

Illustration of Hertwig's experiments using frog embryos, showing altered cleavage patterns with artificial pressures.

# Η ανάπτυξη της πειραματικής εμβρυολογίας

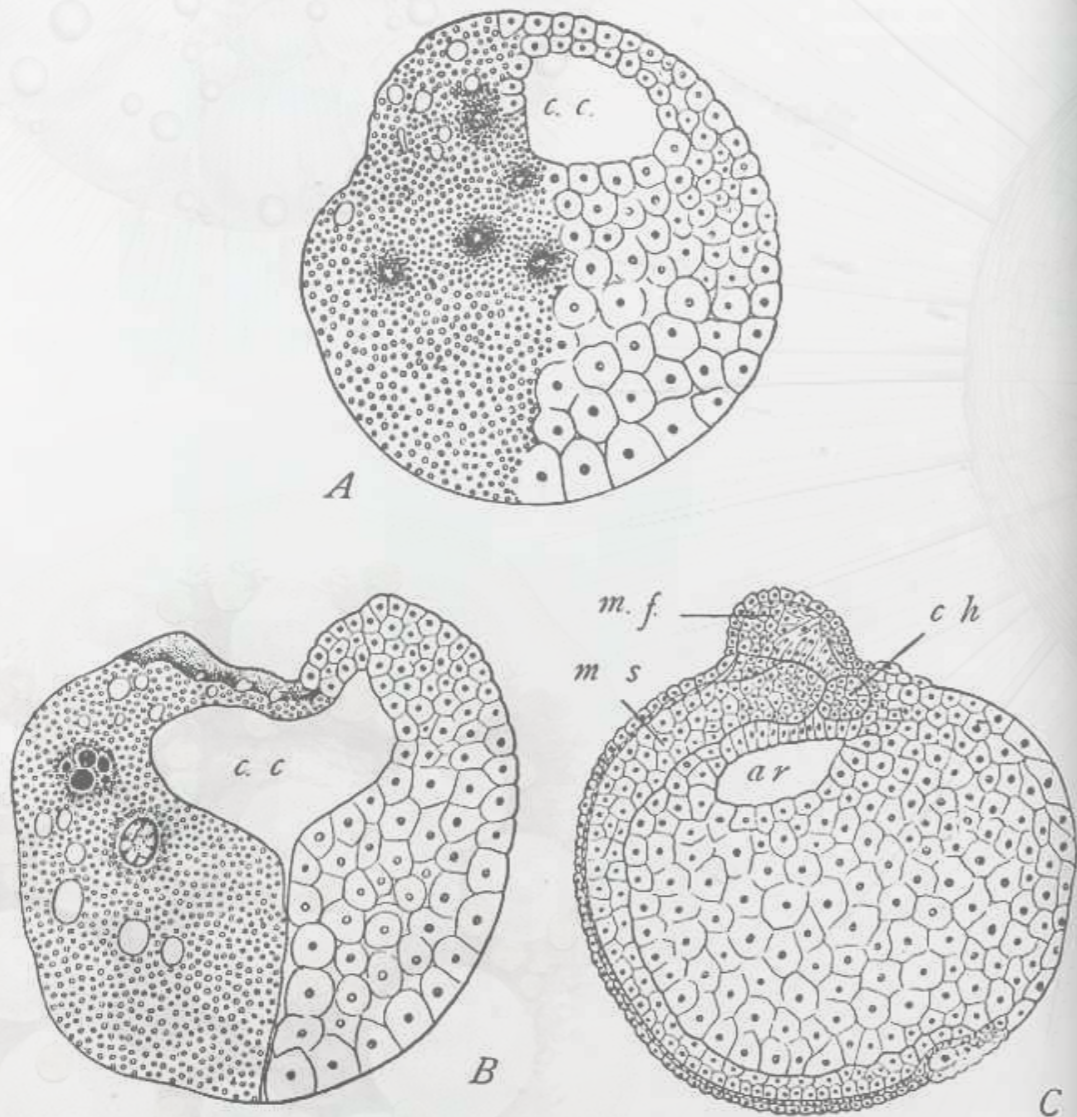


Fig. 131. — Half-embryos of the frog (in transverse section) arising from a blastomere of the 2-cell stage after killing the other blastomere. [ROUX.]  
*A.* Half-blastula (dead blastomere on the left). *B.* Later stage. *C.* Half-tadpole with one medullary fold and one mesoblast plate; regeneration of the missing (right) half in process.  
*ar.*, archenteric cavity; *c.c.*, cleavage-cavity; *ch*, notochord; *m.f.*, medullary fold; *m.s.*, mesoblast-plate.



Ιστορία της Βιολογίας

Σταύρος Ιωαννίδης,  
 ΙΦΕ/ΕΚΠΑ



# Η μηχανική της ανάπτυξης - Entwicklungsmechanik

-η πειραματική εμβρυολογία (ή 'μηχανική της ανάπτυξης' —**Entwicklungsmechanik**) αναδύθηκε τη δεκαετία του **1880**.

-> ο σκοπός της ήταν η ανακάλυψη των **φυσικοχημικών διαδικασιών** μέσω των οποίων συμβαίνει η **ανάπτυξη**, από το γονιμοποιημένο ωάριο μέχρι και τον ενήλικο οργανισμό.

-**Βασική υπόθεση**: οι οργανισμοί είναι ουσιαστικά **πολύπλοκες μηχανές**, και μπορούν να κατανοηθούν **με τον ίδιο τρόπο**

-> αλλά τα ευρήματα της **Entwicklungsmechanik** αποκάλυψαν την **τεράστια πολυπλοκότητα της ανάπτυξης**, η οποία έμοιαζε αντίθετη με τη βασική υπόθεση: οι οργανισμοί **δεν μπορούν** να κατανοηθούν μόνο βάσει των **μερών** τους

-πολλοί πειραματικοί εμβρυολόγοι **αντιτίθενται** στην θεώρηση του οργανισμού ως ενός **κράτους κυττάρων**

# Η μηχανική της ανάπτυξης - Entwicklungsmechanik

- από τα μέσα του 19<sup>ου</sup> αιώνα, αφθονία θεωριών για τον οργανισμό, οι οποίες θέτουν την ύπαρξη **‘στοιχειωδών οργανισμών’**
- εσωτερική οργάνωση** του οργανισμού ως μια σειρά από **ρωσικές κούκλες**
- ο **οργανισμός** ως αποικία κυττάρων,
  - το **κύτταρο** είναι με τη σειρά του αποικία από απλούστερες μονάδες: πυρήνας, κεντροσωμάτιο, μιτοχόνδρια, χλωροπλάστες
  - ο **πυρήνας** αποικία χρωμοσωμάτων
  - τα **χρωμοσώματα** (σύμφωνα με τον Weismann) αποικίες από **ids**
  - το **id** αποικία από προσδιοριστικούς παράγοντες (**determinants**)
  - τα **determinants** αποικίες από **biophores**
- οι πειραματικοί εμβρυολόγοι απορρίπτουν αυτή τη θεώρηση του οργανισμού, και υιοθετούν την αντίθετη άποψη του οργανισμού **ως ένα όλο**

# Οι θεωρίες του August Weismann

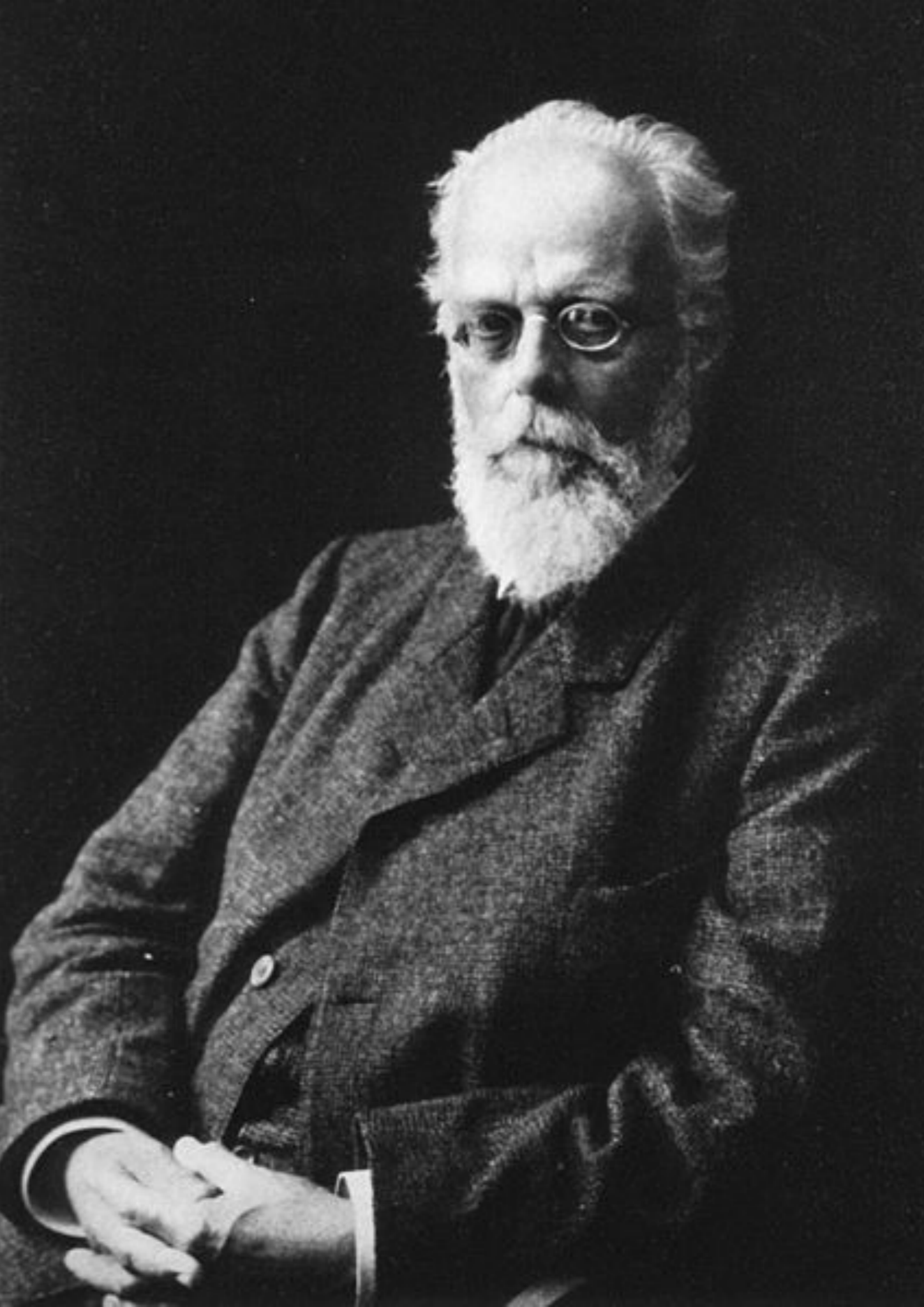
-> Βιβλίο με μεγάλη επιρροή στο οποίο διατυπώνει τις θεωρίες του περί κληρονομικότητας: *The Germ-Plasm: A Theory of Heredity* (1892).

-σκοπός του: η ανάπτυξη μιας **ενιαίας** θεωρίας **κληρονομικότητας** και **ανάπτυξης**

‘[T]he changes in the **id** of the **germ-plasm** during **ontogeny** consists merely in the **gradual disintegration** of the **determinants** into **smaller and smaller groups**, until finally only one kind of determinant is contained in the cell viz. that which has to **determine** it.’

-ο **Weismann** το συγκρίνει με **στρατιωτική οργάνωση**:

The development of the nucleoplasm during ontogeny may be to some extent compared to **an army composed of corps**, which are made up of divisions, and these of brigades, and so on. The **whole army** may be taken to represent the nucleoplasm of the **germ-cell**: the **earliest cell-division** . . . may be represented by the separation of the **two corps**, similarly formed but with different duties; and the **following cell divisions** by the successive detachment of **divisions, brigades, regiments, battalions, companies**, etc.; and as the groups become simpler so does their sphere of action become **limited**.



W43  
t

# THE GERM-PLASM

A THEORY OF HEREDITY

BY

AUGUST WEISMANN

*Professor in the University of Freiburg-in-Baden*

TRANSLATED BY

W. NEWTON PARKER Ph.D.

*Professor in the University College of South Wales and Monmouthshire*

AND

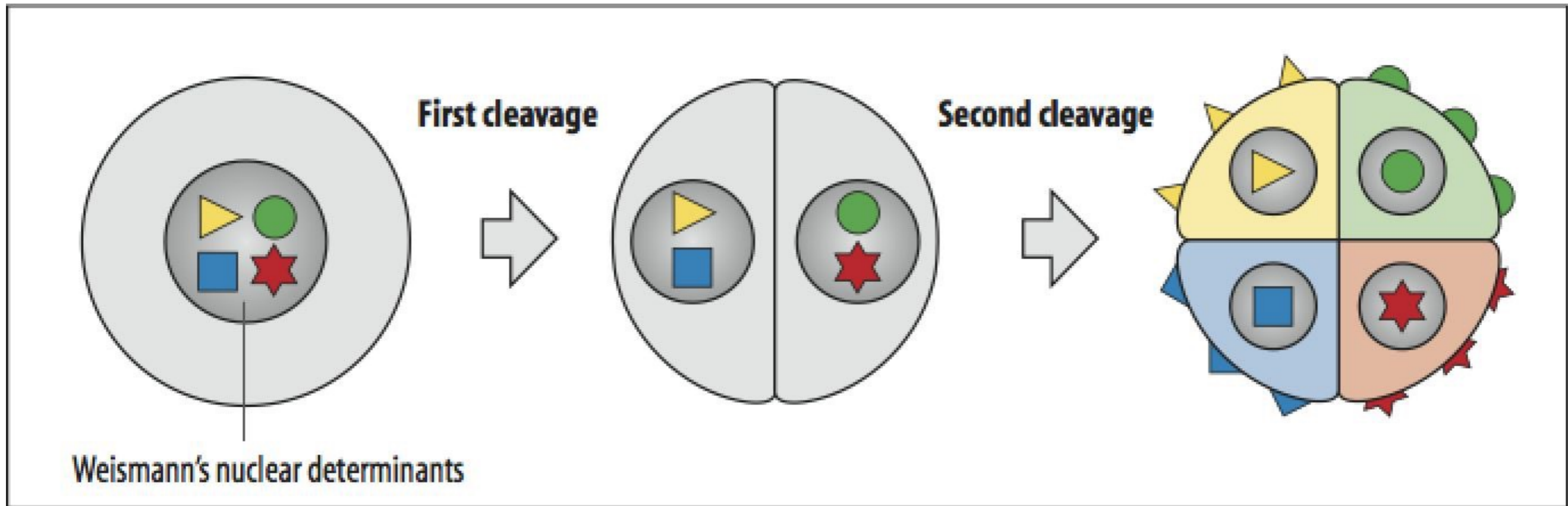
HARRIET RÖNNFELDT B.Sc.

WITH TWENTY-FOUR ILLUSTRATIONS

NEW YORK  
CHARLES SCRIBNER'S SONS

1893

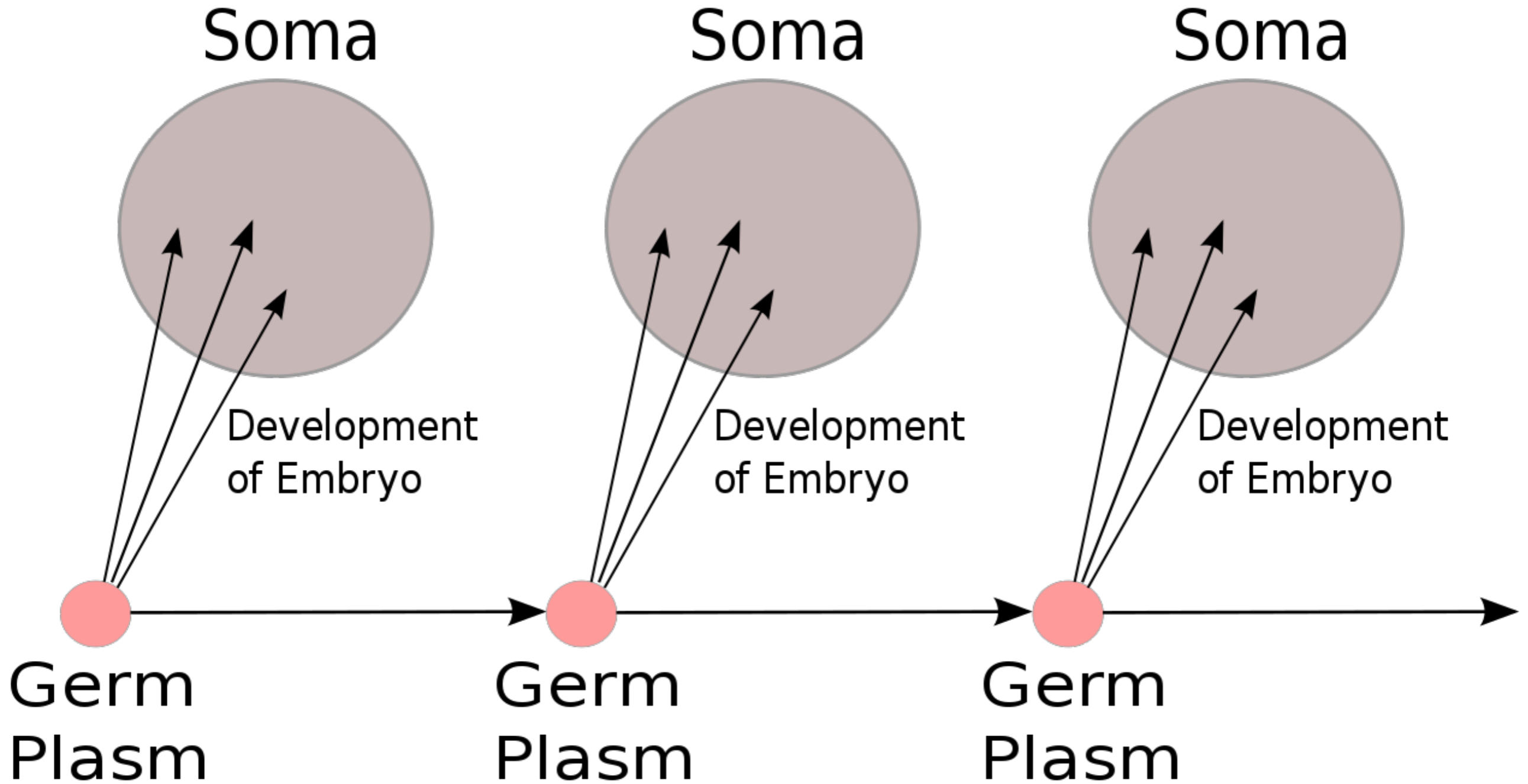
# Οι θεωρίες του August Weismann



## Η μωσαϊκή θεωρία των Roux-Weismann



# Οι θεωρίες του August Weismann



Η θεωρία του Weismann για την κληρονομικότητα

# Η κριτική των πειραματικών εμβρυολόγων

-3 βασικές διαφωνίες πειραματικών εμβρυολόγων:

-> **Πρώτον**, η θεώρηση του οργανισμού στη βάση υποθετικών 'στοιχειωδών' οργανισμών, παίρνει ως **δεδομένο** αυτό που πολλοί (νεότεροι) βιολόγοι θέλουν να εξηγήσουν: **τη ζωή**

- η προηγούμενη γενιά βιολόγων αποδίδει τις ιδιότητες της ζωής σε πλήθος **υποθετικών οντοτήτων**

-> **Δεύτερον**, η θεώρηση του οργανισμού στη βάση στοιχειωδών οργανισμών, είτε αυτοί είναι **κύτταρα** είτε **ενδοκυτταρικοί προσδιοριστικοί παράγοντες**, είναι **αναγωγιστική**

- Αλλά δε μπορούν να αναχθούν όλες οι ιδιότητες του όλου στις ιδιότητες των **μερών** του

- Οι πειραματικοί εμβρυολόγοι εστιάζουν σε δυνάμεις, δομές και αλληλεπιδράσεις **που συμβαίνουν στο όλο.**

-> **Τρίτον**, οι στοιχειώδεις οργανισμοί που είχαν προταθεί (πχ από τους Weismann, Darwin, Spencer) ήταν τελείως **υποθετικοί**



# Οι τεχνικές της εμβρυολογίας

-οι πειραματικοί εμβρυολόγοι σκόπευαν να ανακαλύψουν τις **πραγματικές αιτίες της ανάπτυξης**:

-> διενεργούν **πειράματα** για να εξακριβώσουν τις σχέσεις μεταξύ των κυττάρων του διαιρούμενου ωαρίου

-> ακολουθούν τις **γενεαλογικές γραμμές κυττάρων** προς τα 'πίσω' μέχρι και το γονιμοποιημένο ωάριο, και εξετάζουν την **εσωτερική οργάνωση του ωαρίου**, και

-> διενεργούν πειράματα για να εξακριβώσουν τους **ρόλους του πυρήνα και του κυτταροπλάσματος** στην κληρονομικότητα και την ανάπτυξη

# Οι τεχνικές της εμβρυολογίας

- η ανάδυση της πειραματικής εμβρυολογίας βασίστηκε σε:
  - > εφαρμογή **νέων τεχνολογιών** στην κυτταρολογία και στην εμβρυολογία
    - > τεχνικές **χρώσης** κυττάρων
    - > βελτιωμένες μέθοδοι κοπής ιστών με **μικροτόμο**
  - > διατύπωση θεωριών που οδηγούν σε προβλέψεις που μπορούν να ελεγχθούν **πειραματικά**
  - > χρησιμοποίηση **οργανισμών-μοντέλων** για το σχεδιασμό και διενέργεια πειραμάτων
    - > κάποιοι οργανισμοί προσφέρονται περισσότερο για παρατήρηση του **πυρήνα**
    - > άλλοι προσφέρονται περισσότερο για παρατήρηση του **κυτταροπλάσματος**, των **γεννητικών κυττάρων** και της **ανάπτυξης** του εμβρύου
    - > για τη μελέτη του διπλασιασμού του **πυρήνα** κατά την κυτταρική διαίρεση, ο ιδανικός οργανισμός ήταν το **Ascaris**, ένα παρασιτικό σκουλήκι του αλόγου.

# Οι τεχνικές της εμβρυολογίας

-> η πειραματική εμβρυολογία γεννήθηκε στη Γερμανία

-ο **Wilhelm Roux** την ονόμασε **Entwicklungsmechanik** (από άλλους ονομάστηκε φυσιολογική εμβρυολογία)

-τις δεκαετίες του **1880** και **1890** αναπτύσσεται σε **θαλάσσια βιολογικά εργαστήρια** στις Σουηδικές ακτές, στα Βρετανικά νησιά, στην Γαλλία, στην Ιταλία, στην Ιαπωνία και στις ΗΠΑ.

-αυτό οφειλόταν στη σπουδαιότητα των **υδρόβιων ζώων** στην πειραματική εμβρυολογία





Theodor Boveri για τη χρησιμότητα του *Ascaris* ως οργανισμού-μοντέλο:

*Ascaris* forms an **unsurpassable material**. The eggs can be stored for some months, dry, in the cold, without alteration. When one has time for work on them, this can be done at room temperature, where they **continue to develop slowly**. If one wishes to accelerate development temporarily, one brings the egg into an **incubator**. If one must interrupt work, one puts them back in the cold, and on returning, one finds them in the same condition in which they are left.

# Οι τεχνικές της εμβρυολογίας

- ο πυρήνας του **Ascaris** είναι ιδιαίτερα απλός: έχει **4 χρωμοσώματα** (και καμιά φορά 2), και είναι εύκολο να μελετηθούν το σχήμα και η συμπεριφορά τους
- για τη μελέτη της γονιμοποίησης και της ανάπτυξης, οι κατάλληλοι οργανισμοί-μοντέλα ήταν ο **βάτραχος** και ο **αχινός**
- κάποια αυγά αχινού είναι **διαφανή** και παρατηρούνται εύκολα, και τα σπερματοζωάρια έχουν πυκνό και ευδιάκριτο **πυρήνα**
- εύκολα παρατηρήσιμη η εισχώρηση του σπερματοζωαρίου στο ωάριο (έχουν τοποθετηθεί σε δισκίο με θαλασσινό νερό), η συγχώνευση των 2 πυρήνων, οι διαιρέσεις του γονιμοποιημένου ωαρίου
- ήταν δυνατή επίσης η γονιμοποίηση του ωαρίου ενός είδους με σπερματοζωάρια άλλου είδους ή και γένους





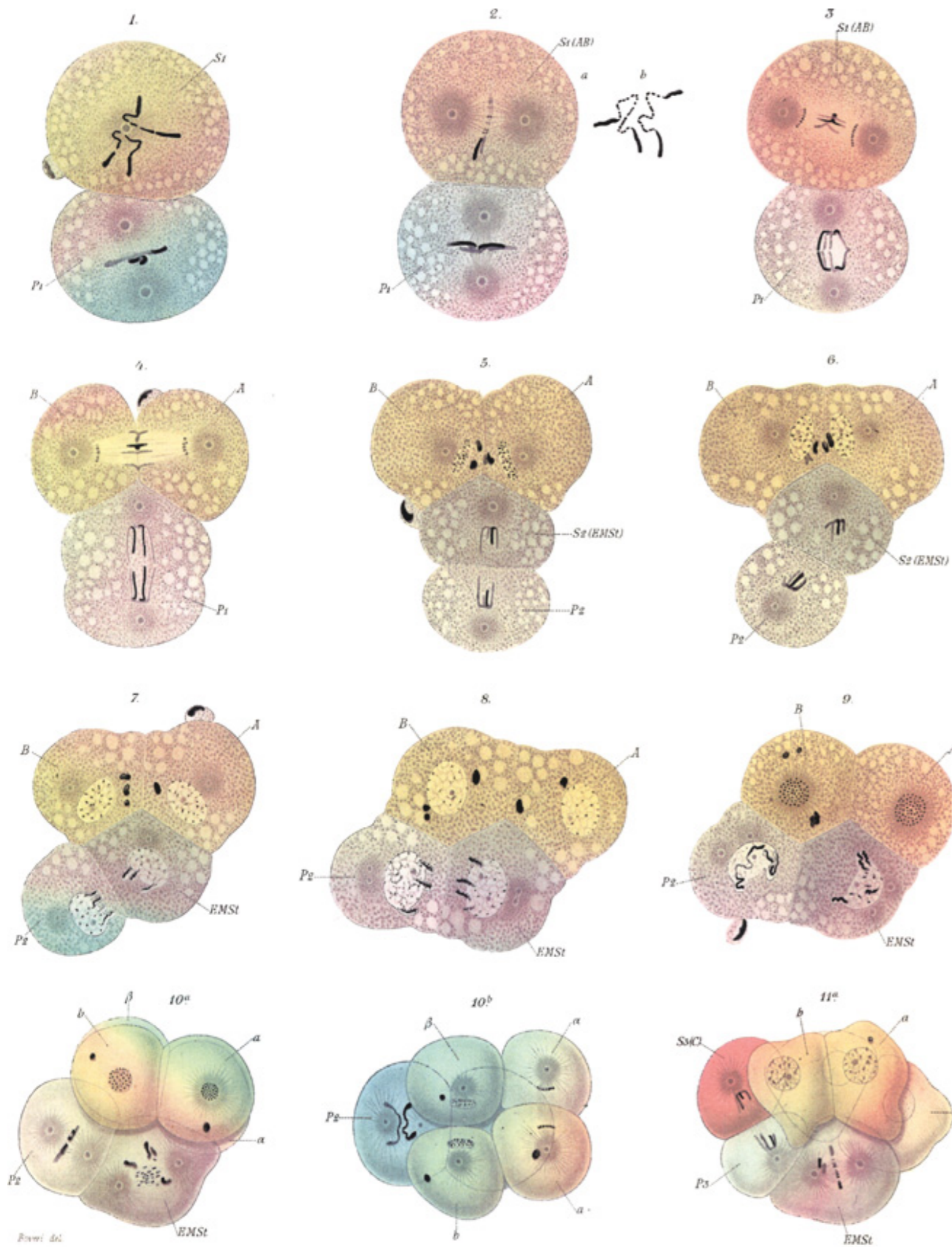
Έμβρυα *Ascaris* (Boveri 1910)





Κυτταρική  
διαίρεση στο  
**Ascaris**  
(Boveri 1901)





Ανάπτυξη (από το  
στάδιο 2  
κυττάρων έως το  
στάδιο των 7  
κυττάρων) στο  
**Ascaris**  
(Theodor and  
Marcella Boveri)

# Οι τεχνικές της εμβρυολογίας

Στο Marine Biological Laboratory at Woods Hole, Massachusetts, ο Ethel Brown Harvey (1885–1965) γράφει για τους αχινούς:

The **Arbacia** egg is an **ideal cell**. It is **spherical**. Thus, rendering changes in size easy to determine. It is fairly simple in comparison with most cells. It is quite hardy and can be subjected, without damage, to moderate changes in the sea water, produced by the addition of water, or salts, or anaesthetics, or other chemicals, and to changes in temperature, pressure, light, and other physical factors. Harmful effects and recovery can be readily detected by fertilizing the egg and watching its development. The granules in the egg can be moved by centrifugal force, and the egg can be broken into halves and quarters containing different kinds of materials in definite amounts. **The experimental work on sea urchin eggs has included every line of approach, cytology, embryology, physiology, and biochemistry, and has been concerned with the solution of many fundamental problems.**



# Οι τεχνικές της εμβρυολογίας

-οι **εμβρυολόγοι** επέδειξαν εξαιρετική **επιδεξιότητα** στα πειράματα που πραγματοποίησαν, στα οποία μπορούσαν να **τροποποιήσουν** την συμπεριφορά των **γεννητικών κυττάρων** και του **αναπτυσσόμενου** οργανισμού

-> χορηγώντας στο ωάριο κατάλληλες **χημικές ουσίες**, ο **Boveri** καταφέρνει να γονιμοποιήσει ένα ωάριο με **πολλά** σπερματοζωάρια

-> ανακινεί το ωάριο, και παρατηρεί μη κανονικές κατανομές χρωμοσωμάτων στους κυτταρικούς απογόνους

-> ο Jacques **Loeb** (1859–1924) [δεξιά] καταφέρνει με παρόμοιο τρόπο να προκαλέσει ανάπτυξη του ωαρίου χωρίς σπερματοζωάριο (**τεχνητή παρθενογένεση**)

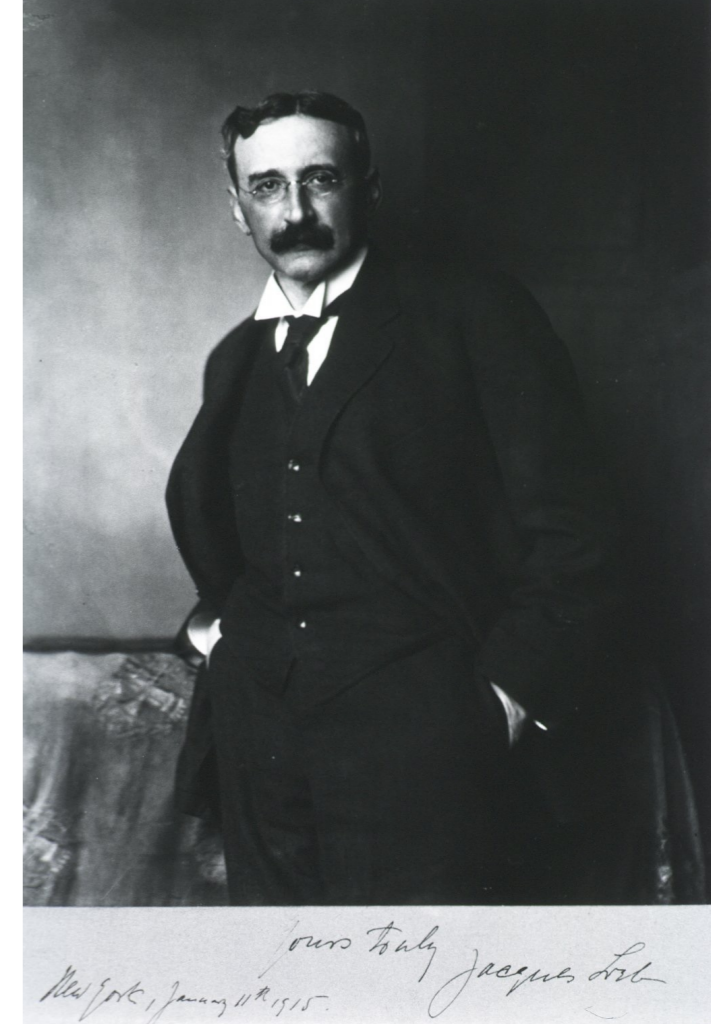
-> ο Wilhelm **Roux** **κατέστρεψε** το ένα από τα 2 πρώτα **βλαστομερίδια** του ωαρίου του βατράχου, ώστε να διαπιστώσει **τι θα συμβεί στο άλλο**

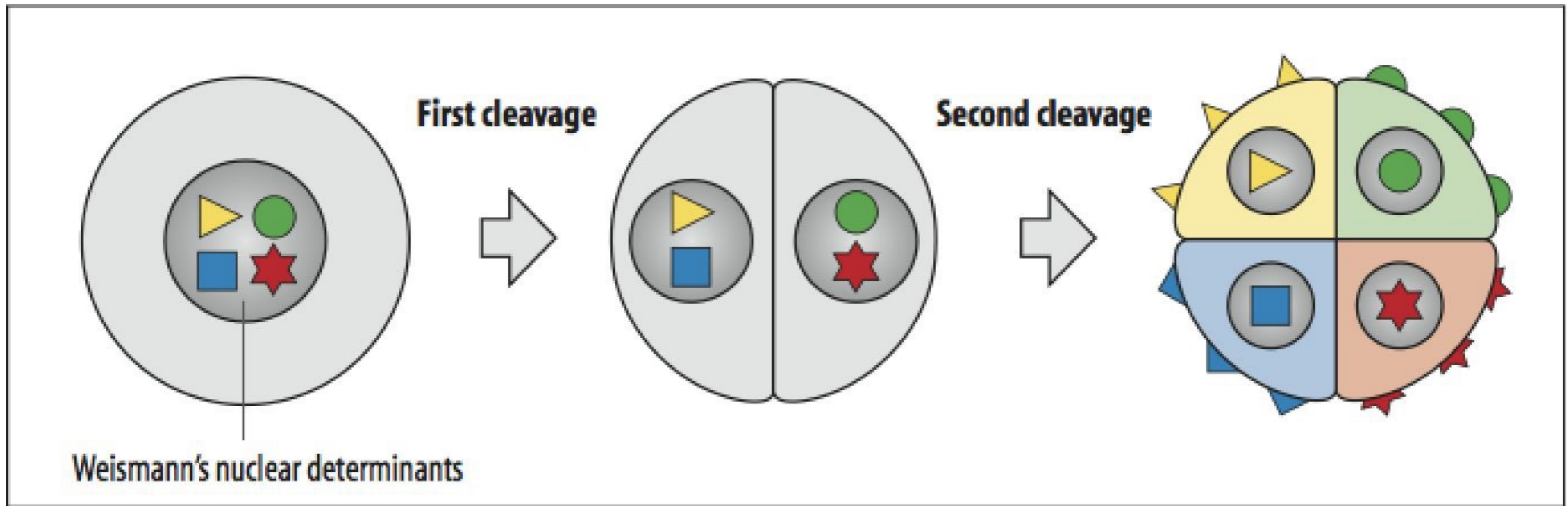
-ένας **κύριος σκοπός** των εμβρυολόγων ήταν να δείξουν πειραματικά τον ρόλο των 2 κύριων συστατικών του κυττάρου, του **πυρήνα** και του **κυτταροπλάσματος**.

-μπορούσαν να **αφαιρέσουν τον πυρήνα ενός ωαρίου** και να τον **αντικαταστήσουν** με άλλον

-> κατόπιν παρατηρούσαν **μέχρι ποιο στάδιο της ανάπτυξης** έφτανε το έμβρυο, και τι είδους **τερατογενέσεις** προκαλούνταν

-> πλέον, ο **σχηματισμός του εμβρύου** μπορεί να μελετηθεί μέσω **πειραματικής ανάλυσης**

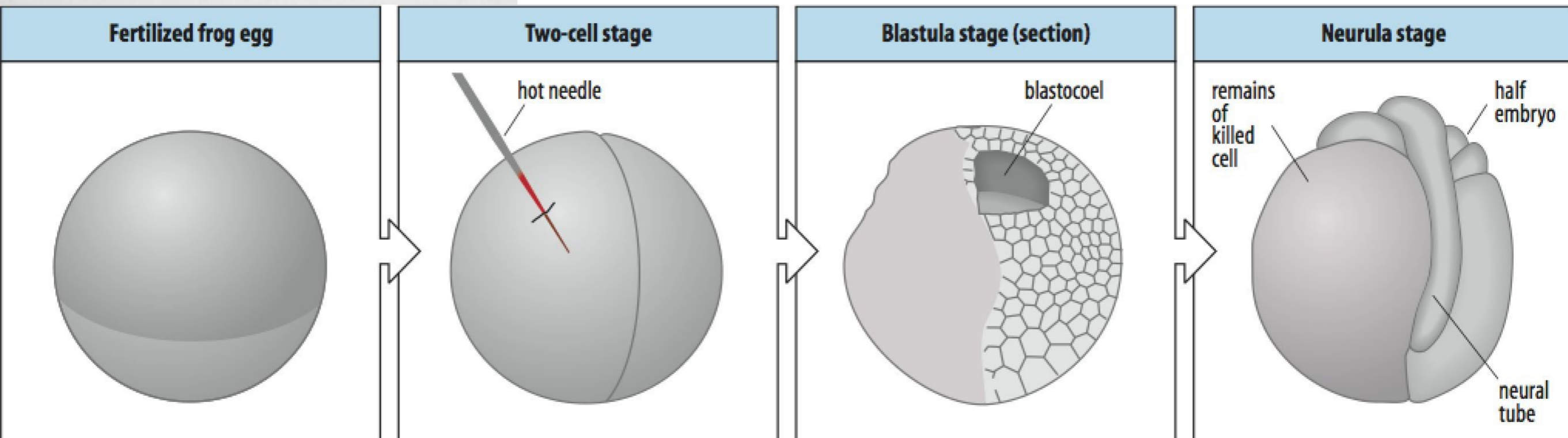




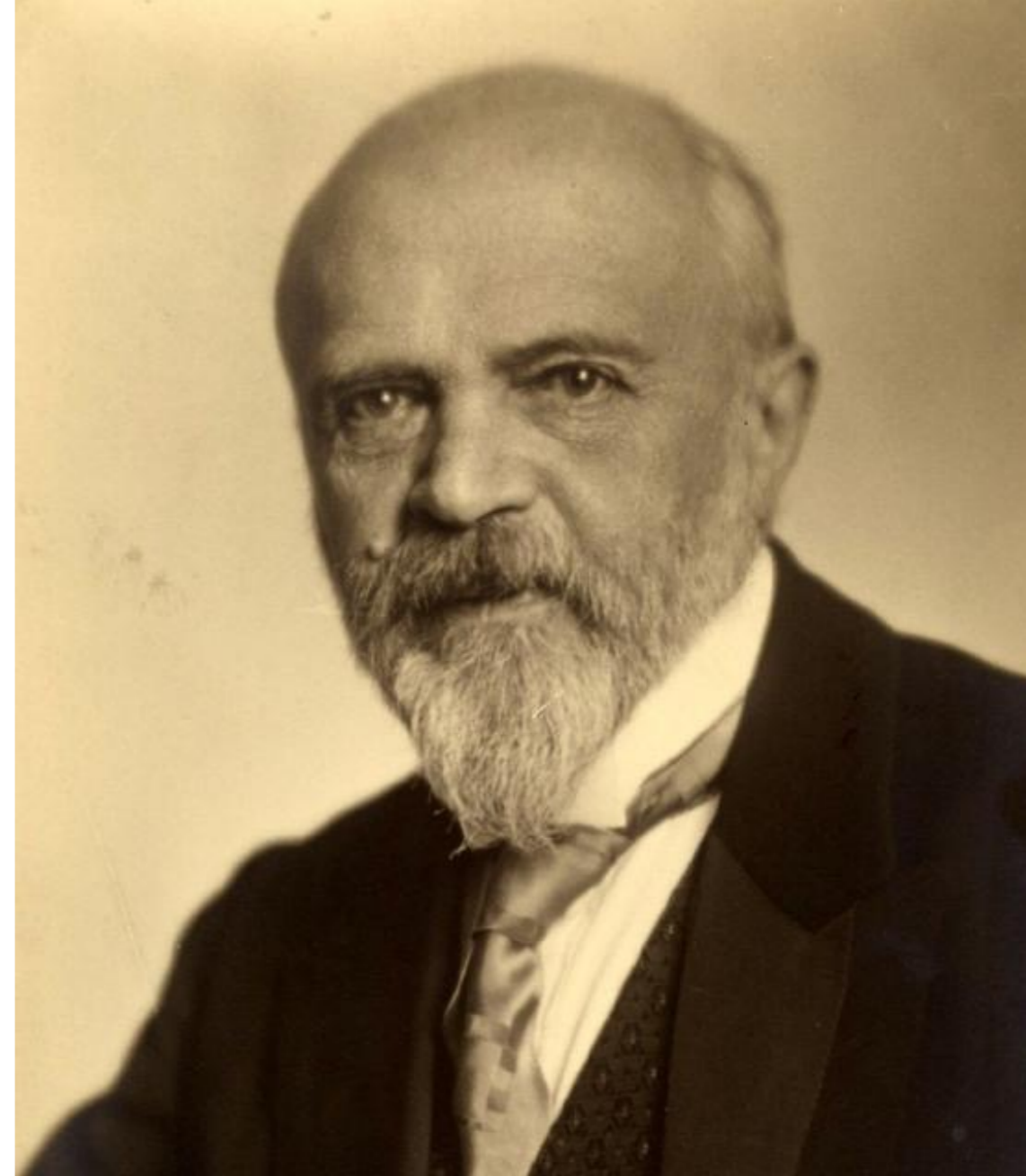
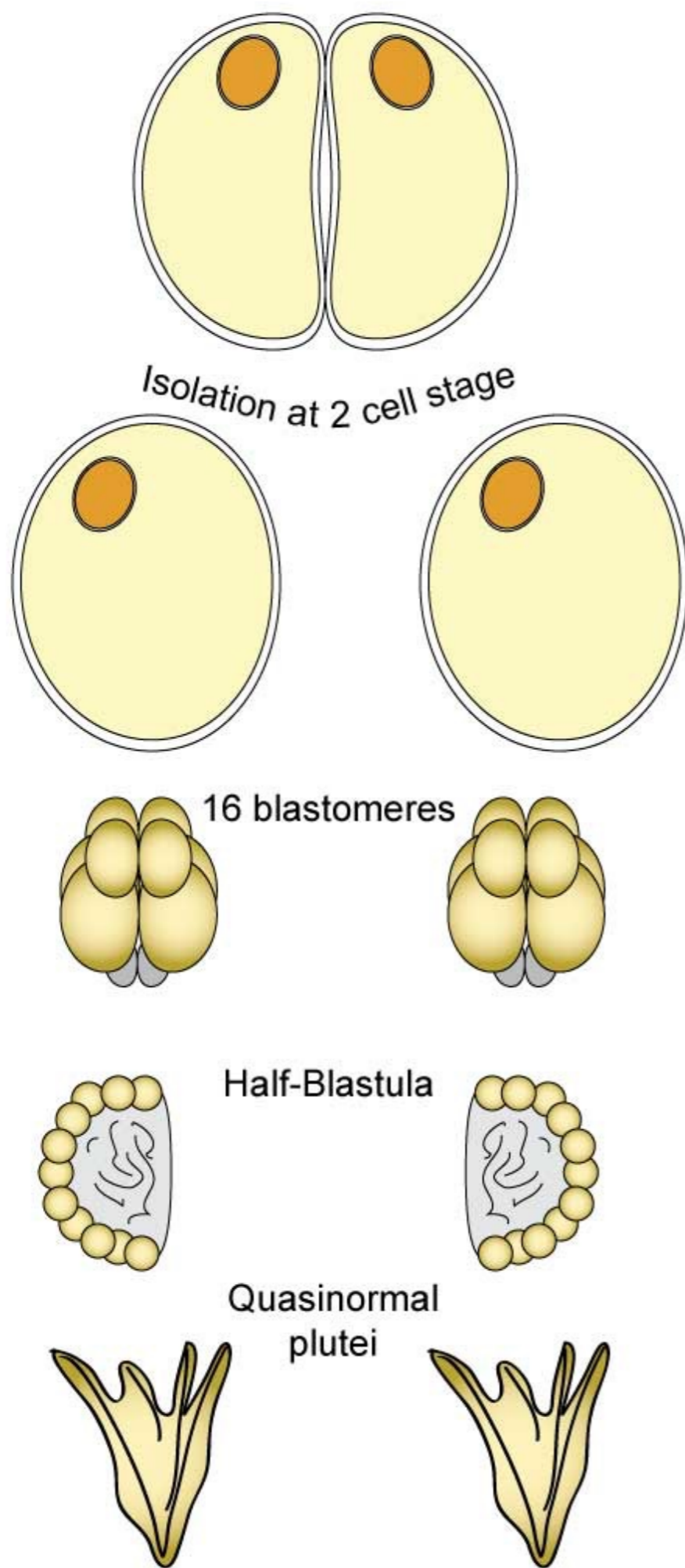
Η μωσαϊκή θεωρία των Roux-Weismann



Αριστερά: Wilhelm Roux  
Κάτω: το πείραμα του Roux με το έμβρυο  
βάτραχου







Πάνω: Hans Driesch (1867–1941)  
 Αριστερά: το πείραμα του Driesch  
 με το έμβryo αχινού (1891)



# Η κριτική στη θεωρία του Weismann

-η αρχή ότι **ο οργανισμός δρα ως ένα όλο**, υποστηρίχθηκε ως **αντίθεση** στο μοντέλο ανάπτυξης του **Weismann**

-για τον Weismann, η κυτταρική διαφοροποίηση συμβαίνει μέσω του σταδιακού κατακερματισμού του γενετικού υλικού του πυρήνα

-το πρώτο πείραμα που αντέκρουε τη θεωρία του Weismann, και που έγινε ευρέως γνωστό, περιγράφηκε από τον Hans **Driesch** (1867–1941) στο Leipzig το **1891**

-ο **Driesch** κατάφερε να διαχωρίσει τα πρώτα **2 βλαστομερίδια** του εμβρύου του **αχινού** και να αναπτύξει το κάθε ένα **χωριστά**.

-> εάν κατά την πρώτη μιτωτική διαίρεση είχαν συμβεί **αλλαγές** στο κληρονομικό περιεχόμενο του κυττάρου, θα περίμενε κανείς τα διαχωρισμένα κύτταρα να αναπτυχθούν με **μη κανονικό τρόπο**

-> όμως, τα 2 βλαστομερίδια αναπτύχθηκαν κανονικά, σε **2 ολοκληρωμένες προνύμφες** (αν και στο μισό μέγεθος από το κανονικό).

-> εκτός από τους αχινοίς, αυτό ίσχυε και για τον **αστερία**, τη **σαλαμάνδρα**, τον **βάτραχο**, και άλλα ζώα

# Η κριτική στη θεωρία του Weismann

- υπήρχε όμως και ένα **αντίθετο** αποτέλεσμα, του Wilhelm Roux 3 χρόνια νωρίτερα
- τα πειράματα του Roux βασίζονταν σε **διαφορετική τεχνική** και σε **διαφορετικό οργανισμό**
- σκότωσε **ένα** από τα πρώτα **2 βλαστομερίδια** του εμβρύου του βατράχου (τρυπώντας το με θερμή βελόνα)
- > το άλλο βλαστομερίδιο παρήγαγε, κατά τον Roux, το **ήμισυ** του εμβρύου
- ο **Weismann** χρησιμοποιεί τα αντικρουόμενα αποτελέσματα για να υποστηρίξει ότι οι συλλογισμοί του ήταν πιο αξιόπιστοι από τα αποτελέσματα πειραμάτων:

**'Other than experimental methods** may lead us to **fundamental views**, and an **experiment** may not always be the **safest guide**, although it may at first appear conclusive'

(Weismann 1893)

- τελικά όμως, τα εμπειρικά δεδομένα θα αποδειχτούν **αντίθετα** με τη θεωρία του Weismann
- > άλλοι εμβρυολόγοι θα **αναπαράγουν** τα αποτελέσματα του **Driesch**, και γίνεται **αποδεκτό** ότι κάθε ένα από τα 2 βλαστομερίδια μπορεί να οδηγήσει σε ένα **πλήρες ζώο**

# Η κριτική στη θεωρία του Weismann

-> τα πειράματα του **Roux** θεωρήθηκαν **προβληματικά**: στα πειράματα αυτά το **κατεστραμμένο** κύτταρο (από τη θερμή βελόνα) **παρέμενε**, και θεωρήθηκε ότι **επηρέασε αρνητικά** το αναπτυσσόμενο έμβρυο

-ο **Roux** ήταν ένας από τους κύριους υποστηρικτές της **μηχανιστικής προσέγγισης** στην **εμβρυολογία**

-> αλλά πώς γίνεται μια μηχανή να **κοπεί στα 2**, αλλά παρόλα αυτά τα δυο μισά να συνεχίζουν να συμπεριφέρονται με **κανονικό τρόπο**, και αντί να παράγουν μέρος μόνο του εμβρύου να σχηματίζουν **ξαφνικά επιπρόσθετα** μέρη;

-> φαίνεται ότι κάθε τμήμα με κάποιο τρόπο **‘γνωρίζει’** τι **συμβαίνει στο όλο!**

-> φαίνεται ότι υπάρχει μια μυστηριώδης **‘δύναμη’** η οποία **διαπερνάει όλο τον οργανισμό**, και **καθορίζει** την ανάπτυξη του ζυγώτη

-ο **Driesch** διατυπώνει τη γενική αρχή ως εξής:

‘The **relative position of a blastomere** in the whole **determines** in general what develops from it; if its position be **changed**, it gives rise to something **different**. In other words, its prospective value is **a function of its position**’



# Οι απόψεις του Driesch

-> Driesch: το έμβρυο του αχινού δρα ως **'harmonious equipotential system'**

-> η ανάπτυξη καθοδηγείται από μια **'ενδελέχεια'**

-> **οργανωτική κατευθυντήρια δύναμη** που **δεν** καταναλώνει ενέργεια, είναι **άυλη**, και αποτελεί **χαρακτηριστικό της ζωντανής ύλης**

-έμφαση στην **ενότητα** της οργανικής διαδικασίας

-> ένας οργανισμός είναι ένα **λειτουργικό όλο**, και όχι ένα **μωσαϊκό** από ξεχωριστά μέρη

von Uexküll (1908):

‘Driesch **succeeded** in proving that the germ cell **does not possess a trace of machine-like structure**, but consists throughout of **equivalent parts**. With that **fell the dogma that the organism is only a machine.** Even if life occurs in the fully organized creature in a machine-like way, the **organization of the structureless germ into a complicated structure** is a **power sui generis**, which is found **only in living things** and stands **without analogy**. ... It is not to be denied that **vitalists are the victors all along the line**.’

# Επιγένεση vs Προσχηματισμός

- > η συμπεριφορά ενός κυττάρου είναι **συνάρτηση της θέσης του στο όλο**
  - > φαίνεται ότι υπάρχει μια μυστηριώδης 'δύναμη' η οποία διαπερνάει όλο τον οργανισμό, και καθορίζει την ανάπτυξη του ζυγώτη
- > η αρχή αυτή ότι **ο οργανισμός δρα** με κάποιο τρόπο **ως ένα 'όλο'** έγινε **κεντρική αρχή της εμβρυολογίας**
  - > το κεντρικό πρόβλημα πλέον ήταν να βρεθεί η **φυσικοχημική βάση** της αρχής αυτής
- > οι εμβρυολόγοι **δεν γνώριζαν** σε τι συνίσταται αυτή η βάση, αλλά ανέπτυξαν μια κοινή θεώρηση: την **επιγένεση**
- σύμφωνα με τη θεωρία της **επιγένεσης**, για να καταλάβουμε την ανάπτυξη, πρέπει να σκεφτούμε τη **συμπεριφορά** του **πρωτοπλάσματος** στο οποίο αρχικά συνίσταται ο οργανισμός, **στο συγκεκριμένο περιβάλλον στο οποίο βρίσκεται**



# Επιγένεση vs Προσχηματισμός

-> τα κύτταρα του οργανισμού, **δεν είναι προκαθορισμένα να αναπτυχθούν σε συγκεκριμένα μέρη**, αλλά αρχικά μπορεί να έχουν όλα παρόμοια σύσταση

-> στην πορεία της ανάπτυξης, εμφανίζονται **μορφολογικές και βιοχημικές διαφορές** υπό την επιρροή του **περιβάλλοντος** σε κύτταρα και σε ομάδες κυττάρων

-> η θεωρία της **επιγένεσης** είχε **εξηγητική ισχύ**: πολλά **πειράματα** έδειχναν ότι η ανάπτυξη ενός μέρους ήταν **εξαρτημένη** από την παρουσία ενός **άλλου** μέρους

-Για παράδειγμα, αν **εμβρυϊκός ιστός των άκρων** μεταμοσχευθεί στην μέση της **πλάτης** ή της **κοιλιάς**, θα **αναπτυχθεί**, και θα σχηματιστούν νεύρα και αιμοφόρα αγγεία, τα οποία θα είχαν πολύ διαφορετικές θέσεις αν το άκρο δεν βρισκόταν εκεί.

## Ολιστικές προσεγγίσεις: Spemann

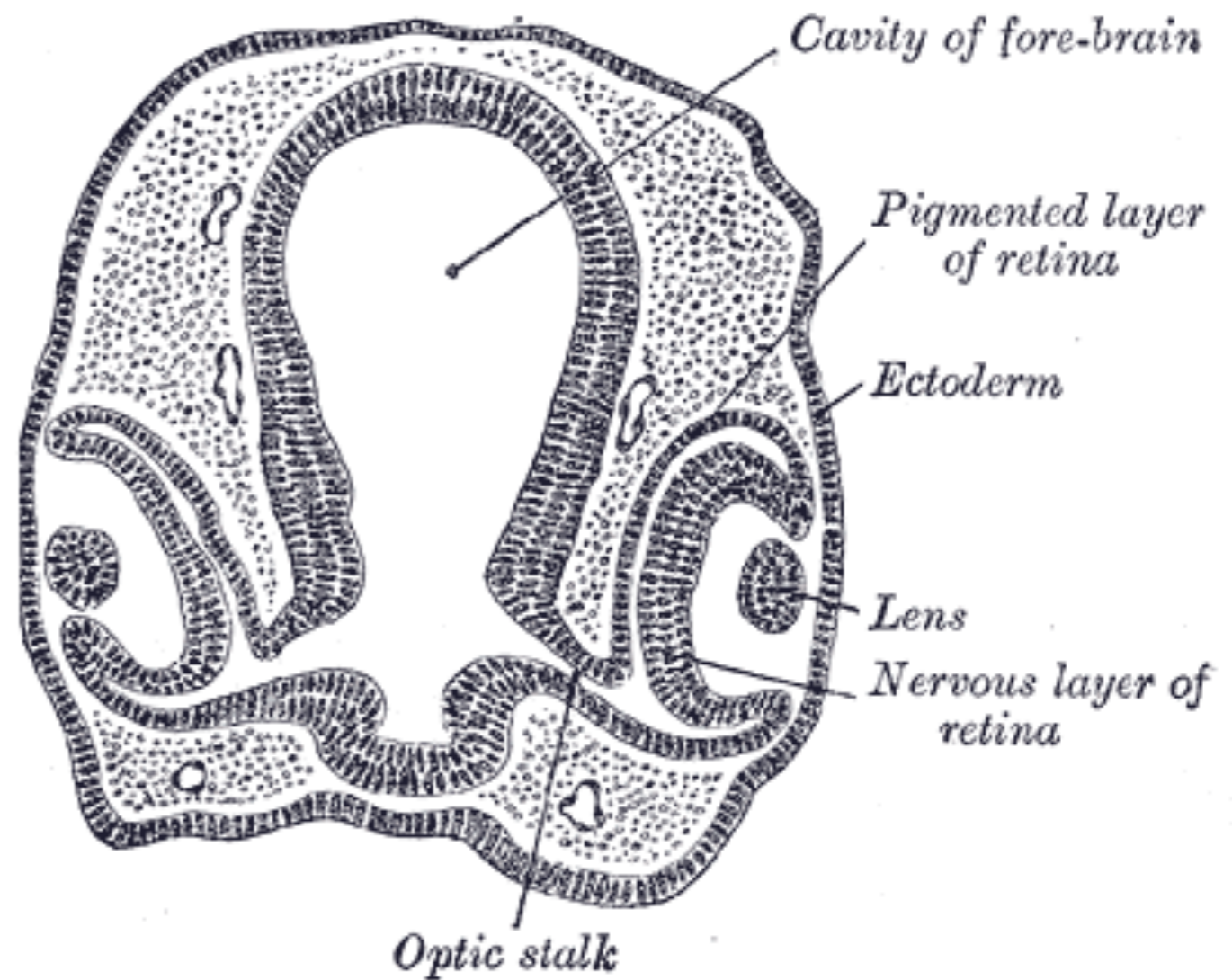
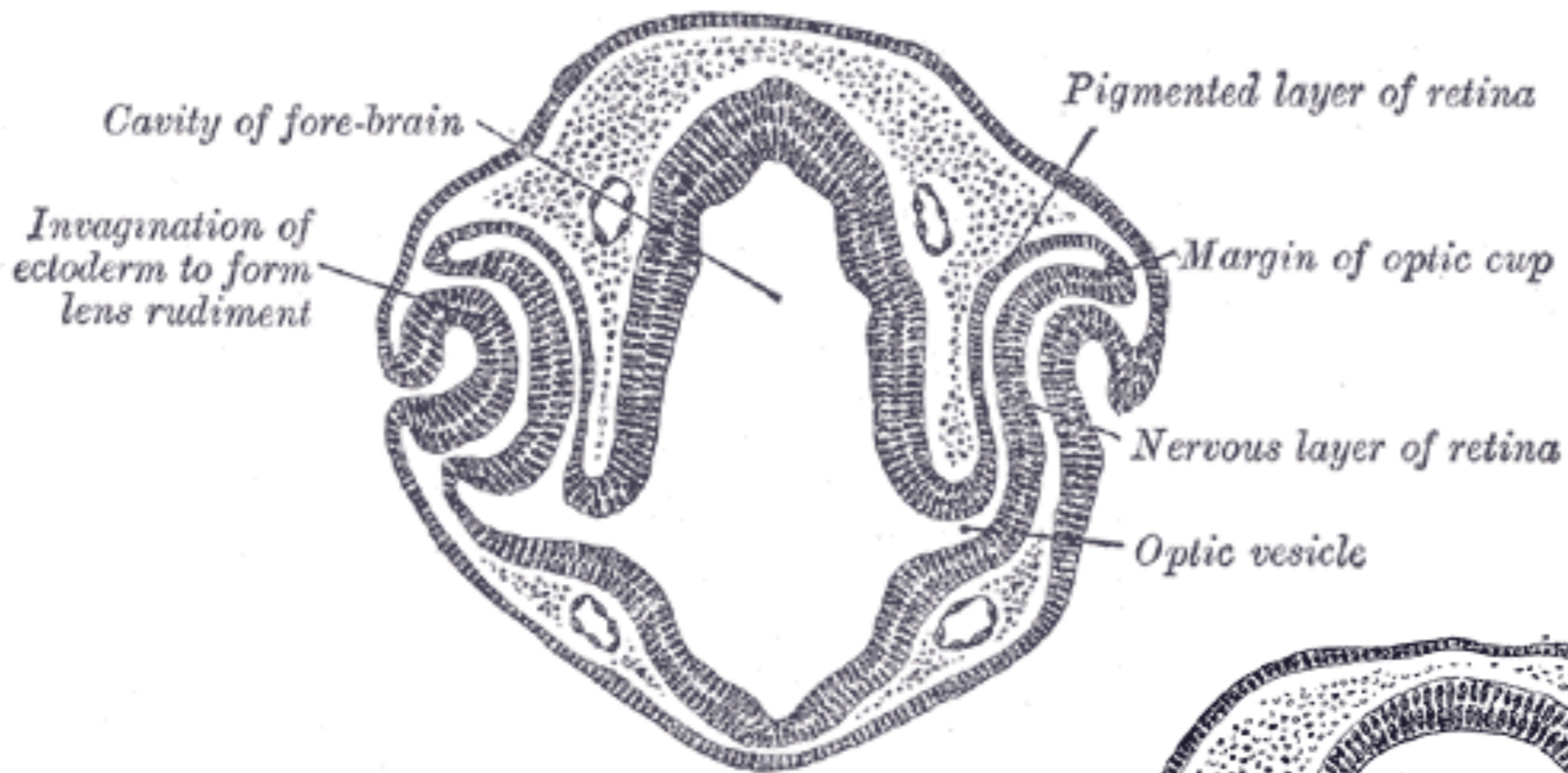
-Hans **Spemann** (1869–1941) -  
πανεπιστήμιο του Freiburg

-> σημαντικά πειράματα που έδειξαν τα  
**ρυθμιστικά χαρακτηριστικά** του  
εμβρύου της σαλαμάδρας



-> τον χειμώνα του **1896**, ενώ βρίσκεται απομονωμένος σε σανατόριο αναρρώνοντας από φυματίωση, διαβάζει *Το Βλαστικό Πλάσμα: μια Θεωρία Κληρονομικότητας* (*Das Keimplasma: eine Theorie der Vererbung*) του Weismann, και τον συναρπάζουν τα προβλήματα της **εμβρυολογίας**

-το **1924**, η Hilde **Mangold** (φοιτήτρια του Spemann), ανακοινώνει ότι όταν μεταμόσχευσε **μέρος** (το οποίο ονομάστηκε 'οργανωτής') από **πρώιμο έμβryo** σαλαμάνδρας ενός είδους, σε **διαφορετικό** μέρος του εμβρύου **διαφορετικού** είδους, αυτό τροποποίησε τον περιβάλλοντα ιστό του ξενιστή, και **ένα νέο δεύτερο έμβryo αναπτύχθηκε**



-το **1935** απονεμήθηκε στον Sremann το βραβείο Νόμπελ (η Mangold είχε εν τω μεταξύ πεθάνει) για τις λεπτομερείς μελέτες του για τον οργανωτή



## DISCOVERY OF THE "ORGANIZER"

Donor embryo

Host embryo



Dorsal blastopore lip

Secondary embryo

Host embryo

**1.** Remove dorsal blastopore lip cells from donor embryo.

**2.** Transplant these cells to ventral side of host embryo.

**3.** A secondary embryo begins growing in ventral side of host embryo.

**4.** Two complete embryos result, connected at the belly.

# Ολιστικές προσεγγίσεις: Spemann

- > για τον Spemann, η **πειραματική έρευνα** μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την κατανόηση του εμβρύου, αλλά το σύστημα πρέπει να μελετηθεί **ως ένα όλο**.
- > **μέθοδος του Spemann**: πειράματα μεταμόσχευσης **στο επίπεδο του ιστού**
- > η **διαφοροποίηση** ως μια σειρά από **επαγωγές** ολοένα και μεγαλύτερης εξειδίκευσης

Η **ολιστική στρατηγική** του Spemann:

- 1) η **επαγωγή** μπορεί να κατανοηθεί μόνο ως μια διαδικασία που συμβαίνει **στο επίπεδο του ιστού**
- 2) **αναδυόμενη (emergent) ιδιότητα** που **θα χαθεί** αν μελετηθεί **μόνο** στο κυτταρικό ή μοριακό επίπεδο

# Ολιστικές προσεγγίσεις: Spemann

Ο **Spemann** συμφωνεί με τον **Driesch** ότι το έμβρυο είναι 'harmonious equipotential system'

-> **ολιστής**, αλλά όχι βιταλιστής

-> όχι αναγωγιστής

-> διαδικασίες που συμβαίνουν σε **ανώτερα επίπεδα οργάνωσης**

Σύμφωνα με τον Hamburger (Γερμανός εμβρυολόγος), δεν πρέπει να δούμε τον Spemann ως βιταλιστή. Δεν είναι σωστό ότι:

'[Spemann's ]interpretation of **regulation** and of **harmonious systems** has a **vitalistic** aspect. **On the contrary**, he deserved credit for being **one of the first to point out the weakness of Driesch's argument** and to have shown that **the phenomena of regulation and of the harmonious - equipotential system are accessible to experimental analysis**'.

(Hamburger 1988)

# Ο οργανισμός ως όλο

-μέθοδοι εμβρυολόγων:

-> εν μέρει ή και πλήρης **διαχωρισμός** μερών του εμβρύου

-> **αναδιάταξη** μερών (με συμπίεση, μεταμόσχευση ή φυγοκέντρωση)

-από τα αποτελέσματα των πειραμάτων αυτών αναδύθηκε **ένας σημαντικός γενικός κανόνας:**

-> σε όλες τις περιπτώσεις, ένα μέρος του εμβρύου έχει την ικανότητα να προκαλέσει την εμφάνιση **περισσότερων** πραγμάτων από όσα θα προκαλούσε αν αφηνόταν στο **κανονικό** του περιβάλλον

-> σε πολλές περιπτώσεις, ένα **μέρος** του πρώιμου εμβρύου μπορούσε να οδηγήσει στην **εμφάνιση ενός ολοκληρωμένου ενήλικου οργανισμού**

-> η ανάπτυξη **δεν οφειλόταν αποκλειστικά στις εγγενείς ιδιότητες των κυττάρων** (δλδ θεωρούμενων το καθένα ξεχωριστά)

-το γεγονός ότι σε πολλές περιπτώσεις **κάθε** κύτταρο του διαιρούμενου ωαρίου μπορούσε να οδηγήσει σε έναν πλήρη οργανισμό (αλλά **δεν** το έκανε **υπό κανονικές συνθήκες**), υποδείκνυε στους εμβρυολόγους ότι ο οργανισμός **ως όλον** ελέγχει τις αναπτυξιακές διαδικασίες που συμβαίνουν στα μέρη του οργανισμού

-άρα ο οργανισμός είχε υπερκυτταρικές ιδιότητες: τα κύτταρα, κατά τους εμβρυολόγους, ήταν τα **εργαλεία** για την ανάπτυξη, και όχι οι **παράγοντες που την καθοδηγούν**

-> η ανάπτυξη δεν ήταν το **αποτέλεσμα μιας αποικίας ή κράτους κυττάρων**: ο οργανισμός φτιάχνει τα κύτταρα, όχι τα κύτταρα τον οργανισμό (τα κύτταρα ως αποτέλεσμα, και όχι αίτιο της ανάπτυξης).



# Ο οργανισμός ως όλο

‘It is not **division of labor** and **mutual dependence** that control the union of the blastomeres. It is neither **functional economy** nor **social** instincts that bind the two halves of an egg together, but **the constitutional bond of individual organization**. It is not simple adhesion of **independent** cells, but **integral structural cohesion**’

(Whitman (1893) ‘The Inadequacy of the Cell-Theory of Development’, *Journal of Morphology* 8: 639–658)

-δεν οδηγεί η κυτταρική διαίρεση στην οργάνωση, αλλά η οργάνωση στην κυτταρική διαίρεση

-πριν από τον σχηματισμό των κυττάρων υπάρχει ήδη ‘μια βαθμίδα οργάνωσης ως αποτέλεσμα της κληρονομικότητας’, το οποίο αποτελεί το **αρχικό σημείο** για κάθε οργανισμό, και το οποίο **προηγείται** του σχηματισμού των κυττάρων και τον **ρυθμίζει**

-> ενδείξεις από συγκριτικές μελέτες:

οργανισμοί που χρησιμοποιούν **για τον ίδιο σκοπό διαφορετικό** αριθμό κυττάρων

‘as if cells did not exist, or as if they existed only in complete subordination to its will’

-υπάρχουν **πρώτιστα** με **πολύπλοκες οργανώσεις**

-> άρα μπορεί να υπάρχει **πολυπλοκότητα με ένα και μόνο κύτταρο**. Σ’ αυτά η κυτταρική διαίρεση **έπεται** της οργάνωσης, και όχι το αντίθετο.

-ο Whitman συμπεραίνει ότι τα κύτταρα **δεν είναι η βασική μονάδα της οργανικής δομής**

# Ο οργανισμός ως όλο

-η καινούρια γενιά πειραματικών εμβρυολόγων υιοθετεί τις αντιρρήσεις του Whitman κατά της ιδέας του 'κράτους κυττάρων', πχ:

- > Edwin **Conklin** (1863–1952), Princeton [δεξιά]
- > T. H. **Morgan** (1866–1945), Columbia,
- > Ross **Harrison** (1870–1959), Yale
- > Frank R. **Lillie** (1870–1947), Chicago

-ο **Lillie** γράφει σχετικά το 1906:

'The **organism** is **primary, not secondary**, it is an **individual**, not by virtue of the **cooperation of countless lesser individualities** but an individual that **produces** these **lesser individualities** on which its full expression depends'

-E. B. **Wilson** ακόμα υποστηρίζει το 1925:

'the multicellular organism in general is comparable to an **assemblage of Protista** which has undergone a high degree of **integration** and **differentiation** so as to constitute essentially a **cell-state**'

[Wilson (1925) *The Cell in Development and Heredity* (3d ed.): 103]



# Επιγένεση και Προσηματισμός

- πολλά πειράματα έδειχναν τις **ρυθμιστικές ιδιότητες** των εμβρυϊκών κυττάρων
- > αλλά δεν διέθεταν **όλα** τα κύτταρα την ικανότητα να οδηγήσουν σε έναν ολοκληρωμένο οργανισμό —δεν ήταν όλα ‘ολοδύναμα’ (**totipotent**)
- > ο **Driesch** είχε υποθέσει ότι **κάθε μέρος** του πρώιμου εμβρύου ήταν ικανό να αναπτυχθεί σε οποιονδήποτε ιστό (ή και σε ολόκληρο τον οργανισμό), και το τι πραγματικά θα κάνει εξαρτάται από τις **σχέσεις** που έχει με άλλα μέρη
- > ως τα μέσα του 19<sup>ου</sup> αιώνα, οι εμβρυολόγοι ήξεραν ότι αυτό ισχύει **εν μέρει μόνο** —η ‘μοίρα’ ενός κυττάρου ήταν **συνάρτηση της θέσης του** (άρα των σχέσεών του με άλλα μέρη του οργανισμού), **αλλά και της εσωτερικής του οργάνωσης**
- δλδ σε κάποιο στάδιο της ανάπτυξης πράγματι συνέβαινε **κυτταρική διαφοροποίηση**
- για παράδειγμα, αν ένα **δεξί άκρο** μεταμοσχευθεί στην **αριστερή πλευρά** του σώματος, **αφότου** το σώμα έχει αρχίσει να διαφοροποιείται, τότε **παραμένει δεξί άκρο** και **δεν τροποποιείται** λόγω του νέου συσχετισμού με το υπόλοιπο σώμα
- πειράματα σε καλλιέργειες ιστών έδειξαν ότι κάποιες από τις **διαφορές μεταξύ σωματικών κυττάρων παρέμεναν** και όταν τα κύτταρα **απομακρύνονταν** από το σώμα
- βιοχημικές και μορφολογικές αλλαγές σε ένα κύτταρο που συνέβαιναν κατά την ανάπτυξη, **κληρονομούνταν στους απογόνους του κυττάρου**
- > **και η εσωτερική οργάνωση και το περιβάλλον** (δλδ τα γειτονικά κύτταρα) καθορίζουν τη ‘μοίρα’ ενός κυττάρου ή ιστού

# Επιγένεση και Προσηματισμός

-άλλα πειράματα έδειξαν ότι σε **διαφορετικούς** οργανισμούς ισχύουν **διαφορετικά** πράγματα [διαφορά βιολογίας με φυσική και χημεία -> στη βιολογία πάντα υπάρχουν **εξαιρέσεις** ]

-> σε μερικούς οργανισμούς, υπάρχει **ήδη** κυτταρική διαφοροποίηση σε πιο **πρώιμα** στάδια της ανάπτυξης -δλδ μέσα στον ίδιο το **ζυγώτη, προτού** διαιρεθεί για πρώτη φορά

-Για παράδειγμα, τα **πρώτα κύτταρα** κατά την αυλάκωση του ζυγώτη σε κάποια φύλα (πχ μαλάκια, δακτυλιοσκώληκες (Annelida), ασκίδια) σχηματίζουν **μέρος μόνο** του οργανισμού

-> **δεξί ή αριστερό** ήμισυ του ζώου από κύτταρο που βρίσκεται στα δεξιά ή αριστερά, αντιστοίχως

-> **πρόσθιο ή οπίσθιο** τμήμα από αντίστοιχα κύτταρα

-> κάθε ένα από τα 4 κύτταρα (στο στάδιο των 4 κυττάρων) μπορεί να σχηματίσει το αντίστοιχο **τέταρτο** του ζώου

-Τέτοιες περιπτώσεις αναφέρονταν ως '**μωσαϊκά έμβρυα**'

-> η διαφορά μεταξύ **μωσαϊκών** και **ρυθμιστικών** εμβρύων (πχ στους αχινούς και στις σαλαμάνδρες) αντικατόπτριζε τη **σχετική επιρροή** των αλληλεπιδράσεων μεταξύ κυττάρων για τον καθορισμό της 'μοίρας' του κυττάρου

-> αν και **όλα** τα έμβρυα ρυθμίζονταν σε κάποιο βαθμό από **κυτταρικές αλληλεπιδράσεις**, στα μωσαϊκά έμβρυα οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ κυττάρων φαίνονταν να είναι αρκετά **περιορισμένες**



# Επιγένεση και Προσχηματισμός

- Βλέπουμε άρα ότι** οι εμβρυολόγοι χρησιμοποιούσαν 2 έννοιες, την **επιγένεση** και τον **προσχηματισμό**, για να κατανοήσουν την εμφάνιση του εμβρύου από τον ζυγώτη.
- αν και το **περιβάλλον** παίζει ρόλο για την **διαφοροποίηση** κατά την **ανάπτυξη**, ήταν ξεκάθαρο ότι κάποιου είδους **‘οργανωτικό σχέδιο’** ήταν απαραίτητο για να εξηγηθούν όλες οι κινήσεις των κυττάρων και των μερών του εμβρύου που συμβαίνουν κατά την ανάπτυξη
- κατά τις επόμενες δεκαετίες, πολλοί **εμβρυολόγοι** ερεύνησαν αυτή την **οργάνωση** του γονιμοποιημένου ωαρίου ως την **πρωταρχική βάση της ανάπτυξης**

# The Organism as a Whole

From a Physicochemical Viewpoint

By

Jacques Loeb, M.D., Ph.D., Sc.D.

Member of the Rockefeller Institute for Medical Research

---

*With 51 Illustrations*

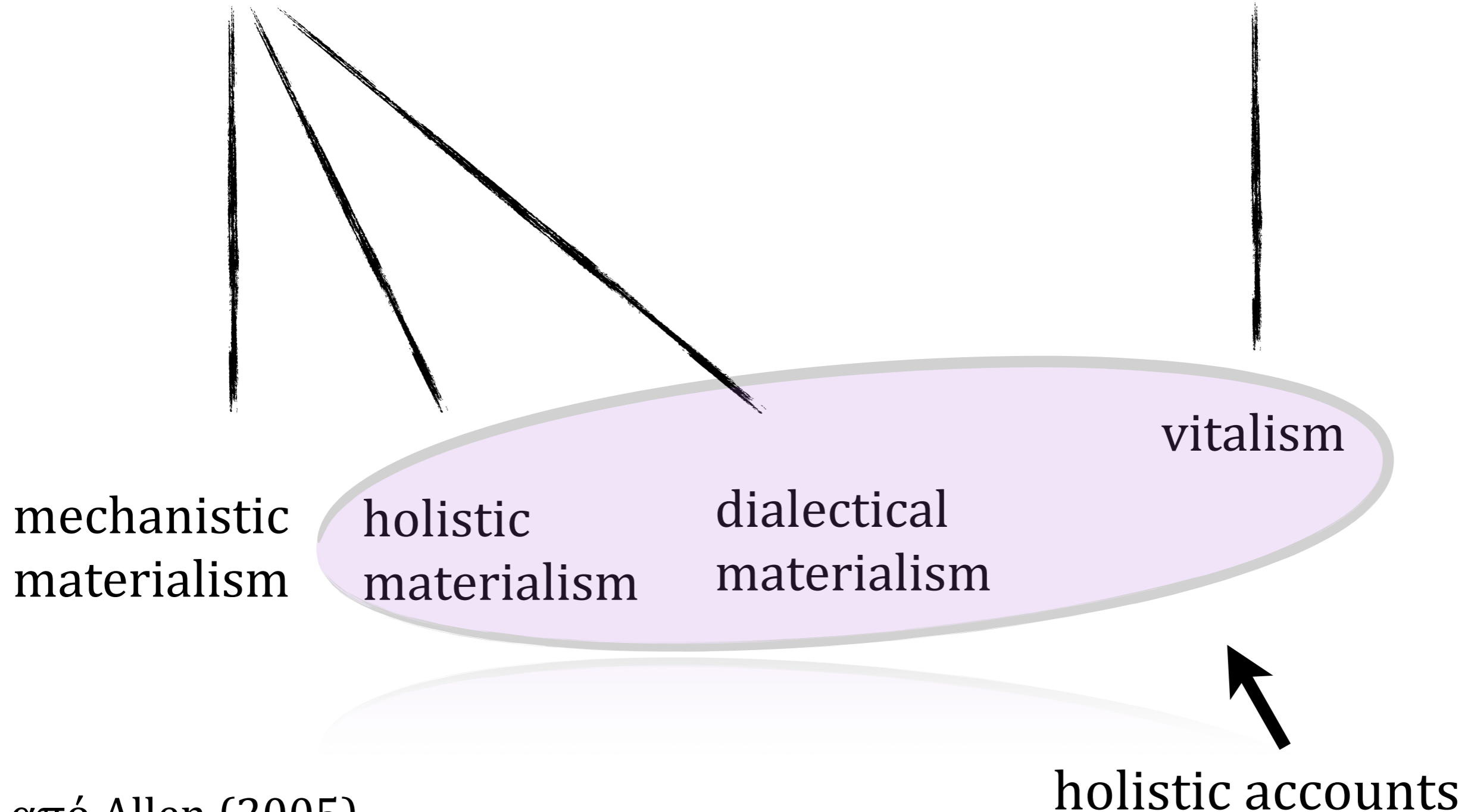
---

G. P. Putnam's Sons  
New York and London  
The Knickerbocker Press

# Προσεγγίσεις στην βιολογία στις αρχές του 20ού αιώνα

materialism

non-materialism



από Allen (2005)



