

مقایسه ساختار و فراساختار فولیکول های مو و پر

احمد قارزی

دریافت: 1391/11/15 / پذیرش: 1392/9/24

گروه زیست شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه لرستان، خرم آباد، ایمل: ahgharzi@yahoo.com

چکیده. طرز تشکیل فولیکول پر و فولیکول مو در مرحله جنینی تقریباً مشابه است. هدف تحقیق حاضر بررسی شباهت ها و تفاوت های ساختاری این دو نوع فولیکول در موش های صحرایی و کبوترهای بالغ است. برای این منظور، پس از خارج کردن فولیکول ها، آنها را برای بررسی با میکروسکوپ نوری و الکترونی آماده کردیم. نتایج این تحقیق نشان داد که این دو نوع فولیکول از نظر داشتن پاپیلا درمی و ماتریکس اپیدرمی مشابه هستند. همچنین نحوه تولید رشته مو و پر در آنها تقریباً یکسان است. اما برخلاف فولیکول مو، در بخش بالای پاپیلا درمی فولیکول پر یک بخش متمایز به نام پولپ وجود دارد. در مرکز این پولپ و همچنین پاپیلا درمی یک رگ خونی قرار دارد که نظیر آن در فولیکول مو دیده نمی شود. یکی دیگر از تفاوت های مشاهده شده به ضخامت غشای پایه ای مربوط می شود که در مرز ماتریکس اپیدرمی و پاپیلا درمی وجود دارد و در فولیکول پر نسبت به فولیکول مو از ضخامت بسیار بیشتری برخوردار است. همچنین در قاعده فولیکول پر جمعیت مشخصی از سلول های شبه بنیادی دیده می شود که نظیر آن در فولیکول مو مشاهده نشد. با توجه به نتایج به نظر می رسد که پر در پرندگان و مو در پستانداران برای اهداف زیستی مختلفی سازگاری یافته اند.

واژه های کلیدی: پاپیلا درمی، ماتریکس اپیدرمی، سلول های بنیادی اپیدرمی، پولپ.

Structural and ultrastructural comparison of hair and feather follicles

Ahmad Gharzi

Received 06.03.2013/ Accepted 15.12.2013

Department of Biology, Faculty of Science, Lorestan University, Khorramabad, Iran

Email: ahgharzi@yahoo.com

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

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

مقدمه

با وجود منشأ تکاملی متفاوت، وجود وقایع مشابه در دوره جنینی باعث شده است که این دو ساختار پوستی در حیوان بالغ آناتومی و بافت شناسی نسبتاً مشابهی را به نمایش بگذارند. مطالعات متعددی در باب ساختار آناتومیکی و میکروسکوپی این دو فولیکول انجام گرفته است (Yu et al., 2004). این مطالعات سازمان دهی کلی این فولیکولها و مولکولهای درگیر در اتفاقات داخل سلولی و بین سلولی را تا حدودی در آنها روشن کرده است. فولیکولها ساختارهای استوانه‌ای شکل در پوست هستند که ضمن تولید پر و مو آنها را محکم در پوست نگه می‌دارند. در قاعده این فولیکولها که در درون درم قرار می‌گیرد توده‌ای سلول مزانشیمی به نام پاییلای درمی وجود دارد که با ارسال پیام‌هایی سلول-های اپیدرمی پیرامون خود را که سلولهای ماتریکس نامیده می‌شوند وادار به تکثیر می‌کنند (Jiang et al., 2011). همچنان که سلولهای به دست آمده از تکثیر به طرف بالا حرکت می‌کنند تمایز می‌یابند و به پر یا مو تبدیل می‌شوند. بنابر مطالعات انجام شده درباره هردوی این فولیکولها، سلولهای پاییلای درمی برای ترمیم دوره‌ای پر و مو حیاتی هستند. عقیده بر این است که هردو فولیکول پر و مو واجد مخزنی از سلولهای بنیادی اپیدرمی هستند که نه تنها سلولهای لازم برای رشد پر یا مو را تأمین می‌کنند، بلکه در فراهم آوردن سلولهای اپیدرمی برای اپیدرم پوست در جریان رشد و ترمیم آن نیز ضروری هستند (Yu et al., 2002; Talor et al., 2000). تحقیقات مختلف انجام شده مشخص کرده که از نظر موقعیت قرارگیری این سلولهای بنیادی اپیدرمی و ملانوسیت‌ها در این دو فولیکول تفاوت‌هایی وجود دارد (Lin et al., 2013; Yue et al., 2005; Morris et al., 2004).

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

ظریف فولیکول‌های پوزه یا ویرینا به آرامی و یک‌به‌یک از پوست بیرون آورده شد (Gharzi & Jahoda, 2011; Gharzi et al., 2012). برخی فولیکول‌های خارج‌شده برای مطالعات بافت‌شناسی به محلول فرمالین نمکی 4٪ با دمای 4°C منتقل و برخی دیگر به منظور آماده‌سازی برای میکروسکوپ الکترونی به محلول کارنوفسکی با دمای 4°C منتقل شدند.

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

آماده‌سازی فولیکول‌ها

به‌منظور آماده‌سازی نمونه‌ها برای مطالعات بافت‌شناسی، نمونه‌ها پس از 24 ساعت تثبیت‌شدن در محلول 4٪ فرمالین نمکی با گذراندن از میان یک سری اتانول با غلظت بالارونده (70٪ و 95٪ دو ساعت برای هر کدام و 100٪ سه ساعت) ابتدا آبیگری شدند. فولیکول‌ها سپس با قرارگرفتن در تولوئن برای سه ساعت شفاف شدند و سپس مرحله نفوذ دادن (برای 24 ساعت) و قالب‌گیری با پارافین در مورد آنها انجام شد. با کمک یک

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

مواد و روش‌ها

تهیه نمونه‌ها و خارج کردن فولیکول‌های مو و پر از پوست آنها

پنج موش صحرائی نژاد Piebald Virol Glaxo (PVG) که در شرایط آزمایشگاهی نگهداری می‌شدند و پنج کبوتر معمولی *Columba livia* که از بازار تهیه شد برای این کار انتخاب شدند. در تمام مراحل کار با حیوانات زنده موازین اخلاقی درباره رفتار با آنها کاملاً رعایت شد. هردو حیوان، با قرارگرفتن در دسیکاتور محتوی کلروفورم ابتدا بیهوش و سپس با رهاکردن آنها در این وضعیت کشته شدند. موش‌ها، پس از کشته شدن، روی تشنگ تشریح خوابانده شدند و با استفاده از قیچی جراحی ظریف یک برش روی پوست بالای لب فوقانی آنها ایجاد شد. پوست بریده با گیره مخصوص جراحی گرفته و به عقب برگردانده شد، به‌گونه‌ای که سطح داخلی پوست در معرض دید قرار گرفت. سپس به شیوه‌ای که قبلاً توصیف شد و با کمک پنس‌های

می‌رسد درحال پشت سر گذاشتن مراحل تمایز به کراتینوسیت‌های ساقه مو هستند.

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

میکروتوم (Leitz 1512، آلمان) برش‌هایی به ضخامت 7 میکرون از فولیکول‌ها تهیه و برش‌ها با ترکیبی از آبی آلسین، همتوکسلین و ایگرت و پونسا کوتیس (مرک، آلمان) رنگ آمیزی شدند.

درجهت آماده‌سازی نمونه‌ها برای میکروسکوپ الکترونی، پس از تثبیت اولیه آنها در محلول کارنوفسکی برای مدت یک ساعت، ثابت‌سازی ثانویه آنها با محلول اسمیوم تتراکسید صورت گرفت و قالب-های رزینی تهیه‌شده به‌وسیله اولترامیکروتوم (لایکا AG، اتریش) برش داده شدند. برش‌ها به ترتیب با اسات اورانیل و سیترات سرب 1٪ رنگ آمیزی شدند. برش‌های رنگ آمیزی شده در نهایت با میکروسکوپ الکترونی گذاره (Philips 400T، هلند) مشاهده و بررسی شدند.

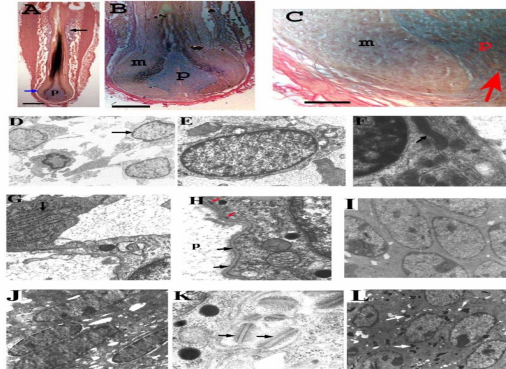
نتایج

مورفولوژی و ساختار فولیکول‌ها در مرحله رشد

درباره فولیکول‌های موی ویریسا، آنها از بیرون با غلاف کلژنی سختی احاطه می‌گردند. درباب فولیکول مو در سرتاسر مرحله رشد یا آنازن انتهایی تحتانی فولیکول یک ظاهر پیزی‌شکل یا حباب‌مانند را به نمایش می‌گذارد (شکل 1A). در قسمت مرکزی این حباب یک پایلای درمی قرار گرفته که به‌استثنای بخش ساقه قاعده‌ای توسط بخش اپیدرمی که معمولاً به آن ماتریکس اپیدرمی گفته می‌شود احاطه می‌شود (شکل 1B). پایلای درمی بزرگ و مشخص است و در قسمت رأسی به داخل بخش مرکزی رشته موی درحال رشد امتداد می‌یابد. سلول‌های پایلا در یک ماتریکس خارج سلولی فراوان که میل و قرابت شدیدی با آبی آلسین نشان می‌دهد قرار دارند. ماتریکس اپیدرمی چندلایه بوده و در ناحیه تحتانی از سلول‌های کروی، کوچک و متراکم تشکیل می‌شود (شکل 1C)، ولی در سطوح بالاتر این سلول‌ها حجیم‌تر و درازتر می‌شوند و به نظر

دانه های ملاتین در سیتوپلاسم و لابه لای سلول های اپیدرمی مشاهده شد (شکل 1L).

طویل و کشیده درمی آیند. در این نواحی نسبت به بخش پایینی بین سلول ها اتصالاتی های دسموزومی فراوان تری دیده می شود (شکل 1K). در فولیکول هایی که موی تیره ایجاد می کنند در این ناحیه بالایی تعداد زیادی



شکل 1- ساختار فولیکول موی ویریسای موش در مرحله رشد. (A) برش طولی از فولیکول که ساختار پیازی شکل انتهایی آن را نشان می دهد. پایلای درمی (p) از اطراف توسط ماتریکس اپیدرمی ضخیمی (پیکان آبی) احاطه می شود. اپیدرم خود توسط غلاف درمی (پیکان تیره) احاطه می شود. (B) بزرگ نمایی بالاتر از بخش انتهایی فولیکول که پایلای درمی بزرگ (p) و ماتریکس خارج سلولی غنی از گلیکوزآمینوگلیکان ها (رنگ آبی) را نشان می دهد. (C) بزرگ نمایی بالاتر تصویر قبلی. به جز ناحیه ساقه اتصالاتی (پیکان قرمز) پایلای توسط یک ماتریکس اپیدرمی (m) چندلایه احاطه شده است. (D) الکترومیکروگراف سلول های پایلای درمی. سلول های پایلای با هسته های مشخص (پیکان) کاملاً از هم جدا و بین آن ها فضای بین سلولی زیادی دیده می شود. (E) سلول ها فیبروبلاست-مانند هستند و اندامک های سلولی از جمله میتوکندری (پیکان در F) و شبکه آندوپلاسمی وسیع (پیکان در G) در سیتوپلاسم آنها دیده می شود. (H) در محل اتصال پایلای درمی (p) به اپیدرم اطراف (e) یک غشای پایه مشخص (پیکان های تیره) وجود دارد. این سلول ها توسط اتصالات نیمه دسموزومی (پیکان های قرمز) به غشای پایه متصل هستند. (I) سلول های اپیدرمی بخش تحتانی ماتریکس متراکم و کوچک هستند. (J) سلول های اپیدرمی بخش بالایی ماتریکس بلند و کشیده اند. در نواحی بالاتر تعداد زیادی دسموزوم (پیکان ها در K) و دانه های ملاتین (پیکان ها) بین سلول های اپیدرمی دیده می شود. خط نشانه در A برابر 250، در B 100 و در C 50 میکرومتر. بزرگ نمایی الکترومیکروگراف های D $\times 4600$ ، E $\times 10000$ ، F $\times 18000$ ، G $\times 28000$ ، H $\times 36000$ ، I $\times 6000$ ، J $\times 8000$ ، K $\times 60000$ و L $\times 4600$.

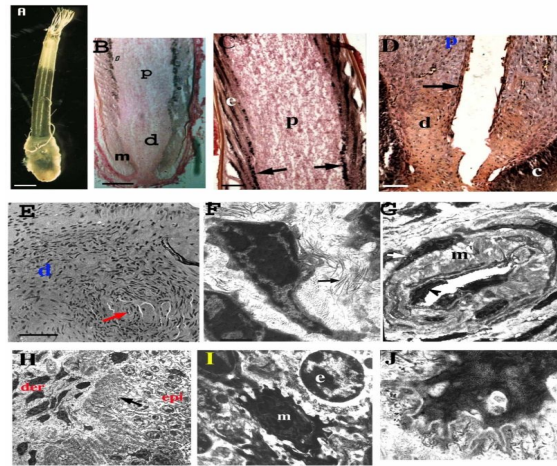
Fig. 1. Structure of rat's vibrissa follicle during growing stage. (A) A longitudinal section through the follicle which shows its bulbous shape. Dermal papilla (p) is surrounded by a thick epidermal matrix (blue arrow) covered by a dermal sheath. (B) Higher magnification of the follicle's end which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

اپیدرمی است که سلول‌ها تمایز پیدا کرده و مقدمه تشکیل ریشک‌های پر ایجاد می‌گردد. بر خلاف مو، در فولیکول پر یک رگ خونی بزرگ از طریق ساقه اتصالیه قاعده‌ای به پایلا وارد و در مرکز پایلا و پولپ به طرف ناحیه فوقانی فولیکول حرکت می‌کند (شکل 2D).

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

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

فولیکول شاه‌پر در حال رشد نیز واجد مشخصاتی است که بسیار مشابه آن چیزی است که فولیکول مو در مرحله مشابه نمایان می‌کند. این فولیکول‌ها دارای ساختاری کوزه‌مانند هستند که توسط غلافی از بافت همبند احاطه می‌شوند (شکل 2A). از سطح فوقانی این فولیکول، غلاف پر خارج شده که در داخل آن ریش‌ها قرار دارند. در نهایت همچون ناحیه راسی این غلاف شکافته شده و با نظم گرفتن و مرتب‌شدن ریش و ریشک‌ها پهنه پر شکل می‌گیرد. در نمای میکروسکوپی، یک توده بسیار بزرگ از سلول‌های درمی در طول ناحیه میانی فولیکول مشاهده می‌شود (شکل 2B). این ساختار درمی از دو بخش تحتانی و فوقانی تشکیل می‌شود، هرچند از نظر بافتی مرز کاملاً مشخصی بین این دو دیده نمی‌شود. ناحیه تحتانی پایلا درمی نامیده می‌شود که از سلول‌های شبه فیبروبلاست تشکیل شده و در یک ماتریکس خارج سلولی فراوان قرار می‌گیرند. برخلاف پایلا درمی فولیکول مو، پایلا درمی پر با آبی آلسین که با گلیکوزآمینوگلیکان‌ها واکنش می‌دهد رنگ نگرش بلکه با ظاهری قرمز رنگ نمایان شد. همچون پایلا مو، پایلا فولیکول پر نیز به جز در بخش ساقه اتصالیه تحتانی به وسیله یک بخش اپیدرمی ضخیم و چندلایه احاطه می‌شود. سلول‌های بخش اپیدرمی به شکل کاملاً متراکم قرار داشته و هنگام رنگ شدن با همتوکسیلین یک واکنش بازوفیلی قوی از خود نشان می‌دهند. این بخش اپیدرمی که یقه نام دارد ناحیه‌ای است که با انجام تکثیر سلولی در آن، سلول‌های مورد نیاز برای ساختن رشته پر فراهم می‌شود (شکل 2C). سه چهارم فوقانی توده درمی پولپ یا پرد نامیده شده و در واقع از سلول‌های مرده و مواد خارج سلولی ترشح شده از سلول‌های پایلا تشکیل می‌شود. پولپ توسط یک بافت اپیدرمی که از ناحیه یقه نازک‌تر بوده و حاوی سلول‌های پیگمان‌دار است احاطه می‌شود. در این ناحیه از بافت



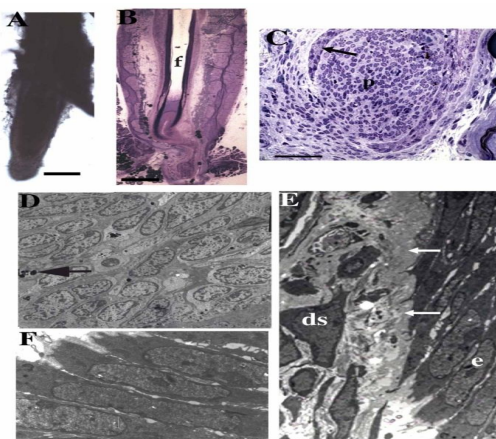
شکل 2- ساختار فولیکول پر درحال رشد در کبوتر. (A) مورفولوژی خارجی فولیکول. (B) یک برش طولی از فولیکول. بافت درمی به دو ناحیه پایلای درمی تحتانی (d) و پولپ فوقانی (p) تقسیم می شود. ماتریکس اپیدرمی (m). (C) بزرگنمایی بالاتر بخش بالایی فولیکول که پولپ (p) و بافت اپیدرمی (e) اطراف آن را نشان می دهد. در محل تماس پولپ و بافت اپیدرمی تعداد زیادی دانه های رنگی (پیکان ها) در ریش های درحال تشکیل دیده می شود. (D) بزرگنمایی بالاتر از بخش تحتانی یک فولیکول درحال رشد دیگر که رگ بزرگ خونی مرکزی (پیکان) را که در طول پایلا (d) و پولپ (p) حرکت می کند نمایش می دهد. بقه اپیدرمی (c) نیز در این تصویر مشاهده می شود. (E) برش نیمه نازک از پایلای درمی (d) که سلول ها به صورت حلقه وار در اطراف رگ مرکزی (پیکان) قرار می گیرند. (F) الکترومیکروگراف سلول های پایلای درمی که داخل یک ماتریکس خارج سلولی غنی از رشته شناورند. (G) برش عرضی از رگ مرکزی پایلا که سه لایه دیواره رگ شامل انتیما (نوک پیکان تیره)، مدیا (m) و ادوانتیس (پیکان سفید) مشخص است. (H) یک غشای پایه ضخیم و مشخص (پیکان) بین بخش اپیدرمی (epi) و درمی (der) دیده می شود. (I) هسته سلول های اپیدرمی گرد است و تعدادی سلول های دندریتیک (m) در بین آن ها دیده می شود. (J) سلول دندریتیک که واجد ضمائم سیتوپلاسمی متعددی است. خط نشانه در A برابر با 1 میلی متر، در B و C 50 میکرومتر، در D 30 میکرومتر، در E 25 میکرومتر. بزرگنمایی الکترومیکروگراف های F $\times 17000$ ، G $\times 6000$ ، H $\times 2800$ ، I $\times 13000$ و J $\times 36000$.

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

مورفولوژی و ساختار فولیکول ها طی دوره استراحت

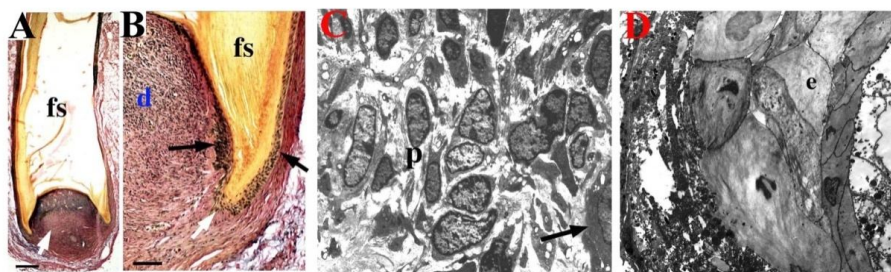
هر دو فولیکول مو و پر پس از طی مرحله رشد که طول مدت آن در فولیکول های مختلف فرق می کند وارد فاز استراحت می شوند و این زمانی است که رشته مو و ساقه پر ساخته شده در مرحله رشد شروع به حرکت کردن به طرف سطح پوست می کند و پاپیلای درمی قاعده ای چروکیده می شود. فولیکول مو در طول این دوره، که به تلوزن معروف است، یک انتهای باریک و نوک تیز دارد (شکل 3A). در برش های بافت شناسی قسمت قاعده ای (بولب) آن به صورت تکمه ای در انتها دیده

می شود (شکل 3B). پاپیلای درمی کوچک است و به وسیله یک نوار نازک از سلول های اپیدرمی احاطه می شود (شکل 3C). سلول های پاپیلا نسبت به مرحله رشد بسیار متراکم ترند و دارای اندازه کوچک تر و زوائد سیتوپلاسمی کمتری هستند (شکل 3D). در بخش اپیدرمی نیز تعداد لایه های سلولی نسبت به مرحله رشد کاهش مشخصی نشان می دهد و سلول ها بزرگ و کشیده هستند. این سلول های اپیدرمی هنوز هم توسط غشای پایه از سلول های درمی جدا می شوند، ولی نسبت به مرحله رشد این غشا بسیار ضخیم تر است (شکل 2E).



شکل 3- ساختار فولیکول مو و پریسا در مرحله استراحت (تلوزن). (A) شکل ظاهری یک فولیکول تلوزن که انتهای تحتانی باریک آن را نشان می دهد. (B) ساختار بافتی یک فولیکول تلوزن که بخش قاعده ای پیاز در آن به صورت تکمه دیده می شود. رشته موی تولید شده که اکنون کلاب نامیده می شود (f) به سمت سطح پوست حرکت کرده است. (C) بزرگ نمای بالاتر ناحیه بولب که سلول های پاپیلای (p) متراکم و لایه بسیار نازکی از سلول های اپیدرمی (پیکان) اطراف آن را نشان می دهد. (D) الکترومیکروگراف پاپیلای درمی متراکم که لیزوزومها (پیکان) به صورت نقاط تیره رنگ در داخل سیتوپلاسم سلول ها دیده می شوند. (E) الکترومیکروگراف محل اتصال (پیکان) ماتریکس اپیدرمی و سلول های غلاف درمی. (F) این تصویر سلول های اپیدرمی را که در انتهای قاعده ای پیاز قرار دارند نشان می دهد. خط نشانه در تصاویر A و B 200 و در C 60 میکرومتر است. بزرگ نمای الکترومیکروگراف های D $\times 3600$ ، E $\times 4000$ و F $\times 6000$.

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



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

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

(شکل 4B). این توده کراتینه به وسیله لایه نازکی از اپی تلیال شاخی نشده از بیرون احاطه می‌شود. در طرف داخل این توده و مجاور پاپیلای درمی اجتماعی از سلول‌های اپی تلیال کوچک و متراکم دیده می‌شود که هسته‌های آنها به شدت با هماتوکسیلین رنگ می‌گیرند. سلول‌های پاپیلا نسبتاً کوچک و فشرده هستند و فضای کمی بین آنها وجود دارد (شکل 4C). در بخش بیرونی، سلول‌های اپیدرمی کاملاً کراتینه شده و اندامک‌های سیتوپلاسمی در آنها دیده نمی‌شود (شکل 4D).

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

در فولیکول پر مرحله استراحت پاپیلای درمی نسبت به مرحله رشد بسیار کوچک و حاوی سلول‌های متراکم به ویژه در ناحیه قاعده‌ای است (شکل 4). پولپ نیز در این مرحله بسیار کوچک و در بعضی موارد تشخیص‌ناپذیر است. پاپیلا از جوانب و بالا به وسیله بخش اپیدرمی که عمدتاً غیرسلولی و کراتینه شده است احاطه می‌شود

بحث

نتایج این مطالعه نشان داد که فولیکول موی ویبرسا و فولیکول پر کبوتر شباهت‌ها و تفاوت‌هایی دارند. در مورد شباهت‌ها هردو فولیکول دارای ساختار استوانه‌ای شکلی هستند که از اپیدرم تا ناحیه عمقی درم نفوذ پیدا می‌کنند؛ هردو فولیکول در بخش قاعده‌ای و میانی خود مجموعه‌ای از سلول‌های درمی به نام پایلا دارند که سبب القای روند تقسیم و تکثیر در سلول‌های اپیدرمی اطراف می‌شوند. در هردو فولیکول سلول‌های پایلا درمی واجد شبکه آندوپلاسمی غنی و ریبوزوم‌های فراوان است. در حد فاصل بین سلول‌های پایلای درمی و اپیدرم پیرامونی یک غشای پایه مشخص وجود دارد (Rogers, 2004). در بخش اپیدرمی سلول‌های ناحیه قاعده‌ای فولیکول کوچک و متراکم و غنی از اندامک‌های سیتوپلاسمی هستند، ولی به طرف بخش‌های فوقانی سلول‌ها به تدریج حجیم می‌شوند و از اندامک‌های فعال سیتوپلاسمی آنها کاسته و فرایند تمایز انتهایی در آنها دیده می‌شود. در بخش قاعده‌ای سلول‌های اپیدرمی هردو فولیکول واکنش بازوفیلی بسیار بارزی با رنگ هماتوکسلین نشان می‌دهند. در باب تفاوت‌های ساختاری بین این دو اندام، تحقیق حاضر مشخص کرد که برخلاف پایلای درمی فولیکول مو، که سلول‌ها در تمام مساحت بافت به طور نسبتاً یکنواخت پراکنده شده‌اند، در فولیکول پر سلول‌ها در یک‌چهارم قاعده‌ای پایلا متمرکز شده و سه‌چهارم فوقانی پایلا که به پولپ یا پرد مشهور است عمدتاً توسط ماتریکس خارج سلولی اشغال شده و واجد سلول‌های درمی فعال اندکی است. همچنین مطالعه اخیر نشان داد که برخلاف ماتریکس خارج سلولی پایلای درمی فولیکول مو که از ترکیبات گلیکوز-آمینوگلیکان غنی است (با توجه به رنگ‌پذیری شدید آنها با آبی آلسین) ماتریکس پایلای فولیکول پر فاقد

این ترکیبات است و به جای آن از رشته‌های بافت هم‌بند به ویژه کلاژن غنی است. تفاوت آشکار دیگری که در این دو فولیکول مشاهده شد این بود که برخلاف فولیکول مو یک رگ خونی بزرگ مرکزی در طول پایلا و پولپ فولیکول پر مشاهده می‌شد.

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

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

وجود اجتماعی از سلول‌های اپیدرمی متصل به پایلا در فولیکول‌های پر در حال استراحت نتیجه جالبی بود که ممکن است نشانه جایگاه قرارگیری سلول‌های اپیدرمی بنیادی در فولیکول پر باشد. این سلول‌ها به راحتی از بخش کراتینه‌شده ماتریکس قابل تمایز و تفکیک اتدولی در عین حال به وسیله یک غشای پایه ضخیم به طور محکم به سلول‌های پایلا چسبیده بودند. در نتیجه به نظر می‌رسد که این سلول‌ها در جریان

سلول‌های بنیادی هستند که در چرخه بعدی به همراه پاپیلای درمی جوانه پر را می‌سازند (Yue, 2005).

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

در باب تفاوت‌ها می‌توان گفت عقیده بر این است که بخش اپیدرم ماتریکس فولیکول پر از چندلایه تشکیل می‌شود: لایه قاعده‌ای مجاور انتهای پاپیلای درمی، لایه حد واسط و لایه شاخی‌شده خارجی مجاور غلاف فولیکول (Yu et al., 2004)، در حالی که چنین تقسیم‌بندی مشخصی حداقل درباره ماتریکس اپیدرمی فولیکول مو گزارش نشده است و اگر تقسیم‌بندی‌هایی نیز هست با آنچه در فولیکول پر دیده می‌شود متفاوت است (Rogers, 2004).

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

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

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

و یافته‌ها نتیجه نهایی این تحقیق این است که صرف- نظرا از شباهت‌ها، این دو فولیکول از نظر ساختمان پایلای درمی، غشای پایه بین ماتریکس اپیدرمی و محل فرارگیری سلول‌های بنیادی اپیدرمی با هم اختلافاتی را نشان می‌دهند.

تشکر و قدردانی

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

References

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

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

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

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

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

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

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

خلاصه اینکه فولیکول‌های پر و مو ضمام اپیدرمی بسیار اختصاصی هستند که از اپیدرم به داخل درم امتداد می‌یابند. هرچند این دو اندام از لحاظ تکاملی منشأ متفاوتی دارند (Yu *et al.*, 2002; Paus, 1999)، ولی از لحاظ ساختاری شباهت‌هایی نیز بین آنها دیده می‌شود. فولیکول پر در مقایسه با فولیکول مو بسیار پیچیده‌تر است و مهم‌ترین تفاوت پر با مو این است که پر برخلاف مو به طور سلسله‌مراتبی ساختاری بسیار منشعب است، بدین ترتیب که ساقه به تعداد زیادی ریش و هر ریش به تعداد زیادی ریشک و خود ریشک به تعداد زیادی قلابک تقسیم می‌شود، چیزی که در مورد مو دیده نمی‌شود. با وجود این از نظر داشتن فعالیت چرخه‌ای (مرحله رشد و مرحله استراحت) این دو اندام مشابه هستند و تشکیل پر و مو در این دو فولیکول از الگوی مشابهی پیروی می‌کند. در راستای این مقایسه‌ها

- Chuong, C.M.** 1998. Feather morphogenesis: a model of the formation of epithelial appendages. – In: Chuong, C.M. (Ed.), *Molecular Basis of Epithelial Appendage Morphogenesis*. Landes Bioscience, Austin 3–14.
- Chuong, C.M., Chodanker, R., Widelitz, R.B. and Jiang, T.X.** 2000. Evo-Devo of feathers and scales: building complex epithelial Appendages. – *Current Opinion in Genetics and Development* 10: 449-456.
- Chuong, C.M., Hou, L., Chen, P.J., Wu, P., Patel, N. and Chen, Y.** 2001. Dinosaur's feather and chicken's tooth. Tissue engineering of the integument. – *European Journal of Dermatology* 11: 286-292.
- Davidson, E.H.** 1993. Later embryogenesis: regulatory circuitry in morphogenetic fields. – *Development* 118: 665-690.
- Gharzi, A., Abbasi, M. and Jahoda, C.A.B.** 2001. Study of expression of α -SMA in dermal cells of skin appendages by immunohistochemistry. – *Journal of Cell & Tissue* 1: 65-74.
- Gharzi, A. and Jahoda, C.A.B.** 2012. A survey of attachment and proliferative characteristics of different population of hair follicle epithelial cells in culture. – *Journal Cell & Tissue* 3: 9-19.
- Harris, M.P., Fallon, J.F. and Prum, R.O.** 2002. Shh-Bmp2 signaling module and the evolutionary origin and diversification of feathers. – *J. Exp. Zoo.* 294: 160-76.
- Jiang, T.X., Tuan, T.L., Wu, P., Widelitz, R. B. and Choung, C.M.** 2011. From buds to follicles: Matrix metalloproteinases in developmental tissue remodeling during feather morphogenesis. – *Differentiation* 81: 307-314.
- Lin, S.J., Foley, J., Jiang, T.X., Yeh, C.Y., Wu, P., Foley, A., Yen, C.M., Huang, Y.C., Cheng, H.C., Chen, C.F., Beeder, B., Jee, S.H., Widelitz, R.B. and Chuong, C.M.** 2013. Topology of feather melanocyte progenitor niche allows complex pigment patterns to emerge. – *Science* 340: 1442-1445.
- Mackenzie, I.C.** 1994. Epithelial-mesenchymal interactions in the development and maintenance of epithelial tissues. – In *The Keratinocyte Handbook*, Edited by I. M. Leigh, E. B. Lane & F. M. Watt, Cambridge University Press 243-257.
- Martinez, I.O., Viallet, G.P., Michon, F., Pearton, D.J. and Dhouailly, D.** 2004. The different steps of skin formation in vertebrates. – *Int. J. Dev. Bio.* 48: 107-115.
- Miller, S.E.** 2002. Molecular mechanisms regulating hair follicle development. – *Journal of Investigative Dermatology* 118: 216-225.
- Morris, R.J., Liu, Y., Marles, L. and Yang, Z.** 2004. Capturing and profiling adult hair follicle stem cells. – *Nat. Biotechnol.* 22: 411–417.
- Paus, R.** 1996. Control of the hair cycle and hair diseases as cycling disorders. – *Curr. Opin. Dermatol.* 3: 248-258.
- Paus, R., Foitzik, K., Welker, P., Bulfone-Paus, S. and Eichmuller, S.** 1997. Transforming growth factor- β receptor type I and II expression during murine hair follicle development and cycling. – *J. Invest. Dermatol.* 109: 518-526.
- Prum, R.O.** 1999. Development and evolutionary origin of feathers. – *Journal of Experimental Zoology* 285: 291–306.
- Randall, V.A.** 2007. Hormonal regulation of hair follicles exhibits a biological paradox. – *Seminars in Cell and Developmental Biology* 18: 274–285.
- Reynolds, A.J. and Jahoda, C.A.B.** 1993. Hair fibre progenitor cells: developmental status and interactive potential. – *Seminars in Dev. Biol.* 4: 241-250.
- Rogers, G.E.** 2004. Hair follicle differentiation and regulation. – *Int. J. Dev. Biol.* 48: 163-170.
- Stenn, K.S. and Paus, R.** 2001. Controls of hair follicle cycling. – *Physiological Reviews* 81: 449-494.

- Stettenheim, P.R.** 2000. The integumentary morphology of modern birds- An overview. – *Amer. Zool.* 40: 461-477.
- Taylor, G., Lehrer, N.S., Jensen, P.J., Sun, T.T. and Lavker, R.M.** 2000. Involvement of follicular stem cells in forming not only the follicle but also the epidermis. – *Cell* 102: 451-461.
- Tuhkanen, A.L., Agren, L.M., Tammi, M.I. and Tammi, R.H.** 1999. CD44 expression marks the onset of keratinocyte stratification and mesenchymal maturation into fibrous dermis in fetal human skin – *The Journal of Histochemistry & Cytochemistry* 47: 1617-1624.
- Widelitz, R.B., Jiang, T.X., Noveen, A., Ting-Berreth, S.A., Yin, E., Jung, H.S. and Chuong, C.M.** 1997. Molecular histology in skin appendage morphogenesis. – *Microscopy Research and Technique* 38: 452-465.
- Wu, P.L., Plikus, M., Hughes, M., Scheet, J., Suksaweang, S., Widelitz, R.B., Widelitz, T.X. and Chuong, C.M.** 2004. Evo-devo of amniote integuments and appendages. – *Int. J. Dev. Biol.* 48: 249-270.
- Wu, W., Xu, R.F., Guo, X., Li, C.H. and Wu, C.X.** 2008. Characterization of embryonic feather follicle development in the chinese indigenous jilin white goose. – *Asian-Aust. J. Anim. Sci.* 21: 346-352.
- Xu, Y.L., Sun, J.G. and Xi, Y.M.** 2011. Investigation of characteristics of Feather follicle stem cells and their Regeneration potential. – *Journal of Stem Cells and Regenerative Medicine* 7: 69-74.
- Yu, M., Wu, P., Widelitz, R.B. and Chuong, C.M.** 2002. The morphogenesis of feathers. – *Nature* 420: 308-312.
- Yu, M., Yue, Z., Wu, P., Wu, D.Y., Mayer, J., Medina, M., Widelitz, R.B., Jiang, T.X. and Chuong, C.M.** 2004. The developmental biology of feather follicles. – *Int. J. Dev. Biol.* 48: 181-191.
- Yue, Z., Jiang, T.X., Widelitz, R.B. and Chuong, C.M.** 2005. Mapping stem cell activities in the feather follicle. – *Nature* 458: 1026-1029.
- Zhang, L., Nie, Q., Su, Y., Xie, X., Luo, W., Jia, X. and Zhang, X.** 2013. MicroRNA profile analysis on duck feather follicle and skin with high-throughput sequencing technology. – *Gene* 519: 77-81.