:** hezur-horma mehe eta adarkatuak dituen hezuraren parte, non hezur-muina kokatzen den.

**Hezur-ehuna:** ehun konektibo figuratu mota bat, osteozitoz eta zelularteko matrize kaltzifikatuz osatuta.

**Hezur-eraztun:** hezur luzeen sorreran sortzen den hezurgune periferikoa.

**Hezur heldu:** animalia helduen eskeletoan egoten den hezurra.

**Hezur laminar:** hezur helduaren sinonimoa.

**Hezur lau:** hezur luze eta zabala; muskulua txertatzen den gunea eta ehun bigunak babesten ditu.

**Hezur luze:** forma zilindrikoa eta luzeagoa du zabala baino, hiru zatitan banatuta: erdigunea (diafisis) eta bi mutur (epifisiak).

**Hezur-muin:** hezur-barrunbean dagoen ehun hematopoietikoa.

**Hezur primario:** hezur enbrionarioaren sinonimoa.

**Hezur sekundario:** hezur helduaren sinonimoa.

**Hezur trinko:** itxura zurruneke hezur helduaren zatia.

**Hezur-xaflaxka:** hezurretan agertzen diren xaflak; osteozitoak lerrokatuta agertzen dira xaflaxka horietan.

**Hezurtze desmal:** hezurtze intramintzakararen sinonimoa.

**Hezurtze intramintzakara:** hezurtze mota; hezurtzea zuzenki ehun konektiboan gertatzen denean ageri dena.

**Hezurtze kondral:** hezurtze mota, hezurak kartilagoa ordezkatzeko du. Hezurtze endokondralaren sinonimoa.

**Hezurtze perikondral:** hezur luzeen garapeneke lehenengo pausoa, kartilagoan hasten dena.

**Hidatodo:** hostoaren ertzeko nerbio-muturrekin zerikusia duten poro espezializatuak.

**Hidroxiapatito:** kaltziodun gatzak, hezurari gortasuna ematen diotena.

**Hodi seminifero:** testikuluan dagoen eta espermatoxeniaren gertaleku den hodi biritu biltatua.

**Hormona:** zelula espezializatuak sintetizatutako eta barne-ingurunera jariatutako substantzia, itu-zelulen gainean eragiten duena.

**Howship barregune:** osteoklastoek sortzen dituzten barrunbeak hezurra birxurgatzeko prozesuan.

## I

.....

**Idioblasto:** hainbat substantzia mota metatzen dituzten epidermiseko zelulak.

**Inbaginazio:** animalia mota batzuetan, adibidez, itsas trikuetan, gastrulazioan gertatzen den mugimendu morfogenetikoa, non zelula geruza bat, blastoporoa sortuko den lekuan, blastozelera migratzen den eta arkenterona eratu.

**Inboluzio:** animalia mota batzuetan, adibidez igelen mesodermoa eratzeko, gastrulazioan gertatzen den mugimendu morfogenetikoa, non zelula geruza bat enbrioaren barrurantz tolestean den eta beste zelulen azpitik hedatzen den.

**Ingresio:** animalia mota batzuetan, adibidez oioletan, gertatzen den mugimendu morfogenetikoa gastrulazioan, non banako zelulak enbrioaren barrurantz migratzen duten.

**Integrina:** zelula-zelula eta zelula-matrize estrazelular loturetan parte hartzen duten mintzeko proteina-hartzaileak.

## J

**Jariakin:** zelula espezializatuak sintetizatzen eta jariatzen duten substantzia.

**Jariapen apokrino:** jariapen-mekanismo bat, non jariatzen den substantziarekin batera zitoplasmaren zati bat ere galtzen den exozitosi-besikula batean.

**Jariapen holokrino:** jariapen-mekanismo bat, non jariatzen den substantziarekin batera zelula osoa askatzen den; beraz, zelulak deuseztatu eta hil egiten dira.

**Jariapen merokrino:** jariapen-mekanismo bat, besikulen bitartez (exozitosia) gertatzen dena, zelularen zitoplasmaren galerarik gabe.

## K

**Kartilago:** ehun konektibo figuratua matrize ugari eta kondrosblatoz/zitoz osatua.

**Kartilago besikular:** hezur luzeen garapenean sortzen den trantsiziozko kartilagoa.

**Kartilago elastiko:** zuntz elastiko ugari duen kartilago mota.

**Kartilago hialino:** kartilago motarik ugariena; kondroblastoak/zitoak, perikondrioa eta matrizea topa ditzakegu.

**Klorofila:** argia xurgatzen duen pigmentu berdeen taldea, fotosintesian aktiboa dena.

**Kloroplasto:** organismo eukariotiko fotosintetikoetako organulu bat non fotosintesia gertatzen den.

**Kolageno zuntzak:** zelularteko matrizeko zuntz estruktural ugariena.

**Koleter:** zenbait hostotan agertzen den egitura jariatzailea.

**Kondroblasto:** kartilagoko zelula, kartilago-sortzailea.

**Kondroitin sulfato:** kartilagoko matrizearen oinarrizko substantzia nagusia.

**Kondrogenesi:** kartilagoa sortzeko prozesua.

**Kondrozito:** kondroblasto heldua, kartilagoan murgilduta.

**Konplexu sinaptonemiko:** meiosiaren I. profasean lotutako kromosomak batera mantentzen dituen egitura. Egitura horri esker, birkonbinazio genetikoa errazten da.

**Koroa radiata:** obozito sekundarioa eta ondoren obulua inguratzen duen zelulen taldea.

**Kriostato:** argi-mikroskopiorako izozketa arienez finkatutako laginetatik ebaki finak moztea ahalbidetzen duen tresna.

**Kromosoma:** DNA eta hari lotutako proteinaz osatutako egitura. Meiosian eta mitosian dauden zeluletan agerikoa da; han, kromosoma bakoitzak egitura zilindrikoa hartzen du.

**Kromosoma homologo:** zelula diploide baten kromosoma jakin baten bi kopietako bat; kopia bakoitza amatiarra edo aitatiarra izaten da.

**Kumulu zelula:** obozitoa inguratzen duen zelula laguntzailea.

**Kutina:** hidroxiloak dituzten gantz-azidoen hiru dimentsioko polimero zurruna. Kutikularen osagai nagusia da.

## L

**Lakainketa:** zigotoaren zatikatze-prozesua blastomeroetan, lehenengo morula eta geroago blastula eratzeko.

**Lakainketa diskoidal:** biteloa polo begetatiboan metatuta daukaten arrautzetan; alegia, arrautza telolezitikoetan, zitoplasma animalia-poloan metatzen da eta eskualde hori soilik zatitzen da blastomeroetan, eta zelulez osatutako disko bat eratzen da; biteloa daraman eskualdea, berriz, azelular mantentzen da.

**Lakinketa erradial:** lakinketa-ereduen mota bat, non lakinketa-plano bakoitza animalia/landare-ardatzarekiko paraleloa eta zeharkakoa den eta tamaina desberdineko blastome-roak sortzen diren.

**Lakinketa holoblastiko:** erabateko lakinketa, non arrautza osoa zatitzen den eta zelula txikiak sortu.

**Lakinketa meroblastiko:** bukatu gabeko lakinketa arrautza makrolezitikoetan, adibidez txorietan eta arrainetan, non biteloa ez den zatitzen.

**Langerhans uharte:** pankrea exokrinoaren azinoen artean dauden zelula taldeak, guruin endokrinoak direnak eta, besteak beste, glukemia kontrolatzen duten intsulina eta glukagon izeneko hormonak jariatzen dituztenak.

**Leydig zelula:** hodi seminiferoetan testosterona ekoizten duten zelulak.

**Lignina:** fenilpropanpoide alkoholez osatutako egitura konplexua duen polimero fenoliko adarkatua. Pareta sekundarioetan jalkitzen da.

**Likido folikular:** azido hialuronikoan joria den eta folikulu helduetan atrioa betetzen duen substantzia.

**Lurraldearteko matrize:** kartilagoan kondrozi-toek kokaleku duten aintziren arteko zelular-teko matrizea.

**Lurraldeko matrize:** kartilagoan, kondrozi-toek kokaleku duten aintziratik gertuko zelular-teko matrizea.

## M

.....

**Makroglia:** nerbio-sistema zentralako glia interstizialean agertzen diren astrozito eta oligodendrozitoak.

**Makromero:** blastula batean beste zelulak baino handiagoak diren blastomeroak, lakinketa-prozesuan tamaina desberdineko zelulak sortzen badira.

**Matrize kapsular:** lurraldeko matrizearen sinonimoa.

**Meiosi:** zatiketa zelular berezia, non obuluak eta espermatozoideak eskuratzen diren. Bi zatiketa nuklear gertatzen dira, baina DNA behin soilik bikoizten da, eta, azkenean, lau zelula haploide sortzen dira.

**Meristemo:** zelulen zatitze-eskualdea, enbrioi-garapenaren ondorengo hazkunde ahalbidetzen duena.

**Mesenkima:** enbrioiaren ehun konektiboa; ehun konektibo laxoa.

**Mesodermo:** enbrioiaren orri germinala, ektodermoaren eta endodermoaren artean gelditzen dena eta muskulua, epitelio-mota batzuk eta ehun konektiboen mota guztiak sortuko dituena.

**Mesomero:** blastula batean tamaina ertaineko diren blastomeroak, lakinketa-prozesuan tamaina desberdineko zelulak sortzen direnean.

**Mesotelio:** gorputzeko hainbat barrunbe (adibidez, peritoneoa eta pleura) gaineztatzen duen ehun-geruza mehea.

**Metafloema:** profloematik desberdintzatzen den floema primarioa.

**Metaxilema:** protoxilematik desberdintzatzen den xilema primarioa.

**Mielina:** zenbait neuronaren axoien inguruan agertzen den zorro lipidiko-proteikoa. Oligodendrozitoen (nerbio-sistema zentrolean) eta Schwann zelulen (nerbio-sistema periferikoan) mintzen kiribiltzeaz sortzen da.

**Mikromero:** blastula batean beste zelulak baino txikiagoak diren blastomeroak, lakinketa-prozesuan tamaina desberdineko zelulak sortzen direnean.

**Mikroglia:** nerbio-sistema zentralako glia interstizialean agertzen diren zelula txiki mugikor eta fagositikoak. Beren jatorria mesodermikoa da.

**Mikroskopio:** gizakiaren begiek bereizteko txikiak diren objektuak ikuskor egiteko diseinutako tresna. Funtsean, darabilten energi-iturriaren arabera, elektronikoak edo fotonikoak dira, baina, egun, behatu nahi zaion egituraren izaeraren zein erabilitako prozesamenduaren arabera, tresna mota ugari daude.

**Mikrotomo:** argi-mikroskopiorako, parafinadun laginetatik ebaki finak moztea ahalbidetzen duen tresna.

**Mioblasto:** miozito heldugabea. Mesodermotik lehenengo desberdintzapen pausoetan agertzen den muskulu-zelula.

**Miopiru:** miozitoetan dauden zitoeskeletoko osagai uzkurrorak, aktina eta miosina.

**Miozito:** muskulu-ehuneko zelula heldua, uzkur-keta-ahalmena duena eta miopiruen antolaketaren berezia duena.

**Miozuntz:** miozitoen fusioz edo elkartzeaz sorturiko egitura uzkurkorra. Muskulu-ehunaren ezaugarri estrukturala da.

**Mitosi:** zelula eukariotiko baten zatiketa nuklearra, non bikoiztutako kromosoma berdin-berdinak bi zelula alabatan banantzen diren.

**Morfogeno:** zelulen populazio baten ganean garapena ezar dezakeen molekula-seinalea; zelulen desberdintzapen selektiboa bultzatzen du.

**Morula:** lakainketa-prozesuan agertzen den behin-behineko 16-128 zelulako egitura trinkoa.

**Mucus zerbikala:** uteroaren beheko aldean askatzen den eta muzinetan aberatsa den substantzia.

**Mugimendu morfogenetiko:** gastrulazioan gertatzen diren zelulen mugimenduak, migrazioa eta morfologia-aldaketak.

**Murgilketa:** finkatzaile kimikoen bidez finkatutako laginei mikroskopioaren bidez behatzeko egin beharreko urratsa; beharrezkoa den lodierako ebakiak lortzeko, ezinbesteko gogortasuna emango dio laginari, lagina hoztean edo polimerizatzean solidotuko den substantziaren batean murgilduz.

**Muskulu ildaskatu eskeletiko:** ornodunen borondatezko mugimenduez arduratzen den muskulua. Eskeletoko hezurrekin lotura du tendoiaren bitartez. Haren ezaugarria ildaskak agertzea da, non miopiruek sarkomeroak eratzen dituzten.

**Muskulu ildaskatu helikoidal:** ornogabe talde batzuetan agertzen den muskulu-ehun berezia. Miozitoak helikoidalki batzen dira, eta zuntzak eratu.

**Muskulu leun:** animalien ez-borondatezko mugimendu edo uzkurketa-prozesuez arduratzen den muskulu-ehuna. Miozitoak elkarri loturik daude nexuen bitartez.

## N

**Nektario:** azukredun substantziak sintetizatu eta jariatzen dituzten egiturak.

**Nerbio-bukaera aferente:** kanpo-seinaleak hartu eta transmititzen dituzten egitura periferikoak.

**Nerbio-bukaera eferente:** nerbio-sistema zentraletik kanpora seinaleak transmititzen dituzten nerbio-egiturak.

**Nerbio:** nerbio-sistema periferikoan axoiak elkartuz eratzen diren zuntz-egiturak.

**Nerbio-sistema periferiko:** informazioa hartu eta transmititzen duten nerbio-sistemako egiturak. Gongoilak eta nerbioak (gehi zelula sensorialak eta nerbio-bukaerak) osatzen dute.

**Nerbio-sistema zentral:** kanpo-zein barne-seinaleak koordinatu eta interpretatzen dituzten eta horiei erantzuten dieten nerbio-ehuneko egiturak. Zerebroa, zerebeloa eta bizkar-muina dira egitura nagusiak.

**Neuroepitelio:** endimozitoz osaturiko epitelio ziliatu bakun kubikoa. Nerbio-sistema zentralen agertzen da.

**Neurona:** nerbio-ehuneko zelula ezaugarria. Morfologikoki eta funtzionalki, askotarikoa da, baina, oro har, hiru atal nagusitan banantzen da: dendritak, perikariona (edo soma) eta axoia. Seinaleak hartu, garraiatu, interpretatu egiten ditu eta horiei erantzun egiten diete.

**Neuropilo:** nerbio-sistema zentraleko gai grisean agertzen diren neurogliako osagaiak dira.

**Neuropiru:** neuronetan dauden zitoeskeletoko osagaiak. Nagusiki, piru ertainei egiten die erreferentzia, baina mikrotubuluak ere barneratzen dira.

**Neurotransmisore:** sinapsietan parte hartzen duten seinale-molekulak dira. Alde aurrerapetikokoan dagoen zelulak jariatzen ditu eta alde postsinaptikoan dagoen zelularen mintzean dauden hartzaile espezifikoek lotzen zaizkie eta seinalea transmititu.

**Nissl gorputz:** neuronen perikarionean agertzen diren erretikulu endoplasmatikozko egitura dentsoak.

## O

**Obozito:** gameto haploide eme heldua.

**Oinaldeko xafila:** zelula kanpoko matrizearen geruza fina, epitelioa eta ehun konektiboa beheratzen duena eta beste zelula mota batzuk (muskulu-zelula, adipozitoak eta abar) inguratzen dituena.

**Oligodendrozoito:** nerbio-sistema zentrolean agertzen den glia zelulen mota bat. Haren funtzio nagusia axoien inguruan kiribiltzea da, eta, hala, mielina-zorroa eratzea.

**Omento:** peritoneoko tolesturak.

**Osmoforo:** landareetan usaina sortzen dituzten egitura jariatzaileak.

**Osteoblasto:** hezuraren zelulak; hezuraren matrize-sortzaileak.

**Osteogenesi:** hezurtze-prozesua.

**Osteoide:** hezuraren zelularen kanpoko matrizearen parte organikoa.

**Osteoklasto:** hezuraren birxurgapenerako (kalzio) zelula multinukleatua.

**Osteon:** hezuraren unitate estrukturala, Haverst eta Volkman kanalak dituena.

**Osteozito:** hezur helduaren zelula heldua.

**Ostiolo:** estometako bi zelula oklusiboren artean dagoen barrunbea.

## P

.....

**Pankrea:** ugaztunen guruin mistoa, jariatzen exokrinoa (entzimak) zein endokrinoa (intsulina eta glukagon bezalako hormonak) duena. Pankrearen jariatzen exokrinoa heste mehean, duodenoan, askatzen da duktuen bitartez.

**Paratiroide:** ugaztunen organo endokrinoa, lepoan kokatzen dena, tiroidearen ondoan. Gorputzeko kaltzio-maila erregulatzen duen hormona sintetizatzen eta jariatzen du.

**Parenkima:** landare-ehun metabolikoki aktiboa, pareta meheko zelulez osatua.

**Pareta zelular:** zelularen mintz plasmatikotik kanpora dagoen gainazal-egitura zurruna, zelula inguratzen, biltzen eta babesten duena.

**Pektina:** pareta zelularreko polisakarido konplexuen talde heterogeneoa; zelulosa-hemiozelulosa sare bat barneratuta daukan gel bat osatzen du.

**Periblastula:** lakainketa meroblastiko superfiziala duten animalien agertzen den blastula mota; itxuraz zeloblastularen antzekoa da, baina barruko aldea biteloz beteta izaten du.

**Peridermo:** cambiun suberiogenoak sortzen duen ehuna. Landare zurtsuen hazkunde sekundarioan, zurtoinaren eta sustraien kanpoko azala sortzean hartzen du parte eta peridermisa ordezten du.

**Perikariona (soma):** neuronen nukleoaren eta organulu gehien kokalekua zelularen barruan.

**Perikondrio:** kartilago hialinoaren periferiako ehun konektibo dentso ez-modelatua.

**Perimisió:** muskulu ildaskatu eskeletikoaren azaoen inguruan agertzen den ehun konektibo zuntzekoaren gaineztadura.

**Periostio:** hezuraren periferiako ehun konektibo dentso ez-modelatua, zelula osteoprogenitore ugariekin.

**Perineuro:** nerbio periferikoek osatutako nerbio-azaoen gainetik agertzen den ehun konektibo zuntzekozko gaineztadura.

**Peritoneo:** barrunbe abdominala mugatzen duen ehun-geruza mehea. Tolesturak eratzten ditu erraiak lotzeko eta inguratzeko.

**Perizito:** endotelioa inguratzen agertzen diren ehun konektiboko zelulak.

**Petaló:** loreetan kolore biziak izan ohi dituzten eta azpialdean sepaloz inguratzen dauden egitura nabarmenak.

**Pikor kortikalak:** obozitoaren zitoplasmaren ertzean kokatzen diren, Golgi aparatuan jatorria duten eta hainbat entzimaz osaturik dauden egiturak. Polispermiaaren blokeo geldoan parte hartzen dute.

**Polispermia:** obozito bat espermatozoide batek baino gehiagok ernaltzen duenean gertatzen den prozesua.

**Polo begetatibo:** arrautzan eta enbrioian, animalia-poloaren kontrako eskualdea, non biteloa metatzen den. Arrautzak grabitatearen arabera orientatu ohi direnez, polo begetatiboa beheko partean gelditzen da.

**Proteasa:** proteolisia egiten duen entzima.

**Protocambium:** enbrioian garatzen den meristemo primarioa. Handik, Cambium baskularra, protofloema eta protoxilema sortzen dira.

**Protodermo:** landare enbrioietan zelula bakarreko lodiera duen gainazala; enbrioien bi erdiak estaltzen ditu, eta epidermisa sortzen du.

**Protofloema:** garapenean zehar lehendabizi agertzen den floema mota.

**Protoxilema:** garapenean zehar lehendabizi agertzen den xilema mota.

**Purkinje zelula:** zerebeloan agertzen diren neurona bereziak. Tamainaz, oso handiak dira eta nerbio-sistema zentralako koordinazio nagusia egiten duten zelulak dira.

## R

**Ranvier nodoa:** nerbioetan agertzen diren axoi mielinadunetan bi Schwann zelulen arteko ukipen-eskualdea da.

## S

**Sarkolema:** miozitoen mintz plasmatikoa da.

**Sarkomero:** muskulu ildaskatuen uzkurketa-unitatea. Bi Z-lerroren artean agertzen diren aktina eta miosina miopiruen uzkurketarako antolaketa.

**Sarkoplasma:** miozitoen zitoplasma da.

**Schwann zelula:** nerbio-sistema periferikoan axoien gainean mielina-zorroak eratzen dituzten glia zelulak.

**Sertoli zelula:** hodi seminiferoen epitelioan garatutako gametoeekin batera agertzen diren zelula laguntzaileak.

**Sharpey zuntzak:** tendoien eta lotailuen aingurapenguneak.

**Sinapsi:** nerbio-seinalea transmititzeko bi zelularen arteko kontaktu-eskualdea.

**Sinplasto:** plastodesmo bidez elkarrekin konektatutako zelula-protoplastoen sistema jarraitua.

**SNARE proteina:** besikulen arteko fusioa gobernatzen duen proteinen familia handia.

**Suberina:** argizari-itxurako lipido-polimeroa; kuttinaren antzekoa. Uraren eta solutuen mugimenduarekiko hesi gisa jarduten du.

**Suberra:** zurtoin sekundarioetan epidermisa ordezkatzen duen babes-egitura.

## T

**Talde isogeniko:** kondrozitoen taldeak kartilagoan.

**Tarteko lamela:** pareta primarioak inguruko zelulekin eratutako elkargunean sortzen den geruza mehea, pektinatan aberatsa.

**Telogia zelula:** Schwann zelula eraldatua. Muskulu ildakatu eskeletikoaren uzkurketa kontrolatzen duen xafla motorra amaiera eferentean kokatzen da eta, sinapsi-eskualdea isolatu eta egonkortzen du.

**Teka folikular:** folikulua babesten duen estalkia.

**Tendinozito:** tendoietako fibrozitoak.

**Tilakoide:** kloroplastoetan, klorofila duten barne-mintz espezializatuak, non argi-xurgapena eta fotosintesiko erreakzio kimikoak gertatzen diren.

**Tindaketa histokimiko:** aztertu nahi den zelularen molekula mota jakin baten edo familia baten eraldaketa kimikoan oinarritzen den ebaki histologikoen kontrasterako bidea.

**Tiroide:** ugaztunen organo endokrinoa, hormona tiroidea ekoitzi, metatu eta jariatu egiten duena eta lepoan kokatzen dena.

**Transkripzio-faktore:** zelula eukariotikoetan transkribapena hasteko edo kontrolako beharrezkoa den edozein proteina.

**Trantsizio-epitelio:** epitelio geruzatuen mota bat, gernu-aparatuan ohikoa dena. Organoaren egoeraren arabera, epitelioaren itxura (zelulen zabalera eta altuera) aldatzen da.

**Triada:** muskulu ildaskatu eskeletikoaren ezauzgarri ultraestruturala da. T-tubulu eta bi erretikulu sarkoplasmatiko zisternen ukipen-eskualdea da.

**Trikoma:** zelula batez edo gehiagoz osaturiko egitura epidermikoak.

**T-tubulu:** sarkolemaren inbaginazio sakona. Erretikulu sarkoplasmatikoaren despolarizazioa errazteko egitura da; horrela kaltzioa modu eraginkorragoan eta azkarragoan askatu egiten da.

## U

.....

**Ugalketa sexual:** bi zelula haploide eta morfologikoki desberdinak (gametoak) lotzean gertatzen den ugalketa modua.

**Ultramikrotomo:** mikroskopiarako, bereziki transmisio-mikroskopia elektronikorako, erretxina edo erretxina akrilikotan murgildutako laginetatik ebaki ultrafinak eta erdifynak mozte ahalbidetzen duen tresna.

## V

.....

**Volkman kanala:** osteonako kanalak, Havers artean.

## W

.....

**Wharton gelatina:** ehun konektibo gelatinakara.

## X

.....

**Xafla motorra:** muskulu ildaskatu eskeletikoaren inerbazioa.

**Xilema:** ura eta ioiak sustraietatik landarearen beste parte batzuetara garraiatzen dituen ehun baskularra.

## Z

.....

**Z-lerro:** sarkomeroak mugatzen dituzten lerro elektrodentso nabarmenak. Proteina itsaskorrez osaturik daude eta, han, aktina-miosina uzkurketa-motorra ainguratzen da.

**Zati iraizle:** zati jariatzaileko zelulek ekoiztutako jariakina kanpo-ingurunera askatzeko guruiak duen zatia, gaineztadura-epitelioarekin lotuta dagoena.

**Zati jariatzaile:** jariakina ekoizten eta jariatzen duen guruien zatia; gehienetan gaineztadura-epitelioaren azpian kokatzen da eta horrekin zati iraizlearen bitartez lotu.

**Zeloblastula:** blastula mota bat, non zelula-geruzak egitura hutsa osatzen duen eta fluido proteiko osatutako erdiko barrunbe baten inguruan paratzen diren. Barrunbe horri blastozela deritzo.

**Zeloma:** mesodermoak mugatzen duen gorputzeko barrunbea; han egoten da digestio-traktua.

**Zelula erretikular:** fibroblasto espezializatuak dira, III. motako kolagenoaren zuntzen sortzaileak.

**Zelula finko:** ehun konektiboko zelulak.

**Zelula kaliziforme:** gurui exokrino endoepitelial zelulabakarrak, mukopolisakadoak ekoizten eta jariatzen dituztenak.

**Zelula migratzaile:** ehun konektibozko zelula mugikorak.

**Zelula oklusibo:** estometan giltzurrun forma duten zelulak; poro-itxurako egiturak sortzen dituzte.

**Zelula osteoprogenitore:** hezurra sortzen duten zelulen aitzindariak.

**Zelula polarizatu:** mintz-eskualde desberdinak dituen zelula, egitura eta funtzio espezifikoekin. Hiru eskualde nagusi bereiz daitezke: erpinaldea, alboak eta oinaldea.

**Zelula pluripotente:** desberdintzapen maila txikia duen zelula mota eta hainbat zelula motatan desberdintzatzeko gai dena.

**Zelula satellite (muskulan):** muskulu-ehunean agertzen diren zelula laguntzaileak. Jatorri mesodermikoa dute eta miozito bihurtzeko kinada egokien eragin pean.

**Zelula satellite (nerbio-ehunean):** nerbio-sistema periferikoan agertzen diren neuronen zelula laguntzaileak. Neurona isolatu, elikatu eta euskarri-funtzioa eskaintzen dute.

**Zelula somatiko:** zelula germinala edo zelula germinalen aitzindaria ez den beste edozein zelula.

**Zelulen desberdintzapena:** zelula mota guztiz espezializatuak sortzen duen prozesua.

**Zelulosa:** 1-4 loturak dituzten  $\beta$ -D-glukosen kate linealak.

**Zigoto:** bi gametoen fusioaren ondoren sortzen den zelula totipotentea.

**Zuntz (landareetan):** esklerenkimako zelula luze eta estua, landare baskularretan eustefuntzioa duena.

**Zuntz amielinadun:** mielina-zorrorik ez duten axoiak.

**Zuntz elastiko:** ehun konektibozko zuntz estrukturalak.

**Zuntz erretikular:** III. motako kolagenoaren zuntz estrukturalak.

**Zuntz gorri:** uzkurketa-abiadura txikiko baina epe luzean mantentzen diren muskulu induskatu eskeletikoko zuntzak. Aberatsak dira odol-hoditan eta fisiologikoki aerobioak dira.

**Zuntz mielinadun:** mielina-zorroa duten axoiak.

**Zuntz zuri:** uzkurketa-abiadura azkarreko baina epe laburrean mantentzen diren muskulu induskatu eskeletikoko zuntzak. Aberatsak dira miopirutan, baina odol-hodi gutxi dituzte. Fisiologikoki, anerobioak dira.



**UNIBERTSITATEKO ESKULIBURUAK**  
**MANUALES UNIVERSITARIOS**

**INFORMAZIOA ETA ESKARIAK • INFORMACIÓN Y PEDIDOS**

UPV/EHUko Argitalpen Zerbitzua • Servicio Editorial de la UPV/EHU  
argitaletxea@ehu.eus • editorial@ehu.eus  
1397 Posta Kutxatila - 48080 Bilbo • Apartado 1397 - 48080 Bilbao  
Tfn.: 94 601 2227 • [www.ehu.eus/argitalpenak](http://www.ehu.eus/argitalpenak)

eman ta zabal zazu



Universidad  
del País Vasco

Euskal Herriko  
Unibertsitatea