

- SEGMENTASYON
- MEZODERM OLUŞUMU
- EMBRİYONİK TABAKALARDAN DOKULARIN MEYDANA GELMESİ

SEGMENTASYON

Döllenmiş veya bir şekilde uyarılmış yumurta, çok hücreli yapı oluşturmak üzere hücre bölünmeleri geçirir. Döllenmiş yumurtada nükleus bölünmesini sitoplazma bölünmesi takip eder. Bu bölünmeler serisi segmentasyon adını alır. Yumurtanın yapısı yani vitellüsün bulunup bulunmayışı, vitellüs miktarı, yeri ve dağılımı segmentasyon olayında bazı farklılıklara yol açar. Bu nedenlerden dolayı segmentasyon farklı tiplerde olur.

SEGMENTASYON TİPLERİ

1-Holoblastik Segmentasyon:

Bölünmelerde tam blastomerlerin olduğu segmentasyondur. İkiye ayrılır.

a) Total-eşit Segmentasyon:

Özellikle İzolesital (deniz kestanesinde) yumurtalarda görülür. Bu tip bölünmelerde blastomerler eşit olur.

b) Total-eşit olmayan Segmentasyon:

Mezolesital tip yumurtalarda görülür. Örneğin kurbağa yumurtalarında bu tip segmentasyonda blastomerleri tam fakat büyüklükleri farklı olur. (makro ve mikromer gibi)

2- Meroblastik Segmentasyon:

Yumurta sitoplazması ve çekirdek bölünür, fakat vitellüsün bölünmez ise buna meroblastik segmentasyon denir. Vitellüs depolanması nedeniyle meroblastik segmentasyon da iki ayrı tipte olur :

a) Süperfisiyal Segmentasyon:

Sentrolesital yumurtalarda görülür. Blastosöl yoktur. Örn: böcek yumurtası. Bölünme yüzeyde nükleuslar etrafında olur ve oluşan hücre tabakası vitellüsün üstünü kapatır.

b) Diskodial Segmentasyon:

Oldukça büyük olan makrolesital yumurtalarda görülen bir bölünme şeklidir. Örn: Balık ve kuş yumurtası. Segmentasyon animal kutupta meydana gelip dar bir sitoplazmik alanda vuku bulur. Bu tip segmentasyonda vitellus bölünmeye katılmaz.

Holoblastik segmentasyonun üç tipi mevcuttur :

1. Radyal Segmentasyon:

Bu tip segmentasyonda üstteki blastomerler alttaki blastomerlerin üzerine dizilirler. Blastomerler radyal simetri gösterirler. Çoğu zaman üstte bulunan blastomerler alttakilere göre yer değiştirmektedirler bu nedenle radyal simetri bozulabilmektedir. Bozulma ferdi varyasyonlardan kaynaklanabildiği gibi yumurtanın özel yapısından dolayı da meydana gelebilir. Radyal segmentasyon izolesital yumurtalarda görülür.

2- Spiral Segmentasyon:

Annelid, mollusk, nemertin ve bazı planaria'larda total ve eşit olmayan bölünme sonucunda meydana gelir . Bu bölünmede başlangıçtaki hücreler, daha sonraki hücrelerin hangi dokuyu geliştireceğini önceden belirler. Üst sırada bulunan blastomerler, alttaki blastomerlere göre aynı doğrultuda yer değiştirirlerse, üsttekiler makromerlerin arasında yer alacak şekilde dizilirler. Sonuçta spiral segmentasyon tipi meydana gelmiş olur. Blastomerlerin bu diziliş tarzı, mitoz iğ ipliklerinin eğik olarak teşekkül etmesinden ileri gelir. Üçüncü bölünme sırasında dört iğ ipliği spiral oluşturacak şekilde dizilirler.

3- Bilateral Segmentasyon:

Radyal segmentasyona sahip olan bazı hayvanlarda (**tunicat ve nematodlar** gibi) ilk dört blastomerlerin ikisi büyük, ikisi küçük olabilir. Böylece gelişecek embriyonun bilateral simetri planı kurulmuş olur. Sonraki bölünmelerde, blastomerler bilateral diziliş gösterirler ve buna bilateral segmentasyon denir .

MORULASYON SAFHASI

- Erken bölünme evrelerinde blastomerler bölünmeden önceki yumurtanın şekli gibi yuvarlak şekillidir. Daha sonra sayıca artan blastomerlerin birbirlerine değen yüzleri yassılaşıır, serbest olanlar yuvarlak kalırlar. Bu evrede tüm embriyo bir üzüm salkımına benzeyen karakteristik bir görünüm kazanır. Embriyonun bu haline morula denir. Bulunduğı safhaya morula safhası denir. Morula safhasında blastomerlerin dizilimi hayvanlar aleminde çeşitlilik gösterir.

BLASTULASYON SAFHASI

Morula safhasından sonra, segmentasyonun devamı ile sayıları artan blastomerler birbirlerine yapışır ve embriyonun dış yüzeyinde gerçek bir hücre tabakası oluşturmaya başlar. Bu tabaka oluşturma işlemine **Blastula safhası** denir. Blastomerlerin dış yüzeyde tabaka oluşturmasıyla aralarında başlangıçta küçük olan fakat daha sonra büyüyen bir boşluk oluşur ve bu boşluğa **blastosöl (1. Karın boşluğu)** denir. Blastosölün şekillenmesiyle dış tarafında epitel hücrelerinin meydana getirdiği tabakaya **blastoderm**, ve bu evredeki embriyoya **blastula** denir. Yumurtanın içerdiği vitellüs miktarı ve dağılımına göre oluşan farklı segmentasyonlar sonucunda farklı özelliklere sahip blastulalar oluşur.

Blastulalar morfolojilerine göre canlılarda dört çeşittir :

1) *Söloblastula:*

Blastosöle sahip blastuladır. Amphioxus ve deniz kestanesinde olduğu gibi holoblastik eşit olan veya kurbağa yumurtalarındaki gibi holoblastik eşit olmayan segmentasyonlar sonucunda oluşur. Amphioxus' ta blastosöl bütün alanı kaplar, kurbağa yumurtalarında ise animal yarım kürye kaymıştır ve blastoderm çok tabakalıdır.

2) *Diskoblastula:*

Diskodial-meroblastik segmentasyon sonunda meydana gelen blastula tipidir. Vitellus çok olduğundan blastoderm vitellus üzerinde disk veya kep şeklindedir. Blastomerler ile vitellüs arasında meydana gelen boşluk blastosöldür. Balık ve kuş yumurtalarında görülür.

3) *Blastokist:*

Memeli yumurtalarında görülen blastula tipidir. Morula evresinde içte ve animal kutupta yarık şeklinde blastosölün oluşmasıyla blastulasyon başlar. Blastosöle sarkan ve dış epitele bağlı kalan hücre yığını kist görünüşündedir. Bu hücre yığını embriyo taslağını oluşturur. Blastosölü çevreleyen tabaka **trofoblast** adını alır.

4) *Periblastula:*

Bu yapı süperfisial segmentasyon gösteren yumurtalarda oluşur. Blastoderm doğrudan sitoplazma yüzeyinde oluşur. Yumurta ortasında vitellüs ile kaplı olan alan blastosöle karşılıktır. Yani blastosöl vitellüs ile doludur. Böcek yumurtalarında görülür .

GASTRULASYON SAFHASI

Embriyo, ektoderm, endoderm ve mezoderm tabakalarını oluřturmak üzere blastula safhasından sonra gastrulasyon safhasına girer. Bu safhada ilk olarak ektodermin vegetatif kutuptan veya yumurtanın herhangi bir yerinden içeriye doğru girinti yaparak, ilk bağırsak boşluğunun (**arkenteron**) meydana getirir. Bu safhadaki embriyoya **gastrula** denir. Gastrula genellikle blastula büyüklüğünde olur.

Gastrulasyonda oluřan önemli fizyolojik deęişiklikler řunlardır :

1. Morfogenetik hareketlerinden dolayı embriyo hücreleri yeniden düzenlenir.
2. Hücre bölünme ritminin yavaşlar.
3. Önemsiz de olsa büyüme olur.
4. Oksidasyonun hızlanır.
5. Embriyonik hücrelerin aktivitelerinin kontrolünde nükleuslar daha aktiftir.
6. Yumurtada mevcut olmayan birçok yeni proteinlerin sentezlenir.

Gastrulasyon segmentasyon sonucu oluřmuş blastomerlerin içerdikleri vitellus miktarına ve blastomerlerin büyüklüklerine baęlı olarak farklılık gösterir.

Belli başlı dört çeşit gastrulasyon vardır :

1) İnvaginasyonla Gastrulasyon:

Gastrulasyonun en basit şeklidir. Genelde blastodermdaki bir grup hücrenin vegetatif kutupta veya başka bir yerden blastosöle doğru çökerek yer değiştirmesi sonucu yeni bir hücre tabakası oluşturulur. Çöküntü çevresi **blastopor** adını alır. Blastoporun kenarlarına **blastopor dudakları** denir.

2- İnvolyusyonla Gastrulasyon:

Omurgalılarda görülen gastrulasyon tipidir. Genellikle fazla vitellus içeren ve total eşit olmayan segmentasyon geçiren yumurtaların blastulaları mikromerlerin vitellus yüklü makromerlere kıyasla daha hızlı bölünmeleri, dolayısıyla makromerleri blastosöle itip onları çevirmeleri tarzında oluşur. Buna **İnvolyusyon** da denir.

3) İnfiltrasyonla (Migrasyonla) Gastrulasyon

Bu tip gastrulasyonda blastodermden ayrılan hücreler, blastosölü tamamen doldururlar. Bu hücreler yan yana gelerek ektodermin hemen altında yeniden düzenlenip endoderm tabakasını oluştururlar. Endodermi oluşturacak hücreler, embriyonun vegetatif kutubundan ayrılırsa buna **unipolar migrasyon**, blastodermin her tarafından ayrılırlarsa **multipolar migrasyon** adını alır. Segmentasyonu total eşit olan sölenterlerde gastrulasyon, unipolar migrasyonla gerçekleşir. Ektoderm ile endoderm arasında jelatinimsi ve hücresiz bir ara tabaka oluşur. Buna **mezoglea** denir.

4) Delaminasyonla Gastrulasyon :

Blastoderm tabakasından bir grup hücre bir tabaka halinde ayrılır ve hemen blastodermin altına yerleşir. Böylelikle dışta ektoderm tabakası, içte endoderm tabakası meydana gelir. Bu gastrulasyonda gerçek blastopor ve blastopor dudağı yoktur. Memelilerde görülür. Amfibi ve kuşlarda da az derecede rol oynar.

MEZODERM OLUŐUMU

Metazoalarda ektoderm ile endoderm arasında üçüncü bir embriyo tabakası görülür. Buna **mezoderm** denir. Bazı grupta ektoderm veya endodermden ayrılan bir kısım hücreler blastosöl içerisinde geçerek dađınık bir şekilde yayılırlar. Bu hücrelere mezenşim hücreleri denir. **Mezenşim hücreleri larva veya erginde iskeleti yaparlar.** Gerçek bir mezoderm ilk defa sölomatlarda teşekkül eder. Sölenterlerden Hydrozoa hariç mezenşim bir ara tabaka halindedir ve köken itibarı ile ektodermiktir. Canlılarda beş çeşit mezoderm oluşumu vardır :

1. Enterosölik Cep Şeklinde Mezoderm Oluşumu
2. Deleminasyonla Mezoderm Oluşumu
3. Proliferasyonla (Tomurcuklanma) mezoderm Oluşumu
4. İnvolyasyonla Mezoderm Oluşumu
5. İlk Mezoderm Hücrelerinden Mezoderm Oluşumu

NOTOKORDA OLUŐUMU

Notokorda, Chordatların ilkel iskeletleridir. Bütün omurgalıların embriyonik gelişimlerinde görülen ve mezoderm oluşumuyla aynı zamanda meydana gelen bir yapıdır. Ektoderm ve endoderm arasında embriyonun uzun eksenini boyunca uzanan, segmentsiz ve bükülebilir bir şekli vardır. Gastrulasyon sırasında blastoporun dorsal dudakından ilkel çizgi boyunca veya arkenteron dorsalinin ektoderme doğru gelişmesiyle meydana gelir. **Omurgalıların gelişiminde omurga, notokordanın yerini alır.**

NÖRULASYON (SİNİR SİSTEMİNİN OLUŞUMU)

- Omurgalılarda sinir sistemi taslağının oluşumuna **norulasyon** denir. Sinir sisteminde beyin ve omurilik, embriyonik gelişim sırasında ilk beliren organlardır. Sinir sistemi, notokorda üzerinde bulunan ektodermden meydana gelir. Gastrulanın longitudinal (**boyuna eksen**) uzamasından sonra, dorsalindeki ektoderm hücreleri kalınlaşıp, düzleşerek **nöral** veya **medullar plak** denilen yapıyı oluştururlar. Bu plağın her iki kenarının yukarı doğru yükselmesiyle **nöral kıvrımlar** meydana gelir ve orta kısım invagine olarak **nöral oluğa** dönüşür. Daha sonra nöral kıvrımlar, birbirlerine yaklaşarak dorsalde birleşip, **nöral boru** veya **tüp** denilen yapıyı oluşturur .
- Nöral plağın, nöral boruya değişimi blastopordan itibaren arkadan öne doğrudur. Tüpün arka boşluğu nörenterik kanalı, ön boşluğu ise beyini ventriküllerini oluşturur. Beyin ilk oluşan kısımdır, omurilik ise sonra gelişir. Nöral tüpün ön kısmı (anterior), arka kısmından (posterior) daha geniştir ve çok hızlı gelişerek baş bölgesini oluştur. Bu bölgeden beynin tüm kısımları gelişir.

- Çeşitli motor sinirler, beyinden ya da omurilikten dışarıya doğru büyüyerek gelişirler. Ancak, duyu sinirleri ayrı kökenden oluşur. Nöral kıvrımlar, nöral tüpü oluşturmak üzere kaynaşınca **nöral krista** denilen parçacıklar tüpün her iki yanında kalırlar (Şekil 31). Bunlar orijinal yerlerinden aşağı doğru göç ederek, spinal sinirlerin **dorsal kök gangliyonları** ve **post gangliyonik sempatik sinirleri** oluştururlar. Dorsal kök gangliyonlarındaki hücrelerden duyu organlarına doğru dendritler ve omuriliğe doğru aksonlar gelişir. Diğer nöral krista hücreleri de, adrenal bezlerin medullar hücrelerini, periferal nöronların nörolema kılıf hücrelerini ve belli bazı yapıları oluştururlar.
- Ön beynin lateral kısımlarında torba şeklinde gelişen iki çıkıntı, büyüyerek optik vezikülleri meydana getirir. Vezikül tabanı optik sinir olarak boğumlanıp, optik vezikül üstünde uzanan epidermisen iç temas ederek düzleşir. Sonra çift duvarlı optik çukur oluşturmak üzere invaginasyon yapar. İçte kalan kalın tabaka gözün retinasına, dıştaki ince tabaka da retinanın pigment tabakasına dönüşür. Optik çukur, üstündeki epidermise temas edince bu epidermis kısmını merceğe dönüştürür.

DOKU VE ORGANLARIN KÖKENİ

Mezoderm tabakaları, embriyonun lateral kısımlarından aşağıya doğru gelişerek karın kısmında birbirleriyle birleşecek şekilde büyürler. Ayrıca mezoderm, dorsal kısımda farklılaşarak, notokordanın ve nöral tüpün her iki tarafında büyüüp **somitleri (kasları)** meydana getirir. Bazı mezoderm hücreleri somitlerin iç kenarından ayrılıp daha içlere doğru hareket ederek notokorda ve nöral tüpün etrafını kuşatıp, omurgaları meydana getirir(Şekil 32). Gelişmiş omurgalılarda farklı olarak segmental ve lateral mezoderm arasında üçüncü bir mezoderm farklılaşması görülür. **İntermedial mezoderm** denilen bu mezodermden ve üreme organlarını bir kısmı farklılaşır.

Ektodermden Meydana Gelen Doku ve Organlar:

Derinin epidermal kısmı, derideki bezler, saç, tüy, tırnak, boynuz ve pulların bir kısmı, sinir sistemi, gözler, iç kulak, duyu organları, ağız ve anüs boşluklarını kaplayan epitel, dişlerin mine tabakası, pigment hücreleri.

Endodermden Meydana Gelen Doku ve Organlar:

- Sindirim sistemi epiteli ve sisteme baēlı bezler (karaciēer, pankreas), solunum sistemi (Akciēerlerin , bronēların ve trakenin iē epiteli), safra kesesinin, tiroidin, paratiroidin ve timus bezinin epitelleri, ürogenital sistemin bir kısmı ve bazı hallerde orta kulaēın iēini kaplayan epitel.

Mezodermden Meydana Gelen Doku ve Organlar:

- Baē dokusu, kemik ve kıkırdak doku, derinin dermis tabakası, kas doku, kan damarları ve kan dokusu, mezenterler, ürogenital sistemin büyük bir kısmı (böbrekler, testisler ve ovaryumlar), sölomik epitel, östaki borusu, bazen orta kulaēın iē yüzeyi .

GELİŞME ŞEKİLLERİ VE ORGANİZASYON

■ 1- Determinatif Gelişme:

Zigottan itibaren bazı yumurtaların sitoplazmasında özel bölgeler ayırt edilir. Hatta bu özel bölgelere özgü pigmentler de bulunabilir. Önceden belirlenen bu bölgeler bir plan içerisinde blastomerlere geçerler. Bunlardan ileride belli vücut tabakaları ve organlar oluşur. Bu tip yumurtalara **mozayik yumurtalar** denir. Bunların gelişimlerine de **determinatif gelişim (belirli segmentasyon)** denir.

Örneğin kurbağa yumurtalarının animal yarı küresinde sitoplazma korteksi bol siyah pigment içerir. Döllenmede aktivasyon sırasında sitoplazma akımı ile pigmentler hareket eder ve vejetatif yarı kürede **gri hilal bölgesi** oluşur. Bu bölge dorsal blastopor dudağının oluşacağı kısımdır. Bu bölge bağlanma yapılarak diğer bölgelerden ayrılırsa bu bölgede mezoderm, notokorda ve nöral borunun farklılaştığı buna karşılık bağlanma ile ayrılmış bölgede anormal bir gelişimin olduğu görülmüştür. Yani mozaik yumurtalarda belirli bir bölge embriyonun belirli bir kısmını meydana getirir. Buna **organizasyon** denir.

2- Regülatif Gelişme:

Yumurta içerisinde başlangıçta belirli bölgeler ayırt edilmese de bunların gelişimi belirsiz segmentasyon gösterir. Segmentasyonun belirli bir safhasına kadar blastomerlerde farklılaşma olmaz. Yani her blastomer (türlerine göre değişmek üzere) belirli bir safhaya kadar tam bir embriyo meydana getirebilme yeteneği taşır. Böyle gelişim geçiren yumurtalara regülatif gelişen yumurtalar denir. Regülatif gelişenlerde segmentasyon sırasında blastomerlerin düzeni deneysel olarak bozulursa birden çok embriyo meydana gelir.