

5. İSKELET SİSTEMİ

Omurgalıların iskelet sisteminin evriminde korumada görevli çok iyi gelişmiş bir **Dış iskelet** le, destekte görevli yine oldukça iyi gelişmiş bir **İç iskelet** ten söz edilebilir.

Dış iskelet

Deri bölümünde değinildiği gibi balıkların pul örtüsü, kaplumbağaların kabukları, timsahların pul ve plaklardan oluşan zırhları ile memelilerden *Armadillo* ve *Manis*'in pul örtüleri dış iskelet olarak kabul edilebilir. Bu dış iskelet dermadan oluşur. Ancak filogenezi'de dermal iskeletin yerini epidermadan oluşan pullar, kıllar ve tüyler alır. Derma, dış iskelet elemanlarından başka iç iskeletin yapısına katılan bazı elemanların da kaynağını oluşturur.

İç iskelet

İç iskelet omurgalılarda vücudu dik tutmaya, harekete ve kasların bağlanmasına sağlam bir destek yüzeyi oluşturmaya yarar.

Omurgalılarda iç iskelet 3 türlü elementten oluşur:

- 1- Dermal ya da membran kemikler
- 2- Kıkırdak
- 3- Kıkırdak kemikler (endokondral veya kondral kemikler)

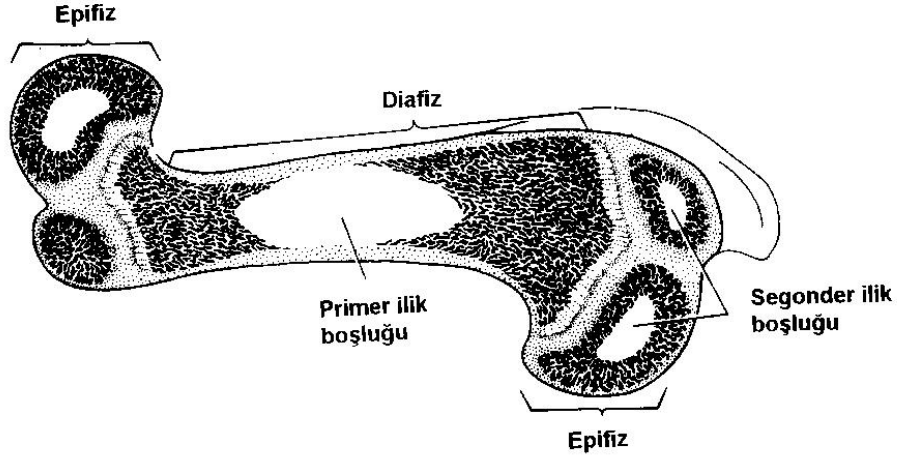
Dermal Kemikler: Kemiğin gelişeceği yerde **mezenşim** hücrelerinin kümeleşmeleriyle oluşurlar. Bu hücreler önce bağ dokusu liflerinden ibaret sağlam bir ağ oluştururlar. Sonra kemik yapıcı hücreler (**osteoblastlar**) e dönüşürler. Bu hücreler **kemik matriksi**'ni (hücre arası madde) salgırlar. Kemiğin oluşması için de kalsiyum, fosfat, karbonat tuzları bu matriks'te depo edilir. Kemik materyal ağı oluştuktan sonra osteoblastlar, gelişmekte olan kemiğin iç ve dış yüzeyine doğru **kompakt kemik**'i tabakalar halinde oluştururlar ve kemiğin iç ve dış yüzeyine sert bir yapı kazandırır. Kemik oluştuktan sonra osteoblastlar **osteosit** adını alırlar. Kemik dokusu arasındaki boşluklarda kırmızı kemik iliği gelişir. Kemik, **periosteum** denilen sert bir bağ dokusu kılıfı ile çevrilir. Kemiğin oluştuktan sonra büyümesi içten genişleme şeklinde değil sadece periferaldir.

Dermal kemikler derma kökenli olup, dışta koruyucu bir zırh gibi gelişirler. Balıklarda pullar dermal kemikleri temsil ederler. Tetrapodlarda iç iskeletle işbirliği

halinde olmak üzere daima deriden göç ederler. Kafatasının ve omuz kemerinin ince ve yassılaştırmış kemikleridir.

Kıkırdak: Mezenşimal hücrelerden oluşan sert ve koruyucu bir dokudur. Kemiğin tersine içten büyüme (genişleme) yeteneğindedir. Temel olarak iç iskelet elemanı olup embriyo için karakteristiktir fakat ergin iskeletinde de bulunur. Yapı maddesi **sülfatlı polisakkarit**'lerdir.

Kıkırdak kemikler (Endokondral ve kondral kemikler): Kıkırdak kemikleri önce kıkırdak olarak gelişirler. Bu kıkırdak kütlesi, sonuçta yerini kemiğe bırakacağı yapının bir minyatürü, bir kopyasıdır. Kıkırdağın yerini alan osteoblast hücreleri kemik dokuyu oluştururlar. Vücudun çoğu kısa ya da küçük kemiklerinde olduğu gibi kıkırdağın kemiğe dönüşmesi ya tek bir merkezden olur veya uzun kemiklerde olduğu gibi, üç merkezde birden olur. Örneğin memeli kol ve bacak kemikleri 3 merkezden kemikleşir. Bu merkezlerden ortadaki **diafiz**, uçlardaki epifiz' dir. Her uçtaki epifiz bölgeleri diafizden, kıkırdak olan **epifiziel levha** ile ayrılır. Bu levha uzun bir süre kıkırdak olarak kaldığından kemik uzamaya devam eder. Sonuçta epifizdeki kemikleşme, diafizdeki kemikleşme sona erene kadar devam eder ve kemik sert bir yapı halinde belli bir noktaya kadar uzayabilir (Şekil 5-1) .



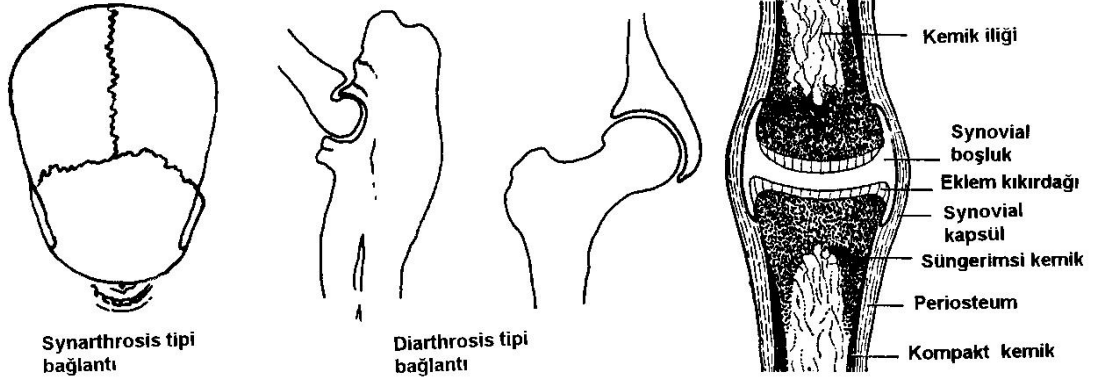
Şekil 5 -1. Gelişmekte olan uzun kemikten boyuna kesit (Boyca uzama esas olarak epifizial bölgede gerçekleşir).

Bağlantılar

Omurgalıların iç iskeletini oluşturan gerek dermal, gerekse kondral kemikler yanyana gelerek birbirleriyle bağlanmışlardır. Bu bağlantı temel olarak iki şekilde olur.

1. Synarthrosis (Hareketsiz bağlantı): Kemikler birbirleriyle doğrudan bağlantılıdır. Bu tür bağlantıda kemiklerin kendi başlarına hareket etme yetenekleri

yoktur. Kafa iskeleti ve çene kemikleri, pelvik kemikler arasındaki symphysis (sabit eklem), uzun kemiklerin diafiz ve epifizi arasındaki eklem örnek verilebilir. Eklem yerleri arasında görülebilen çizgi “**sütür**” adını alır. Şayet eklem yerleri belli olmayıp kemikler tamamen hareketsiz bir şekilde kaynaşmışsa bu özel duruma **ankylosis** denir (Şekil 5 - 2) .



Şekil 5 - 2. Eklem tipleri

Şekil 5-3. Tipik diartrosis

2. Diarthrosis (Hareketli bağlantı): Bu tür bağlantıda iki kemiğin bağlandığı yerde oynar eklemler vardır. Bağlanan iki kemiğin karşılıklı gelen uçları ince bir kıkırdak halindedir. Diarthrosis tipi bağlantıda kemikler arasında bir boşluk gelişir. Buna **synovial boşluk** denir. Boşluğu synovial sıvı ile dolu bir kapsül çevreler, buna da **synovial kapsül** denir (Şekil 5 - 3). Synovial sıvı eklemleri kemiklerin hareket esnasında sürtünmelerini azaltır.

İç iskeleti işlevine göre aşağıdaki şekilde sınıflandırabiliriz:

A- Axial iskelet (Eksen iskeleti): Vücudun temel eksenini oluşturur ve 4 bölümden ibarettir.

1. Omurga
2. Kaburgalar
3. Göğüs kemiği

4. Kafa ve solungaç iskeleti (Balıklarda solungaç ve çeneleri destekleyen visseral iskelet yüksek formlarda kafa iskeletine katılmıştır).

B- Appendicular iskelet (Ekstremité iskeleti):

1. Ekstremité taşıyıcıları (Pektoral kemer, Pelvik kemer)
2. Ekstremiteler

a. Yüzgeç tipi (Balıklardaki tek yüzgeçlerin iskeleti de appendiküler iskelete dahil edilmiştir).

b. Kol ve bacak tipi

C- Heterotopic kemikler: (Belirli organlarla ilişkili bağımsız kemikler)

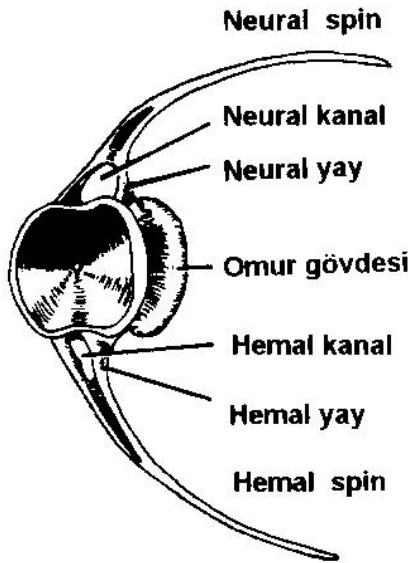
Aksial İskelet

Vücutta boydan boya uzanan ve vücut eksenini oluşturan iç iskelet bölümüdür.

Omurga

Bir seri kıkırdak veya kemik omurdan ibarettir. Omurların tek tek biraraya gelmesiyle oluşan omurga, omuriliği koruma görevi yaptığı gibi, vücut kısımlarının hareketini sağlamak üzere eğilip bükülebilir. Aynı zamanda omurgayı oluşturan omurların üzerinde bulunan çıkıntılar da kasların bağlanmasına yüzey oluşturur.

Omurun yapısı: Tipik bir omur, gövde (**centrum**), yaylar (**arch**) ve bazı çıkıntılar "**apophyses**"dan oluşmuştur (Şekil 5-4). İşlev olarak korda'nın yerini alır.



Şekil 5-4. Omur yapısı (Teleost kuyruk omuru)

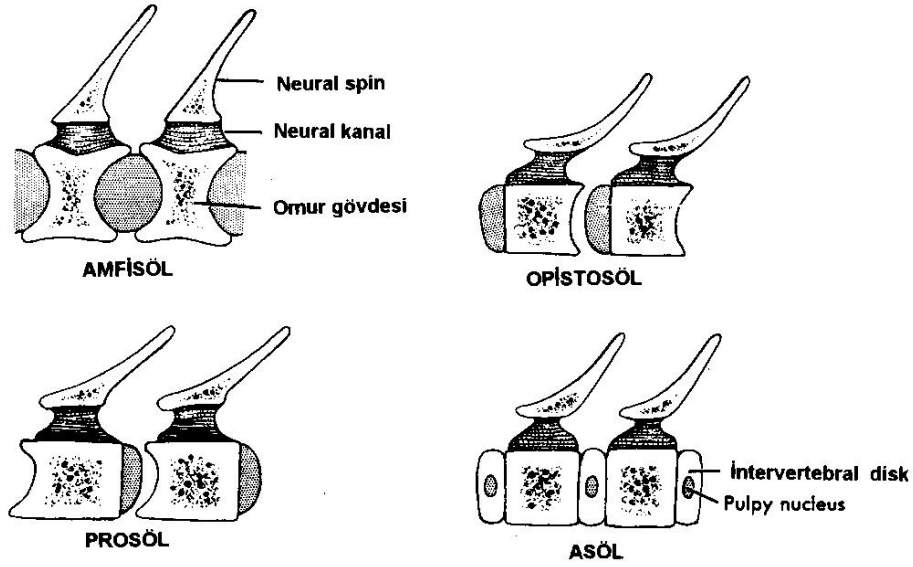
Omur gövdesi neural tüpün altında yer alır. Şekli, farklı omurgalılarda hatta aynı omurganın farklı kısımlarında değişik olabilir. Bazen omur gövdesi önde ve arkada içeriye çökük olabilir, bu tip omurlara **Amfisöl** denir. Bu omurlar yanyana bağlanınca arada boşluklar kalır ve bu boşluklar genellikle embriyonal kordadan oluşan bir madde ile doludur. Çoğu balık ve kuyruklu amfibilerde görülür. Gövdenin ön kısmı çukur, arka kısmı çıkıntılı ise bu tip omurlara **Prosöl** denir. Amfibilerde görülür. Gövdenin ön kısmı çıkıntılı, arka kısmı

çukur ise bu tip omurlara **Opistosöl** denir. Amfibi ve reptillerde görülürler. Bazı büyük toynaklıların boyun bölgesinde de bulunurlar. Bazı omur gövdelerinin hem ön hem de arka taraflarında birer girinti ve çıkıntı bulunur ve eğer şeklindedirler. Bu tip omurlara **Heterosöl** denir. Kuş boyunlarında görülür. İnsan ve memelilerde olduğu gibi, eğer omur gövdesinin ön ve arka yüzeyi hemen hemen düz ise, bu tip omurlara da **Asöl** veya **Amfiplatyan** omur denir (Şekil 5-5).

Omur yayları: Omur gövdesinin üzerinde içinden omuriliğin geçtiği kanalı oluşturan yaylar **neural yaylar** vardır. Bu yaylar birleşerek dorsalde bir dikenle sonlanırlar. Bu dikene **neural spin** denir.

Balık ve bazı reptillerin kuyruk omurlarının ventralinde de **hemal yaylar** vardır. Bu yayların omurgada oluşturdıkları kanaldan ventral kan damarı geçer. Bu yaylar da birleşerek ventralde bir dikenle sonlanırlar. Bu dikene **hemal spin** denir.

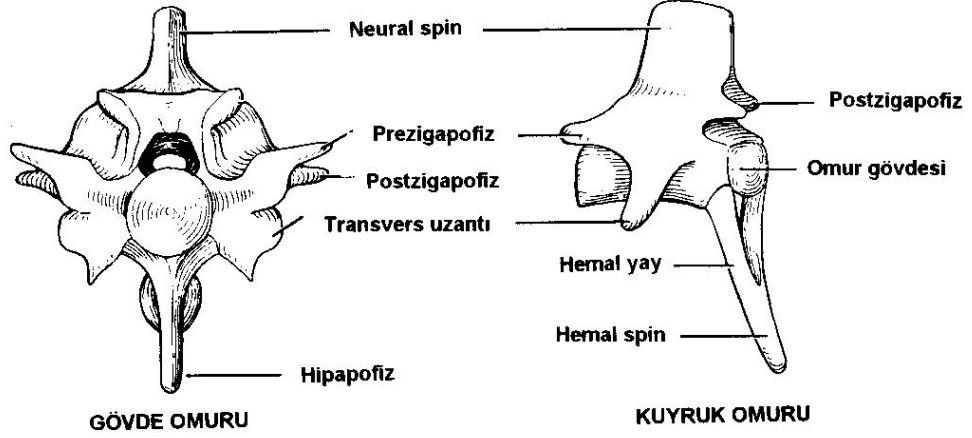
(Şekil 5-4).



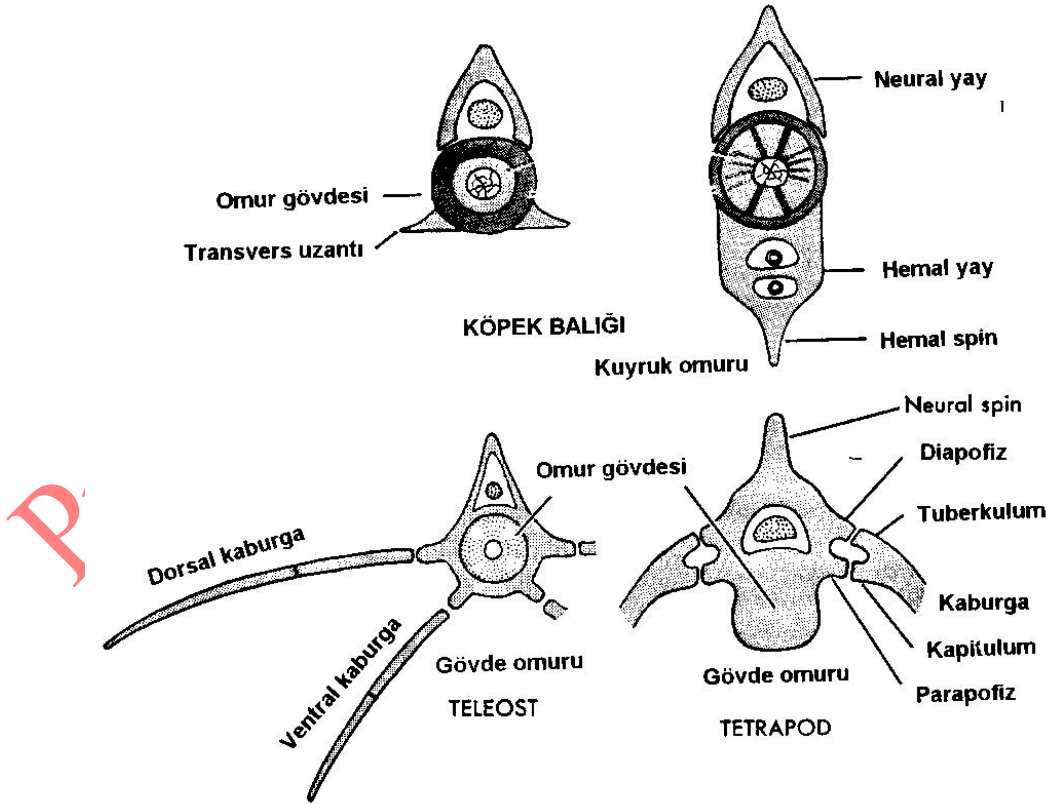
Şekil 5 - 5. Omur tipleri (Sagittal görünüş).

Omur çıkıntıları: Omurların gövde ve yaylarından uzanan genelde **apophysis** olarak adlandırılan çeşitli çıkıntılardır. Çıkıntıların bazıları omurganın daha sağlam bir yapı kazanması için destek sağlar, bazıları omurların birbirleriyle eklemlenmesini sağlar, bazıları kaburgalarla eklemlenir, bazıları da kaslara bağlanma yüzeyi oluşturur. Her omurda omurların birbirleriyle eklemlenmesini sağlayan ve öne, arkaya doğru uzanan çift haldeki çıkıntılara **zygapophysis** denir. Bu çıkıntılardan önde olanına **prezigapofiz**, arkada olanına **postzigapofiz** denir. Pre ve postzigapofizler neural yaylardan çıkarlar. Prezigapofizlerde eklem yüzeyleri yukarı ve içeri doğru bakar, postzigapofizlerde ise eklem yüzeyleri aşağı bakar. Böylece omurlar birbirleriyle üç noktadan eklemlenmiş olurlar (omur gövdesi ile birlikte). Balıklarda bulunmazlar. Ayrıca omurun neural yayının kaidesinden ve gövdesinden çıkan ve omurun kaburgalara eklemlenmesine yarayan çift haldeki uzantılar veya çıkıntılar da vardır. Bunlara **transvers uzantı** denir. Transvers uzantıların kaidesinden yanlara

doğru olan çıkıntılara **diapophyses**, gövdeden yanlara doğru olan çıkıntılara da **parapophyses** denir. Gövdeden ventrolateral olarak uzanan çıkıntıya **basapophyses** denir. Bazapofizler hemal yaylarla eklemlenir veya hemal yaylara dönüşebilirler. Gövdeden median olarak çıkan ve ventrale doğru uzanan çıkıntıya da **hypapophyses** denir. Kasların tutunmasına yarayan çıkıntılardır (Şekil 5 - 6, 7).



Şekil 5-6. Reptil (Fiton) gövde omurlarında çıkıntılar ve yaylar.



Şekil 5 - 7. Kıkırdaklı balık (köpek balığı), teleost ve tetrapotlarda omurlar ve ilişkili yapılar

Omurganın Karşılaştırmalı Anatomisi

Omurgalıların evrimi esnasında, omurgada bölgesel farklılaşmada dikkate değer bir artış vardır.

Agnatha: Modern çenesizlerden *Myxine*'de omurgaya ait herhangi bir eleman yoktur. Notokorda tek destek elemanıdır. *Petromyzon*'da notokordanın etrafında kıkırdak bloklar oluşur ve tam gelişmemiş bir omurgayı temsil ederler. Omur gövdeleri yoktur.

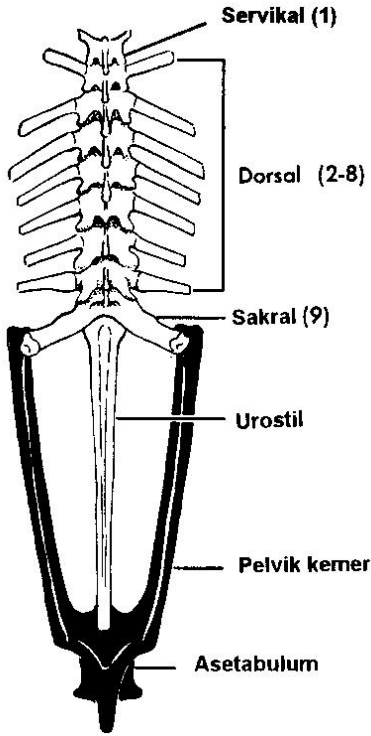
Chondrichthyes: Kıkırdaklı balıklarda kıkırdaktan oluşmuş, amfisöl tipte omurlar vardır. Omurun dorsal tarafında neural yaylar ve neural spin'ler oluşmuştur. Kuyruk bölgesinde hemal yaylar kaudal arter ve ven'i çevreler. Böylece omurga **gövde** ve **kuyruk** olmak üzere iki bölgeye ayrılır. Gövde bölgesi gövde omurlarını içerir, hemal yayları yoktur. Kuyruk bölgesi kuyruk omurlarını içerir ve hemal yayları vardır. Omurga kafa iskeletine sıkıca bağlanmıştır. Bu nedenle baş omurgadan bağımsız hareket edemez.

Osteichthyes: Kemikli balıkların omurgası tipik olarak kemiktir ve omurlar amfisöl tiptedir. Omurga iki bölgeye ayrılır: **Gövde** ve **kuyruk** bölgesi. Gövde bölgesinde omurlar dorsalde neural yayları ve dikenleri içerir. Kuyruk bölgesinde ise neural yaylar ve spinler bulunduğu gibi hemal yaylar ve spinler de vardır.

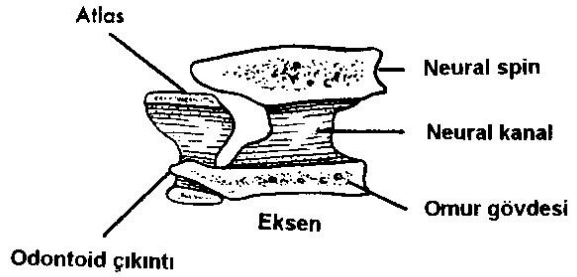
Pirimitif Holostei'de, örneğin *Amia*'da kuyruk bölgesindeki her bir omurun gövdesi anterior ve posterior segmentlere ayrılır.

Chondrostei'nin bazı türlerinde ise örneğin *Acipenser*'de omurlar gövdesizdir.

Amphibia: Amfibilerde kol ve bacak gibi ekstremitelerin gelişmesiyle birlikte, omurgada da ileri derecede çeşitli değişiklikler olmuştur.



Şekil 5 - 8. Kurbağada omurga ve pelvik



Şekil 5 - 9. İlk iki boyun omurundan kemerin sagittal kesiti (kedi'de)

Omurga ilk kez iki yerine dört bölgeye ayrılmıştır. Kıkırdaklı ve kemikli balıklarda görülen gövde ve kuyruk bölgesine ilave olarak amfibi omurgasının baş ile eklemlenen 1. omuru **servikal** bölge'yi oluşturur. Omurganın arka tarafındaki gövde omurlarının sonuncusu ise pelvik kemer (kalça kemeri) ile eklemlenir. Bu omur diğer gövde omurlarından daha büyük ve dirençli olup omurganın **sakral** kalça bölgesini oluşturur. Dolayısıyla amfibi omurgası **boyun, gövde, kalça ve kuyruk** olmak üzere dört bölge içerir (Şekil 5 - 8).

Boyun bölgesi bir omur "**atlas**" dan ibarettir. Bu omurda, kafatasının oksipital bölgesindeki çıkıntıların "**occipital condyl**" girebileceği iki çukur yer alır. Oksipital kondiller bu çukurlara eklemlenerek kafanın aşağı ve yukarı kolaylıkla hareketini sağlarlar. Ancak kafanın sağa ve sola olan hareketi sınırlıdır.

Su ve kara kurbağalarında kuyruk omurları yerlerini uzun bir kemik çubuğa bırakır. Buna **Urostyle** denir. Tüm omurga 10 omurdan ibarettir (1 Boyun omuru, 7 gövde omuru, 1 kalça omuru, 1 kuyruk omuru). Amfibi omurlarının anterior ve posterior'da zygapofiz'leri gelişmiştir. Aynı zamanda transvers uzantılara da sahiptirler.

Bu grupta omurlar amfisöl, prosöl ve opistosöl tipte olabilir. Bazen bir türde birden fazla omur tipi de görülebilir.

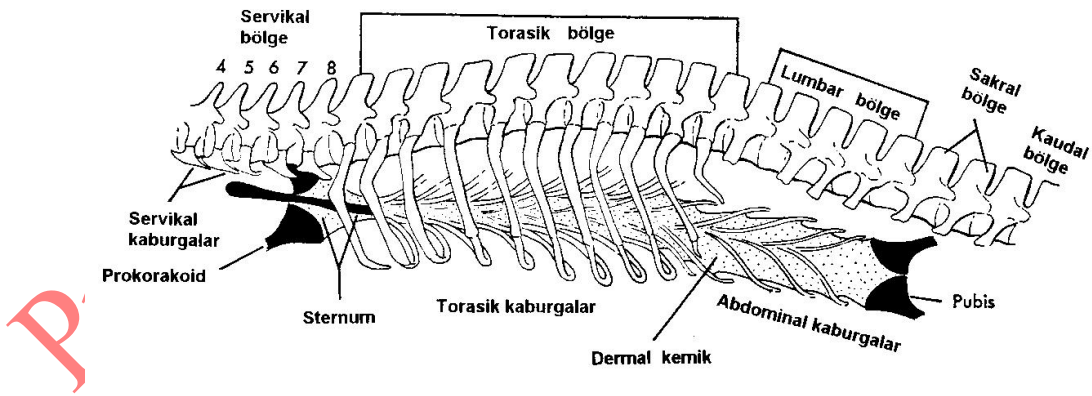
Reptilia: Reptillerin omurgalarında daha ileri düzeyde bir farklılaşma görülebilir.

Amfibilerde servikal bölge omuru tek olmasına karşılık, reptillerde ilk iki omur **atlas** ve **eksen (Axis)** olarak farklılaşmıştır ve genelde bu iki omuru diğer boyun omurları izler. Atlas omuru halka şeklindedir, bu omurun gövdesi kendinden sonra gelen eksen omurunun gövdesi ile birleşmiştir. Atlas omurunun ön tarafındaki çukuruna kafatasının oksipital kondili girer ve kafa aşağı yukarı hareket eder. Çoğu reptilde oksipital kondil tektir. Atlas omurunun gövdesi eksen omurunun gövdesi ile birleşerek eksen omuru gövdesinin ön tarafında “**odontoid çıkıntı**” geliştirmesini sağlar. Eksen omurunda gelişen bu çıkıntı atlas omurunun boş olan taban kısmı içine yerleşerek kafatasının bu kez sağa ve sola hareketini sağlar. (Odontoid çıkıntı en iyi memelilerde gelişmiştir) (Şekil 5 - 9).

Gövde omurları az çok birbirlerine benzer şekildedirler. Fakat timsahlarda gövde bölgesi kaburgaları taşıyan **torasik (göğüs)** bölgesi ile, kaburga taşımayan “**lumbar (bel)**” bölgesine ayrılır.

Sakral omurlar bulunmaları halinde sayıları daima 2 dir. Kuyruk bölgesi omurları değişik sayıdadır.

Böylece reptil omurgası servikal, dorsal, sakral ve kaudal bölgelere ayrılır veya timsahlarda ve çoğu kertenkelede olduğu gibi **servikal, torasik, lumbar, sakral** ve **kaudal** olmak üzere 5 bölgeye ayrılır (Şekil 5 - 10).



Şekil 5 - 10. Timsahta servikal, torasik ve abdominal kaburgalar (gastralia)

Ekstremiteleri körelmiş kertenkele (*Ophisaurus*, *Anguis*) ve yılanlarda omurga sadece gövde ve kuyruk bölgelerine ayrılır. Omur sayısı 500 kadar olabilir. Her omur bir çift kaburga taşır. Göğüs kemikleri olmadığından kaburgalar diğer uçları ile bir kemiğe bağlanmaz. Her kaburga kaslar aracılığıyla ventral taraftaki bir pula bağlanmıştır. Bu da harekete yardım eder.

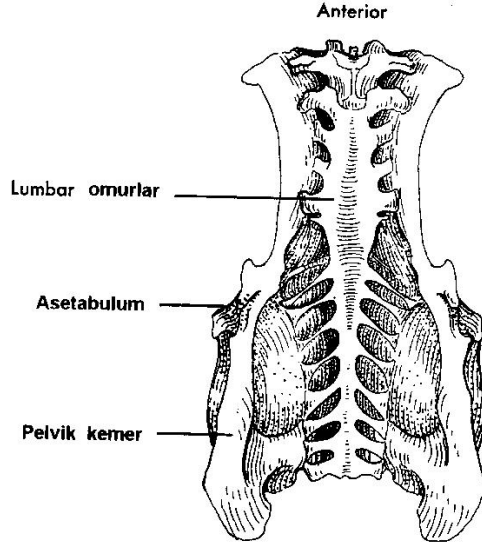
Kaplumbağa omurgası kabuk oluşumu nedeniyle bazı özellikler kazanmıştır. Boyun omurları 8 adettir. 1. göğüs omuru hariç, diğer omurlarla kalça omurlarının neural yayları karapaks ile kaynaşmıştır (kalça omurları 2, kuyruk omurları 16-30 adettir).

Kertenkelelerde kuyruk omurlarının gövdesi bir kıkırdak levha ile ikiye bölünmüştür. Kuyruk bu bölgeden kolayca kopabilir. Kopan kısım rejenere olur.

Reptillerde her tipte omur gövdesi bulunabilir.

Aves: Kuş omurgasının farklılaşması temelde reptillerinkine benzerdir. Bununla beraber omurlar yer yer birbiriyle kaynaşmıştır ve boyun bölgesi dışında diğer bölge omurları bağımsız olarak hareket edemezler. Dolayısıyla uçuş için sağlam bir yapı oluştururlar. Boyun bölgesi çok hareketlidir. Bu hareketliliği boyunu oluşturan omurların heterosöl tipte oluşu sağlar. 1. boyun omuru atlas, 2.si eksen'dir. Kafatasında tek oksipital kondil vardır, bu nedenle atlas omurunda oksipital kondilin yerleştiği tek çukur bulunur. Boyun omur sayısı türden türe değişir. Örneğin güvercinlerde 13, tavuklarda 14, kuğu'da 24'tür.

Boyun omurlarının alt tarafında kısa kaburgalar vardır. Bunlara **ventral kaburgalar** denir. Torasik bölgenin son omuru, lumbar, sakral ve öndeki birkaç kaudal bölge omuru ile kalça kemerinin geniş ve uzun olan ilium kemiği kaynaşarak bütün bir kemik yapı oluşturur. Bu yapıya **Synsacrum** denir. Sinsakrum kalça kemeri ile de kaynaşır. Çoğu kuşlarda arkadaki birkaç kuyruk omuru da kaynaşarak **Pygostil**'i oluşturur. Pygostil kuyruk tüylerine desteklik eder (Şekil 5 - 11,12).



Şekil 5 - 11. Sinsakrum ve pelvik kemer (tavuk)

Mammalia:

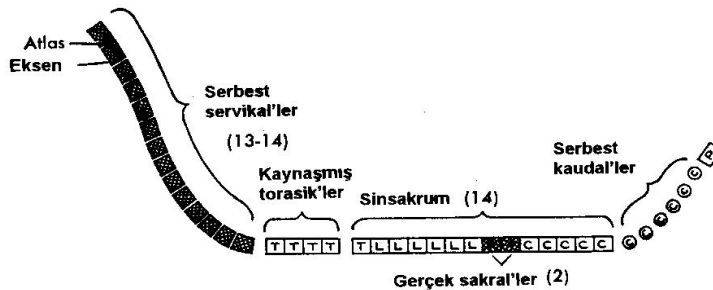
Memeli

omurgası da tipik olarak 5 bölgeye ayrılmıştır. Omurlar asöl tiptedir. Omurlar arasında **intervertebral disk** adı verilen kıkırdak levhalar yer alır.

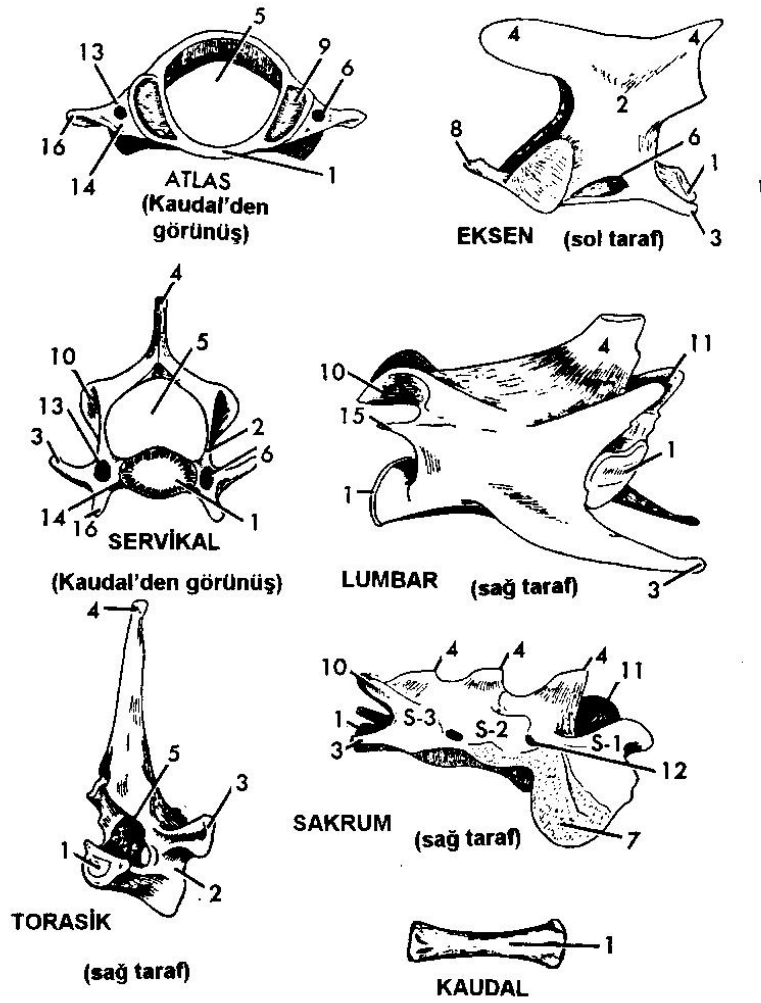
Tüm memelilerde boyun omur sayısı sabit olup 7'dir. Bu sayı kısa boyunlu balınada aynı olduğu gibi, uzun boyunlu zürafa için de aynıdır. Sadece dişsiz memelilerde omur sayısı 6-8 olabilir. 1. omur atlas, 2. omur eksen'dir. Atlas iki çukurludur.

Torasik ve lumbar bölge omurları iyi gelişmiştir. En az 3 omurun kaynaşmasıyla oluşmuş bir sakral bölge vardır. Zygapofizler çok belirgindir. Hem kuşlarda hem memelilerde boyun bölgesiyle kaynaşmış küçük kaburgalar vardır ve böylece kaynaşma bölgesinde boyun omurlarında bir seri küçük delikler oluşur. Bunlara **foramina transversaria (transvers foramen)** denir. Bazı kan damarları bu deliklerden geçerek baş'a ulaşır (Şekil 5 - 13). Ayrıca peşpeşe gelen omurlar arasında **intervertebral disk** yer alır. Her disk yumuşak merkezli fibröz kıkırdak içerir. Yumuşak merkez ise notokorda kalıntısı halinde **pulpy nucleus** adını alır. Sakral ve koksigeal intervertebral diskler kemikleşmiştir.

Kuyruk omurları sayısı, kuyruğun uzunluğu ile doğru orantılıdır. En uzun kuyruklu *Manis*'de 46 kuyruk omuru vardır (İnsanda embriyo'da 8 kuyruk omur taslağı gelişir. Erginde 3-5 omur kalır. Bunlar birleşerek kuyruk sokumu kemiği "**os coccyx**" ni oluştururlar).



Şekil 5 - 12. Güvercin' de omurga (şematik).



Şekil 5 - 13. Kedi omurgası. 1. gövde; 2. pedisel; 3. transvers uzantı; 4. neural spin; 5. neural kanal; 6. transvers foramen; 7. ilium'la eklemlenme yüzeyi; 8. odontoit çıkıntı; 9. eksen eklem yüzeyi; 10. postzigapofiz; 11. prezigapofiz; 12. intervertebral foramen; 13. diapofiz; 14. parapofiz; 15. yardımcı çıkıntı 16. iki başlı servikal kaburga; S-1, S-2, S-3. sakral omurlar.

Kaburgalar

Kaburgalar bir seri uzamış kıkırdak veya kemik yapılar olup proksimal uçları ile omurgaya eklemlenirler ve vücut duvarına doğru lateral olarak uzanırlar. Primitif koşullarda her omura eklemlenen bir çift kaburga vardır. Bazı omurgalılarda kaburgalar omurun transvers uzantıları ile birleşen küçük kıkırdak çubuklar halindedirler. Yüksek formlarda ise göğüs boşluğunu çevreleyen ve ventralde göğüs kemiği ile birleşen oldukça güçlü yay şeklinde yapılardır.

Kaburgalar iki gruba ayrılırlar:

1) Balık kaburgaları: Balıklar genelde her gövde omurunda kaburga içerirler. *Polipterus* (Holocephalii) ve bazı Teleostlar (Som balığı, Ringa balığı ve Turna balığı) da her yanda torasik bölge omurlarının her birinin gövdesi ile eklemlenmiş iki tip kaburga vardır: **A - Dorsal Kaburgalar**: Horizontal septum içinden geçerek dorsal ve ventral kas kütlelerini ayırırlar. **B - Ventral Kaburgalar**: Vücut duvarı kasları altında ve peritonun dışında yer alırlar.

Teleostların çoğu ventral kaburgalar içerir ve bunlar tipik balık kaburgalarıdır. Köpek balıklarında ise sadece dorsal kaburgalar gelişir.

Agnatha'da kaburga bulunmaz.

Bazı balıklarda ventral kaburgalar kuyrukta hemal yayları oluştururlar. Bu nedenle ventral kaburgalar hemal kaburgalar olarak da adlandırılırlar.

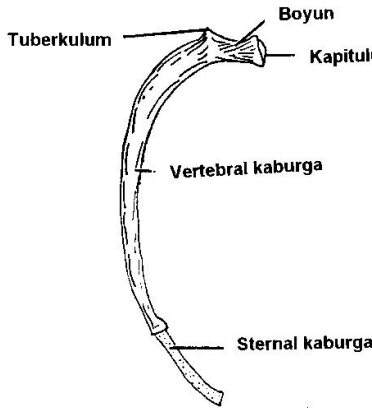
2) Tetrapod kaburgaları: Tetrapod kaburgalarının dorsal kaburgalar oldukları belirtilmektedir.

Ata amfibi ve reptillerde tüm omurlar (atlas ve birçok kuyruk omuru dahil) serbest kaburgalar taşırlar. Aktüel formlarda ise kaburgalar, atlas ve kuyruk omurlarında kaybolmuşlardır.

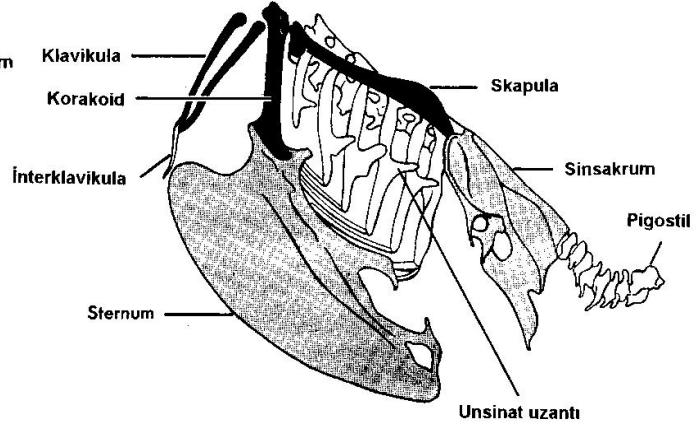
Tipik bir tetrapod kaburgası "**bicipital (iki başlı)**" dır (Şekil 5-7, 5-14). Dorsal baş (**tuberculum**) omurun diapofiz eklem yüzeyi ile ventral baş (**capitulum**) omur gövdesindeki parapofiz eklem yüzeyi ile eklemlenir. Bir kaç tetrapod (kuyruksuz kurbağalar, kertenkeleler, yılanlar ve monotrematlar) tek başlı kaburga içerirler. Tüm sakral kaburgalar da tek başlıdır.

Amfibilerde kaburgalar boyca çok kısaltıldıkları için hiç biri göğüs kemiğine ulaşamaz. Kurbağalarda kaburgalar transvers uzantılarla kaynaşmıştır.

Servikal kaburgalar: Bazı reptiller hariç boyları kısadır. Kaburganın iki başı arasında **transvers foramen** yer alır (Şekil 5 - 13). Peşpeşe gelen bu delikler **vertebrarterial kanal'** ı oluştururlar. Bu kanal vertebral arter ve vertebral ven'in geçişini sağlar.



Şekil 5 -14. Kedi'de torasik kaburga iki başlı (tuberkulum ve kapitulum)



Şekil 5 - 15. Güvercin'de gövde, kuyruk ve pectoral kemer iskeleti (pectoral kemer siyah'la gösterilmiş)

Torasik kaburgalar: Amniotlarda uzamışlardır ve ventrale doğru kas bölmesinden geçerek sternumla birleşirler. Çoğunlukla dorsal segment (**vertebral kaburga**) ile ventral segment (**sternal** veya **kostal kaburga**) içerirler. Sternal kaburgalar kuşlarda ve birkaç memelide kemikleşmiştir. Bazı krokodillerde ve kertenkelelerde ise bu iki kaburga arasında bir ara segment yer alır. Son bir kaç kostal kıkırdak halindeki kaburga göğüs kemiğine ulaşamayabilir ve göğüs kemiği yerine önlerinde yer alan kaburgaya eklemlenirler. Eğer Kaburgaların kıkırdak kısımları yoksa bu takdirde "**yüzen kaburga**" olarak adlandırılırlar.

Torasik kaburgalar ve göğüs kemiği tam bir kafes (**torasik sepet**) oluştururlar ve bu yapı amniotlarda torasik bölgedeki iç organları kuşatır. Kuşların ve bazı eski kertenkelelerin (*Sphenodon* dahil) kaburgaları bir sonraki kaburga ile çakışan **uncinat uzantı**' lar içerir (Şekil 5 - 15). *Archeopteryx*' te bu uzantılar yoktur. Kaplumbağaların torasik ve lumbal kaburgaları karapaks ile kaynaşmışlardır.

Lumbar kaburgalar: Genellikle kısıdırlar ve transvers uzantıların distal uçları ile kaynaşmışlardır. Yılanlarda ve yılan benzeri kertenkelelerde uzun yay şeklindedirler.

Sakral ve Kaudal Kaburgalar: Kısa ve güçlüdürler. Sakral omurların transvers uzantılar ile kaynaşmışlardır aynı zamanda pelvik kemer ile de kaynaşırlar. Kaudal kaburgalar kuyruk ucuna doğru gidildikçe boyca kısalırlar.

Gastralia: *Sphenodon* ve krokodiller bir seri kaburga benzeri kemik içerirler. Gastralia veya abdominal kaburgalar olarak da adlandırılan bu yapılar vücut duvarına gömülüdürler ve vücut duvarına desteklik sağlarlar (Şekil 5 - 10).

Gastralia'lar dermal kemikler olup kaplumbağaların plastronları ile de eşdeğerdirler.

Göğüs Kemiği (Sternum)

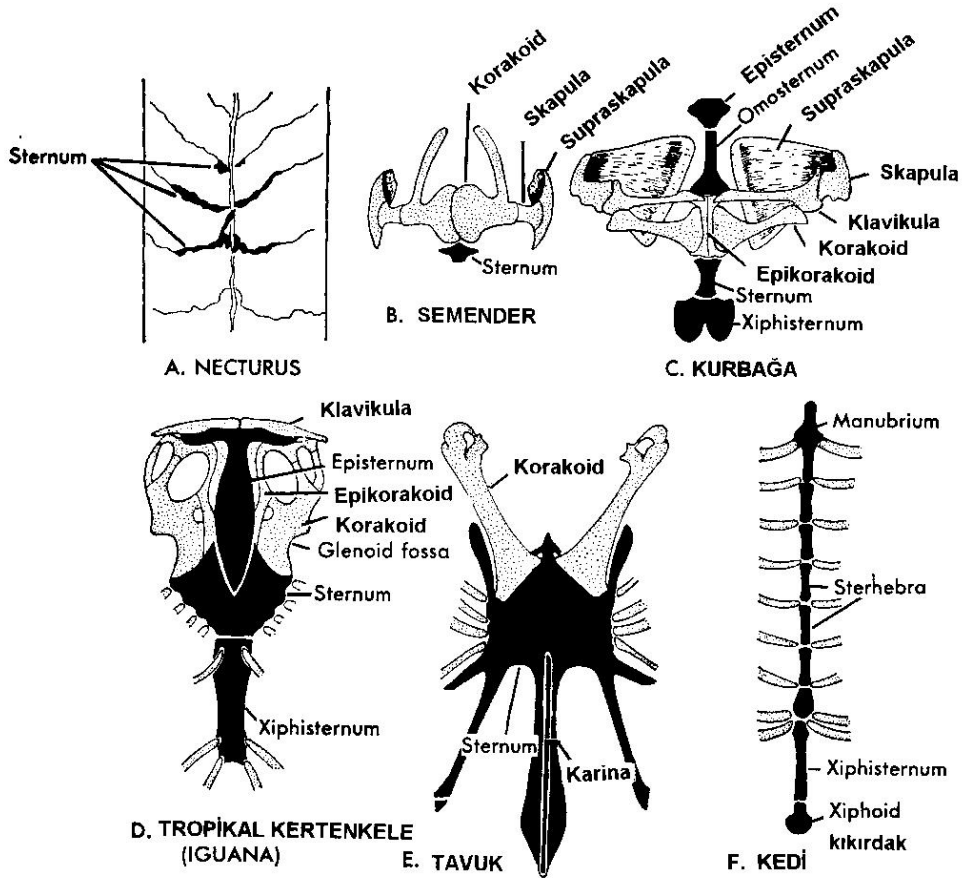
Göğüs kemiği ventral torasik bölgede yer alan bir ya da bir seri kıkırdak ya da kemik eleman içeren ve tetrapodlara özgü olan bir yapıdır. Apoda'nın Coecilidae familyasında *Proteus* ve *Amphiuma*'da; yılanlarda, bacaksız kertenkelelerde ve kaplumbağalarda bulunmaz. İlk kez Salamandridae familyasında mezenşimal eleman olarak görülür, ancak kaburgalarla bağlantısı yoktur. Timsahlarda ve bacaklı kertenkelelerde yassı kıkırdak bir levha halindedir. Kaudal'e doğru uzayan bir yapıya sahiptir. Pektoral kemerle ve değişik sayıdaki torasik kaburgalarla eklemlenir (Şekil 5-16).

Kuşlarda sternum özellikle uçuş yeteneği gelişmiş formlarda büyük bir kemik eleman halindedir ve tekneyi andırır (Şekil 5 - 15). Çeşitli sayıdaki kaburgalara eklem yüzeyi oluşturur. Ventral tarafında ortada büyük uçuş kaslarının bağlanmasını sağlayan ve **carina** adını alan bir çıkıntıya sahiptir. Bu nedenle uçuş yeteneği gelişmiş olan kuşlara karinalı kuşlar denir. Uçuş yeteneğini kaybeden kuşlarda karina iyi gelişmemiştir.

Memelilerde göğüs kemiği uzamış kemik bir çubuk şeklinde olup bir seri kemik parça (**sternebra**) nın arka arkaya eklemlenmesiyle oluşmuştur.

Öndeki parça genellikle en büyüktür, buna **presternum** veya **manibrium** denir. Sondaki kemiksi eleman **xiphisternum** adını alır, uç kısmında kıkırdak halde kalın bir uzantı taşır, bu uzantıya da **xiphoid uzantı** denir. Manibrium ile xiphisternum arasında göğüs kemiğinin gövde bölgesini oluşturan sternebra'lar yer alır. Bazı memelilerde (Cetacea ve Sirenia) sternum sternebalar içermez.

[Kurbağaların sternumu çift elemanlar halindedir. Ancak amfibi göğüs kemiğinin amniotların göğüs kemiği ile homolog olduğu konusunda şüpheler vardır. Amfibilerde göğüs kemiği 4 median elementten (**episternum, omosternum, sternum, xiphisternum**) ibarettir. Omuz kemerinin çift haldeki klavikula ve korakoidleri arasında kıkırdak bir bant halinde epikorakoid vardır. Klavikuların epikorakoid kıkırdakla birleştikleri yerde kemik yapıdaki omosternum yer alır. Omosternum uç kısmıyla anteriöründe yer alan yine kıkırdak halindeki episternumla birleşir. Korakoidlerin posteriöründe epikorakoidlerle birleşme yerinde sternum yer alır. Sternumun posteriörüne kıkırdak haldeki xiphisternum eklemlenir.] (Şekil 5-16).



Şekil 5 - 16. Tetrapodlarda sternum ve ilişkili yapılar . Iguana'nın episternum (interklavikula)' u sternum' un bir bölümü halinde değil.

Kafa ve Solungaç İskeleti

Kafa iskeleti

Eksen iskeletinin ön kısmını oluşturur. Beyini, beyin sinirlerinin köklerini, işitme, koku ve denge organlarını tümüyle korur. Gözlerin yerleşmesi için çukurlar içerdiği gibi, gözü hareket ettiren kaslar da burada bir bağlantı yeri bulur.

Omurgalıların kafa iskeleti ya tamamen kıkırdaktan, ya kıkırdak kemiklerden veya bunları çevreleyen ve derinin derma tabakasından oluşan dermal kemiklerden ibarettir. Kıkırdığın hemen hemen tamamına yakın bir kısmı yerini kemiğe bırakabilir. Kemiklerin sayısı bazılarının kaybolması bazılarının birbirleriyle kaynaşması sonucu azalabilir. Böylece herhangi bir omurgalı grubunda kafa iskeletinin formasyonu gelişmenin derecesine göre değişebilir. Örneğin kafa iskeleti, Siklostomat'lardan *Petromyzon*'da ve *Chondrichthyes*'te orijinal bir kıkırdak kitleden öte bir şey değildir.

Çoğu kemikli balıkta ise beyini tamamen çevreleyen kıkırdak kemikler ile bunları astarlayan dermal örtü kemiklerinden ibarettir. Yüksek organizasyonlu tetrapodlarda deriden oluşan dermal kemik örtüsü oldukça azalmıştır.

Omurgalıların kafa iskeletini anlamak için köpek balığı son derece elverişli bir obje'dir. Köpek balığının kafa iskeleti fonksiyon olarak birbirinden bağımsız yapılardan oluşmuştur:

1. Beyini ve duyu organlarını çevreleyen kıkırdak haldeki **neurocranium**.

2. Çeneleri ve solungaç kıkırdaklarını içeren **splanchnocranium**.

Omurgalılar kemik kafa iskeletlerinin gelişmesi esnasında, kıkırdaktan ibaret olan neurokranial ve splanchnocranial bileşenleri aynı anda oluştururlar. Kemikler daha sonra iki kaynaktan oluşur. Kemiklerin bazıları kıkırdağın bulunduğu merkezlerden oluşur ve bunlar kıkırdak kemiklerdir. Geri kalanlar ise, neurocranium ve splanchnocranium' un intramembranöz kemikleşmesi ile oluşmuş kemiklerdir. Bu membran kemiklerinin tümü **dermatocranium**'u oluştururlar. Bu nedenle, ister balık olsun, ister insan olsun ergin kafa iskeleti 3 temel bileşenden oluşmuş bir komplekstir:

a. Neurocranium: Kıkırdak veya kıkırdaktan oluşmuş kemikleri içerir.

b. Visserocranium (Splanchnocranium): Kıkırdak veya kıkırdaktan oluşmuş kemikleri içerir.

c. Dermatocranium: Membran (Dermal) kemikleri içerir.

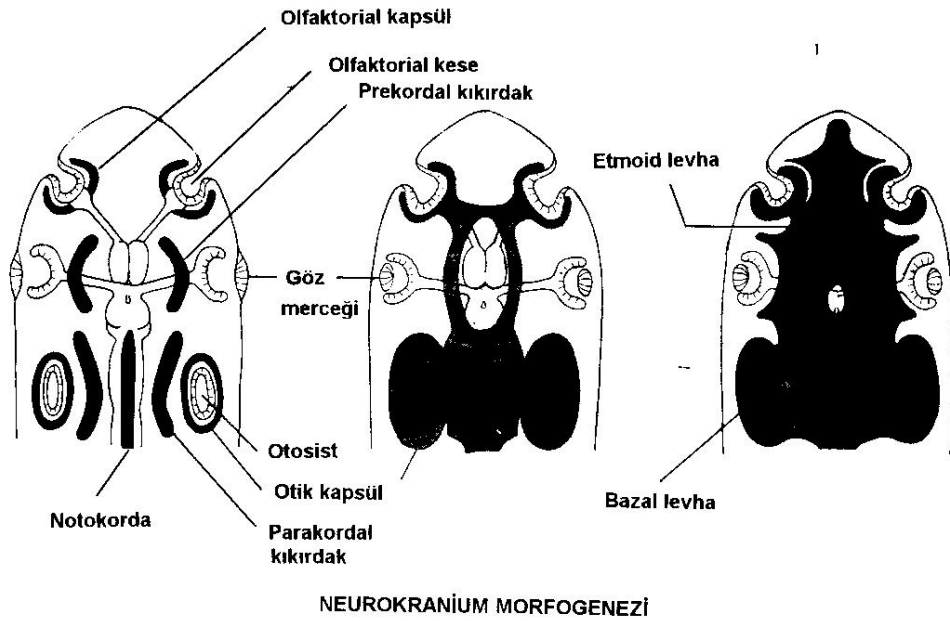
Bu üç büyük bileşen temelde tüm omurgalılarda benzer bir modelle bir araya gelirler.

Neurocranium'um Morfogenezi

Neurocranium beyin ve duyu organlarını korur. Gelişmenin en erken safhalarında omurgalı kafa iskeleti, beyinin altında iki çift uzamış kıkırdak çubukla temsil edilir. Bunların ilk çifti posteriördaki **paracordal**, ikinci çifti anteriördeki **precordal** kıkırdak çiftleridir. Paracordal kıkırdak notokorda'nın anterior ucuna paralel halde orta ve arka beyinin altında uzanır. Precordal kıkırdak Notokorda'nın anteriöründe ve ön beyinin altında gelişir.

Paracordal kıkırdaklar ortaya doğru genişleyerek birbirlerine yaklaşırlar, ve ortada **basikranial fenestra** adı verilen bir delik bırakarak birleşirler, böylece tek ve geniş bir kıkırdak levha (**basal levha**) oluştururlar. Precordal kıkırdaklar da ortaya doğru genişlerler ve anterior uçlarıyla birleşerek bir kıkırdak levha (**etmoid levha**) yı oluştururlar. Bunlar da ortada bir delik bırakırlar, Bu delik **hipofizial fenestra** 'dır.

Parakordal ve prekordal kıkırdaklar oluşurken iki ayrı bölgede kıkırdak kapsüller gelişir. 1 - Ön tarafta kısmen olfaktorial epiteli çevreleyen **olfaktorial - nasal kapsül**, 2 - Arka tarafta gelişmekte olan iç kulağı (zar labirent) çevreleyen **otik kapsül**. Bu kapsüllerin duvarları sinir ve vasküler kanalların geçişi için delinirler. Ayrıca orta kısımda retina'nın etrafında **optik kapsül** gelişir fakat bu kapsül neurokranium ile kaynaşmaz, böylece göz küresi kafatasından bağımsız hareket etme yeteneği kazanır. Kapsül fibröz yapıdadır ve göz küresinin sklerotik örtüsünü oluşturur. Sonuçta çubuk şeklinde uzamış kıkırdaklar, biri diğeri ile kaynaşarak kıkırdak kafa iskeletinin tabanını oluştururlar. Nasal kapsül ve otik kapsül bu tabanla birleşir, optik kapsül ayrı kalır (Şekil 5 - 17).



Şekil 5 - 17. Kıkırdak neurokranium oluşumunun başlangıç safhalarının ventral görünümü - Şematik. (Sağda beyini alttan kuşatan kıkırdak tabanı tamamlanmış)

Kıkırdak neurokraniumun gelişmesinin ileri safhalarında beyinin yanlarında da kıkırdak duvar oluşur. Aşağı formlarda beyinin üzeri de kıkırdak olarak gelişir. Bu esnada beyin sinirleri ve kan damarları da gelişmiştir ve bu yapıların geçmesini kolaylaştırmak üzere kafatasında delikler bırakılır. En büyük delik (**foramen magnum**) olup neurokranium'un arka duvarında yer alır.

Köpek balığı ve yakın akrabalarında ve aynı zamanda *Amia* gibi aşağı kemikli balıklarda beyin tamamen kıkırdak bir çatı ile çevrilidir. Fakat günümüz balıklarında ve tetrapodlarda beyinin üzeri kıkırdak bir çatı ile çevrili değildir (foramen magnum hariç). Bu nedenle olgunlaşmamış kafa iskeleti **fontanel** adı verilen yumuşak

bölgeler içerir ve bu bölgeler membran kemikleri bir çatı oluşturunca kadar yumuşak kalır. Bu yumuşak kısımlar halk arasında **bingıldak** olarak adlandırılır. Siklostomatlarda ve kıkırdaklı balıklarda bu kıkırdak yapı yaşam boyu korunur.

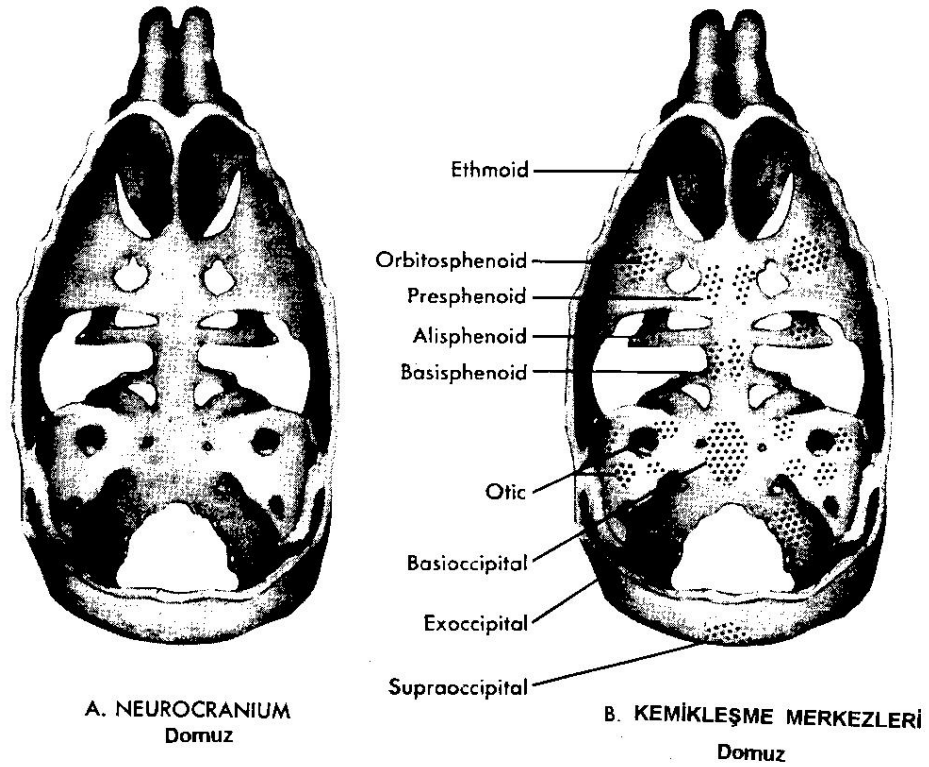
Neurocranial Kemikleşmeler

Kıkırdak yapıdaki beyin kapsülü esas olarak embriyonik bir adaptasyondur. Kıkırdaklı balıklar dışında kıkırdak büyük ölçüde yerini kemiğe bırakır. Kıkırdağın yerini kemiğe bırakması birkaç ayrı kemikleşme merkezinde meydana gelir. Kıkırdak yapıdaki embriyonik neurokranium 4 büyük kemikleşme merkezi içerir. Bunlar arkadan öne doğru **Occipital, Sphenoid, Ethmoid ve Otic** merkezlerdir. (Şekil 5-18).

Oksipital merkezler: Neurokranium'un posterior duvarından oksipital kemikler gelişir. Beyin ve omurilik sınırında yer alan ve sayıları 4 olan bu kemikler; dorsalde **supraoccipital**, laterallerde **exoccipital** ve ventralde **basioccipital** dir. Memelilerde bu dört kemik tek bir oksipital kemik oluşturmak üzere kaynaşabilirler ve omuriliğin geçtiği büyük deliği (foramen magnum) çevrelerler. Kafatası, I. boyun omuru ile foramen magnum'un altındaki bir ya da yanlarındaki iki oksipital kondil aracılığıyla eklemlenir. Ata amfibilerde basioksipital'in üzerinde tek oksipital kondil vardır. Reptil (Memelileri veren fosil formları hariç) ve kuşlarda yine basioksipital'in üzerinde tek oksipital kondil vardır. Modern amfibilerde ve memelilerde eksoksipital'lerin üzerinde iki oksipital kondil vardır.

Sfenoid merkezler: Neurokranium'un tabanı posterior'de basioksipital'lerin önünde **basisphenoid** ve basisfenoid'in önünde **presphenoid** elemanları oluşturmak üzere kemikleşebilir. Böylece basioksipital, basisfenoid ve presfenoid'ten ibaret kemik bir platform beyini alttan kuşatmış olur. Presfenoid'in yan duvarları optik kapsüle bitişik olarak çift haldeki **orbitosphenoid** kemikleri verir. Bu kemik optik sinir tarafından delinmiştir. Basisfenoid'in yan duvarları primitif amfibi ve reptillerde membranimsi kalırken yılan, timsah ve kuşlarda bu bölgede **laterosfenoid** (**pleurosphenoid**) kemik gelişir.

Memelilerde basisfenoid'in yanlarında **alisphenoid** ler gelişir ancak neurokranium orijinli değildir. (Embriyonik kıkırdak neurokranium dorsalde tamamlanmadığı için foramen magnum üzerinde supraoksipital kemik dışında beyinin üzerini örten kondral kemik yoktur).



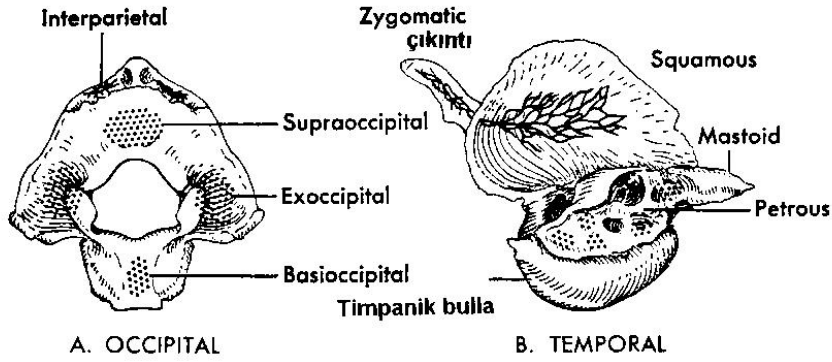
Şekil 5 - 18. A. Domuz fetüs'ü neurokranium'u (beynin üzerinde tavan kıkırdakları tamamlanmamış). B. Memeli neurokranium'unda kemikleşme merkezleri.

Ethmoid merkezler: Sfenoid merkezin önünde **ethmoid levha** ile **olfaktorial kapsül'** ü içerir. Nasal kapsül etmoid bölge ile birleşerek etmoid elemanları verir (Kıkırdak yapıdaki embriyonik neurokranium'un 4 büyük kemikleşme merkezi olan oksipital, sfenoid, etmoid ve otik bölgeler arasında etmoid bölgenin diğer merkezlere oranla tüm yaşam boyunca daha çok kıkırdak halde kalmaya eğilimi vardır. Bu durum özellikle tetrapodlar için söz konusudur).

Ethmoid bölgedeki kemikleşme merkezleri, olfaktorial foramenler tarafından kalbur şeklinde delinmiş **cribriform** kemik ile tetrapodların nasal geçit kemiklerinden olan katmerli yapıdaki **turbinal** kemikleri yapar. Bazı memelilerde (Carnivora, Rodentia ve Primatlar) presphenoid'in ön tarafında **mesethmoid** kemik yer alır ve kıkırdak haldeki median **nasal septum'a** katılır. Yine memelilerde çeşitli etmoid kemikleşme merkezleri tek bir etmoid kemik oluşturmak üzere birleşir (**Ectethmoid**'ler bulundukları tatdirde kısmen intramembranöz kemikleşme ile oluşurlar).

Otic merkezler : Otik kapsül bölge kıkırdakları, aşağı tetrapodlarda zar labirent (iç kulak)'i tamamen kuşatan 3 kemik elemana dönüşürler. Bunlar otik kapsülün anterior duvarında **prootic**, posterior duvarında **opisthotic** ve dorsal

bölgedeki **epiotic** kemiklerdir. Teleost balıklarda otik bölgede iki ilave kemik daha vardır. Bunlar **sphenotic** ve **pterotic** tir. Ancak balıkların otik merkezleri tetrapodlarınkı ile homolog değildir. Çoğu tetrapodta bunların bazıları bitişiklerindeki kemiklerle kaynaşır. Örneğin kurbağa ve çoğu reptilde opisthotikler eksoksipitallerle kaynaştıkları için bu kapsülün yapısında yer almazlar. Kuş ve memelilerde prootik, opisthotik ve epiotik tek bir **petrosal - periotic** kemik oluşturmak üzere kaynaşırlar. Diğer taraftan kedi ve insanlarda petrosal, bitişik membran kemiklerle kaynaşarak **temporal** kemiğin bir kısmını yapar. Temporal kemiğin yapısına **squamosum** ve **mastoid** te katılır (Şekil 5 - 19). Optik kapsül optik kıkırdakları veya bazı kaplumbağa ve kuşlarda **scleral** kemikleri de verir.



KEMİKLEŞME MERKEZLERİ

Şekil 5 - 19. Oksipital bölgede endokondral kemikleşme merkezleri (noktalı) ve otik kapsül (temporal kemiğin petrosal kısmı). İntramembranöz kemikleşme merkezleri interparietal, squamosum ve jugal (zigomatik) bölgelerde çizgili olarak gösterilmiş. A. Kaudalden görünüm, B. mediandan görünüm. Yeni kıkırdaktan oluşan timpanik bullalar ilk oluşan neurokranium'la birleşmez. Mastoid, petrosal kemiğin dışa doğru çıkıntısı halindedir.

Splanchnocranium (Visseral iskelet)

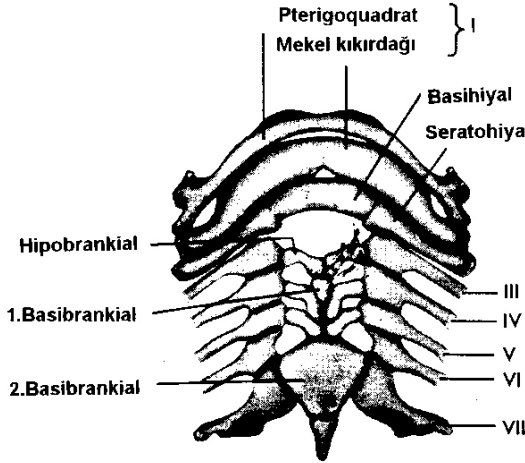
Omurgalıların visseral iskeleti embriyonik visseral (faringeal) yaylardan oluşan bir seri kıkırdak veya kemik içerir. Balıklarda ve solungaçlarla solunum yapan amfibilerde çene ve solungaç iskeletini oluşturur. Tetrapodlarda visseral iskelet kara yaşamı ile ilgili olarak değişikliğe uğramış ve yeni fonksiyonlara uyum sağlamıştır.

Köpek balıklarında splanchnocranium hem çene hem de solungaç desteği sağladığı için visseral iskeleti tanımlamada tipik örnektir.

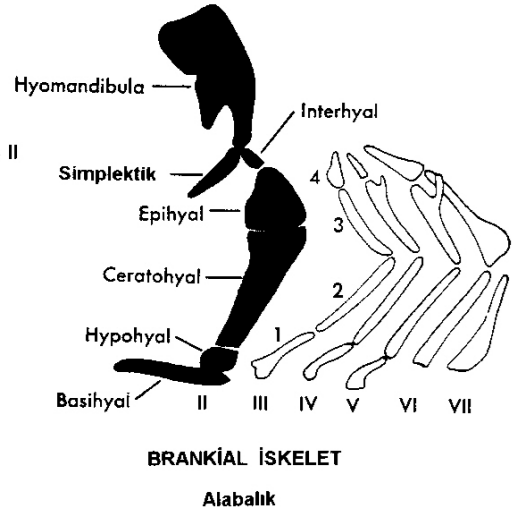
Köpek Balığında visseral iskelet: Splanchnocranium solungaçları destekleyen bir seri (7 çift) eklemlili kıkırdak yayı içerir (Şekil 5-20).

Birinci seri (Mandibular Yay): Her yanda iki kıkırdaktan ibarettir. Dorsalde **pterygoquadrat kıkırdağı** ventralde **Meckel kıkırdağı**. Sağ ve sol pterigoquadrat kıkırdağı dorsalde ortada birleşerek üst çeneyi oluştururken, sağ ve sol mekel kıkırdağı alt çeneyi oluşturur. Her yandaki pterigoquadrat ve mekel kıkırdağı arasındaki eklemler ağız köşelerini belirler. Eklem yerinde üst ve alt çene güçlü bir ligamentle (Hyomandibular kıkırdak) a bağlanmıştır ve böylece çene ve solungaç kıkırdakları Otik kapsül yoluyla neurokranium'a bağlanmış olur. Bu bağlantı hiyostilik çene bağlantısı olarak bilinir.

III., IV., V., VI., VII. Seri (Solungaç Yayıları): Son beş çift visseral kıkırdak temelde benzerdir. Herbiri bir diğeri ile eklemlenen beş segment içerir. Bu segmentler dorsalden ventrale doğru **pharingobranchial**, **epibranchial**, **ceratobranchial**, **hypobranchial** ve **basibranchial** dir. Bazibrankialler yutak tabanında yer alırlar, tek haldedirler ve sayıları üçe indirgenmiştir. Hipobranchial kıkırdaklar, ventralde bazibrankiallere eklemlenirler. (Şekil 5 - 21). Visseral kıkırdakların üçüncü ve dördüncüsünün epibranchial ve ceratobranchial'lerinden ince kıkırdak yapılar uzanır, bunlar **solungaç ışınları'** dir. Bu yapılar interbranchial septuma uzanır ve iki "demibranch" ı desteklerler. Son visseral kıkırdak çifti (VII. çift) solungaç taşımaz.



Şekil 5 - 21. Köpek balığı visseral iskeleti III - VII. Üçten yediye kadar olan yutak yaylarının seratrobrankial'leri



Şekil 5 - 22. Alabalık visseral iskeleti Hiyoid kıkırdaklar siyah renkte. III. yayın Hipobrankial, seratrobrankial, epi brankial ve faringobrankial'leri (1-4).

Kemikli Balıklarda Visseral İskelet: Kemikli balıklarda gelişen kıkırdak iskelet daha sonra yerini tamamen veya kısmen kemiğe bırakır. Embriyonal halde pterigoquadrat kıkırdığın sadece quadrat bölgesi üst çenenin yapısına katılır, geri kalan kısmı oral boşluğun tavan kısmında beyin kafesine katılır. Daha sonra bu kıkırdak kısım yerini epipterigoid ve metapterigoid gibi kemiklere bırakır (Pterigoidler damak kemikleri olup membran orijinli dermal kemiklerdir ve splanknokranial orijinli değildir).

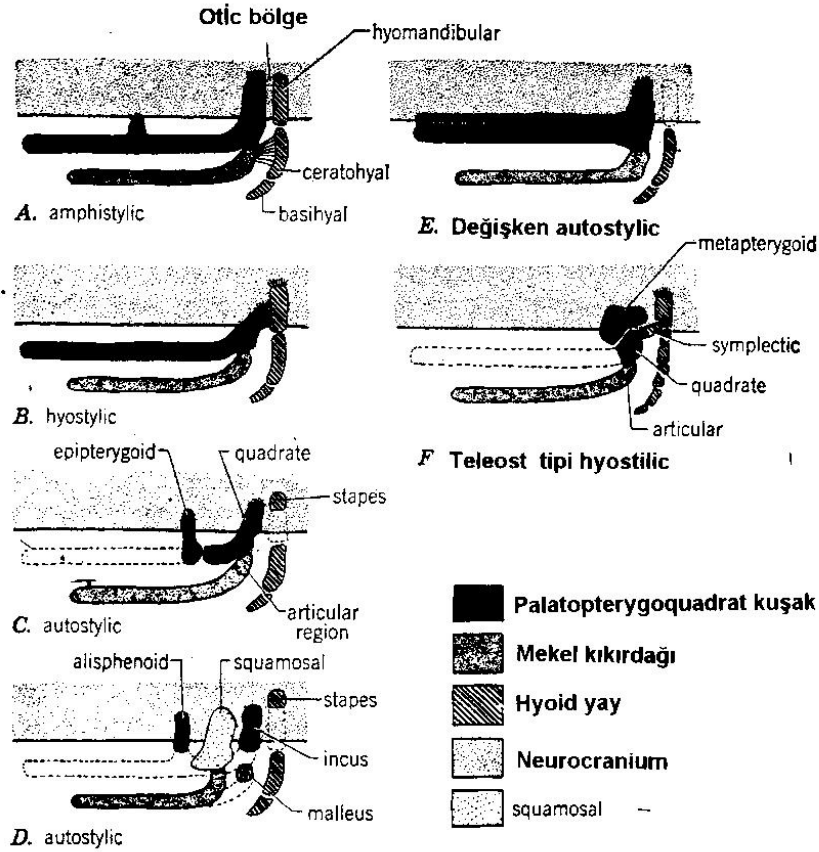
Mekel kıkırdığı posterior ucunda yerini “articular” kemiğe bırakır. Mekel kıkırdığının geri kalan yani anterior kısmı dermal kemiklerle çevrilir ve böylece ergin mandibulleri oluşturur.

Kemikli balıklarda hiyoid kıkırdaktan bir seri kemik gelişir. Bu kemiklerin en yaygın olanı **hyomandibula**, **symplectic** (quadrat ile eklemlenip hyositilik çene bağlantısını sağlar), **interhyal**, **epihyal**, **ceratohyal** ve **hypohyal**dir (Şekil 5-22). Ventalde de **basihyal (entoglossal)** gelişir. Bunun arkasında büyük bir olasılıkla değişikliğe uğramış bir branchiostegal ışın olan **urohyal** yer alır. Hiyoid yay üzerindeki solungaçlar daima rudimenterdir ve hiyoid iskelet “operculum” un hareketine uyum sağlayacak tarzda bir hareket gösterir. Ayrıca balıklarda çene hareketine de destek sağlar.

Hiyoid yayın arkasındaki visseral iskelet köpek balığının son beş yayına ait visseral iskelete benzerdir. Ancak embriyonik olan bu kıkırdaklar yerlerini kemiğe bırakmıştır. Son bir ya da iki yay hariç köpek balığınıninkine benzer olan dört segment

gelişir (pharingobranchial, epibranchial, ceratobranchial, hypobranchial). Bir seri basibranchial eleman ise faringeal tabanda uzanır.

Çene bağlantıları (Şekil 5-23): Pterigoquadrat kıkırdağı ve hiyomandibulanın birbirleriyle ve neurokraniumla olan ilişkileri ilginç bağlantı şekilleri oluşturur:



Şekil 5 - 23. Çenelerin eklemlenme şekilleri. **A.** amfistilik (birkaç primitif elasmobranch'ta); **B.** hiyostilik (köpek balığı ve Sturgeon'da) ; **C.** otostilik (memeliler dışındaki tetrapodlarda); **D.** kraniostilik (tipik olarak memelilerde); **E.** değişken otostilik (Polypterus, Holocephali ve Akciğerli balıklarda) **F.** Teleostlarda değişik hiyostilik (Amia, Lepisosteus). (Mekel kıkırdağını saran membran kemikler belirtilmemiştir).

1- Pterigoquadrat kıkırdağı doğrudan doğruya neurokraniuma bağlanır, hyoid kıkırdağı da hiyomandibula vasıtasıyla kafatasına bağlanır. Sonuçta **amphistily** çene bağlantısı meydana gelir. Çünkü birinci ve ikinci yayın iskeletleri çenelerin kafatasına bağlanması işlemine katılırlar. Bu durum bir dereceye kadar primitif bir bağlantıdır.

2- Pterigoquadrat kıkırdağı hiyomandibulaya eklemlenir, hyomandibula da neurokraniumun otik kapsülüne eklemlenir. Bu bağlanma şekli **hyostily** bağlanmadır ve bu bağlanmada hyoid elementler tüm çene kompleksini neurokraniuma bağlar. Bu tür bağlanma Elasmobranchii ve Teleostei için tipiktir.

3- Pterigoquadrat kıkırdak neurokraniuma dermal kemiklerle bağlanır. Sonuçta **autostyly** bağlanma meydana gelir. Bu tür bağlanma eski Placoderm'lerde Chimera'larda ve akciğerli balıklarda görülür (Şekil 5 - 23).

Otositilik bağlanmanın modern bir şekli tetrapodlarda görülür. Çünkü hiyomandibula diğer hiyoid elemanlardan bağımsız hale gelir ve böylece otik kapsüle ses dalgalarını iletebilme olanağı bulur.

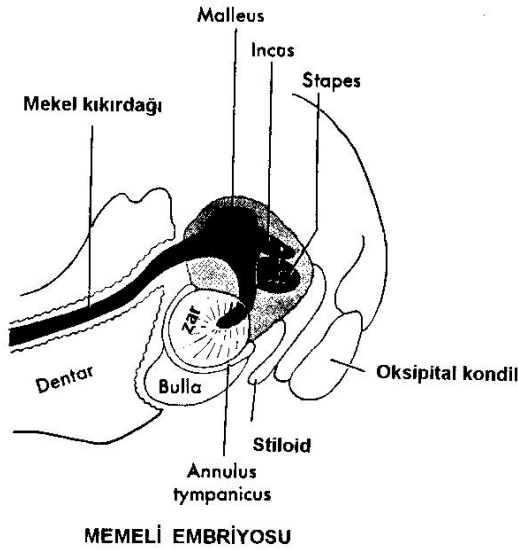
Agnatha'da Visseral İskelet: Splanchnocraniumun bir kısmı yüksek omurgalılarınkine ile kolay bir şekilde karşılaştırılmaz. Çünkü bu bölgedeki kıkırdığın büyük bir kısmı diğer gruplarda tanımlanabilen ve bilinen kıkırdakla benzer değildir. Örneğin Myxine'de pterigoquadrat ve mekel kıkırdağı tanımlanabilir şekilde değildir. Bunlarda **dental levha** kıkırdağı vardır. Bu kıkırdak oral boşluğun tabanında V şeklinde yer alır ve müköz membranla örtülüdür. Hareket ettiğinde membranda yer alan kazıcı dişler de hareket eder. Dental levhanın altında hareketsiz bazal levha yer alır ve dental levha kasları buraya tutunurlar. Üst çene rudimenter olup neurokraniumla kaynaşmış haldedir. Visseral iskeletin geri kalan kısmı ise homolojileri bilinmeyen diğer kıkırdakları oluştururlar. Delikli bir sepet şeklinde örülüş olan bu kıkırdak yapı derinin altında solungaç yarıklarını çevreler ve yutak duvarlarına uzanır. Yaşayan Siklostomaların visseral iskeleti splanchnocraniumun balıktan insana doğru olan evrimi hakkında bize çok az bilgi vermektedir.

Tetrapodlarda Visseral İskelet: *Necturus* gibi sürekli larval özellikli olan amfibiler ile larval su ve kara kurbağalarında visseral iskelet temelde balık benzeridir. Ancak solungaç taşıyan yay sayısı azalmıştır. Larval kurbağalarda 6 visseral kıkırdak yay vardır ve bunlardan sadece son dört tanesi solungaç taşır. *Necturus*'ta 5 visseral kıkırdak yay vardır ve son üçü solungaç taşır. Visseral kıkırdaklarda çok az kemikleşme görülür ancak I. visseral yay membran kemiklerle kaplıdır. Kurbağalarda metamorfoz başlayınca visseral iskelet de yavaşça akciğer solunumuna göre yeniden şekillenmeye başlar.

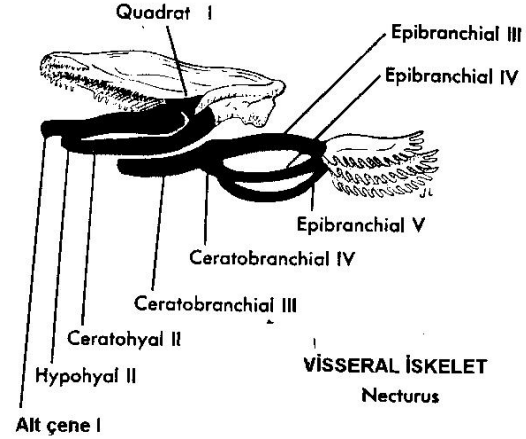
Reptil, kuş ve memelilerde larval safha olmadığı için solungaç solunumu yoktur. Böylece atasal brankial iskelet embriyonik evrede gelişir ve metamorfoz, larval yaşamdan öte embriyonik yaşamda meydana gelir. Sonuç kurbağada olduğu gibidir ve visseral iskelet karasal yaşama göre adaptasyon gösterir.

Pterigoquadrat Kıkırdakları: Embriyonik üst çene kıkırdağıdır. Kemikli balıklarınkine benzer tarzda gelişimini sürdürür. Quadrata kısmı memeliler hariç üst çenenin posterior ucunu oluşturur. Yaşam boyu kıkırdak kalabilir veya *Necturus*, reptil ve kuşlarda olduğu gibi yerini kıkırdak kemiğe bırakabilir. Memelilerde quadrata kısmı pterigoquadrat kıkırdaktan ayrılır ve orta kulağın **inchus (örs)** kemiğini yapar.

Anura'larda timpanik zarın tutunduğu kemik halka (**annulus tympanicus**) nın embriyonik pterigoquadrat kıkırdaktan oluştuğu ileri sürülmektedir (Şekil 5 - 24).



Şekil 5 - 24. Orta kulak kemikleri. Memeli embriyosunda malleus, mekel kıkırdığının posteröör ucudur ve gelişmekte olan orta kulak boşluğu tarafından çevrilir.



Şekil 5 - 25. Necturus'ta kafatası ve visseral iskele I - V yutak yaylarının iskelet elemanlarıdır. (Pterigoquadrat kıkırdaktan oluşan tüm elemanlar gösterilmemiştir).

Pterigoquadrat kıkırdığının anterior kısmı bir ya da daha çok membran kemikle çevrilir (**Premaxilla, maxilla, jugal ve quadratajugal**) (Şekil 5 - 28).

Mekel Kıkırdakları: Embriyonik mekel kıkırdığının bir kısmı kıkırdak halde kalır. Bir kısmı yerini kıkırdak kemiğe bırakır, bir kısmı da membran kemiklerle kuşatılır. Reptillerde mandibüllerin içi oyuktur. Çünkü mekel kıkırdığı içermezler. Ergin kuşlar ve memelilerde ise mekel kıkırdığı mandibüllerin içinde kalıntı halindedir. Mekel kıkırdığının posterior ucu membran kemikleri ile çevrilmemiştir. Memelilerden daha aşağı gruplarda artikular kemik halinde üst çenenin quadrata ile eklemlenir.

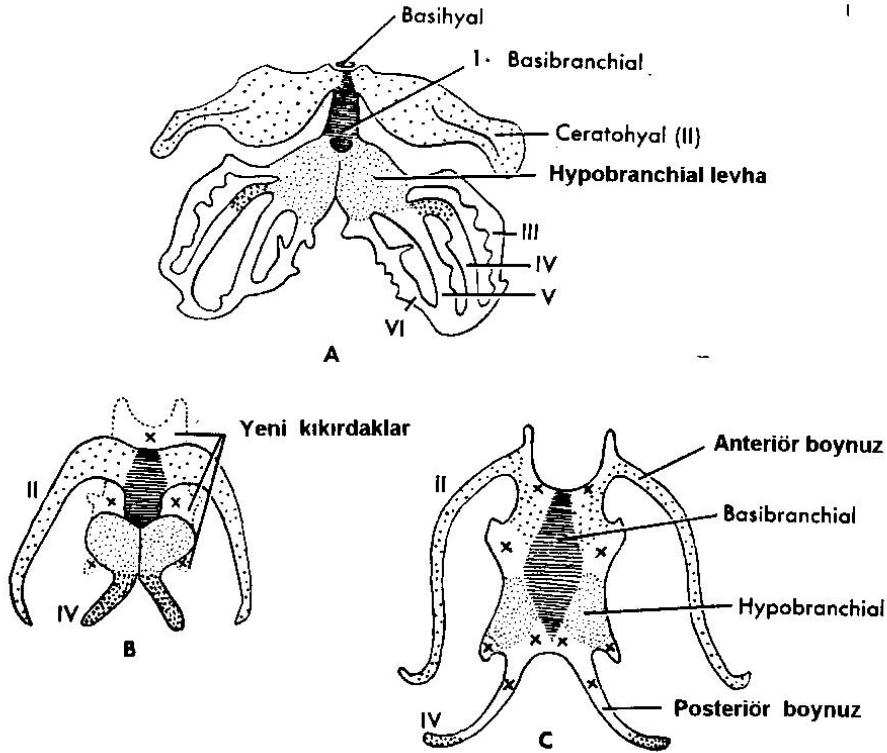
Memelilerde embriyonik artikular orta kulak boşluğuna uzanır, ve daha sonra mekel kıkırdığından ayrılarak **malleus (çekiç)** u yapar Şekil (5 - 24).

Bazı amfibilerde mandibüllerin birleşme yerinde mekel kıkırdığı **menotomeckelian** kemiği yapar. Bu durum bazı kemikli balıklarda da görülür.

Hyomandibular kıkırdaklar (Columella ve Stapes): Tetrapodlarda hyomandibula endokondral kemikleşme ile **columella'** yı yapar. Memelilerde ise **stapes (özengi)** e dönüşür. Kolumella ses dalgalarını inkus'tan iç kulağa aktarır.

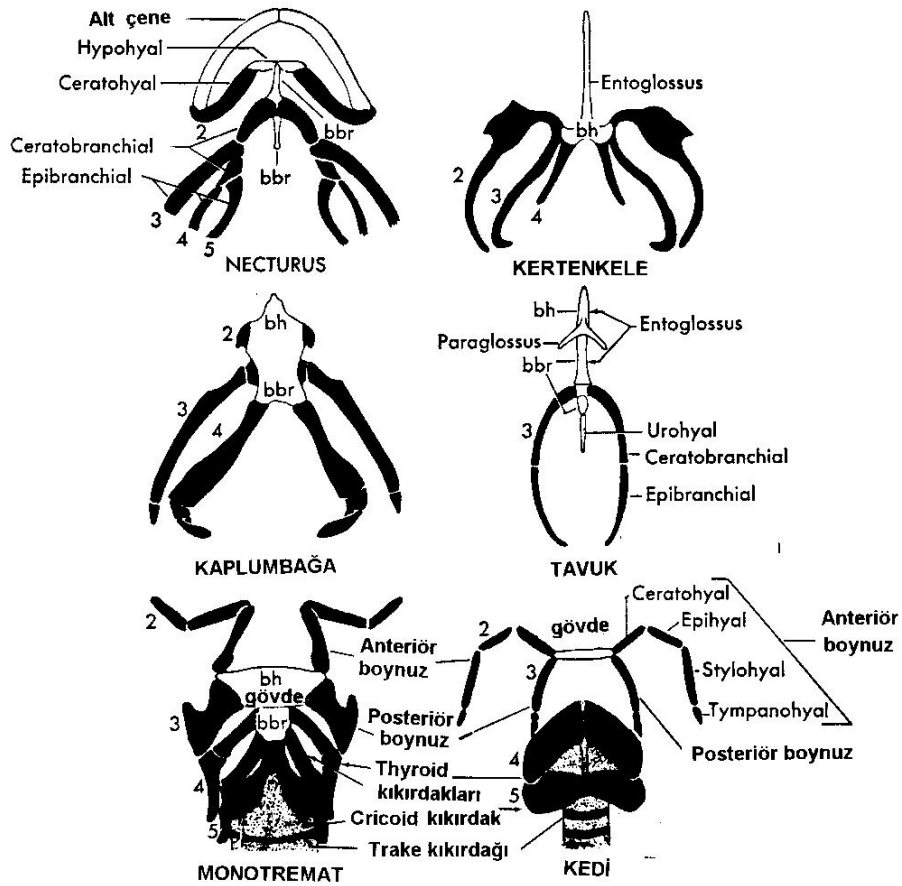
Hypobranchial aygıt: Kolumella dışındaki hiyoid iskelet türevleri ile tetrapodlardaki diğer visseral yaylar hipobrankial aygıt olarak tanımlanır. Bu terim çeşitli hiyoidler ile gırtlak iskeletini içerir.

Larval özellikli amfibilerde II., III., IV. ve V. yay balıklardaki gibidir ve son üç yay solungaç taşır (Şekil 5 - 25). Anura larvalarında da solungaç iskeleti balık benzeridir. III. ve IV. yay kıkırdakları **Hipobrankial levha**' yı oluşturmak üzere birleşirler (Şekil 5 - 26 A). Metamorfoz esnasında solungaç iskeleti yeniden organize olur (Şekil 5 - 26 B,C). Hipobrankial levha ergin hiyoidin gövdesini yapar. Seratohiyal **anterior boynuz (Cornua)**'u, IV. yayın seratobrankialleri ise **posterior boynuz**' u yapar. Böylece brankial iskelet hem dilin kullanılmasına hem de karasal yaşamda çok kullanılan yutak kaslarının bağlanmasına olanak sağlar.



Şekil 5 - 26. Visseral iskeletin metamorfozu (kurbağa'da). **A.** Larvanın brankial iskeleti. **B.** Metamorfozun iler safhası. **C.** Genç kurbağa'da hiyoid. (Seyrek ve sık noktalar ile enine çizgiler homolog sahaları göstermektedir). x, metamorfoz sırasında eklenen kıkırdak. II-VII, ikinciden altıncı yaya kadar olan yutak yayları iskeleti .

Reptillerde hipobrankial aygıt (Şekil 5 - 27) basihyal ve bazibrankial kıkırdaklardan oluşan bir gövde ile iki üç boynuzdan ibarettir. Anterior boynuz daima II. visseral yaydan oluşur. Diğer boynuzlar III. ve IV. visseral yaylardan oluşur. Kertenkele ve kuşlarda hipobrankial aygıtın gövde kısmı indirgenmiştir ve endokondral kemikleşme ile bazihyalin içinde **entoglossal** kemik gelişir ve bu kemik dil içinden ileriye doğru uzanır (Şekil 5 - 27).



Şekil 5 - 27. Tetrapodlarda visseral iskelet elemanlarının (2 - 5) akibeti. Temel model olarak kuşlar esas alınmıştır. **bh**, basihiyal; **bbr**, basibrankial.

Memelilerde anterior boynuz ve hiyoidin gövde kısmı ile ilgili diğer yapılar II. yaydan gelişir. Posterior boynuz ve gövdenin geri kalan kısmı da III. yaydan gelişir.

Gırtlak İskeleti: Tetrapod gırtlığının duvarı kıkırdak veya kemiklerle desteklenmiş olup bu yapılar çoğu formda son yayın veya son iki visseral yayın iskeletini temsil eder. Hemen hemen tüm tetrapodlarda **cricoid** ve **aritenoid** elemanları içerir. Bunlara ek olarak timsah ve memelilerde **tyroid** elemanlar vardır. Hepsi embriyonal halde bilateralirler. Fakat gelişme esnasında sağ ve sol krikoid ve tiroid elemanlar ventalde birleşirler. Memelilerde tiroid kıkırdaklar IV. ve V yaydan gelişirler. Krikoid ve aritenoid kıkırdaklar ise V. ve VI. yaydan gelişirler.

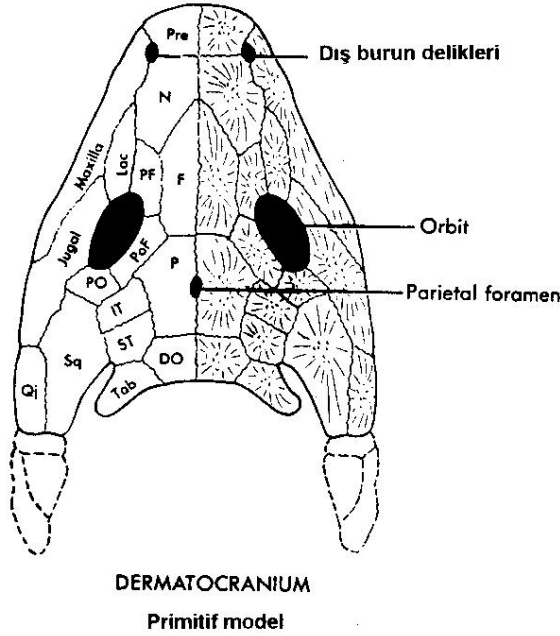
Visseral iskeletin solungaç solunumu ile ilgili bir mekanizma olarak geliştiği kesindir. Akciğerle solunum yapan tetrapodlarda visseral iskelet sesin aktarılması (malleus, incus ve stapes) dil kaslarının tutunması, gırtlığın desteklenmesi (krikoid, aritenoid ve tiroid kıkırdaklar) için değişikliğe uğramıştır.

Dermal Örtü Kemikleri (Dermatocranium)

Derinin derma tabakasından oluşan bu kemikler, yani omurgalı kafatasının tüm diğer kemikleri dermatocranium'u oluştururlar. Bu elemanlar kondral iskeletin bazı kısımlarını örter ve 5 temel gruba ayrılabilirler:

1. Kranium (kafatası)'un tavanını ve yan duvarlarını örten kemik serisi.
2. Pterygoquadrat kırkırdakları çevreleyen kemik serisi.
3. Kranium'un altında median'da taban oluşturan palatal ya da damak kemik serisi.
4. Splanknokranium'un anterior bölgesini çevreleyen örtü kemik serisi.
5. Operkulum kemikleri (Balıklara özgü).

Dermal örtü kemik serilerinin tümü **Dermatocranium'** u yapar (Şekil 5-28)



Şekil 5 - 28. Labyrinthodont temeline dayalı tetrapod dermatocraniumu. Kırık çizgiler ilkin tetrapodlarda kaybolan Crossopterygii'deki operkular elementleri göstermektedir. Pul benzeri dermal kemikler sağda gösterilmiştir.

DO, Dermoccipital; F, frontal; IT, Intertemporal; Lac, lacrimal; N, nasal; P, parietal; PF, prefrontal; PO, postorbital; PoF, Postfrontal; Pre, premaxilla; Sq, squamosal; ST, supratemporal; Qi, quadratojugal; Tab, tabular.

1. Tavan örtü kemikleri:

Kafatasının dorsal yüzeyindeki örtü kemiklerinin en önemlileri çift haldeki kemiklerdir. Bu kemikler **nasal, frontal ve parietal**'dir.

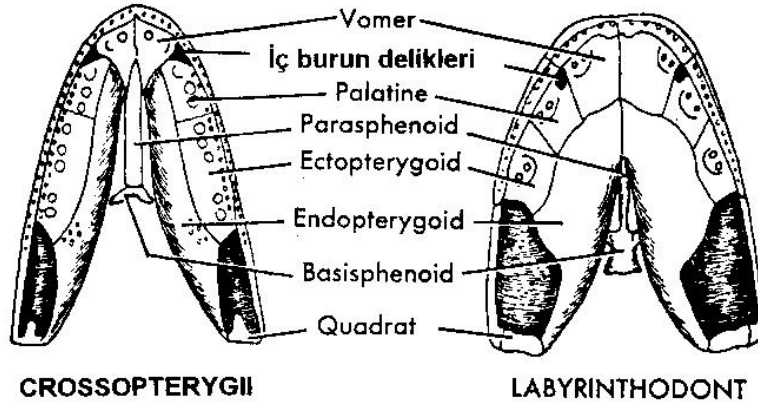
Oksipital bölgeden burun deliklerine kadar uzanırlar. Bazen medianda tek halde **interparietal** kemik oluşabilir (Bu kemik Peru'nun Inca kabilesi üyeleri için tipik olduğundan "Inca kemiği" olarak da bilinir).

Parietaller arka beyini, nasal kemikler olfaktorial kapsülleri örter. Orta hat boyunca iki parietal kemik arasında "parietal foramen" yer alır. Çoğu balıkta, amfibi ve reptillerde görülen üçüncü göz'ün deri altından geçişine olanak sağlar. Kafa iskeletinin ön ucunda orbit

çukurlarının oluşumuna katılan dermal kemikler: **Lacrima**, **prefrontal**, **postfrontal**, **postorbital** ve **jugal** kemiklerdir. Balıklarda bunlara ilave olarak **supraorbital** ve **suborbital** kemikler de gelişir.

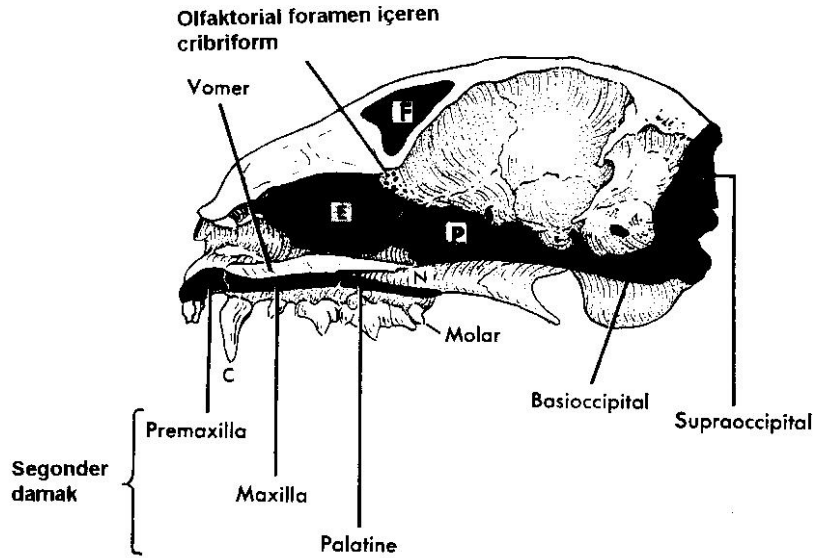
Kafatasının posteriolateral köşelerinde gelişen kemikler ise **intertemporal**, **supratemporal**, **tabular** ve **squamosal** olup örtü ödevi görürler.

2. Pterigoquadrat kıkırdakları çevreleyen dermal kemik serisi: Bu kemikler üst çenenin büyük bir kısmını oluştururlar. Anteriörden posteriöre doğru **premaxilla**, **maxilla**, **jugal** ve **quadratojugal** 'lerdir. Premaxilla ve maxilla üst çene kemikleridir ve diş taşırlar. Teleostlarda maxilla diş taşımayabilir. Kuşlarda premaxilla uzamıştır ve gaganın bir kısmı halindedir. Jugal ve quadratojugal diş taşımaz. Bunlardan biri ya da her ikisi amfibilerde bulunmayabilir. Reptillerde temporal fossa oluşumuyla jugal kemikler **zygomatik yay**' in yapısına katılırlar (Şekil 5-31)

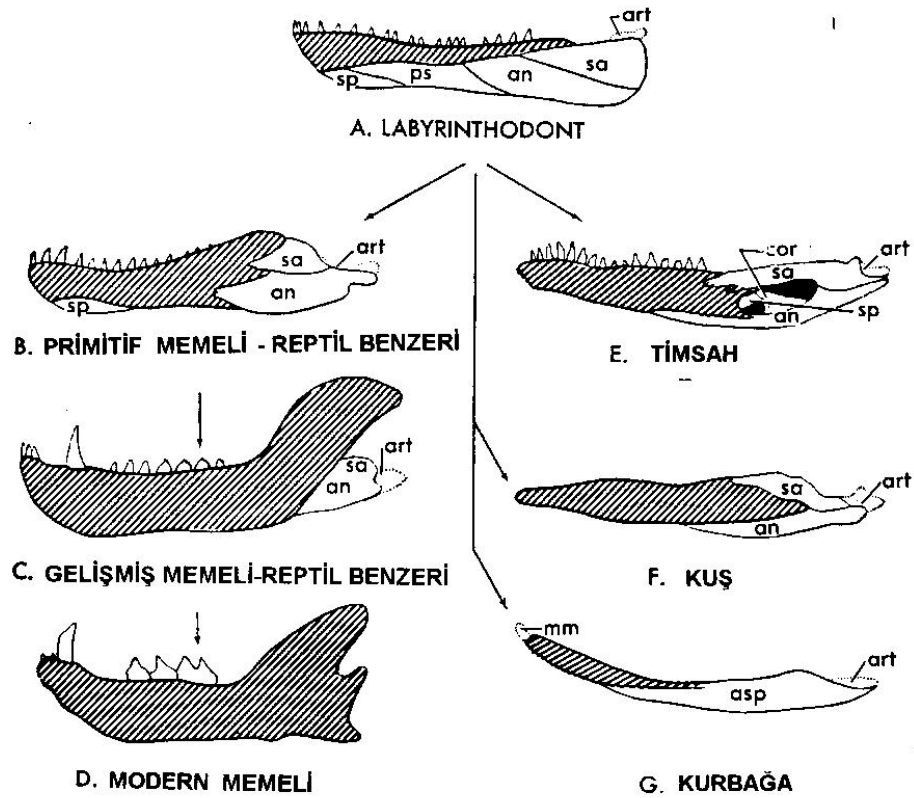


Şekil 5 - 29. Crossopterygii ve Labirintodont'larda primer damak (Yapısal benzerliklere dikkat ediniz).

3. Damak kemik serisi: Kafatasının tabanında kondral elemanların altında bir örtü oluşturan bu kemikler ağız tavanını yaparlar. Bunlara aynı zamanda **primer damak** kemikleri de denir. Bu kemikler çift haldeki **vomer**, **palatin**, ve **pterygoid** (**endopterygoid**, **ectopterygoid**) ler ile tek haldeki **parasphenoid**' dir (Şekil 5 - 29). Vomerler, ethmoid bölgenin altında; parasfenoid, sfenoid bölgenin altında yer alır. Pterygoid kemikler pterigoquadrat kıkırdağın kalan kısımlarını da çevreler. Primitif olarak primer damağın çoğu kemiği diş taşır. Yüksek omurgalılarından bazı reptil, kuş ve memelilerde primer damağa ilave olarak **segonder damak** gelişir (Şekil 5 - 30). Segonder damak, yatay bir bölme olup orijinal ağız boşluğunu (yutağı) dorsal (nasal), ventral (oral) boşluğa ayırır. Segonder damak **premaxilla**, **maxilla** ve **palatin** elemanlardan gelişir. Timsahlarda



Şekil 5 - 30. Kedi kafatası - sagittal kesit. Segonder damağın kemik kısımları siyah renkte gösterilmiş. C, köpek dişleri; E, mesetmoid; F, frontal kemikte frontal sinüs; nasal geçit; P, presfenoid.



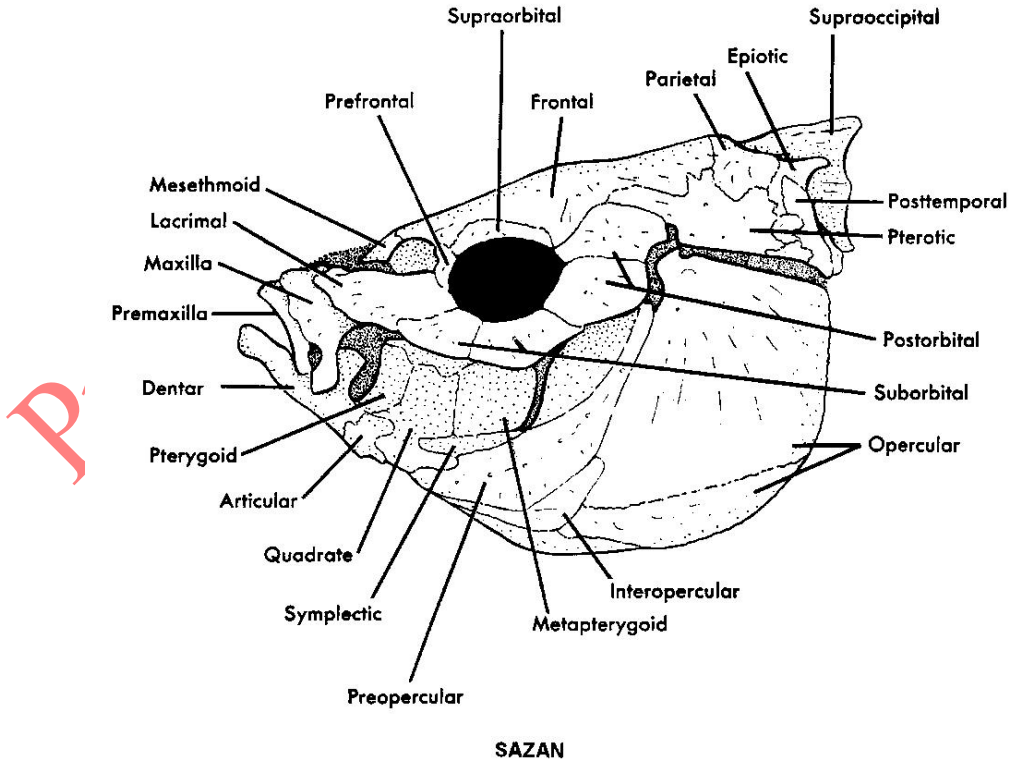
Şekil 5 - 31. Mandibüllerin teorik olarak evrimi. A - D, Memeli alt çenesinin birbirini izleyen safhalar halinde evrimi. Dentar (obliq çizgili) giderek büyümekte, diğer elementler indirgenerek sonuçta kaybolmakta. E - G, Amfibi reptil ve kuşta alt çene. Modern reptillerde değişim kurbağadan daha az olarak görülmekte. Noktalı çizilen ve Meckel kıkırdağından orijinlenen elemanlar dışındaki tüm elemanlar dermal orijinlidirler. an, angular; art, articular; asp, angulosphenial; cor, coronoid; mm, mentomeckelian; sa, surangular; sp, splenial.

pterygoidler de seonder damak oluşumuna katılırlar. Palatinin gelişmemesi halinde yarık damak oluşur. Yarık damak çoğu kuşta ve reptilde görülür.

4. Splanknocranium'un anterior bölgesi (Mekel kıkırdağı) ni çevreleyen örtü kemik serisi: Mekel kıkırdağını saran dermal elementler balık, fosil, amfibi ve reptillerde çok sayıdadır, modern amfibi ve kuşlarda azdır. Memelilerde ise tek kemik halindedir.

Bu kemikler, **dentar, angular, surangular, splenial ve coronoid'** tir. Hepsi alt çenenin oluşumuna katılırlar (Şekil 5 - 31). (Palatopterytoquadrat kıkırdağının anterior ucunu saran palatinler ve pterygoid'ler kafatasının esas kısmıyla kaynaştığı için damak kemiklerine dahil edilmişlerdir).

5. Operkulum kemikleri: Tüm bu dermal kemiklere ek olarak solungaç yarıklarının üzerini örten ve hiyoid yayın çıkıntısı halinde geriye doğru uzanan kemikler de vardır. Elasmobranchii' de bulunmazlar. Holocephali'de zarımsı, kemikli balıklarda ise yassı plaklar halindedirler. Bunlar büyük bir **opercular** ve daha küçük olan **preopercular, subopercular ve interopercular** kemiklerdir ve hepsi sağda solda olmak üzere çift haldedir (Şekil 5-32). Çoğu kemikli balıkta operkulumlardan sarkan **branchiostegit ışınlar** vardır. Tatlısu levreğinde sayıları 7dir.



Şekil 5- 32. Sazan'da kafa iskeleti. Koyu noktalı yerler kemikleşmemiş kıkırdağı göstermektedir.

Kafa İskeletinin Karşılaştırılmalı Anatomisi

Agnatha: Siklostomatların kafa iskeletinin beyni çevreleyen kısmı kıkırdak haldedir ve yutağı bir sepet şeklinde sarar. Hiç bir şekilde kemik içermez.

Chondrichthyes: Üst çeneyi oluşturan palatopterygoquadrat kıkırdığı, 2. solungaç yayının hyomandibular kıkırdığı tarafından kafatasıyla bağlantılı kılınır (Hiyostilik çene). *Chimera*'da ise palatopterygoquadrat kıkırdığı kafatası ile kaynaşmıştır (Autostilik çene). Kıkırdaklı balıkların kafa iskeletinde kemik bulunmaz.

Osteichthyes: Chondrostei ve Holostei (Ganoid Balıklar) gibi eski kemikli balıkların kafatası modern kemikli balıklarinkine oranla yassılaştırmıştır.

Kıkırdak neurokranium beynin üzerinde iyi gelişmiştir. Sadece *Polypterus*'ta bu bölge kemikleşmiştir. Diğerlerinde kemikleşme kısmen gerçekleşir ve yalnız otik kapsül iyi kemikleşmiştir.

Teleostların kafa iskeleti oldukça özelleşmiştir. Yanlardan basık (**trofibazik**) tır. Neurokranium beynin üzerinde örtü görevini tamamlamamış ancak diğer kısımlar iyi kemikleşmiştir. Çene dişleri birkaç kemik üzerinde ya da sadece maxilla ile sınırlı kalmıştır.

Chondrostei'de kranium kemikleşmeden kalır, ancak bazı dermal kemikler vardır. Osteichthyes'lerdeki çene bağlantısı daima hiyostilik'tir, fakat Akciğerli Balıklarda (Dipnoi) ve Chondrostei'den *Polypterus*'da autostilik çene bağlantısı da vardır.

Amphibia: Primitif olanlarda kafa iskeleti **platibazik**'tir. Neurokranium olfaktorik kapsüller hariç tamamen kemikleşmiştir. Atasal formlarda basioksipital üzerinde tek oksipital kondil gelişir sonra eksoksipitalere doğru yayılır. İç burun delikleri primer damağı delip geçerler. Damak kemiklerinin çoğu diş taşır. Pterigoit ve parasfenoid kemikler arasında boşluklar vardır ve bu boşluklar günümüz amfibilerinde (*Rana*) büyümüştür. Operkulumlar kaybolmuştur, göz ve burun arasındaki mesafe de artmıştır ve yüz bölgesi böylece genişlemiştir. Hyomandibula orta kulağın kolumellasını oluşturmak üzere I. yutak kesesi tarafından sarılır ve kolumellanın eklemlendiği otik kapsül duvarı ses dalgalarını iletmek üzere membranla çevrili delik (**fenestra ovalis**) halini alır. Dolayısıyla hiyomandibulanın bağlayıcı, asılı tutucu fonksiyonu yoktur.

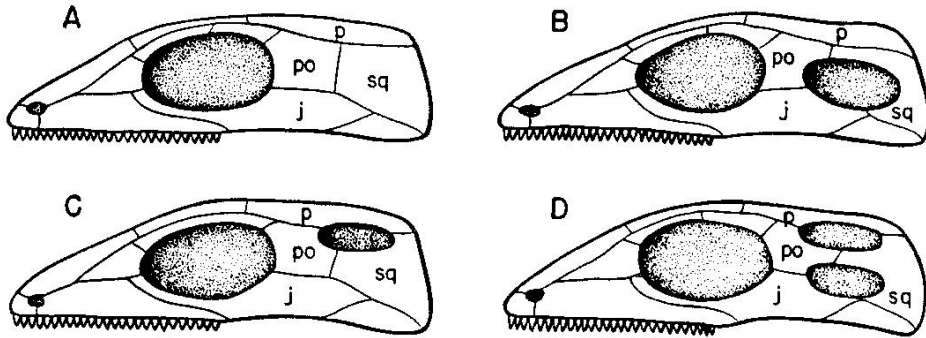
Günümüz amfibilerinin kafa iskeleti daha çok değişikliğe uğramıştır. Kemikleşme hem neurokraniumda hem de dermatokraniumda azalmıştır. O nedenle

kafa iskeletinde daha az kemik daha çok kıkırdak vardır. Damak boşlukları boyca büyümüştür. Modern amfibilerin kafatası, omurganın ilk omuruna, eksoksipitalerin çıkıntıları halinde olan bir çift oksipital kondil aracılığıyla eklemlenir.

Çeneler tüm Tetrapodlarda olduğu gibi değişmez bir şekilde autostilik'tir.

Reptilia: Labrynthodont'lardan modern reptillere gelindiğinde tek oksipital kondilin varlığı, dermal kemiklerde azalmanın meydana gelmesi ve neurokraniumda kemikleşmenin artması ile modern reptillein kafa iskeletinin modern amfibilerinkinden daha az değişikliğe uğradığını gösterir. Özelleşmeler arasında kafa iskeletinin trofobazik oluşu, temporal fossaların varlığı temporal bölgede tavan elemanlarında azalma, nasal geçitte turbinal kemiklerin oluşumu, pineal deliğin kaybı (*Sphenodon* hariç), segonder damağın oluşturulma eğilimi, çeşitli boşlukların oluşması ve dental kemiğin gelişiminde artış olması şeklinde gösterilebilir.

Temporal Fossa: Tetrapod kafa iskeletinde yapısal değişikliklerin en önemlisi yaylarla desteklenmiş temporal bölgede bir ya da iki açıklığın gelişmesidir Bu özelliğe göre 4 tip reptil kafası ayırdedilebilir (Şekil 5 - 33).



Şekil 5 - 33. Reptillerde temporal açıklık tipleri. A, anapsid tip (Ata reptiller, kaplumbağalar); B, synapsid tip (Memeli benzeri reptiller); C, parapsid tip (tükenmiş plesiosaurs ve denizel reptiller); D, diapsid tip (Rhynchocephalia, kertenkele ve yılanlar - bir ya da iki temporal yay kaybolmuş). j, jugal; p, parital; po, postorbital; sq, squamosal.

1- Anapsid tip: Kafatasında orijinal nasal, göz ve kulak açıklığından başka ilave bir açıklık yoktur (Bu tip primitif olup modern reptillerden sadece kaplumbağalarda ve *Cotylosauria* 'da görülür).

2- Synapsid tip: Kafatasının yan tarafları boyunca temporal bölgelerde postorbital, jugal ve squamosal kemikler arasında tek halde bir **temporal fossa** oluşmuştur. Böylece bu fossa'yı altan destekleyen ve jugal ile squamosal tarafından oluşturulan bir yay gelişir. Bu yaya **zygomatic yay** denir. Bu tip kafatası memelileri verecek olan memeli benzeri reptillerde (Synapsida) görülür.

3- Parapsid tip: Kafatasının posteriöründe dorsolateral olarak gelişen bir açıklık vardır. Bu açıklık superior temporal fossaya eşdeğer olabilir ya da olmayabilir. Bu tip kafatasına soyu tükenmiş denizel reptiller (*Ichthyosaurus* ve *Plesiosaurus*) örnek verilebilir.

4- Diapsid tip : Kafatasının posteriöründe biri dorsalde biri lateralde olmak üzere iki açıklık gelişir. Bunlardan dorsaldeki **superior fossa**, lateraldeki **inferior fossa**'dır. Inferior fossa, synapsid tip kafatasının temporal fossa'sına karşittir. Superior temporal fossa, **parietal**, **postorbital** ve **squamosal (squamosum)** kemikleri ile; inferior temporal fossa ise **postorbital**, **jugal** ve **squamosal** kemiklerle sınırlanmıştır. Böylece iki fossa arasında bir superior (üst) bir inferior (alt) yay gelişir. *Sphenodon* (Rhynchocephalia) ve timsahlarda kafatası diapsid'dir.

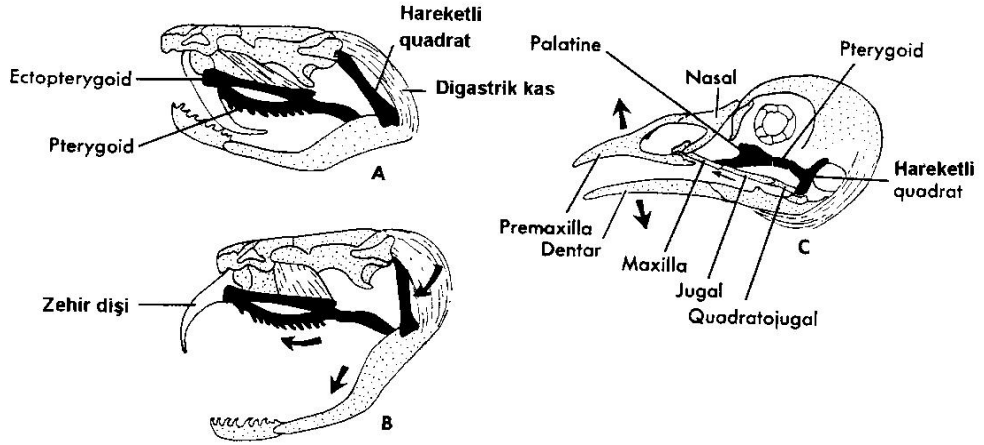
Primer ve Segonder Damak: Primer damak temel tetrapod modeli gösterir. Segonder damağın gelişimi ilk kez reptillerde görülür. Krokodillerde gelişim en ileri düzeydedir. Premaxilla, maxilla, palatin ve pterigoidler çok uzun, tamamen kemik olan segonder damağı oluştururlar. Böylece iç burun delikleri, dış burun deliklerinden oldukça uzaklaşır. Damağın dorsali nasal geçittir. Ventrali ise oral boşluktur.

Üst Çene: Pterigoquadrat kıkırdak quadrat kemiği olarak kalır ve *Sfenodon*'da, kertenkele ve yılanlarda **epipterigoid** kemikleri yapar. Pterigoquadrat kıkırdığı kuşatan kemikler (premaxilla, maxilla, jugal ve quadratojugal) temel modeldekine benzerdir. Sadece kertenkele ve yılanlarda üst ve alt temporal fossa arasındaki yayın kaybolmasıyla jugal ve quadratojugal elimine edilmiştir.

Sfenodon, kertenkeleler ve yılanların üst çeneleri ile damakları kafatasından bağımsız olarak bir bütün halinde hareket eder. Bu durum **kinetizm** olarak bilinmektedir. Buna ek olarak quadratojugal, quadratla ankiloz tarzda kaynaştığı için quadrat da bağımsız hareket eder. Bu durum da **streptostilizm** olarak bilinir. Kinetizm ve streptostilizm nedeniyle yılanlar başlarından daha büyük avlarını yutabilirler (Şekil 5 - 34 A, B).

Yılan ve kertenkelelerin değişikliğe uğramış diapsid kafatasları vardır. Kertenkelelerde inferior yay, yılanlarda ise her iki yay da kaybolmuştur.

Tüm modern reptillerin tek oksipital kondilleri vardır. İlk kuşlar diapsid reptillerden türemişlerdir.



Şekil 5 - 34. Kinetik damak ve quadrad kemikler. A - B, yılan'da; C, kuş'ta. A, ağız hemen hemen kapalı. B ve C, ağız açık. (Oklar hareket yönünü göstermektedir).

Aves: Kuş kafatası temelde diapsid reptillerinkine benzerdir. Tek oksipital kondile sahiptirler. Segonder damak tam değildir. Reptillerdeki boşluk ve delikler kuşlarda daha belirgindir. Neurokranium iyi kemikleşmiştir.

Uçma özelliği, beslenme davranışı ve beyin hacmindeki artış sonucu kafatası reptillerinkinden farklı modifikasyonlar gösterir. Dermal kemikler çok incedir. Aralarındaki süturlar kaybolmuştur. Kafa diapsid tipte olmasına karşın superior ve inferior fossa arasındaki yay kaybolmuştur. Premaxilla ve dentar (bazılarında maxilla ve nasal) kemikler gagayı oluşturmak üzere uzamıştır. Kafatasının tavanı büyük hacimli beyni kuşatabilmek üzere kubbe şeklini almıştır. Tavanda pineal foramen kaybolmuştur. Lakrimal kemikler nasolakrimal kanal tarafından, göz küresi yüzeyinden nasal boşluğa sıvı aktarmak üzere delinmiştir. Jugal ve quadratojugal'ler zigomatik yayın yapısına katılırlar. Segonder damak kısmen gelişmiştir. Primer damakta ektopterigoidler gelişmemiştir. Parasfenoid basioksipitalin rostrumu şeklinde ileriye doğru uzamıştır. Palatinler neurokraniumla hareketli bir eklem oluştururlar böylece damak üst çenenin hareketine katılır.

Embriyonik pterigoquadrat, quadratı oluşturur. Quadrat streptostiliktir. Quadrat ileriye doğru çekildiğinde zigomatik yay anteriore doğru itilir böylece üst çene ve ilişkili kemikler yukarıya doğru kalkar (Şekli 5 - 34 C).

Neurokraniumda yanda pleurosfenoidler meydana gelir. Turbinal kemikler çifttir. Göz küresinin sklerotik örtüsünde sklerotik yapılar kemikleşirler.

Mammalia: Aşağı omurgalıların kafatası ile karşılaştırıldığında, memeli kafatasında dermal elemanlar bakımından sayıca dikkate değer bir azalma vardır. Bu

azalma büyük ölçüde dermal elemanların birbirleriyle ve aynı zamanda kondral elemanlarla kaynaşmaları sonucudur.

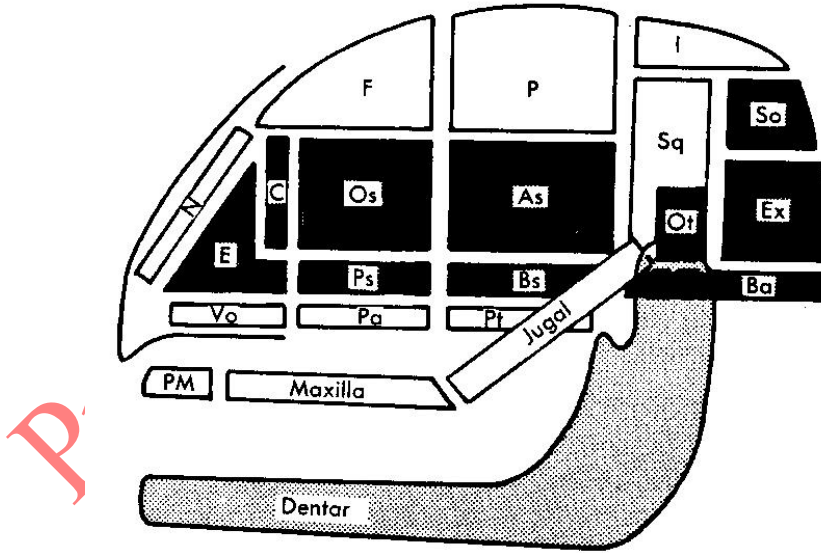
Tüm memeliler reptillerin synapsid stoğundan gelişirler ve böylece hepsinde temporal fossa ventralde az çok gelişmiş zygomatik yay ile kuşatılmıştır. Bu yay böcekçil memeliler ile dişsiz memelilerde tam değildir. Quadratojugal kaybolmuştur. Premaxilla maxilla ile birleşebilir, jugal zigomatik yaya katılır.

Beyin yarım küreleri geliştiği için kafatası büyük ölçüde kubbeleşmiştir. İki oksipital kondil içerir.

Artikular ve quadrat kemikler orta kulak boşluğuna dahil olmuşlardır. Böylece kulak kemikçikleri malleus (artikular), inkus (quadrat) ve stapes (kolumella veya hiyomandibula) oluşur. Orta kulak boşluğunun etrafında yeni bir kıkırdaktan **timpanik bulla** adı verilen bir yapı kemikleşir.

Quadrat ve artikuların çenelerden ayrılması ve sinapsid evrim esnasında dentarın genişlemesi yeni bir çene ekleminin oluşmasını sağlamıştır. Bu eklem tarzında **dentar** temporal kemiğin bir kısmını oluşturan **squamosal** ile eklemlenir.

Lakrimal kemikler nasolakrimal kanallarla delinmiştir. Squamosal tavşanlarda bağımsız, kedi ve insanda ise temporalin bir kısmı halindedir (Şekil 5 - 35, 36).



Şekil 5 - 35. Memeli kafa iskeletinde neurokranium (koyu renkli) ve dermatokranium (açık renkli) 'un temel elemanları. Vomer, palatin ve pterigoid'ler primer damağın elemanlarıdır. Premaxilla ve maxilla segonder damağa katılır. Dentar visseral iskelete ait elemandır.

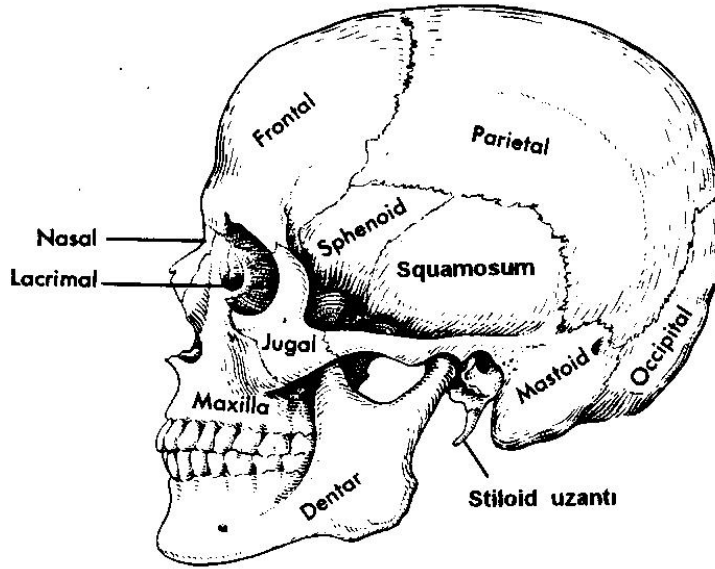
As, Pleurosphenoid (alisphenoid)
Ba, Basioccipital
Bs, Basisphenoid
C, Cribriform
E, Ethmoid,
Ex, Exoccipital

I, Interparietal
N, Nasal
Os, Orbitosphenoid
Ot, Otic (Petrosal)
P, Parietal
Pa, Palatine

PM, Premaxilla
Ps, Presphenoid
Pt, Pterygoid
So, Supraoccipital
Sq, Squamosal
Vo, Vomer

Homo erectus' ta **interparietal** kemik vardır. Bu kemik mongollarda ve Peru'lu kıızılderililerde görülür ve **İnka kemiği** olarak adlandırılır. İnterparietal bugün hala Peru'lu insanlarda görülmektedir.

Pterigoidler, sfenoid kemiklerin uzantısı halinde indirgenmiştir ve **hamulus** adını alırlar. Segonder damak, kemiksi olan ve premaxilla, maxilla, palatinden oluşan **sert damak** ile bu kemiksi yapının arkasında kemik içermeyen ve damağın yumuşak kısmını oluşturan **yumuşak damak** olmak üzere iki kısım halindedir. Segonder damağın bu yumuşak kısmı üzerinde **nasofarinks** uzanır. Tüm sfenoid elemanlar birleşerek sfenoid kemiği yaparlar. Tüm oksipital elemanlar da doğumdan önce tek haldeki ergin oksipital kemiği oluştururlar. Stribiform levha olfaktorial sinir liflerinin geçişini sağlamak üzere delinmiştir (Şekil 5 - 30). Turbinal kemikler birkaç tanedir. Otik kapsül kemikleri petrosal'i oluşturur. Petrosal kafatasının ventral yüzeyine doğru gelişir ve burası temporal kemiğin mastoid bölümü olarak adlandırılır (Şekil 5 - 36).



Şekil 5 - 36. İnsan kafa iskeleti.

Temporal Kompleks: Bu kompleks petrosal, timpanik ve squamosal' den oluşan endokondral orijinli bir yapıdır. **Timpanik bulla**'nın etrafında kemik bir halka gelişir. **Annulus tympanicus** adı verilen bu kemik halkaya **timpanik zar** tutunur (Şekil 5 - 24).

Alt çene tek bir kemik (**dentar**) e indirgenmiştir.

Dişler

Dişler, omurgalı hayvanların 3 sistemi ile de ilgilidirler. Deri sistemi ile homologileri bakımından, sindirim sistemi ile fonksiyonları bakımından, iskelet sistemi ile yapısal olarak ilgilidirler. Yapısal olarak iskeletin bir kısmını oluşturdıkları için de iskelet sisteminde verilmeleri uygun görülmüştür.

Dişler omurgalılarda esas olarak avı yakalama ve tutma amacıyla kullanılırlar. Ancak kesme, ezme ve öğütme organları olarak da kullanılırlar.

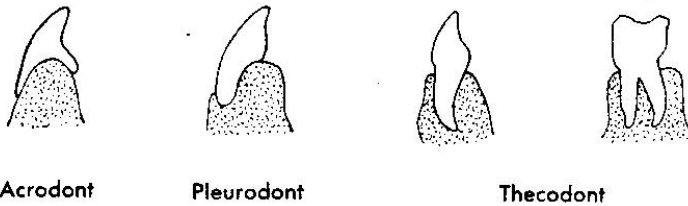
Diş tipleri

Omurgalılarda iki tip diş vardır: **Epidermal dişler** ve **gerçek dişler**.

Epidermal dişler: Keratinleşmiş epitel çıkıntıları olup gerçek dişlerle homolog değildirler. Epidermal dişlerin yaşayan omurgalılardaki dağılımı oldukça sınırlıdır. Gerçek dişleri bulunmayan Siklostomatlarda en iyi gelişmelerini gösterirler. Su ve kara kurbağalarının larval safhalarında çene kenarları boyunca görülürler. *Onithorhyncus*' ta ördek gagası şeklindeki yapının kenarlarında bulunurlar. Bazı balinaların ağızlarındaki kemik de keratinleşmiş dermal papilla içerir.

Gerçek dişler: Omurgalıların çoğunda gerçek dişler vardır. Şekil bakımından oldukça değişiklik gösterirler. Dişin dıştaki taç kısmı **mine** ile kaplıdır. Mine tabakası ektodermden orijinlenir. Taç kısmının altında yumuşak bir **dentin** bulunur. Dentin'in merkezi kısmı **pulp boşluğu**' dur. Diş gelişmesi tüm omurgalılarda aynıdır. Dişin geri kalan kısımları ise dermal mezenşimden orijinlenir. Dişler çene kemiklerinde yer aldıkları gibi, ağızın tavanında, dilde hatta visseral yaylarda yer alabilirler.

Bazı omurgalılarda dişler yaşam boyunca sürekli yenilenirken bazılarında belirli serilerle sınırlanmıştır. Köpek balıklarının dişleri hayvanın yaşamı boyunca belirsiz sürelerle yenilenirler. Bu duruma **polyphyodont** denir. Yüksek omurgalıların dişleri belirli zamanlarda bir sıra takip ederek çenenin ön kısmından arka kısmına doğru yenilenirler. Dişler timsahlarda polyphyodont'tur. Memelilerdeki dişlerin yenilenmesi diğer omurgalılara oranla daha azdır. Çoğu memeli **diphyodont**' tur. Yani iki diş serileri vardır. I. seri **süt dişleri**'dir, II. seri **kalıcı dişler**'dir. Balina gibi bazı memeliler **monophyodont**'tur, yaşamları boyunca tek seri dişleri vardır.



Şekil 5 - 37. Çeneye eklemlenme şekline göre diş tipleri.

Dişlerin çenelere yerleşme şekilleri değişik olabilir. Eğer dişler çene kenarlarına yerleşirlerse **acrodont** dişler; çene kemiğinin iç yüzüne yerleşirse **pleurodont** dişler, çene kemiğindeki alveoller içine yerleşirlerse **thecodont** dişler olarak adlandırılırlar (Şekil 5 - 37). Eğer dişler az çok benzer şekildeyse **homodont** dişler, çeşitli tiplere (**incisor, canine, premolar, molar**) farklılaşmışsa **heterodont** olarak da adlandırılırlar

Omurgalı Dişlerinin Karşılaştırmalı Anatomisi

Agnatha: Siklostomatlarda sadece epidermal dişler bulunur. *Petromyzon*'da ağız hunisinin iç duvarında bir seri epidermal diş vardır. *Myxine*'de ağız açıklığının üzerinde medianda diş vardır. Diğer epidermal dişler dil üzerine yerleşmişlerdir.

Chondrichthyes: Kıkırdaklı balıklarda dişler çenelerde yer alır. Polifiyodont, akrodont ve homodont'turlar. Bazı kıkırdaklı balıklarda ezme levhası oluşturmak üzere değişikliğe uğramış dişler vardır. O nedenle de heterodont dişler bulunabilir.

Osteichthyes: Kemikli balıkların bazıları ergin halde bile dişsizdirler (Deniz atı ve Mersin balıkları). Fakat çoğu balıkta dişler bulunur. Polifiyodont, akrodont ve homodont'turlar. Birkaç balıkta tekodont dişlenme vardır, bazılarında dişler heterodont'tur. Dişlerin sayısında ve özellikle konumlarında dikkate değer derecede varyasyon görülür. Bazı balıklarda dişler yalnızca çenelerdedir, bazılarında ağız tavanındaki kemiklerde, dil üzerinde hatta visseral yaylar üzerinde de bulunabilirler.

Amphibia: Su ve kara kurbağalarının larval safhada epidermal dişleri vardır. Bunun dışında amfibi dişleri gerçek dişlerdir. Çoğu su kurbağası alt çenede diş içermez. Amfibi dişleri, kemikli balıklardaki kadar geniş dağılım göstermese de çene kemikleri dışında çeşitli yerlerde bulunurlar. Dişler palatinler, vomerler, pterygoidler hatta parasfenoid üzerinde de bulunurlar. Amfibi dişleri akrodont, polyphyodont ve daima homodont'turlar. Dişler *Bufo* cinsine ait kara kurbağalarında ve *Pipa* cinsine ait aquatik kurbağalarda bulunmazlar.

Reptilia: Kaplumbağalar dışında, tüm reptillerin dişleri vardır. Yılanlar ve kertenkeleler çene kemiklerinden başka pterigoidler ve palatinler üzerinde de diş bulundurabilirler. Timsahlarda sadece çenede diş vardır. Reptillerde dişler tipik olarak polifiyodont ve homodont'turlar. Fakat yerleşme şekilleri bakımından çeşitlilik gösterirler. Yılan ve kertenkelelerde akrodont veya pleurodont'turlar. Birkaç formda heterodont dişler vardır. Bazı yılanların zehir dişi gerçek diş olarak değişikliğe uğramıştır.

Aves: Günümüz kuşlarının hepsi dişsizdir. *Archaeopteryx*'te tekodont dişler vardır.

Mammalia: Ergin ördek gagalı (*Ornithorhynchus*)'nın gerçek dişleri yoktur. Epidermal dişleri vardır ve embriyonik gelişme esnasında bir seri diş gelişir, sonradan kaybolurlar. *Echidna* (*Tachyglossus*)'da ise dişler bulunmaz. Plasentalı memelilerde memeli dişleri tekodont'tur.

Memelilerin çoğu difiyodont'tur. Ancak birkaç memelinin yaşamları boyunca tek seri dişleri vardır ve monofiyodont'turlar. İnsan difiyodont'tur ve süt dişleri ile kalıcı dişleri vardır.

Dişli balinalar homodont'turlar. Gerçek dişleri olan diğer memeliler heterodont'turlar. Diş sırası normal olarak anteriör'de kesici dişler (**incisor**), bunların arkasında tek bir köpek dişi (**canine**), köpek dişinin posterioründe ön azı (**premolar**) ve azı (**molar**) şeklindedir. Bu tiplerin bir veya birden fazlası bulunmayabilir.

Bazı memelilerde özellikle kesme işleminde kullanılmak üzere **Carnassial** dişler gelişmiştir. Karnassial dişler üst çenede premolar, alt çenede molar dişlerden gelişir.

Bazı memelilerde ise örneğin kemiricilerde ve tavşanlarda köpek dişleri yoktur ve köpek dişinin bulunduğu alan boş kalır. Burası **diastema** olarak adlandırılır.

Dişlerin sayısı ve çeşidi "**diş formülü**" ile belirtilir. Bu formülde üst ve alt çenenin bir yarısındaki incisor (**I**), canin (**C**), premolar (**P**) ve molar (**M**) dişlerin sayıları belirtilir, ikiyle çarpılır, toplam diş sayısı bulunur. Bu formüle göre İnsanın diş formülü:

$$I = 2/2, C = 1/1, P = 2/2, M = 3/3 \times 2 = 32 \text{ dir.}$$

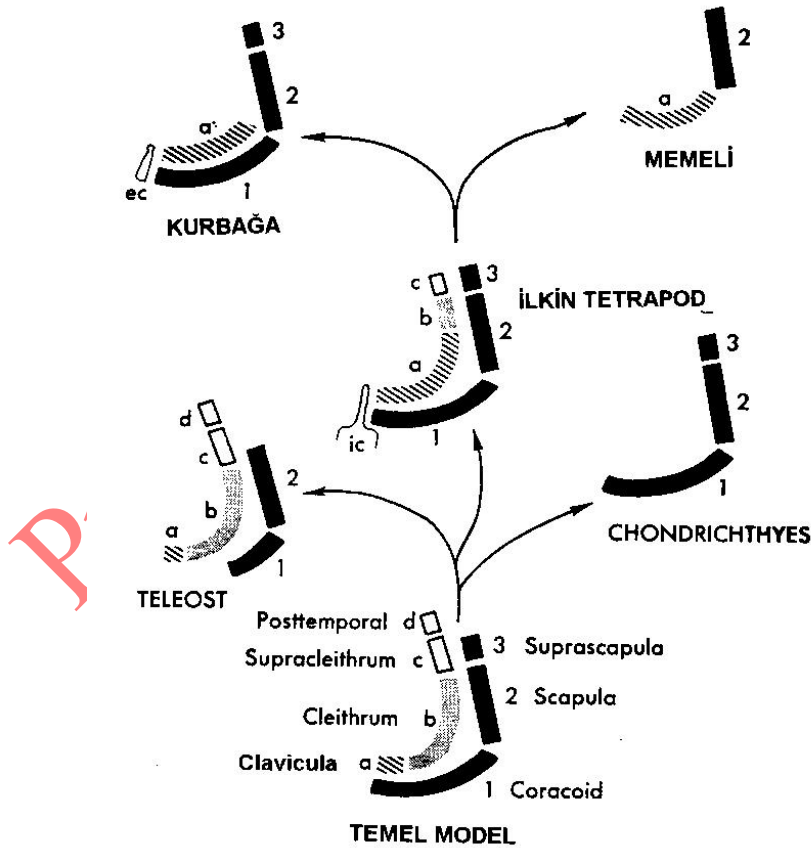
Appendikular iskelet

Appendikular iskelet, balıkların ve suda yaşayan diğer omurgalıların çift ve tek yüzgeçleri, kara omurgalıların ön ve arka ekstremiteleri ile bunların taşıyıcıları olan omuz (pektoral) ve kalça (pelvik) kemerinden ibarettir. Kemerler gövde kısmında yer alırlar. Çift haldeki eklentilerin tutunmalarına yardımcı oldukları gibi aynı zamanda yüzgeç ya da ekstremité kasları için de tutunma yeri oluştururlar.

Appendikular iskelet kemikleri omuz kemerinde dermal ve endokondral kemikleşme ile meydana gelirler. Agnatha, Coelilidae, yılanlar ve bazı kertenkelelerde appendikular iskelet yoktur. Bazı diğer omurgalılarda da oldukça indirgenmişlerdir.

Pektoral kemer (Omuz kemeri):

Pektoral kemer balıklarda son solungaç yayının arkasında, tetrapodlarda gövde bölgesinin sonunda vücut duvarına gömülü haldedir. Ön tarafta yer alan çift haldeki ekstremiteleri destekler.



Şekil 5 - 38. Omurgalılarda tipik pektoral kemer elementleri. Kıkırdak ve kıkırdaktan oluşan kemikler siyah renkte gösterilmiş. Diğer elemanlar dermal orijinlidirler. *ec*, epikorakoid; *ic*, interklavikula.

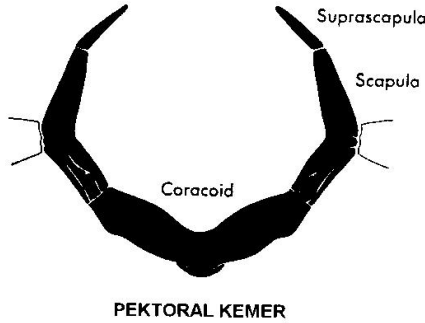
Pektoral kemer elemanları: Pektoral kemer hem kondral hem de dermal elemanları içerir (Şeki 5 - 38). Omuz kemerinin gelişmesi esnasında her bir yanda yer alan kondral elemanlar ventralde **coracoid**, dorsalde **scapula** ve **suprascapula**'dır. Her bir yanda yer alan dermal kemikler ise coracoid'in anterioründe ve ventralde **clavicula**, clavicula'nın dorsalinde **cleithrum** ve **supracleithrum**' dur.

Omuz kemerinin kondral kısmı en önemli kısımdır, çünkü bu kemikler birbirleriyle temas yerlerinde ön ekstremitelerin eklemlendiği **glenoid fossa**' yı oluştururlar.

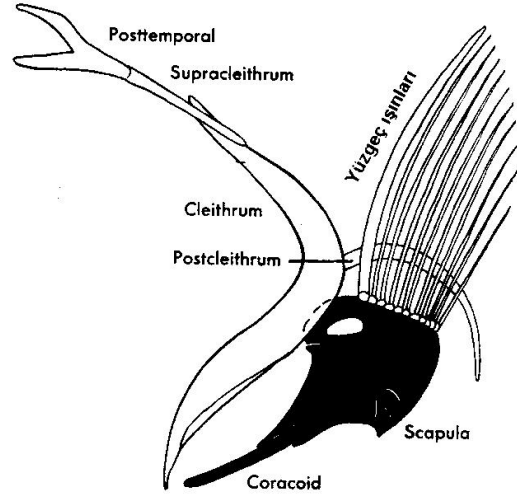
Omuz Kemerinin Karşılaştırmalı Anatomisi

Agnatha: Siklostomatlarda pektoral kemere ait kondral ya da dermal elemanlar bulunmaz.

Chondrichthyes: İskeletin tümü kıkırdak olduğu için Chondrichthyes'te kemik elemanlar bulunmaz. Pektoral kemer, U şeklinde **coraco-scapula** kıkırdak ile, her bir skapulanın serbest ya da dorsal tarafına eklemlenen **suprascapular** çıkıntı halindedir (Şekil 5 - 39).



Şekil 5 - 39. Köpek balığı (*squalus*) pektoral kemeri (önden görünüş).

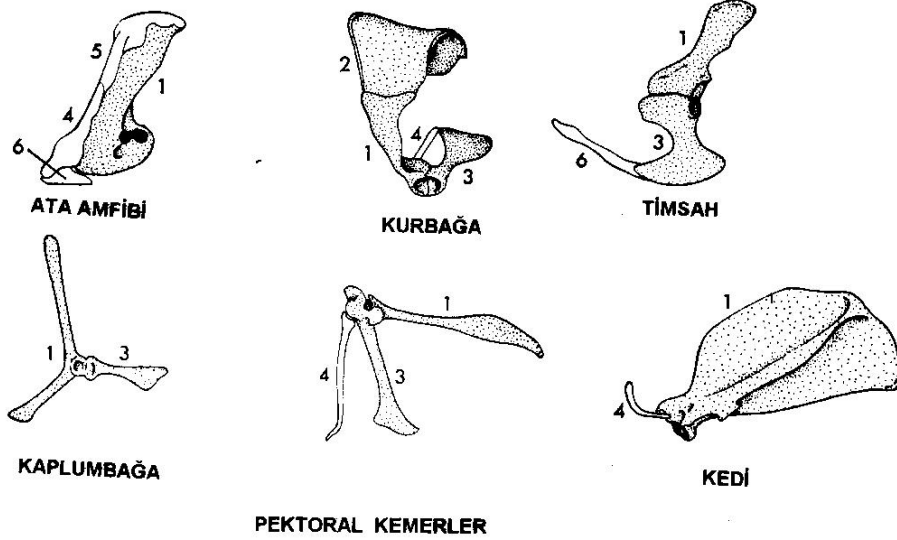


MODERN YÜZGEÇ İSKELETİ

Şekil 5 - 40. Teleost pektoral kemeri ve ışın yüzgeci (kordele) balığı. (Radial ve basal kaybolmuş, dermal kemikler siyahla gösterilmiş).

Osteichthyes: Kemikli balıklarda kondral kemiklerden skapula ve korakoid her zaman bulunur. Embriyonik korakoid ve skapula tek haldeki korako-skapula' yı oluşturmak üzere birleşebilir. Dermal kemiklerden de klaviula, kleitrum, suprakleitrum her zaman vardır. Suprakleitrum'un üst tarafında yer alan posttemporal kemikler pektoral kemeri kafatasına eklemlerler (Şekil 5 - 40).

Tetrapod'larda omuz kemeri: Primitif tetrapodlarda pektoral kemer temel modele uygundur (Şekil 5 - 38). Ortada ve ventralde yeni bir dermal element olan **interclavicula (episternum)** belirmiştir. Korakoid sternumun anterior ucu ile eklemlenir. Modern tetrapodlarda kleitrum ve suprakleitrum kaybolmuştur. Klavikula belirginleşmiştir (Şekil 5 - 41).



Şekil 5 - 41. Omurgalılarda pektoral kemer (sol taraf yandan görünüşü). Kıkırdak kemikler noktali olarak gösterilmiştir. 1, skapula; 2, supraskapula; 3, korakoid; 4, klavikula; 5, Kleitrum; 6, İnterklavikula.

Amphibia: Urodellerde dermal kemikler yoktur. Bulunan elemanlar korakoid, skapula ve supraskapula' dır. Anura'da korakoid, skapula, supraskapula ve klavikula arasındaki epikorakoid kıkırdak kondral elemanları temsil eder. Tek dermal kemik klavikula'dır. Modern amfibilerde interklavikula yoktur. (Şekil 5 - 16).

Reptilia: Reptillerde kondral elemanlar korakoid, skapula ve supraskapula ile temsil edilir. Dermal kemikler azalmıştır. Klavikula çok küçük bir kemik olarak bulunabilir. Timsah ve bazı ayaksız kertenkelelerde bulunmaz. Kaplumbağalarda interklavikula ve klavikula'lar plastron'un oluşumuna katılırlar. Yılanlarda pektoral kemer yoktur.

Aves: Kuşlarda kondral kemikler (korakoid, skapula ve supraskapula) vardır. Uçan kuşların dermal klavikuları ortada **interclavicula** ile birleşerek V harfi şeklindeki **furcula (lades kemiği)**'yı yaparlar. Uçamayan kuşlarda gerçek bir furcula yoktur, çünkü klavikula'lar kaynaşmaz.

Mammalia: Memelilerin pektoral kemerinde çeşitli değişiklikler görülür. Monotrematlarda pektoral kemer, kondral ve dermal elemanlar bakımından reptillerinkine benzer. Diğer memelilerde sadece skapula ve klavikular kalır.

Klavikula farklı memeli gruplarında bazı değişiklikler gösterir. Balinaların, toynaklıların ve bazı karnivorların klavikula'ları yoktur. Kedide incelmış kıymık şeklindedir. Böcekçiller, yarasalar, kemiriciler bazı keseli memeliler ve insan dahil ileri maymunlarda iyi gelişmiştir. İyi gelişmesi halinde kaburgaya ve göğüs kemiğine bağlanır.

Kalça Kemer

Pelvik kemer de pectoral kemer gibi vücut duvarına gömülüdür ve arka tarafta yer alan çift haldeki ekstremiteleri destekler.

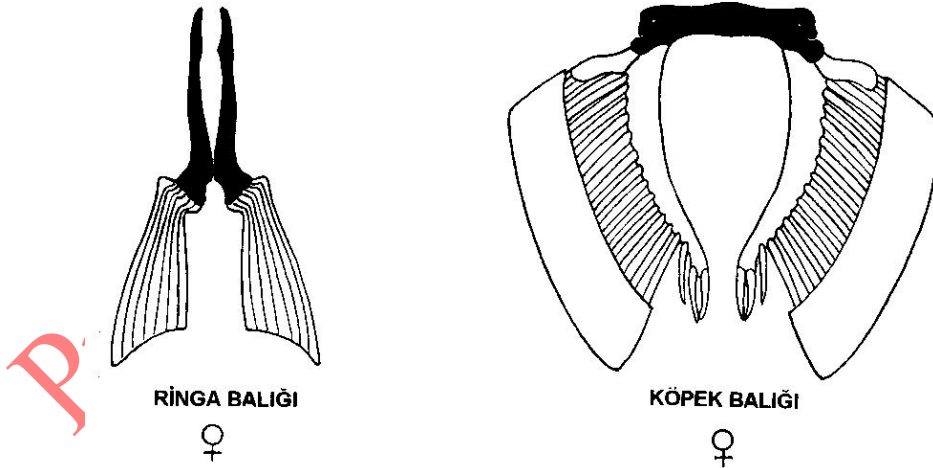
Kalça kemeri elemanları: Kalça kemeri, dermal kemik içermeyip tamamen kondral elemanlardan oluşmuştur.

Kalça Kemerinin Karşılaştırmalı Anatomisi

Kalça kemeri balıklarda küçük olup nispeten önemsizdir. Tetrapodlarda daha iyi gelişmiştir, çünkü karasal yaşamda vücut ağırlığını taşıma durumundadır.

Agnatha: Siklostomatlarda kalça kemeri bulunmaz.

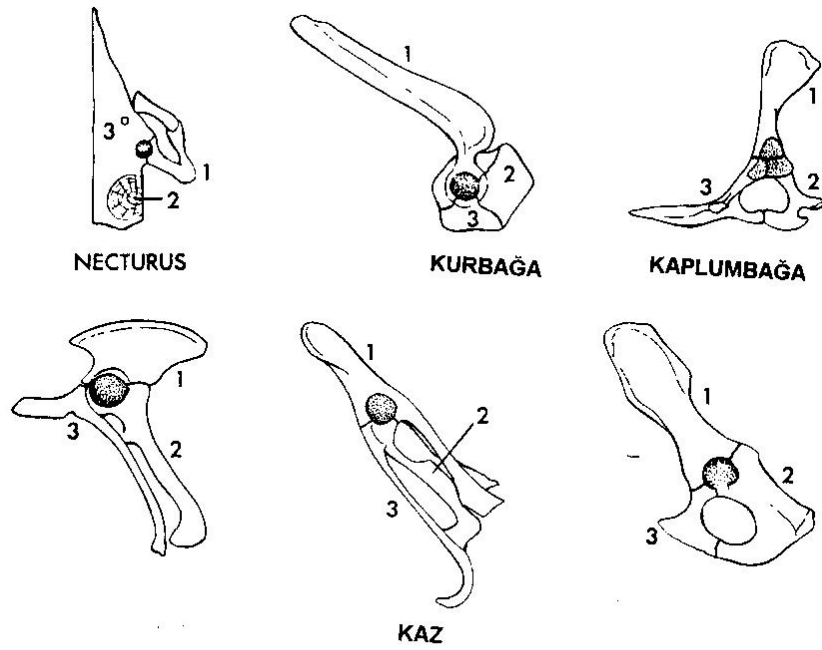
Chondrichthyes: Kıkırdaklı balıkların kalça kemeri çift haldeki kıkırdak pelvik plaklar (**ischiopubic**) dan ibarettir. Plaklar medianda birbirleriyle birleşmiş ve aynı zamanda pelvik yüzgeçlerle eklemlenmişlerdir (Şekil 5 - 42).



Şekil 5 - 42. Kıkırdaklı ve kemikli balıklarda pelvik kemer (dorsalden görünüş (Kemerler bir veya iki pelvik levha'dan ibarettir).

Osteichthyes : Kemikli balıklarda kemikleşmiş **ishiopubic plaklar** vardır ve bunlar da pelvik yüzgeçlerle eklemlenmiştir (Şekil 5 - 42). Birkaç balıkta Pelvik yüzgeçler anteriöre kayarak omuz kemerindeki kleitrum'la eklemlenirler.

Tetrapod kalça kemeri (Şekil 5 - 43): Tüm tetrapodların kalça kemeri temel olarak üç çift kemik içerir. Her bir tarafta anteroventral **pubis**, posteroventral **ischium** ve dorsal **ilium** kemikleri yer alır. Bunlar ayrı ayrı kemik elemanlar halinde kalabildikleri gibi birbirleriyle kaynaşarak her bir tarafta tek bir yapı halinde **innominat** kemiği yaparlar. Her üç kemiğin birleştiği yerde de ekstremitelerin eklemlenmesi için bir çukur (eklem yüzeyi) oluşur. Buraya da **acetabulum** denir. Pubis ve iskiuamların birleşmeleri, iliumun da dorsalde omurga ile kaynaşması sonucu sölomun kaudal boşluğu bir kemik halka (**pelvis**) ile çevrilmiş olur. Pelvis, sindirim ve ürogenital sistemin arka uç bölgesini içine alır.



PELVİK KEMERLER

Şekil 5 - 43. Omurgalıların pelvik kemeri. (Sol taraf yandan görünüş, yalnız Necturus'ta sağ taraf ve ventral görünüş). 1, ilium; 2, iskiuam; 3, pubis.

Amphibia: Urodelerde kalça kemeri büyük ölçüde kıkırdaktır ve bunların bazılarında ventralde pubislerin önünde ileri doğru çıkıntılı Y şeklinde **ypsiloid** kıkırdak vardır.

Anura'ların kalça kemeri, pubisler hariç daha iyi kemikleşmiştir. Uzamış olan ilium'lar sakral bölge omuru ile eklemlenmiştir (Şekil 5 - 8). Sakral bölge omurundan, ürostilin sonuna kadar uzamıştır ve burada iskiuam ve pubisle birleşir. Böylece ilium kurbağanın zıpladıktan sonra yere bastığında karşı karşıya kalacağı şoku emer.

Reptilia: Reptillerin kalça kemeri az çok tetrapodlar için tipiktir, fakat omurgaya en az iki sakral omur ile eklemlenir. Arka ekstremiteler kaslarının

eklemlenebilmesi için daha geniş bir yüzey oluşturmuştur. Bu değişim reptillerin karasal ortamda vücutlarını yukarıya doğru kolaylıkla kaldırabilmeleri ile ilişkilidir.

Aves: Omurga bölümünde de belirtildiği gibi kalça kemerinin ilium kemiği uzun ve geniş bir kemik halinde olup sinsakrum'un bir kısmını oluşturmak üzere omurga ile kaynaşmıştır (Şekil 5 - 11). Bu genişleme aynı zamanda iki ayakla yürümede kullanılan kasların tutunması için de gereklidir. Pubisler uzun kemikler halini almıştır ve **pubis simfisis** (pubis birleşmesi) oluşturmazlar.

Mammalia: Memelilerde genişlemiş olan ilium tek bir innominat kemiği oluşturmak üzere ishium ve pubis ile kaynaşmıştır. Monotrematlarda ve Marsupiallerde pubislerle eklemlenen ve abdominal duvarda ileri doğru uzanan iki küçük **epipubic (marsupial)** kemik vardır. Bu kemik marsupiallerin yavrularını taşıdıkları keseyi destekler.

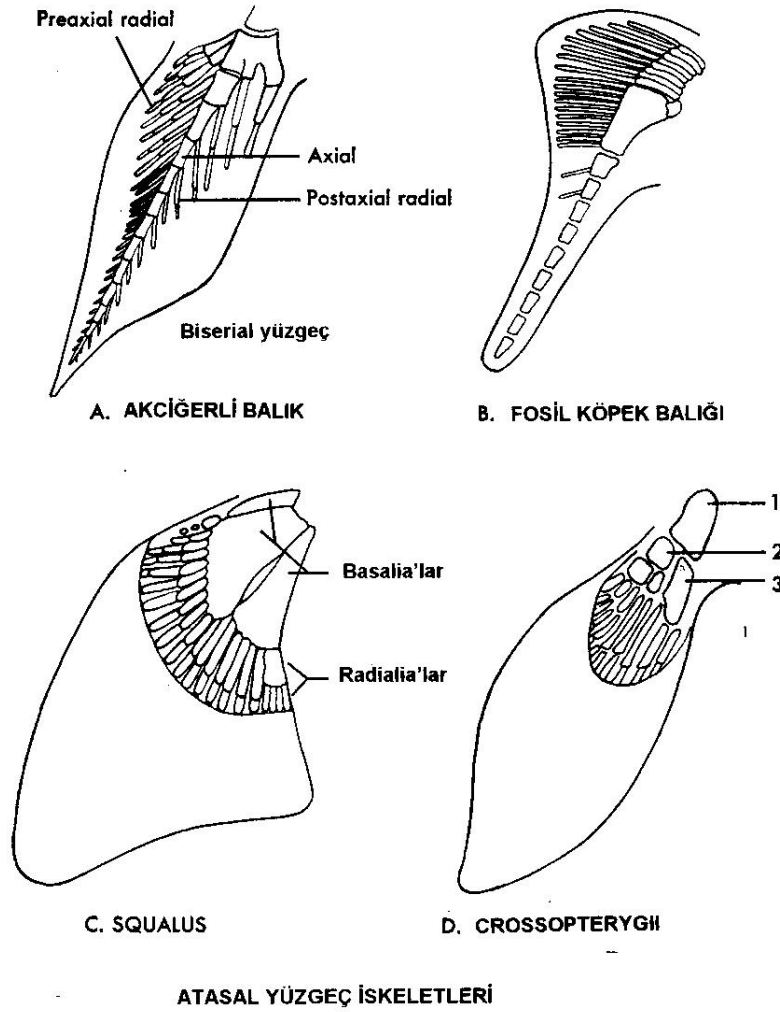
Kalça kemeri balinalarda ve yunuslarda yoktur. Memelilerde pubis ve ishiumları ventralde birleştiren ligament, gebelik esnasında salgılanan relaxin ve östrojen hormonları ile yumuşatılır. Böylece doğum esnasında bu bölgenin genişlemesi ve doğumun kolaylaşması sağlanmış olur.

Çift Eklentiler

Omurgalılar tipik olarak çift eklentilere ya da ekstremitelere sahiptirler. Bu yapılar, balıklarda **yüzgeç**; tetrapodlarda; **kol ve bacak** adını alırlar. Bu yapıların bir ya da iki çifti de zayıflamış, hatta kaybolmuş olabilir.

Yüzgeçler: Balıkların çoğu (Agnatha ve yılan balıkları hariç) nun pectoral ve pelvik yüzgeçleri vardır. Pectoral yüzgeçlerin iç iskeleti genelde özelleşmiş bir yapıdadır. Yüzgeçler (tek ve çift), hareketten öte dümen görevi yaparlar. Bazı kıkırdaklı balıkların pelvik yüzgeçleri kopulasyon organı olarak ta görev yaptıkları için ek iskelet elemanları da içerirler. Yüzgeçlerin iç iskeletleri büyük bir çeşitlilik gösterir. Ancak çift yüzgeçlerde 3 belirgin farklı tip tanımlanabilir:

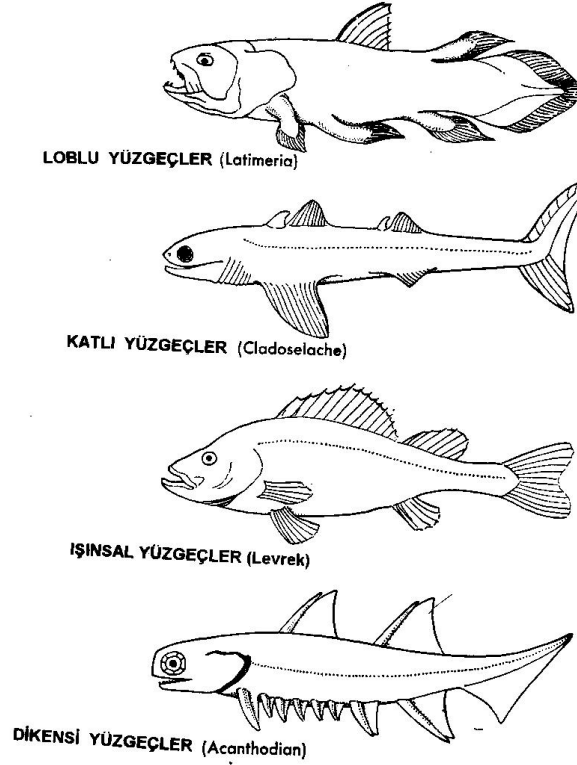
Biserial yüzgeçler: Merkezi bir eksen ve bu eksenle eklemlenmiş bir seri kıkırdak ve kemik eleman içerirler. Bu elemanlar proximalde kemerlerle eklemlenir ve distale doğru gittikçe inceliyorlar (Şekil 5 - 44 A). Biserial denmesinin nedeni anteriorde **preaxial radial**, posteriorde **postaxial radial** eleman içermeleri nedeniyle. Dermal olan yüzgeç ışınları radiallyden yüzgecin anterior ve posterior kenarlarına doğru uzanırlar.



Şekil 5 - 44. A, Yaşayan akciğerli balık (*Neoceratodus*) ta biserial pelvik yüzgeç. B - D, *Cladodus*, köpek balığı ve fosil *Crossopterygii*'de pectoral yüzgeçler. 1 - 3, tetrapod ekstremitelerindeki humerus, ulna ve radius'a konumları bakımından eşdeğer yerleşim gösteren elemanlar).

Biserial yüzgeçler, yüzgeç evriminde erken safhaları temsil edebilirler. Sarcopterygii'de (Devon öncesi), kaslardan oluşan basal bir lob içerirler (Şekil 5-45). Bu nedenle **loblu yüzgeçler** olarak da adlandırılırlar. Modern akciğerli balıklarda yüzgeç iskeletinde kemikleşme görülmez. Devon sonrası Crossopterygii'lerde biserial yüzgeç iskeletinde modifikasyonlar görülür. Sonuçta primitif tetrapod ekstremit e iskeletine benzer bir yapı kazanırlar (Şekil 5 - 44 D).

Işınsal yüzgeçler: Teleostlarda görülen bu yüzgeç tipi yakın zamanda gelişmiştir. Teleostlarda (Şekil 5 - 40, 45) basal lop kaybolmuş ve radiallyer dışında iskelet elemanı yoktur. Radiallyer bile kaybolabilirler. Böylece dermal yüzgeç ışınları kemerlerle doğrudan doğruya bağlanırlar. Actinopterygii' de bu tip yüzgeçlerin değişik modifikasyonları görülür.



Şekil 5 - 45. Balık yüzgeçleri. *Latimeria* yaşayan *Crossopterygii*'dir. *Cladocelachii* tükenmiş köpek balığıdır. *Acanthodian* tükenmiş *Placoderm*'dir.

Katlı Yüzgeçler (Şekil 5-45): Kaidede geniş bir eklem yüzeyi içerirler. Atasal köpek balıklarında yaygın olarak bulunurlar. Yaşayan kıkırdaklı balıklar geniş etsi kaideli yüzgeçler içerirler fakat iskelet elemanları değişikliğe uğramıştır (Şekil 5 - 44C). Yaşayan kıkırdaklı balıkların yüzgeçleri 1-5 basal kıkırdaktan oluşan proximal sıra ile radial kıkırdaktan oluşan birkaç distal sıra içerir. Dermal yüzgeç ışınlar da yüzgeci dorsalde sertleştirirler.

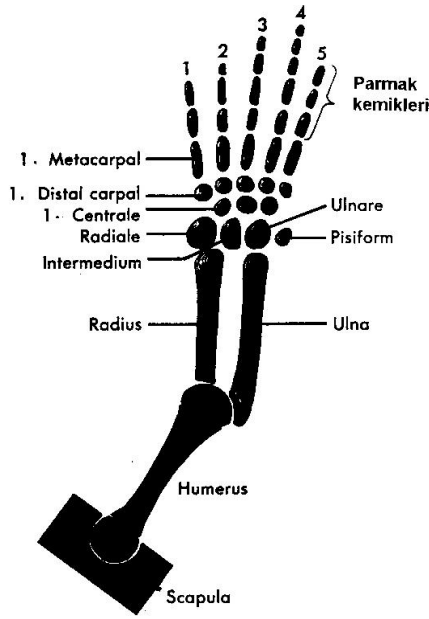
Median yüzgeçler: Çift yüzgeçlere ek olarak çoğu balıktan tek (median) yüzgeçler gelişmiştir ve balığın yüzme esnasında ters dönmesini ve yalpalamasını önlerler. Ergin balıklarda 1 ya da 2 **dorsal yüzgeç**, anüsün veya kloak deliğinin arkasında **anal yüzgeç** ve kuyruk bölgesinde **kaudal yüzgeç** yer alır.

Dorsal yüzgeçler indirgenebilir veya kaybolabilirler. Özellikle dip balıklarında anal yüzgeçler de kaybolabilir. Teleostlarda anal yüzgeçler kopulasyon organı veya ovipositöre dönüşebilir.

Median yüzgeçlerin iskeleti hemal spinlerin dorsalinde veya hemal spinlerin ventralinde bağ dokusu septumuna gömülü incelmış bir radialia (veya radialia-basalia) sırasından ibarettir. Dermal yüzgeç ışınları radialia' lardan yüzgeçlerin ucuna kadar uzanır.

Tetrapod Ekstremiteleri:

Tetrapod ekstremiteleri hem anteriörde hem de posteriörde 5 segmentten ibarettir (Tablo 5-1, Şekil 5-46). Homolog segmentlerde iskelet benzerdir; ancak kollar, bacaklar ve kanatlarda değişiklikler söz konusudur. Adaptif modifikasyonlar esas olarak el ve ayaktaki kemik sayılarındanadır.



Şekil 5 - 46. Sağ anterior ekstremitenin temel modeli. (1 - 5, biriciden beşinci'ye kadar olan parmaklar).

Birkaç tetrapod, ekstremitelerinin bir veya ikisini tamamen kaybetmişlerdir. Ekstremiteleri bulunmayanlar Coeciliidae, çoğu yılan ve yılan benzeri kertenkelelerdir. Sadece ön ekstremiteleri bulunanlar kuyruklu amfibiler (Sirenida), *Chirotos* cinsi kertenkele ile *Sirenia* (Deniz inekleri) dir. Sadece arka ekstremiteleri bulunanlar fitonlar, bir tür boğa yılanı, birkaç kertenkele ve birkaç çingiraklı yılanıdır. Cetacea (balinalar) de ekstremitelerin dış kısımları tamamen kaybolmuştur ancak kalıntıları vücut duvarına gömülü haldedir.

Ön ekstremitenin İskeleti:

Üst kol (Humerus): Üst kol kemiğidir. Proximal ucu skapulaya glenoid fossa aracılığıyla eklemlenir. Distal ucu ulna ile eklemlenir. Humerus aynı zamanda radius ile de eklemlenir. Tüm tetrapodlarda benzer şekildedir. Boyu çapı ve şekli bakımından görülen farklılıklar adaptif modifikasyonlardır.

Ön kol (Radius ve Ulna): Ön kol kemikleridir. Radius, proximalde humerusla eklemlenen anterior elemandır. Ulna da distalde bilek kemikleri ile başparmak hizasında eklemlenir. Radius vücut ağırlığının büyük bir kısmını taşır. Ulna daha uzundur. Kurbağalarda radius ve ulna birleşmiş tek kemik halini almıştır ve **radio-ulna** adını alır.

El (Manus): Bilek, avuç ve parmaklardır. Fonksiyonel bir birim olan el veya manusu oluştururlar.

Bilek Bölgesi (carpus): Elin en sabit bölgesidir. Genel olarak bu bölgedeki karpal kemikler 3 sıra halindedirler (Şekil 5 - 46) :

Üst Sıra: Radius'un kaidesinde **radiale**, ulna'nın kaidesinde **ulnare**, radiale ile ulnare arasında **intermedium** içerir. Reptillerin çoğunda ve memelilerde proximal sıranın lateralinde veya posterioründe bir sesemoid kemik olan **pisiform** yer alır.

Orta Sıra: 1'den 3'e kadar olan **centralia** (tekil **centrale**) içerir.

Alt Sıra: Sayıları 1'den 5'e kadar olan **carpalia** içerir.

Avuç Bölgesi: Avuç bölgesi iskeletini **metacarpalia** kemikleri oluşturur. Primitif olarak sayıları bilek bölgesinin distaldeki karpalia'ları veya parmak sayıları kadardır.

Parmak Bölgesi: Bir seri parmak kemikleri içerir. Her parmakta arka arkaya sıralanmış birkaç küçük kemik vardır. Hepsisi birden **phalanges** olarak adlandırılır.

Primitif reptillerde parmaklardaki kemik sayısı, başparmaktan başlamak üzere **2-3-4-5-3** şeklindedir.

Tablo 5 - 1. Tetrapodların anterior ve posterior ekstremitelerindeki homolog segmentler

Ön ekstremit		Arka ekstremit	
Segment adı	İskelet	Segment adı	İskelet
Brachium	Humerus	Femur	Femur
Antebrachium	Radius and Ulna	Crus	Tibia - Fibula
Carpus	Carpalia	Tarsus	Tarsalia
Metacarpus	Metacarpalia	Metatarsus	Metarsalia
Digiti	Phalanges	Digiti	Phalanges

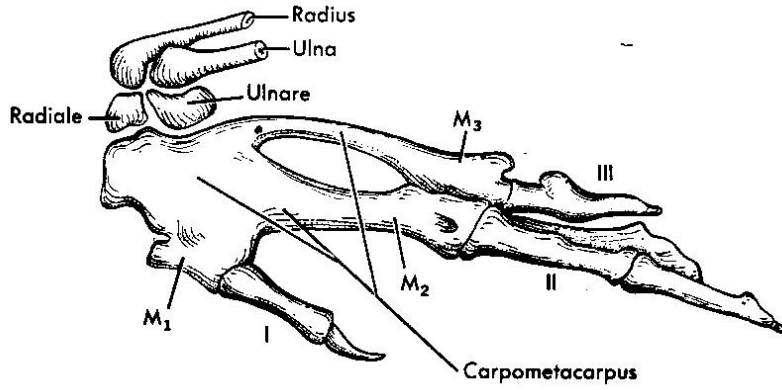
Elde görülen modifikasyonlar: Evrimsel kayıplar ve birleşmeler sonucu, kemik sayılarında bir azalma olarak kendini gösterir. Bu basit modifikasyondan en çok etkilenen sentralia'dır. Modern tetrapodlarda ya indirgenmiş ya da tamamen kaybolmuştur.

Modern amfibilerde bir parmak ve bir metakarpal indirgenmiş veya kaybolmuştur. *Amphiuma means tridactylum*'um 3 parmağı veya *Amphiuma means means*'in iki parmağı vardır. Amfibilerde birkaç karpalia da birleşme sonucu kaybolmuştur. *Necturus* ve kurbağalarda embriyonik intermedium ve ulnare birleşmiş ve sadece bir sentralia ile üç distal karpalia kalmıştır.

Modern reptillerde, insektivor ve primatlarda ekstremitelerin **pentadactyl** (beş parmaklı) kalmaya doğru bir eğilimi vardır. O nedenle metakarpal ve karpallerin tümü (sentralia hariç) bulunur. Ancak timsahlarda karpal kompleks 4 kemiğe indirgenmiştir.

Elde görülen modifikasyonlar uçmaya, deniz yaşamına, hızlı koşmaya ve kavramaya yöneliktir.

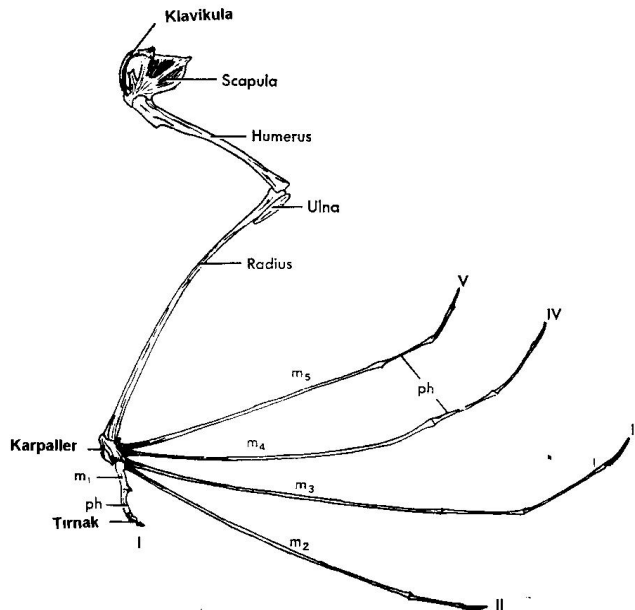
Uçmaya adaptasyon: Kuşlarda uçmaya adaptasyon sonucu el kemiklerinin bazıları kaybomuş, bazıları da birleşmiştir. Uçmada elin çok az bir rolü vardır. Alt sıradaki 3 karpalia, 3 metakarpalia ile birleşerek **carpometacarpus**'u yapar. 3 parmak gelişir ve tırnaklıdır. Her parmaktaki kemik sayısı azalmıştır (Şekil 5 - 47).



Şekil 5 -47. Kuş sol eli. I - III, parmaklar; M₁ - M₃, metakarpaller karpometakarpus'u oluşturmak üzere kaide kısımlarından uç karpal ile birleşmiş.

Yarasalarda son dört parmağa ait metakarpalia ve parmak kemikleri oldukça uzamıştır ve kanat zarlari (**petagium**) ile birleşmiş haldedir (Şekil 5 - 48). Kısa kalan başparmak serbest haldedir ve yarasanın başaşağı asılı durmasını sağlar.

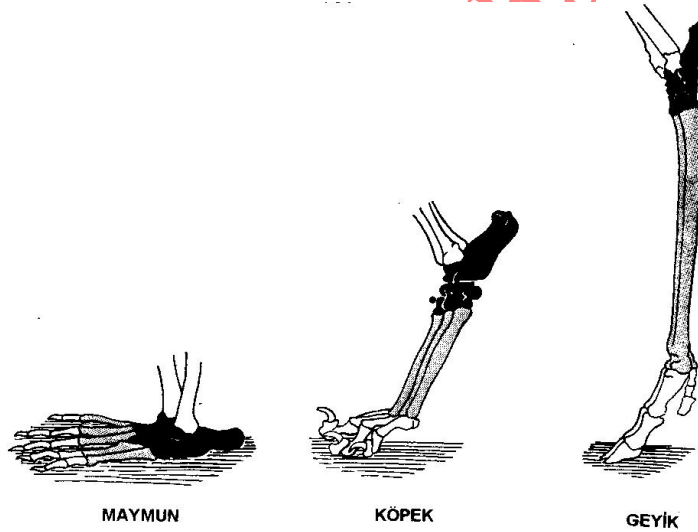
Deniz yaşamına adaptasyon: Deniz kaplumbağaları, penguenler, yunuslar, foklar, balinalar, deniz inekleri ve ayı balıklarında anterior ekstremiteler kürek şeklinde değişikliğe uğramıştır. Ekstremiteler yassılaştırılmış, kısalmış sağlam bir yapı kazanmış ve birkaç türde parmak sayısı azalmıştır. Yunuslarda her parmaktaki kemik sayısı artmıştır.



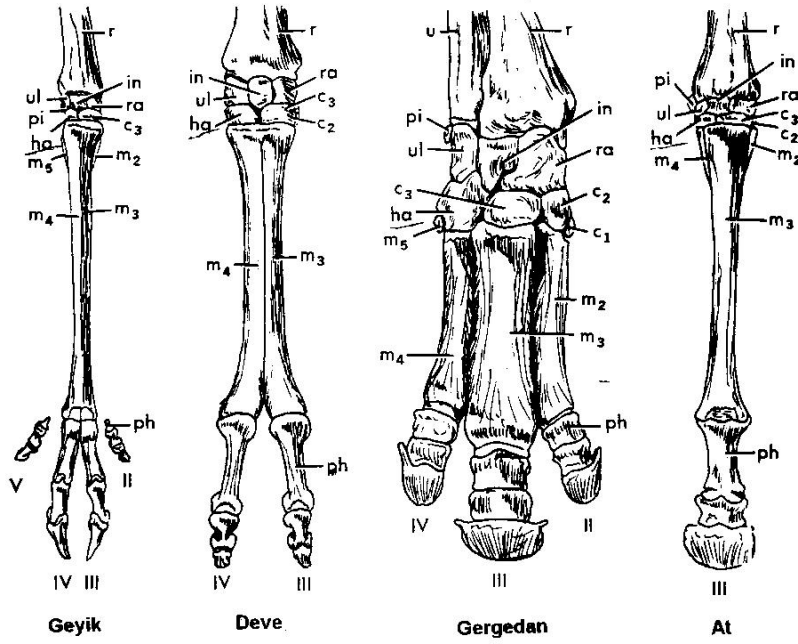
Şekil 5 - 48. Yarasanın sağ pektoral kemeri ve ön ekstremitesi. m₁ - m₅, metakarpaller; ph, parmak kemikleri; I - V, parmaklar.

Hızlı yürümeye adaptasyon: Pentadaktil ekstremiteli ve genelde **plantigrad** (düz taban) yürüyüşlü memeliler, eldeki bilek, avuç ve parmak kemiklerinin hepsi ve ayaktaki topuk ve toynaklarının bir kısmı ile yere düz olarak basarlar (Şekil 5 - 49, Maymun). Bu duruş memelilerde görülen primitif özelliktir. Tavşanlar, kemiriciler, birçok karnivor ise **digitigrad** yürüyüşe sahiptirler ve ağırlıklarını metakarpal ve metatarsallerin uçlarına verirler. Parmakları az çok yerde düz durur ve bilekleri ile topukları oldukça yükselmiştir (Şekil 5 - 49, Köpek). Digitigrad hayvanlar yürüyüşlerinde daha ataktırlar ve plantigrad türlerden daha hızlı koşarlar.

Parmak sayısındaki ileri derecede azalma ve kalanlar üzerinde yürüme ise ungulat (toynaklılar) da görülür. Ungulatlar parmak uçlarına basarak yürürler (Şekil 5- 49, Geyik). Parmak sayısı tipik olarak 3, 2, hatta 1 olmasına karşın bir kısmında 4 parmak vardır. Parmakların ucundaki tırnaklar kalınlaşarak ve sertleşerek vücut ağırlığını taşıyan toynakları oluştururlar.



Şekil 5 - 49. Plantigrad, digitigrad ve unguligrad ayak (soldan sağa doğru). Bilek kemikleri siyah, metatarsal'ler gri renkte gösterilmiştir.



ARTIODACTYLA

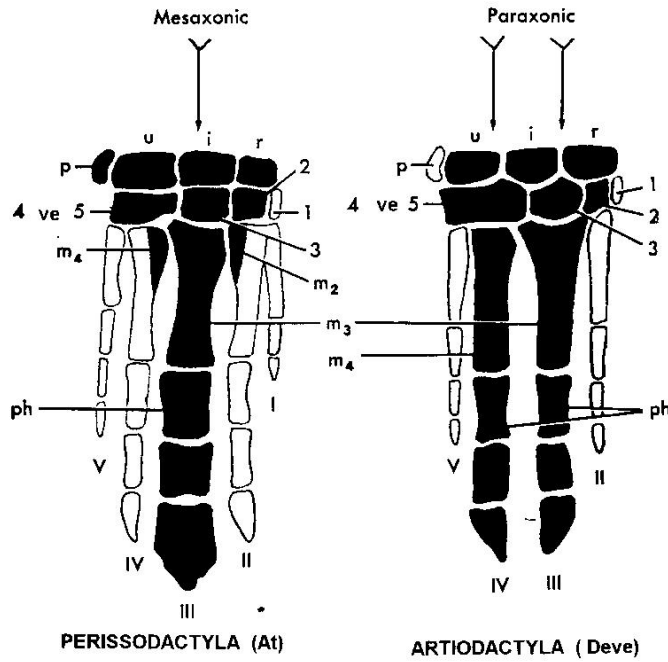
PERISSODACTYLA

Şekil 5 - 50. Ungulatlarda el bölgesi. *c₁ - c₃*, distal karpal'ler 1 - 3; *ha*, hamate (distal karpal 4+5); *in*, intermedium; *m₂ - m₅*, 2 - 5 metakarpal'ler; *ph*, birinci parmak; *pi*, pisiform; *r*, radius; *ra*, radiale; *u*, ulna; *ul*, ulnare; *I - V*, parmaklar.

Kaybolan parmaklarla ilişkili olan metakarpaller boyca küçülür ve hatta kaybolurken, kalan parmakların metakarpalleri uzarlar ve sağlam bir yapı oluşturmak üzere çoğu kez birleşirler (Geyik, deve ve atta olduğu gibi). (Şekil 5 - 50)

Toynaklı hayvanlar çok hızlı yürürler. Parmakları koşmak üzere özelleşmiştir, ancak bu özelleşme sonucu el ve ayak parmakları, başka bir amaç için kullanılmaya elverişli değildir.

Parmak sayılarındaki değişiklikler en ileri düzeyde at'ta görüyoruz. İlk at (*Eohippus*) ta elde dört parmak vardır ve bu sayı modern at (*Equus*) ta bir'e indirgenmiştir. Modern atta bu son derece ileri düzeydeki özelleşmeye karşın karpalia'ların üst sırası kalır (Şekil 5 - 51), alt sırada da sadece 1. karpalia kaybolur. I., II., IV., ve V. parmakların kaybı ile 1. ve 5. metakarpaller de kaybolur; 2. ile 4. metakarpaller kıymık haline indirgenir. III. parmakla ilişkili 3. metakarpal uzar.



Şekil 5 - 51. Ungulatlarda mesaxonik ve paraxonik el. (Kaybolan elemanlar beyaz, kalanlar siyah renkte gösterilmiş). At ve deve tipik örneklerdir. *i*, intermedium; *m₂-m₄*, ikinci, üçüncü ve dördüncü metakarpaller; *p*, pisiform; *ph*, ilk parmak kemiği; *r*, radiale; *u*, ulnare; *1 - 5*, distal karpaller; *I - V*, parmaklar

Toynaklılardaki evrimin iki bağımsız yoldan ilerlediği görülmektedir: *Artiodactyla*'ya giden yolda vücut ağırlığı, III. ve IV. parmaklar arasında dağılmıştır. Böylece **çatal toynak** tipi oluşur. Bu tür ayak **paraxonik** olarak adlandırılır, çünkü vücut ağırlığı iki paralel eksen üzerinde taşınır (Şekil 5 -51).

Perissodactyla'ya giden evrimsel yolda ise vücut ağırlığının III. parmak (orta parmak) üzerinde taşınmasına doğru bir eğilim vardır. Bu tür ayak ise **mesaxonik** tiptir. Perissodaktillerin çoğunda dörde kadar parmak olmasına karşın, perissodaktilleri tanımlayan, parmak sayısı değil ayaklarının mesaksonik oluşudur.

Proboscid'ler, plantigrad tarzda yürüdükleri hissini vermektedirler fakat aslında ungulatlarda olduğu gibi parmaklarının uçları ile yürürler. Fillerde oldukça kalınlaşmış tırnaklı 5 parmak vardır. Parmakların arkasında, metakarpallerin ve tabanın üzerinde yağ ve elastik dokudan oluşan büyük yastıklar gelişir. Bu yastıklar vücut yükünü taşımada parmaklara yardım ederler.

Arka Ekstremité İskeleti

Arka ekstremité kemikleri, her ne kadar topuk bölgesinde pisiform'un eşdeğerini içermese de segment bazında ön ekstremité ile karşılaştırılabilirler (Tablo 5 - 1, 5 - 2). Sesemoid kemik olan **patella** (diz kapağı) kuş ve memelilerde diz eklemine korur.

Tablo 5 - 2. Ön ve arka ekstremitte iskelet elemanlarının karşılaştırılması.

Ön ekstremitte	Arka ekstremitte
Radiale	Tibiale
Intermedium	Intermedium
Ulnare	Fibulare
Pisiform	Os pisiforme
Centralia (0 - 3)	Centralia (0 - 3)
Distal carpal 1	Distal tarsal 1
Distal carpal 2	Distal tarsal 2
Distal carpal 3	Distal tarsal 3
Distal carpal 4	Distal tarsal 4
Distal carpal 5	Distal tarsal 5
Metacarpal (1 - 5)	Metatarsal (1 - 5)
Phalange (I - V)	Phalange (I - V)

Farklı türlerde **femur**, **tibia** ve **fibula**' da görülen farklılıklar ön ekstremitenin eşdeğer kemiklerinde olanla benzerdir. Fibula kısmen veya tamamen tibia ile birleşebilir (köstebek ve kurbağada), ince bir kıymık'a dönüşebilir (papağanda) veya toynaklılarda olduğu gibi yok olabilir.

Kuşlarda tibia tarsalia'ların üst sırası ile birleşerek **tibiotarsus**' u yapar ve metatarsal'ler tarsallerin alt sırası ile birleşerek **tarsometatarsus**' u yapar. Tibia tarsus ve tarso-metatarsus arasındaki diz eklemi, bu eklem yerinden bükülmeyi sağlar.

Ayaktaki parmak sayıları aynı hayvanın elindeki parmak sayılarından çok ya da az olabilir. Amfibilerin çoğunda 4 el parmağı fakat 5 ayak parmağı vardır. Buna karşın tapirlerde 4 el parmağı 3 ayak parmağı vardır. Kuşların ayaklarında 4, 3 veya 2 fonksiyonel ayak parmağı vardır.

Ayak için primitif haldeki parmak kemik sayısı **2-3-4-5-4** şeklindedir.

Heterotopic kemikler:

Heterotopik kemikler ; Geyiklerde ve sığırlarda kalbin intraventricular septum' unda gömülü **os cordis**; Domuzların burunlarındaki **rostral** kemik; Yarasalar, kemiriciler, keseliler, etçiller, böcekçiller, balinalar, aşağı maymunlarda penis'e gömülü **os priapi** veya **os penis**; Su samuru, çeşitli kemirici ve tavşan klitoris'ine gömülü **os clitoris**; Kuşların syrinx' inde gelişen ve iç iskelet elemanı olan **pessulus**; Develerin kaslı diyaframlarında **diyafram kemiği**; Timsahların üst göz kapaklarında **adlacrimal** veya **palpebral** kemik ; Köstebeklerin ellerinde kazmaya uyum sağlamış **falciform** kemik; Yumurtlayan memeliler ve keselilerin ventral vücut duvarına gömülü **epipubic (marsupial)** kemik; Tetrapod ekstremitelerinin tendonlarında **sesamoid** kemikler (en iyi bilinenleri eldeki **pisiform** kemik ile dizdeki **patella**) dir .