

3. OMURGALI HAYVANLARIN GELİŞİMİ

Ergin bir hayvan, yaşamı süresince geçirdiği bir seri gelişme safhasının sonuncusundadır. Bu safhadaki temel organ sistemlerini, sistemlerin nasıl farklılaştığını ve temel vücut yapısını anlamak için omurgalı gelişmesinin embriyonik safhalarını bilmek gerekir.

Yumurtalar:

Omurgalılar eşeyli üreme gösterdikleri için gelişme tek bir hücre içinde (zigot veya döllenmiş yumurta) başlar.

Yumurta tipleri: Omurgalı yumurtaları esas olarak içerdikleri yumurta sarısı miktarına göre sınıflandırılırlar.

Oligolesital (Meiolesital): Yumurta sarısı az miktarda olan yumurtalardır. *Amphioxus* ve çoğu Memelide bulunur (Memeli yumurtalarının Alesital oldukları yani yumurta sarısız oldukları söylenir fakat her zaman birkaç yumurta sarısı granülü içerirler).

Mesolesital: Mesolesital yumurtalarda orta derecede yumurta sarısı vardır. Primitif balıklar, Akciğerli balıklar ve Amfibiler bu tip yumurtaya sahiptirler.

Polylesital: Fazla miktarda yumurta sarısı içeren yumurtalardır. Bu tür yumurtalar Elasmobranchii'de, yüksek organizasyonlu balıklarda, Reptil, Kuş ve Memeliler (yumurtlayan memeliler) de vardır.

Yumurtalar bazen yumurta sarısının sitoplazma içindeki dağılımına göre de isimlendirilirler. Eğer yumurta sarısı sitoplazma içinde düzenli bir dağılım gösterirse bu tür yumurtalar isolesital veya homolesital olarak adlandırılırlar. Yumurta sarısının bu tür dağılımını Oligolesital yumurtada görüyoruz. Mesolesital ve Polilesital yumurtalarda yumurta sarısı sitoplazmadan ağır olduğu için, yumurtanın aşağı yarım küreye doğru yerleşmeye eğilimi vardır. Bu tür yumurtalara da Telolesital denir.

Kutuplaşma: Yumurta hücresinde, nukleus ve az miktarda yumurta sarısının bulunduğu sitoplazma, üst kutuptadır ve burası Animal kutup olarak bilinir. Yumurta sarısının yoğunlaştığı alt kutup ise Vegetal kutup' tur. Omurgalı yumurtalarında kutuplaşmanın belirlenmesi ile radier simetri meydana gelir. Daha sonra yumurtayı sağ ve sol yarıya bölen bir düzlem vasıtasıyla bilateral simetri de meydana gelir. Bu düzlemin eksenini bazen spermin yumurtaya giriş noktası ile belirlenir. Fakat bazı formlarda simetri düzlemi, sperm yumurtaya girmeden önce belirlenir.

Segmentasyon tipleri: Yumurta bir kez döllendikten sonra, zigot mitotik bölünmeler geçirir (segmentasyon) ve sonuçta gelişme ilerler ve kardeş hücreler

(blastomer) oluşur. Blastulanın her bir hücresi “blastomer”, blastula boşluğu “blastosöl” dür.

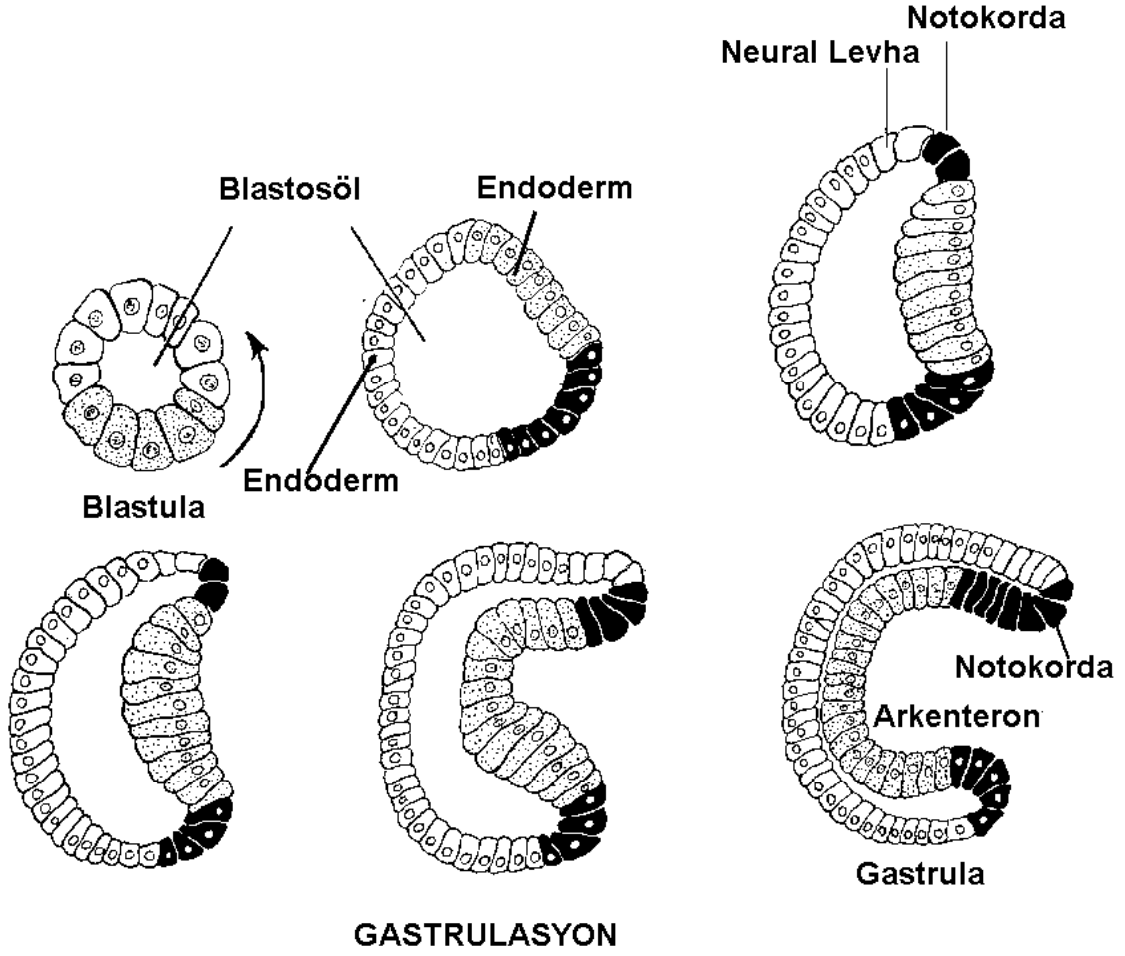
Omurgalılarda iki tip segmentasyon vardır:

a- Holoblastik segmentasyon: Oligolesital ve mesolesital yumurtalar için karakteristiktir. Segmentasyon düzlemi yumurtadan boylu boyunca geçer. Bu tür segmentasyon boyca birbirine eşit kardeş hücrelerin oluşması ile (oligolesital yumurtalarda) veya birbirine eşit olmayan kardeş hücrelerin oluşmasıyla (mesolesital yumurtalarda) sonuçlanabilir. Örneğin *Amphioxus* yumurtalarında görülen bölünme şekli Holoblastik'tir ve kardeş hücreler hemen hemen aynı boydadır. Diğer taraftan su kurbağalarında segmentasyon Holoblastik olmasına rağmen segmentasyon düzlemleri animal kutba doğru yoğunlaşmıştır. Böylece animal kutuptaki hücreler (mikromer), vegetal kutuptaki hücreler (makromer) den daha küçüktür.

b- Meroblastik segmentasyon: Polilesital yumurtalar için karakteristik olan meroblastik segmentasyonda, segmentasyon düzlemi sitoplazmadan geçer fakat yumurta sarısına doğru devam etmez. Böylece segmentasyon düzlemi tüm yumurtanın sadece bir kısmından geçer. Bu tür segmentasyon piliç yumurtasında görülür.

Blastula'nın oluşması: Segmentasyon düzlemlerinin gelişmesi ile döllenmiş yumurta tekrar tekrar kardeş hücrelere bölünür ve kardeş hücreler gittikçe küçülürler. Sonuçta merkezi bir boşluğu çevreleyen az çok küre şeklinde bir hücre sırası oluştururlar. Embriyo bu safhada blastula, boşluk ise blastosöl veya segmentasyon boşluğu adını alır (Şekil 3-1) . *Amphioxus*' ta blastulanın duvarı kalınlaşmıştır ve tek bir hücre sırasından ibarettir. Su kurbağalarında ise blastosölü birkaç hücre sırası çevreleyebilir.

Gastrulasyon: Gelişme, blastulanın ileri bir safhasına varınca, embriyonun postero-dorsal bölgesi içeri doğru çökmeye ve katlanmaya başlar. Katlanan tabaka büyümeye başlayınca orijinal boşluk veya blastosöl küçülmeye başlar. Aynı zamanda içeri doğru çökme ile bir çeşit iç kese (primitif barsak ve arkenteron) oluşur. Bu yeni boşluk artık gastrosöl veya arkenteron boşluğudur. Bu boşluk dışarıya blastopor adı verilen bir açıklıkla açılır. İçeri doğru katlanan hücre tabakası sonuçta orijinal blastulanın iç duvarı ile temasa geçer ve böylece blastosöl yok olur. Bu safhada iki tabakalı bir yapı oluşur ve bu yapı gastrula adını alır. Gastrula, blastopor vasıtasıyla dışarı açılan arkenteron boşluğuna sahiptir. İki tabakanın içte olanı hypoblast, dışta olanı ise Epiblast adını alır. Çoğu kez bu iki tabaka sırasıyla endoderm ve ektoderm olarak isimlendirilir (Şekil 3-1) .



Şekil 3-1. *Amphioxus*'ta gastrulasyon -sagittal kesit- (Blastoporusun etrafındaki hücreler aktif olarak mitotiktir).

Germ tabakalarının oluşumu ve farklılaşmaları: Gelişmekte olan bir embriyonun temel hücre tabakaları olan endoderm, mezoderm ve ektoderm, germ tabakaları olarak bilinirler.

Hypoblast'ın farklılaşması: Hypoblast sadece endodermi oluşturmakla kalmaz aynı zamanda mezoderm ve notokordayı da oluşturur.

Mezoderm oluşumu: *Amphioxus*' ta arkenteronun dorsal duvarı boyunca yer alan hypoblast keseleri, orta dorsal çizginin sağ ve solunda mezodermi oluşturmak üzere dışa doğru itilirler veya ters çevrilirler. Bu keselerde gelişen boşluklar sölom'un ilk işaretidirler. Bununla beraber omurgalıların çoğunda mezoderm kitleleri sıkı tabakalar halinde gelişir. Sonra bu tabakalarda yarıklar meydana gelir ve bu yarıklar sölomun başlangıcını oluştururlar.

Notokorda: Hypoblastın dorsal duvarı üzerinde notokordayı oluşturmak üzere bir grup hücre toplanır. Bu hücreler hypoblastın dorsalinde ve iki mezodermal kitle arasında yer alırlar.

Endoderm: Notokorda ve mezodermal keseler oluştuktan sonra, hypoblastın arta kalan kısmı endoderm olarak adlandırılır. Günümüz modern araştırmacıları mezoderm ve notokorda oluştuktan sonra bu tabakanın hypoblast olarak adlandırılmasını uygun bulmamaktadırlar ve hypoblast terimini mezoderm ve notokordanın oluşmaya başladığı safhadaki hücre grubunu tanımlamak için kullanılmaktadırlar.

Epiblast'ın farklılaşması: Hypoblast, mezoderm, notokorda ve endoderm'i oluştururken, epiblast da farklılaşmaya başlar. Epiblast hücreleri orta dorsal bölgede kalın bir levha (neural veya medullar levha) oluşturur. Bu levha neuro-ektoderm' i yapar. Levhadan arta kalan epiblast, gelişmekte olan embriyonun yüzey ektodermini meydana getirir. Neural levha, bir oluk oluşturmak üzere her bir yanın üzerine doğru katlanır. Embriyo artık neural oluk safhasındadır. Oluğun duvarları neural katlanmalar olarak adlandırılır. Bu katlanmalar yukarı ve içeri doğru gelişirler ve sonuçta gerçek bir tüp oluştururlar. Embriyo artık neural tüp safhasındadır. Tüp sonradan üstten kapanır ve yüzey ektoderminin altına doğru gömülür. Neural tüpün her bir yanındaki dorso-lateral hücre kitlesi de neural krest' i oluşturur. Neural tüp, dorsal sinir şeridi (Neural şerit)' ni ve beyini oluştururken neural krest hücrelerinin bir kısmı da aşağı ve öne doğru göç ederek bir ganglion halinde toplanırlar. Bu hücrelerin bir kısmı duysal neuronları, diğerleri sinir liflerini izole eden Schwann hücrelerini, epidermisin kaidesinde görülen pigment hücrelerini ve bazıları da adrenal medulla'yı yapar.

Mezoderm'in farklılaşması: Ektoderm ve endoderm arasındaki notokordanın her bir yanında oluşan mezodermal kitleler daha ileri düzeyde farklılaşmaya başlar. Notokordanın yan tarafında ve sölomun oldukça üzerindeki mezoderm - dorsal mezoderm "Epimere", iç ve dış duvarlarını oluşturan mezoderm de "Hypomere" olarak farklılaşır. Sölomun dış duvarındaki hypomer "Somatik Hypomere", iç duvarındaki hypomer ise "Splanchnik Hypomere" olarak adlandırılır.

Germ tabakalarının türevleri: Embriyonik gelişme 3 germ tabakasının ve yukarıda tanımlanan alt bölümlerinin oluşmasıyla durmayıp ergin hayvan oluşuncaya kadar devam eder. Organların germ tabakalarından farklılaşması, germ tabakaları tamamen oluştuktan sonra başlar.

Ektoderm:

Primer germ tabakası olan ektoderm, epiblast' ı ve epiblast' tan oluşan tüm yapıları içerir.

Epidermis:

Vücudu dıştan tamamen çevreleyen dış yüzey ektoderminden oluşur. Bu yüzeysel tabaka derinin epidermisi ile epidermisten oluşan tüm yapıları içerir. Bu yapılar deri bezleri, epidermal pullar, kıllar, tüyler, tırnaklar, pençeler, boynuzlar vb. dir.

Stomodeum ve Proctodeum:

Embriyonun anterior ucunda meydana gelen ektodermal çöküntü, stomodeum veya primitif ağzı oluşturur. Ektodermik türevler, stomodeumu astarladığı gibi dudakları ve ağzı da astarlar. Ayrıca diş minesini, ağız boşluğundaki bezleri, dil örtüsünü ve hipofiz bezinin anterior ve orta loplarnı da yapar.

Embriyonun posterior ucundan anteriördeki benzer bir girinti (proktodeum) meydana gelir ve arkenteron' un posterior ucu ile birleşinceye kadar içeri doğru itilir. Proktodeal ektoderm, anal kanalı astarladığı gibi kloak olan formlarda kloak astarının bir kısmını da oluşturur.

Sinir Sistemi:

Neural tüp orijinal olarak neural ektodermden meydana geldiği ve merkezi sinir sisteminin tamamı da neural tüpten geliştiği için, merkezi sinir sistemi ektoderm orijinlidir denilebilir. Periferik sinir sisteminin tamamı yine ektodermal hücrelerden oluşur. Sistem hem neural krest hücrelerinden hem de neural borunun kendisinden meydana geldiği gibi yüzeysel ektodermden de meydana gelir.

Hipofiz (Pitüiter Cisim):

Beynin tabanında ventrale doğru olan uzantısından infundibulum oluşur. Stomodeum'un tavan kısmından da çıkıntı halinde Rathke cebi (Hypofiziel kese) gelişir. Bu iki yapı karşılıklı ve birlikte büyüyerek hipofiz veya pitüiter cisim'i oluştururlar.

Duygu Organları:

Duygu organlarının duysal kısımları ektodermden orijinlenirler. Retinayı oluşturan optik çanak, merkezi sinir sisteminin duvarlarından dışa doğru basit çıkıntı şeklinde gelişir. Göz merceğini çevreleyen bu yapı da yüzeysel ektodermden gelişir.

Koku organları, başın her bir yanında gelişirler ve ilk belirlendiklerinde koku plakları olarak adlandırılırlar. Bu kalınlaşmış plak halindeki yapılar sonradan koku çukurlarına doğru çökerler ve segonder olarak stomodeumla temasa geçebilirler.

İç kulağı oluşturacak işitme plakları da başın posterior kısmının yan taraflarındaki ektodermal hücrelerden gelişir. Aşağı organizasyonlu omurgalılarda yan çizgi sistemi, başın ve vücudun yan taraflarında yer alan duyu plaklarında gelişir.

Endoderm:

Endoderm, arkenteron boşluğunu astarlayan en içteki hücrelerin oluşturduğu tabakadır. Notokorda ve mezoderm farklılaştıktan sonra hypoblasttan arta kalan kısımdır.

Barsak Astarı:

Daha öncede belirtildiği gibi oral ve anal membranlar kopunca arkenteron stomodeum ve proktodeum'la birleşir. Böylece enteron veya gerçek barsak oluşur. Barsağı astarlayan hücre tabakası da endodermaldir.

Enterondan Orijinlenen Yapılar:

Enteronun çıkıntıları şeklinde oluşan yapılar kısmen endoderm orijinlidirler. İki önemli sindirim bezi olan karaciğer ve pankreas sindirim kanalının çıkıntıları olarak belirirler ve endodermle astarlanmışlardır. Akciğerler de aynı zamanda sindirim kanalından bir çıkıntı halinde gelişir ve endodermal epitelle astarlıdır. Sindirim kanalının yutak bölgesinde farinks duvarından oluşan çok sayıda ve çift haldeki kese, vücudu örten ektodermle temas edinceye kadar dışa doğru itilir. Bu noktada yutak endodermi, dış vücut örtüsünü oluşturan ektodermle birleşir. Keseler dışa doğru birleşme yerlerinden delinir, visseral yarıklar (yutak yarıkları) oluşur. Eğer bu visseral yarıklarla ilişkili solungaçlar varsa bu yarıklar artık solungaç yarıkları olarak adlandırılırlar. Keseleri ayıran bölmeler de visseral yaylar (yutak yayları)'dır. Yüksek omurgalılarda (Amniotlar) keseler oluşur fakat seyrek olarak delinirler. I. kese östaki borusu ve orta kulak olarak gelişir. Diğerleri çeşitli yapıları verecek hücre grupları halindedirler (Örneğin bademcikler, timüs bezi, paratiroid bezi, küçük ve düzensiz kütle halindeki Ultimobranchial cisimler). Bu yapıların hepsi endoderm orijinlidirler.

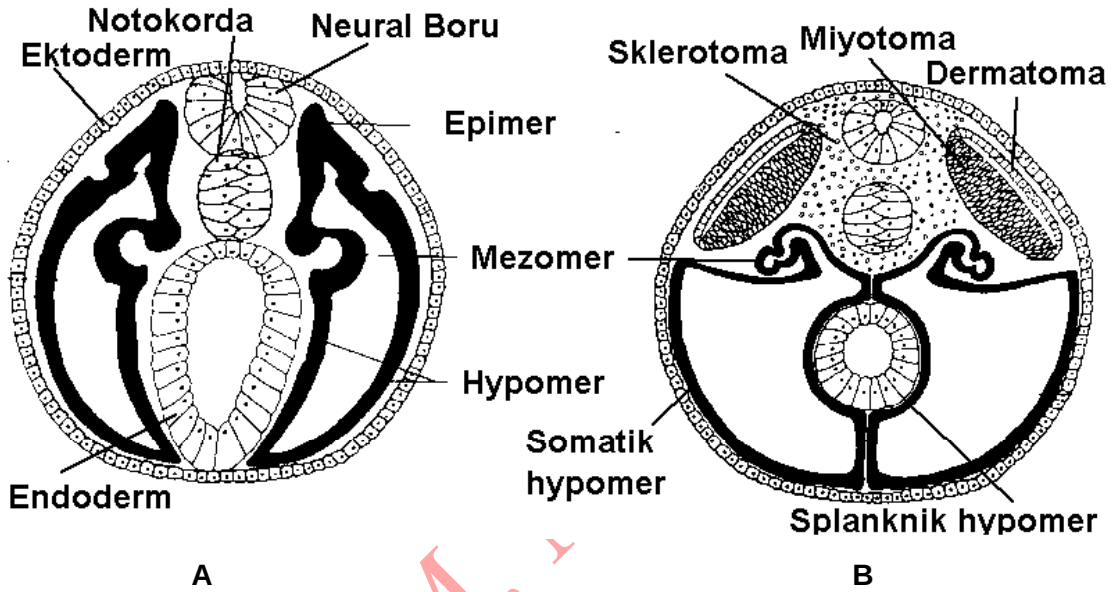
Boşaltımla İlgili Yapılar:

Barsağın posterior kısmından oluşan idrar kesesi ile memelilerde idrar kesesinden idrarı dışarı taşıyan uretra, endoderm orijinlidir.

Mezoderm:

Mezodermin büyük bir kısmı doğrudan doğruya çeşitli yapılara dönüşür. Fakat bir kısmı farklılaşmamış ve gevşek bir şekilde organize olmuş doku halinde kalır. Bu doku Mezenşim' dir. Mezenşim, bulunduğu yerden vücudun diğer bölgelerine doğru göç edip orada farklılaşma yeteneğine sahiptir. Mezenşim, dolaşım sistemi, kaslar, kemik ve bağ dokusu' nu oluşturur.

Mezodermin temel alt bölümleri daha önce de belirtildiği gibi Epimere, Hypomere ve Mezomere'dir (Şekil 3-2).



Şekil 3-2. Mezodermin farklılaşması. A - Epimer bölünmeden önce, B - Epimer bölündükten sonra.

Epimere: Epimer, vücudun her bir yanında uzunlamasına sıralanmış somit adı verilen bloklara bölünür. Bu mezodermal somitlerin her biri tekrar üç kısma ayrılırlar:

Sklerotoma: Epimer'in, notokorda ve neural boruya yakın olan orta kısmı sklerotomadır. Notokorda ve sinir şeridini çevreleyen omurgaya ait yapılar ile vücudun herhangi bir yerindeki kemiksi ve kıkırdığımsı yapıları oluşturan mezenşimi verir.

Dermatoma: Epimerin deri ektodermi ile temasta olan lateral kısmıdır. Derinin iç tabakası olan dermisi verir.

Myotoma: Epimerin median sklerotomu ile lateral sklerotomu arasında kalan kısmıdır. Myotomaya ait segmentler birbirlerinden myocommata veya myosepta adı verilen septumlar vasıtasıyla ayrılmıştır. Myotomaya ait segmentler omurgalı vücudunun büyük bir kısmını oluşturan iskelet kas kitlelerini verir.

Mesomere: Ürogenital organlar (böbrekler ve gonadlar) ve kanallarını oluşturur. Kanalların uç kısımları ektodermal olabildiği gibi, endodermal epitel ile de astarlanmış olabilir.

Hypomere: Hypomer, içte splanknik hypomere ile dışta somatik hypomere bölünmüştür.

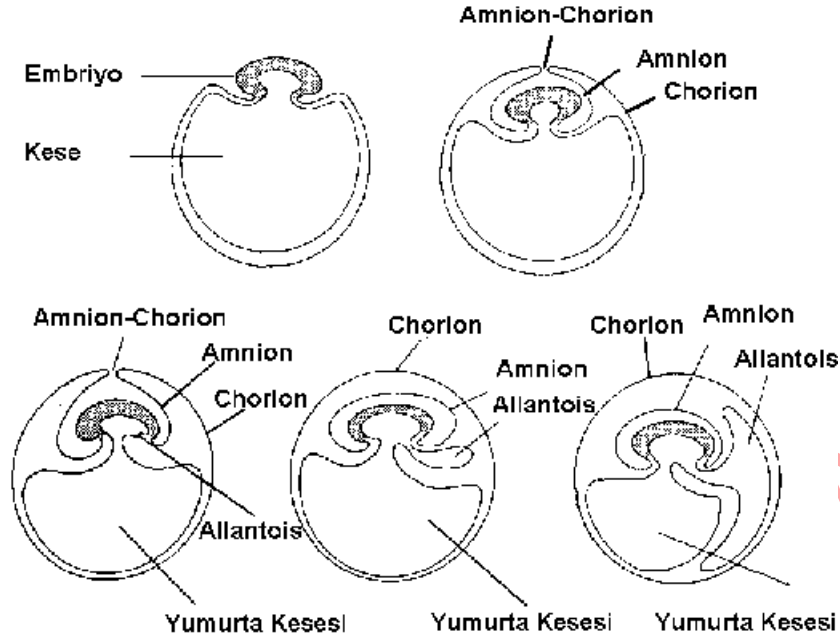
Splancnic hypomere: Splanchnik hypomer, splanchnopleurayı oluşturmak üzere barsak duvarını yapan endodermle birleşir. Splanchnik hypomer, büyük ölçüde mezenşim karakterindedir ve bağ dokusu, barsağın düz kasları, kalp ve kalple ilgili kan damarları ile çeşitli mezenterler ve ligamentleri meydana getirir.

Somatic hypomere: Somatik hypomer, somatopleurayı oluşturmak üzere vücut duvarının ektodermi ile birleşmiştir. Somatik hypomer, kalbi çevreleyen perikardium dokusu, akciğerleri çevreleyen ve pleural boşluğu astarlayan pleura ile peritoneum'u verir.

Embrional Zarlar

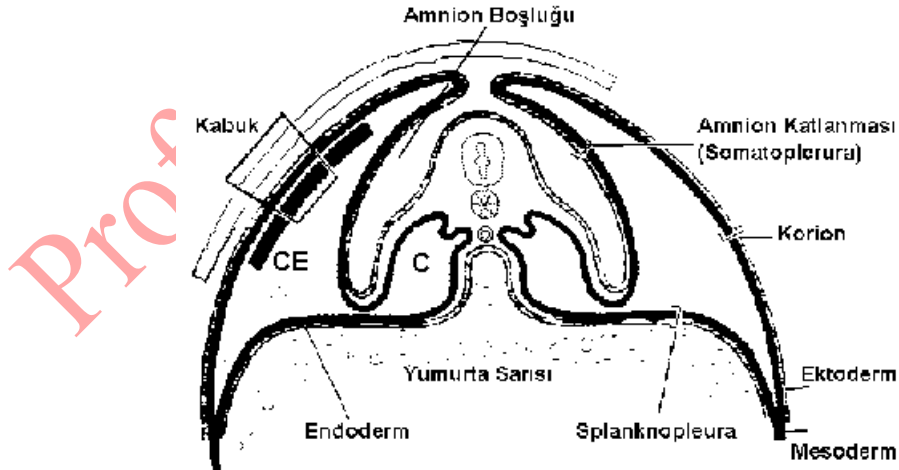
Çoğu omurgalı embriyosu, embriyonun dışını astarlayan ve doğumla kaybedilen bir veya birden fazla embriyonik zar (bazen bunlara ekstra embriyonik membranlar da denir) geliştirir. Bu zarlar bazı anamniyotlarda ve tüm amniyotlarda görülen yumurta kesesi ile sadece amniyotlarda görülen amniyon, corion ve allantois'tir (Şekil 3-3) .

Yumurta kesesi, meroblastik segmentasyon gösteren formlarda yumurta sarısı kitlesini sarmak üzere aşağı doğru bir doku katlanması olarak meydana gelir. Köpek balığı gibi aşağı omurgalılarda temel germ tabakalarının her üçü de yumurta kesesinde vardır. Endoderm yumurta sarısını çevreler. Mezoderm yumurta sarısındaki besleyici maddelerin embriyoya ulaştırılmasında rol oynayan vitellin kan damarlarını yapar. Reptil, kuş ve memeliler (Yumurtlayan Memeliler) 'in yumurta kesesi sadece endoderm ve mezodermden ibarettir. Yüksek organizasyonlu memelilerin yumurta sarısı bulunmamakla beraber geliştikleri reptillerinkine benzer küçük bir yumurta sarısı keseleri vardır.



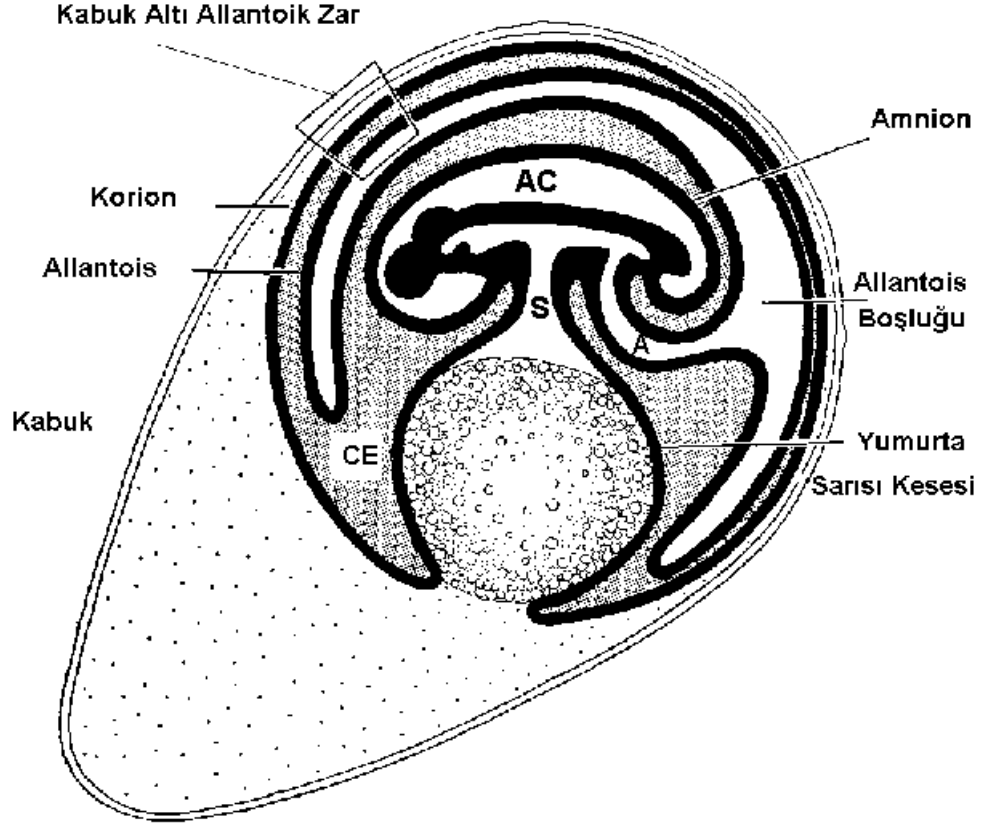
Şekil 3-3. Amniot omurgalılarda embriyonik zarların oluşumu.

Amnion ve Chorion: Gelişmekte olan amniyot embriyosunun etrafında oluşan ektodermal ve mezodermal katlanmalardır. Embriyonun üzerinde iki kese oluşturmak üzere birleşirler. İçteki kese (amniyon) içi sıvı ile dolu bir boşluk içindeki embriyoyu çevreler. Dıştaki korion ise tüm embriyoyu çevrelediği gibi diğer embriyonik zarları da çevreler (Şekil 3-4).



Şekil 3-4 A. Somatopleuranın yukarı katlanması ile amnion ve korion oluşumu. Kabuk altında oluşan korioallantoik zar dikdörtgen içinde gösterilmiştir. Kalın siyah çizgi oluşacak allantoisi temsil etmektedir. CE. Embriyo dışı solum, C. Embriyo içi solum.

Allantois: Dördüncü embriyonik zar olan allantois, amniyot barsağının posterior ucundan dışa doğru, korion karşısında büyük bir kese halinde gelişir. Endoderm ve mezodermden ibarettir. Allantois, boşaltım artıkları için depo görevi yaptığı gibi koriyon ile birlikte solunum zarı olarak da görev yapar (Şekil3-4)).



Şekil 3-4 B. İleri safha. Allantoisin kloaktan oluşumu. A. Allantois sapı, AC. Amnion sıvısı içeren amnion boşluğu, CE. Yumurta sarısı, S. Yumurta sarısı kesesi sapı.

Plasenta: Bazı hayvanlar vivipardırlar. Yani yavru embriyonik gelişmesini ana vücudunda geçirir. Bu esnada besin ihtiyacının tamamını veya bir kısmını daima plasenta yolu ile anaya ait olan kan damarlarından alır. Plasenta, çift organ halinde olup kısmen uterus astarından kısmen de bir ya da birden çok embriyonik zarlardan oluşur. Vivipar köpek balıklarında yumurta kesesi plasentası bulunur. Canlı doğuran kemikli balıklarda gelişme ovaryumda olur ve plasenta bulunduğu takdirde yumurta kesesini ve ovaryum dokusunu içerir. Amniyot plasentalarının embriyonik kısmı daima koriyon'dan gelişir. Çünkü koriyon tüm diğer embriyonik zarları sarar. Birkaç kertenkele ve yılanda koriyon ve yumurta sarısı kesesinden oluşmuş plasenta vardır. Benzer plasenta çoğu Marsupial' de de bulunur.

Plasentalı memelilerin plasentası büyük ölçüde allantoisten meydana gelir.