فصل چهارم

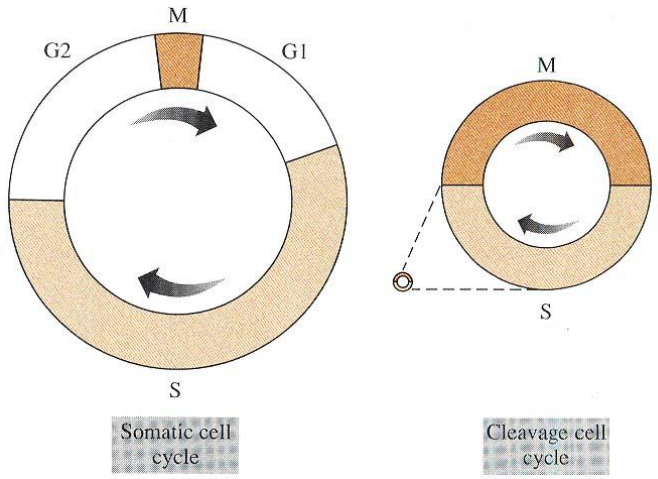
تسهیم: تبدیل زیگوت به یک جنین پرسلولی

بعد از لقاح زیگوت شروع به یکسری تقسیمات سلولی همزمان و سریع می‌کند و به مجموعه‌ای از سلولهای مستقل از هم بنام بلاستومر تبدیل می‌شود. این تقسیمات همزمان دارای دو نقش هستند: اول اینکه، تسهیم حجم بلاستومرها را کاهش می‌دهد تا جایی که از نظر اندازه آنها به بزرگی سلولهای سوماتیک معمولی در می‌آیند. دوم اینکه، در طول تسهیم بلاستومرها شروع به کسب تفاوتهایی می‌کنند که سبب می‌شود سرانجام آنها به انواع مختلف سلولی تبدیل شوند. در جریان تسهیم اساس تخصص‌یافتگی منطقه‌ای جنین که در طی مراحل بعدی تکوین رخ می‌دهد پایه‌گذاری می‌شود. در این فصل ما مکانیسم و الگوهای تسهیم را طی تشکیل جنین ابتدایی مورد بحث قرار خواهیم داد.

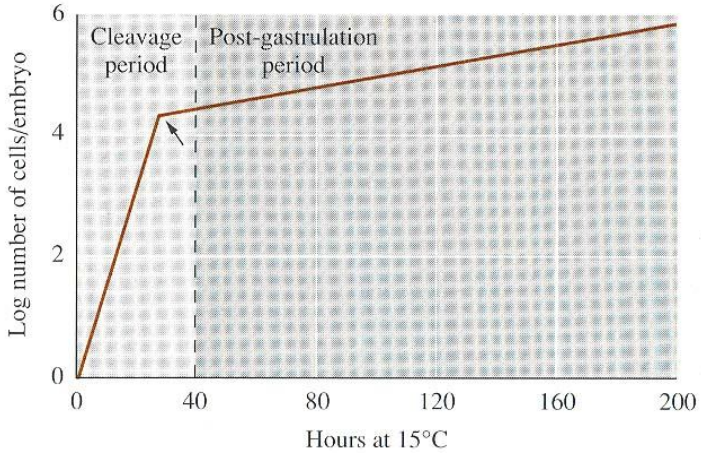
4-1) تسهیم نوعی تقسیم سلولی تغییر شکل یافته

در تخم بالغ لقاح نیافته سنتز DNA و تقسیم سلولی متوقف شده است. لقاح سبب می‌گردد که زیگوت دوباره وارد چرخهٔ سلولی (cell cycle) گردد. چرخهٔ سلولی عبارت است از فاصلهٔ زمانی بین تشکیل یک سلول از سلول مادری و زمانی که خودش به دو سلول دختری جدید تقسیم می‌گردد. در طی چرخهٔ سلولی سنتز DNA بطور متناوب با تقسیم سلولی اتفاق می‌افتد بطوریکه مقدار DNAی گونه حفظ می‌گردد. سنتز DNA و تقسیم سلولی معمولاً توسط وقفه‌های (gaps) طولانی مدتی از هم جدا می‌شوند. چرخهٔ سلولی یک سلول سوماتیک مشتمل بر چهار فاز است (شکل 1-4): وقفهٔ بین کامل شدن تقسیم سلول و آغاز سنتز DNA ، فاز G1؛ زمان سنتزDNA، فاز S ؛ وقفهٔ بین کامل شدن سنتز DNA و آغاز تقسیم سلولی بعدی، فاز G2؛ و زمان تقسیم سلولی، فاز M. چرخهٔ سلول سوماتیک همچنین شامل یک دورهٔ رشد است که در آن سلولها بتدریج از نظر اندازه رشد می‌کنند تا جاییکه قبل از تقسیم مجدد به بزرگی سلول مادری برسند. اما در سلولهای در حال تسهیم از این دورهٔ رشد صرفنظر می‌شود. بدون رشد حجم بلاستومرها بطور پیشرونده‌ای در هر تقسیم کاهش یافته تا اینکه در نهایت به اندازهٔ یک سلول سوماتیک معمولی می‌رسند. کاهش در حجم و اندازهٔ بلاستومر در نتیجهٔ کاهش حجم سیتوپلاسم ایجاد می‌شود، بنابراین نسبت حجم سیتوپلاسم به هسته در طول تسهیم کاهش می‌یابد. برای مثال، در یک تخم لقاح نیافتهٔ توتیای دریایی حجم سیتوپلاسم در حدود 550 برابر حجم هسته می‌باشد اما در انتهای تسهیم این نسبت تنها 6 به 1 خواهد بود.

به محض اینکه نسبت طبیعی حجم سیتوپلاسم به هسته حاصل شد سرعت تقسیم سلولی به سطحی که در سلولهای سوماتیک معمولی وجود داردکاهش می‌یابد. در دوزیستان، یک تغییر ناگهانی در مدت زمان و همزمانی چرخهٔ سلولی بوجود می‌آید (شکل 2-4) که از آن بنام **گذار میانهٔ بلاستولا** یا MBT (Mid-blastula transition) نام برده می‌شود. در سایر جانوران گذار از حالت تقسیم سلولی تسهیمی به حالت تقسیم سلولی سوماتیک به آهستگی اتفاق می‌افتد.



شکل 1-4) مقایسهٔ چرخه‌های سلولی یک سلول سوماتیک و یک بلاستومر جنین در حال تسهیم.



شکل 2-4) سرعت افزایش تعداد سلولها در طی مراحل اولیهٔ رشد و نمو در قورباغهٔ *Rana pipiens*. تعداد سلولها بسرعت و بطور ثابت در مرحلهٔ تسهیم افزایش می‌یابد. در انتهای مرحلهٔ تسهیم یک مرحلهٔ گذار ناگهانی (پیکان) وجود دارد که از آن به بعد سرعت تقسیمات سلولی آهسته‌تر می‌شود. خط منقطع زمان گاسترولاسیون را مشخص می‌کند.

ویژگی دیگر جنین در حال تسهیم این است که در آن نسبت به تقسیم سلول سوماتیک، سلولها چرخهٔ سلولی کوتاهی دارند. چگونه جنین‌های تسهیمی زمان بین تقسیمات سلولی را کوتاه می‌کنند؟ این عمل با حذف فازهای G1 و G2 وکاهش طول فازهای S و M صورت می‌گیرد. (شکل 1-4).

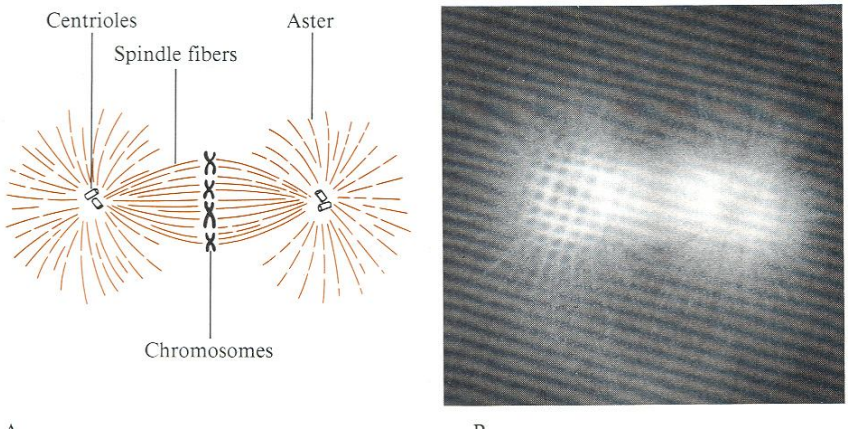
اگر چه طول فازهای S و M در جریان تسهیم کاهش پیدا می‌کند لیکن تغییر در طول سنتز DNA بسیار قابل توجه است. برای مثال طول فاز S در سلولهای سوماتیک دروزوفیلا 10 ساعت است در حالیکه در جنین‌های در حال

تسهیم سنتز DNA فقط 3 تا 4 دقیقه طول می‌کشد. کوتاه شدن فاز S در طی تسهیم ناشی از فعال شدن همزمان تعداد متعددی جایگاه‌های آغاز کنندهٔ سنتز DNA بر روی هر کروموزوم می‌باشد. در طی فاز S سلولهای سوماتیک، تعداد کمتری از این جایگاهها فعال می‌شوند و فعال شدن آنها بطور همزمان نیست.

4-2) مکانیسم تسهیم چیست؟

تقسیم سلولی مشتمل بر تقسیم هسته (کاریوکینز)، و تقسیم سیتوپلاسم (سیتوکینز) می‌باشد. معمولاً این وقایع بطور پشت سرهم و هماهنگ اتفاق می‌افتند بطوریکه هسته‌های دختری در دو سلول مجزا توزیع می‌گردند. اما این دو فرآیند می‌توانند از هم جدا شوند. برای مثال، اگر کروموزومها و دستگاه میتوزی را از تخم لقاح یافتهٔ یک توتیای دریایی در اواخر متافاز برداریم سیتوکینز هنوز هم اتفاق می‌افتد و دو بلاستومر بدون هسته تشکیل می‌شود. بالعکس، سیتوکینز را می‌توان با سیتوکالازین B که عمل میکروفیلامنتها را مختل می‌کند مهار نمود اما کاریوکینز تحت این شرایط باز هم ادامه پیدا کرده و سلولهای چند هسته‌ای تشکیل می‌شوند. در ادامهٔ این فصل ما خواهیم دید که کاریوکینز در طی مراحل اولیهٔ رشد و نمو جنین حشرات بدون دخالت سیتوکینز بطور طبیعی اتفاق می‌افتد.

کاریوکینز بوسیلهٔ **دستگاه میتوزی** کنترل می‌شود. دستگاه میتوزی ساختار قفس مانندی است که از **رشته‌های دوک** با کروموزومهای متصل به آن، سانتریولهای زوج در دو انتهای سلول و میکروتوبولهای آستری یا **آسترها** (asters) که از سانتریولها بطرف محیط سلول گسترده می‌شوند تشکیل می‌گردد (شکل 3-4). در طی میتوز کروموزومها به رشته‌های دوک چسبیده و در سطح استوایی یا متافازی سلول قرار گرفته و سپس بداخل سلولهای دختری کشیده می‌شوند. رشته‌های دوک و آسترها از میکروتوبولها ساخته می‌شوند.



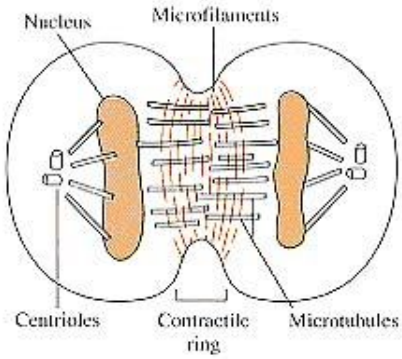
شکل 3-4) دستگاه میتوزی تخم‌های در حال تسهیم. A، نمایی شماتیک. B، یک تخم توتیای دریایی رنگ‌آمیزی شده با آنتی‌بادی توبولین فلورسنت در آنافاز که دستگاه میتوزی را نشان می‌دهد.

پاکت هسته‌ای در طی پروفاز هر تقسیم میتوزی قطعه‌قطعه شده و سپس در انتهای کاریوکینز دوباره شکل می‌گیرد. اولین مرحلهٔ تشکیل مجدد پاکت هسته‌ای شامل مونتاژشدن پاکتهای هسته‌ای جداگانه در اطراف هر یک از

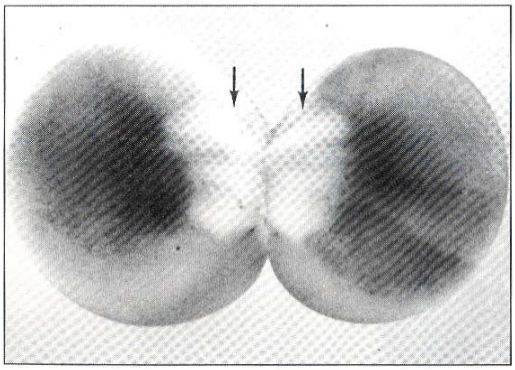
کرموزومها است (این پاکتها بنام **وزیکولهای کروموزومی** نامیده می‌شوند). در مرحلهٔ دوم وزیکولهای کروموزومی بهم ملحق شده و بشکل یک هستهٔ واحد انترفازی درمی‌آیند. برخلاف ریبوزومها و میتوکندریها که در طول اووژنز در سطح بالایی تجمع پیدا می‌کنند و در اوائل تکوین وارد عمل می‌شوند، پاکت هسته‌ای در تخم ذخیره نمی‌گیرد. در عوض مخازنی از پیش‌سازهای پاکت هسته‌ای در تخم ایجاد می‌شوند که در جریان تسهیم بسرعت مجتمع شده و پاکت هسته‌ای را تشکیل می‌دهند.

سیتوکینز مادامیکه کروموزمها حرکت خود را بطرف قطب‌های مخالف سلول آغاز نکنند شروع نمی‌شود. اینکار این اطمینان را ایجاد می‌کند که هر سلول دختری فقط یک هسته را دریافت کند. شکاف تسهیم (cleavage furrow) یک فشردگی در سطح تخم است که تخم یا بلاستومر را در طی تلوفاز به دو بخش تقسیم می‌کند (شکل 4-4). شکاف تسهیم بوسیلهٔ فعالیت یک ناحیهٔ ضخیم شده قشر تخم بنام **حلقهٔ انقباضی** (contractile ring) که فقط در مرحلهٔ سیتوکینز بوجود می‌آید ایجاد می‌شود. حلقهٔ انقباضی بوسیلهٔ مکانیسمی شبیه انقباض عضلانی سبب دو نیمه شدن تخم لقاح یافته (زیگوت) می‌گردد. به عبارتی ایجاد این حلقه انقباضی در نتیجهٔ سر خوردن رشته های اکتین و میوزین در لابلای هم اتفاق میافتد.

تقسیمات سلولی سریع که در طی دورهٔ تسهیم رخ می‌دهد به افزایش قابل ملاحظه‌ای در مساحت سطح غشاء پلاسمایی زیگوت می‌انجامد. مکانیسم‌های مختلفی برای تامین این مقدار زیاد غشاء پلاسمایی مورد استفاده قرار می‌گیرد. زیگوت توتیای دریایی از غشاءهای مازادی که در جریان فرآیند اگزوسیتوز گرانولهای قشری وارد غشاء پلاسمایی شده‌اند استفاده می‌کنند. همچنانکه در فصل قبل توضیح داده شد غشاء گرانولهای قشری پس از ورود بداخل غشاء زیگوت پس از لقاح بشکل میکروویلی‌های بلندی در سطح زیگوت پدیدار می‌شوند. در جریان تسهیم همچنانکه این میکروویلی‌ها برای ساخت غشاء بلاستومرهای جدید از غشاء گرفته می‌شود بطور فزاینده‌ای از طول آنها کاسته شده و نهایتاً از سطح غشاء محو می‌شوند. جنین دوزیستان سطح غشاء سلولی را با وارد نمودن وزیکولهای سیتوپلاسمی بداخل غشاء پلاسمایی در ناحیهٔ شکاف تسهیم گسترش می‌دهند. غشاء سلولی جدید بسادگی در جنین‌های دوزیستان قابل تشخیص است زیرا از نظر رنگ با غشاء قدیمی متفاوت است. همچنانکه در شکل 5-4 نشان داده شده ناحیهٔ قشری زیر غشاء پلاسمایی جدید بدون رنگدانه است در حالیکه غشاء قدیمی بعلت دارا بودن رنگدانهٔ دانه‌های قشری حاصل از تخم تیره‌تر دیده می‌شود. از اینرو با تعقیب طرح رنگی در جنین در حال تسهیم دوزیستان مشخص شده که دیوارهٔ مقابل بلاستومرها از غشاء پلاسمایی جدید تشکیل می‌شود.



شکل 4-4) یک دیاگرام شماتیک از شکاف تسهیم، حلقهٔ انقباضی و دستگاه میتوزی یک تخم در حال تسهیم در تلوفاز. میکروفیلامنتهای حلقهٔ انقباضی تخم را می‌فشارد.



شکل 5-4) تشکیل غشاء بدون رنگدانهٔ جدید (پیکانها) در ناحیهٔ قطب حیوانی تخم در حال تسهیم دوزیستان. غشاء قدیمی به رنگ تیره دیده می‌شود.

4-3) الگوهای تسهیم

سه نتیجه‌گیری کلی در سال 1884 توسط هرتویک برای توصیف الگوهای تسهیم در تخم جانوران بیان شد:

1) دستگاه میتوزی در مرکز بلاستومر یا زیگوت تسهیم نشده ایجاد می‌گردد.

2) محور طولی دستگاه میتوزی موازی محور طولی بلاستومر یا زیگوت تسهیم نشده قرار می‌گیرد.

3) سطح تقسیم سلولی عمود بر محور طولی دستگاه میتوزی و بلاستومر یا زیگوت تسهیم نشده است.

همچنانکه خواهیم دید عبارات فوق قانون نیستند بلکه فقط نتایج کلی هستند که به ما کمک می‌کنند انواع تسهیم را که در جنین جانوران رخ می‌دهد بهتر درک نماییم.

انواع تسهیم

بنظر می‌رسد که علاوه بر نتایج هرتویک، الگوی تسهیمی که در یک جانور معین دیده می‌شود تحت تاثیر دو فاکتور قرار می‌گیرد. اولین فاکتور مقدار و توزیع زرده است. وجود مقدار زیاد زرده سبب می‌شود که دستگاه میتوزی از مرکز سلول منحرف شده و پیشرفت شکاف تسهیم را مهار کند. مقدار و توزیع زرده در تخم گونه‌های مختلف بطور قابل‌ملاحظه‌ای فرق می‌کند. بعضی از تخم‌ها مثل تخم‌های اکثر پستانداران فاقد زرده یا دارای مقدار اندکی زرده هستند. به این تخم‌ها **آلسیتال** (بی‌زرده) گفته می‌شود. سایر تخم‌ها مثل آنچه در بسیاری از خارپوستان، کرمهای حلقوی، نرمتنان و غلافداران

دیده می‌شود دارای مقدار کمی زرده هستند که بطور یکنواخت در تخم توزیع می‌یابد. این تخم‌ها بنام **ایزولسیتال** (همگون زرده) معروفند. همانطور که از قوانین هرتویک برمی‌آید، دستگاه میتوزی در تخم‌های آلسیتال و ایزولسیتال در نزدیک به مرکز تخم قرار می‌گیرد. در این تخم‌ها اولین تسهیمات، زیگوت را به بلاستومرهای هم‌اندازه تقسیم می‌کند و شکاف تسهیم نیز کل تخم را در بر می‌گیرد. به این حالت تسهیم **هولوبلاستیک** (کامل) گفته می‌شود.

سایر تخم‌ها مثل تخم بندپایان، سرپایان، دوزیستان، خزندگان و پرندگان دارای مقدار قابل توجهی زرده هستند. بسته به اینکه زرده چگونه در تخم توزیع یافته این تخم‌ها بنام **سنترولسیتال** (مرکز زرده) یا **تلولسیتال** خوانده می‌شوند. در تخم‌های سنترولسیتال مثل تخم حشرات، زرده در مرکز تخم تجمع پیدا می‌کند در صورتیکه در تخم‌های تلولسیتال متوسط زرده مثل تخم دوزیستان زرده عمدتاً در نیمکرهٔ گیاهی قرار می‌گیرد. در تخم‌های تلولسیتال متوسط زرده، زرده دستگاه میتوزی را بداخل نیمکرهٔ حیوانی می‌راند و شکافهای تسهیم بیشتری در این ناحیه ایجاد می‌گردد. این جابجایی منجر به ایجاد تسهیم هولوبلاستیک نامساوی و ایجاد تاخیر در پیشروی شکاف تسهیم در نیمکرهٔ نباتی می‌گردد. در تخم‌های تلولسیتال پرزرده مثل ماهیها، خزندگان و پرندگان دستگاه میتوزی به ناحیهٔ کوچکی از سیتوپلاسم در قطب حیوانی نقل مکان می‌کند. اینکار مانع از تشکیل کامل شکاف تسهیم می‌گردد. بنابراین، به این نوع تسهیم، تسهیم **مروبلاستیک** (ناقص) می‌گویند.

دومین فاکتوری که روی الگوی تسهیم تاثیر می‌گذارد طرز قرارگیری دستگاه میتوزی در داخل ناحیهٔ بدون زردهٔ سیتوپلاسم تخم می‌باشد. اگر دستگاه میتوزی عمود یا موازی محور حیوانی- نباتی باشد در آنصورت تسهیم منظم است. اکثر جانوران دارای تسهیم منظم هستند. ولی اگر دستگاه میتوزی نسبت به محور حیوانی- گیاهی بطور مایل قرار گیرد تسهیم مورب یا مارپیچی خواهد بود. تسهیم مارپیچی در کرمهای پهن، کرمهای حلقوی و نرمتان (بجز سرپایان) اتفاق می‌افتد.

الگوی تسهیم	فراوانی و توزیع زرده	گروه های جانوری
کامل شعاعی	همگون زرده	خارپوستان
کامل دو طرفی	همگون زرده	غلافداران
کامل دو طرفی	متوسط زرده	دوزیستان
ناقص دو طرفی	فوق العاده پرزرده	سرپایان، نرمتان، ماهیها، خزندگان، پرندگان، پستانداران مرغسان
کامل چرخشی	بی زرده	پستانداران جفت دار
کامل چرخشی	همگون زرده	نماتودها
مارپیچی	همگون زرده	کرمهای پهن، بعضی از کرمهای نمرتینی، کرمهای حلقوی
سطحی	مرکز زرده	اکثر بندپایان

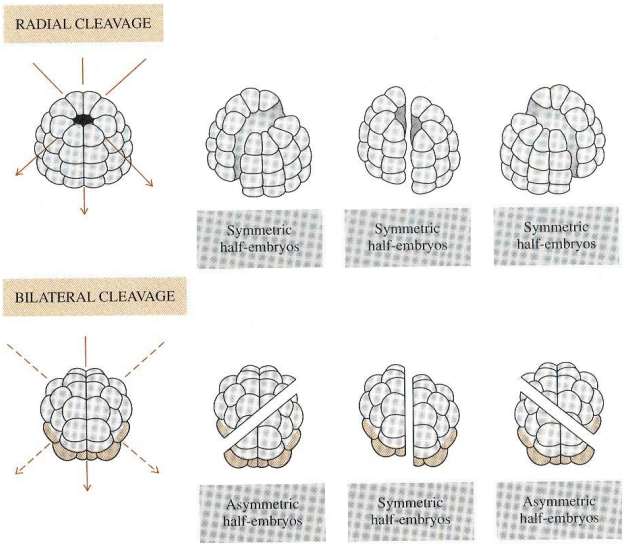
جدول 1-4) خلاصهٔ الگوهای تسهیم در جانوران.

بر اساس ملاحظات ژئومتری تسهیم به 5 نوع تقسیم می‌گردد: **شعاعی** (radial)، **دوطرفی** (bilateral)، **چرخشی** (rotational)، **سطحی** (superficial)، و **مارپیچی** (spiral). همچنین در داخل هر یک از این 5 نوع تسهیم،

تسهیم می‌تواند هم بشکل هولوبلاستیک یا مروبلاستیک و مساوی یا نامساوی باشد. برای مثال یک الگوی تسهیم معین ممکن است شعاعی، هولوبلاستیک و مساوی باشد یا اینکه بصورت دوطرفی مروبلاستیک و نامساوی نمایانگر شود. الگوهای تسهیم جانوران مختلف در جدول 1-4 خلاصه شده است.

تسهیم شعاعی

این تسهیم با دو ویژگی مشخص می‌شود. اول، دستگاه میتوزی هر بلاستومر در سطحی موازی یا عمود بر سطح محور حیوانی –گیاهی تخم قرار می‌گیرد. دوم، هر صفحه‌ای که از محور حیوانی- گیاهی یک جنین با تسهیم شعاعی عبور کند آنرا به دو نیمهٔ متقارن تبدیل می‌کند (شکل 6-4).

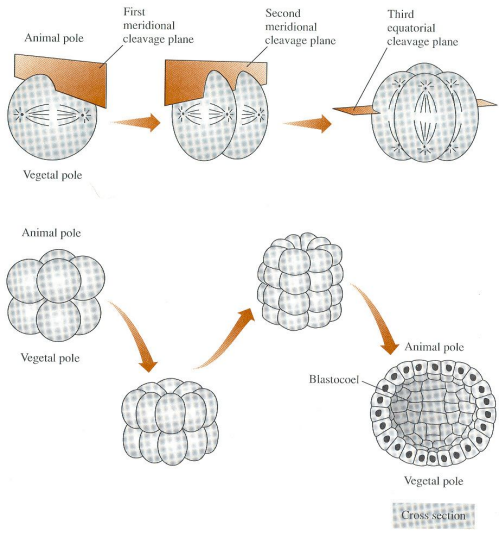


شکل 6-4) مقایسهٔ تسهیم شعاعی و تسهیم دوطرفی. دیاگرام جنین‌های خیار دریایی (تسهیم شعاعی) و غلافداران (تسهیم دوطرفی) را در مرحلهٔ 32 سلولی در وضعیتی که از قطب حیوانی به آنها نگاه می‌شود نشان می‌دهد. در تسهیم شعاعی هر صفحه‌ای که از محور حیوانی-گیاهی جنین گذرانده شود جنین را به دو نیمهٔ متقارن تبدیل می‌کند. در تسهیم دو طرفی فقط یک صفحه وجود دارد (خط ممتد) که جنین را به دو نیمهٔ متقارن تبدیل می‌کند. و تمام صفحات دیگر (خطوط منقطع) جنین را به نیمه‌های نامتقارن تبدیل می‌نماید.

خیار دریایی

خیار دریایی سیناپتا (synapta) نمونه‌ای از تسهیم شعاعی را نشان می‌دهد. خیار دریایی علاوه بر تسهیم شعاعی در سرتاسر مراحل اولیهٔ رشد و نمو تقسیمات آن بصورت هولوبلاستیک و مساوی می‌باشد (شکل 7-4). قبل از اولین تسهیم دستگاه میتوزی عمود بر محور حیوانی-گیاهی قرار می‌گیرد. از اینرو اولین شکاف تسهیم از محور حیوانی-گیاهی عبور کرده و دو بلاستومر هم اندازه ایجاد می‌کند. در طی دومین تسهیم دستگاه میتوزی در هر بلاستومر دوباره عمود بر محور حیوانی-گیاهی ولی در حالتی عمود بر سطح تسهیم اولیه قرار می‌گیرد. بنابراین، دومین شکاف تسهیم نیز از محور حیوانی- گیاهی گذشته و تخم را به چهار سلول هم اندازه تبدیل می‌کند. به اولین دو تسهیم خیار دریایی تسهیم نصف‌النهاری نیز گفته می‌شود زیراکه شکافهای تسهیم از قطبهای حیوانی و گیاهی عبور می‌کند. اما سومین تسهیم

استوایی است و شکاف تسهیم از استوای هر بلاستومر می‌گذرد. سومین تسهیم منجر به ایجاد یک جنین 8 سلولی با بلاستومرهای هم اندازه می‌گردد که در دو طبقهٔ 4 سلولی حیوانی و گیاهی آرایش پیدا می‌کنند. چهارمین تسهیم دوباره نصف‌النهاری است وتعداد سلولهای هر طبقهٔ 4 تایی را دو برابر می‌کند بطوریکه هر طبقه شامل 8 سلول هم اندازه می‌باشد.



شکل 7-4) تسهیم شعاعی هولوبلاستیک در خیار دریایی سیناپتا که سطح تسهیم اول و دوم نصف‌النهاری، سطح تسهیم سوم استوایی، تشکیل مورولا و مقطعی از بلاستولا و بلاستوسل بسیار منظم آنرا نشان می‌دهد.

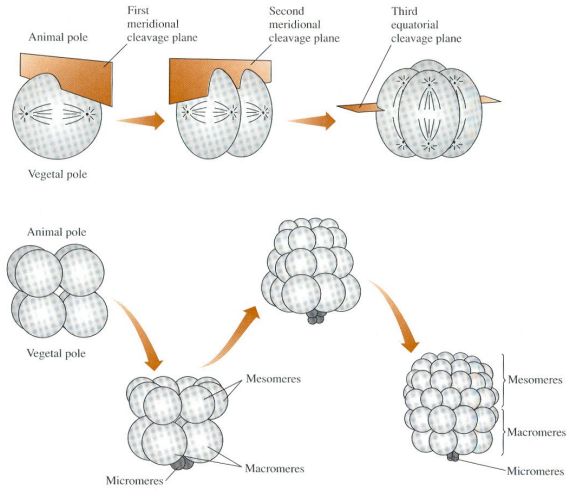
بعد از چندین تسهیم، جنین معمولاً بصورت تودهٔ متراکمی از بلاستومرها ظاهر می‌شود. در این مرحله جنین را بخاطر شباهت آن به توت مورولا می‌گویند. پنجمین تسهیم موازی استوای جنینی است و هر کدام از طبقه‌های 8 سلولی را به لایه‌های 16 سلولی بالایی و پائینی تقسیم می‌کند. در طی تقسیمات بعدی زیگوت به 64، 128 و 256 بلاستومر، تسهیمات نصف‌النهاری بطور متناوب با تسهیمات استوایی اتفاق می‌افتند.

بعد از مرحلهٔ مورولا یک حفرهٔ پر از مایع بنام **بلاستوسل** در بین بلاستومرها شکل گرفته و بتدریج در طی تقسیمات سلولی بعدی به اندازهٔ آن افزوده می‌شود. سلولهای اطراف این حفره یک لایهٔ اپی‌تلیالی بنام **بلاستودرم** را تشکیل می‌دهند و جنین را در این مرحله **بلاستولا** می‌گویند. در جنین‌های با تسهیم شعاعی هولوبلاستیک یک بلاستولای نسبتاً ساده دیده می‌شود. مشخصهٔ بارز این بلاستولا این است که هر یک از سلولهای بلاستودرم از طرف خارج در تماس با لایهٔ شفاف و از طرف داخل در تماس با بلاستوسل می‌باشند.

توتیای دریایی

در توتیای دریایی نیز تسهیم شعاعی هولوبلاستیک دیده می‌شود اما طی چهارمین تسهیم تغییر مهمی ایجاد می‌گردد (شکل 8-4). اولین سه تسهیم در توتیای دریایی مشابه خیار دریایی است و منجر به ایجاد یک جنین 8 سلولی در دو طبقهٔ 4

تایی از بلاستومرهای هم اندازهٔ حیوانی و گیاهی می‌گردد. در طی چهارمین تسهیم، 4 سلول طبقهٔ حیوانی بصورت نصف‌النهاری تقسیم شده و تبدیل به 8 بلاستومر هم اندازه بنام **مزومرها** می‌گردند. برعکس تسهیم در طبقهٔ گیاهی استوایی و شدیداً نامساوی است و تولید یک ردیف بالایی از 4 سلول بزرگ بنامهای **ماکرومرها** و یک ردیف پائینی از 4 سلول کوچک بنام **میکرومرها** را می‌نماید. دلیل تقسیم نامساوی و تشکیل ماکرومرها و میکرومرها این است که دستگاه میتوزی به موقعیتی جدید نزدیک قطب گیاهی تغییر مکان داده و موازی محور حیوانی- نباتی قرار می‌گیرد.



شکل 8-4) تسهیم هولوبلاستیک شعاعی در توتیا که سطوح سه تسهیم اول وتشکیل مزومرها، ماکرومرها و میکرومرها را در جریان تسهیم چهارم نشان می‌دهد.

در مرحلهٔ 16 سلولی جنین توتیای دریایی شامل سه ردیف بلاستومر با اندازه‌های متفاوت مزومرها، ماکرومرها و میکرومرها است. این تفاوت اندازه در طول مراحل بعدی تسهیم همزمان با تشکیل بلاستولا حفظ می‌گردد. سلولهای بلاستودرم در سطح خارجی خود مژه‌هایی ایجاد می‌کنند و جنین در داخل غشاء لقاح شروع به چرخش می‌کند. سپس جنین بکمک یک آنزیم اختصاصی غشاء لقاح را تخریب کرده و به محیط اطراف آزاد می‌شود. به این فرآیند تفریخ تخم می‌گویند و جنین‌های شناکننده را بنام **بلاستولای تفریخ شده** (hatched blastula) می‌نامند. بلاستولای تفریخ شده دسته‌ای از مژه‌های بلند و سخت در قطب حیوانی خود ایجاد می‌کند و شکل کروی خود را تا آغاز گاسترولاسیون حفظ می‌نماید.

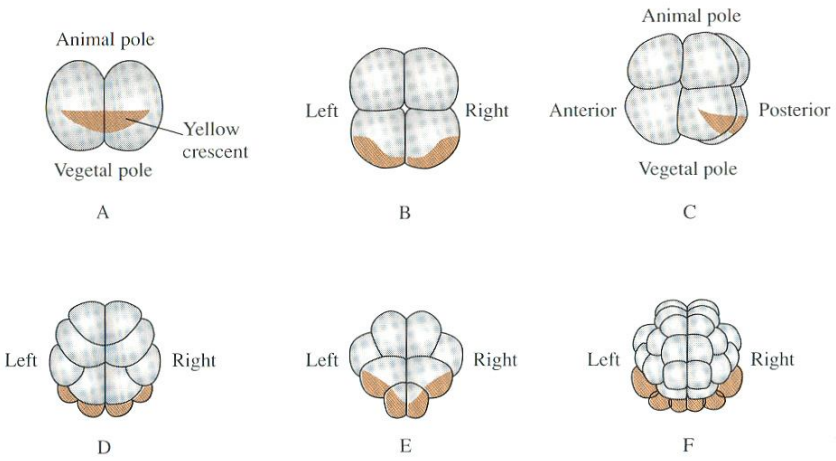
این طرح سادهٔ تسهیم که در خارپوستان مشاهده می‌شود در سایر جانوران وجود ندارد. اما اکثر جانوران تا سومین تسهیم یک طرح ساده از خود بنمایش می‌گذارند. این طرح شامل دو تقسیم نصف‌النهاری از محور حیوانی-گیاهی است که بوسیلهٔ یک تقسیم سوم استوایی دنبال می‌شود.

تسهیم دو طرفی

اکثر جانوران دارای تسهیم دو طرفی هستند. این تسهیم از یک جنبهٔ مهم با تسهیم شعاعی متفاوت است و آن اینکه: فقط یک صفحه وجود دارد که جنین با تسهیم دوطرفی را به دو نیمهٔ متقارن تبدیل می‌کند. تسهیم دو طرفی می‌تواند هولوبلاستیک یا مروبلاستیک باشد.

غلافداران

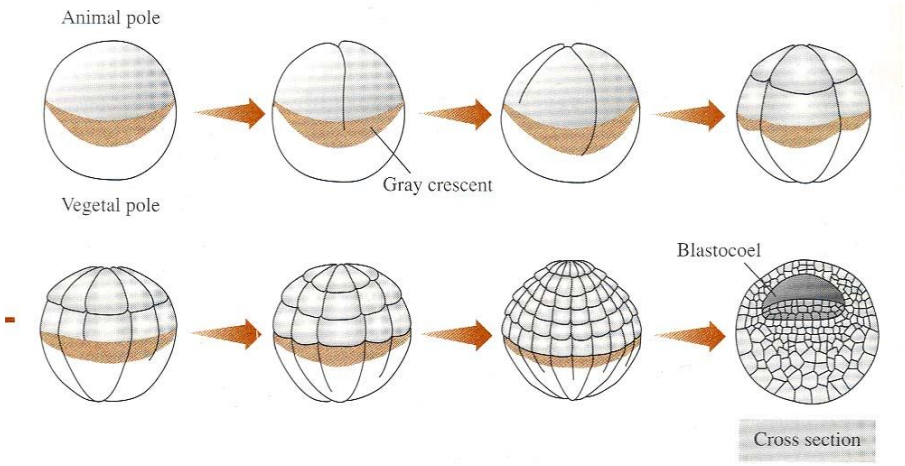
جالب‌ترین نوع تقسیم دوطرفی در غلافداران دیده می‌شود (شکل 9-4). تخم غلافدار استیلا (styela) حاوی نواحی سیتوپلاسمی رنگی مختلف است. حتی قبل از اولین تسهیم این نواحی رنگی به حالتی قرار می‌گیرند که منعکس کنندهٔ تقارن دو طرفی جنین آینده است. برای مثال یک **هلال زرد** (yellow crescent) زیر ناحیهٔ استوایی قسمت پشتی جنین آینده وجود دارد. سطح اولین شکاف تسهیم نصف‌النهاری است و هلال زرد و سایر نواحی رنگی را به نیمه‌های متقارنی تبدیل می‌کند. دومین تسهیم نصف‌النهاری زیگوت را به 4 سلول هم اندازه می‌شکند. این 4 بلاستومر متعاقباً بوسیلهٔ تسهیم استوایی سوم به 8 سلول تبدیل می‌شوند. تسهیمات بعدی غلافداران بطور کلی از طرح تسهیم خارپوستان منحرف می‌شود و طرحهای متفاوتی بوسیلهٔ بلاستومرهای نیمکره‌های حیوانی و گیاهی بنمایش گذاشته می‌شود. در ششمین تسهیم یک بلاستولا متشکل از 64 سلول تشکیل می‌شود.



شکل 9-4) تسهیم هولوبلاستیک دوطرفی در غلافدار استیلا.

دوزیستان

الگوی تسهیم در اکثر دوزیستان نیز هولوبلاستیک و معمولاً دوطرفی است. چون تخم دوزیستان تلولسیتال متوسط زرده است دستگاه میتوزی بداخل نیمکرهٔ حیوانی زیگوت تغییر مکان یافته و پیشروی شکاف تسهیم در نیمکرهٔ نباتی با تاخیر همراه است. شکل 10-4 فرآیند تسهیم را در دوزیستان نشان می‌دهند.



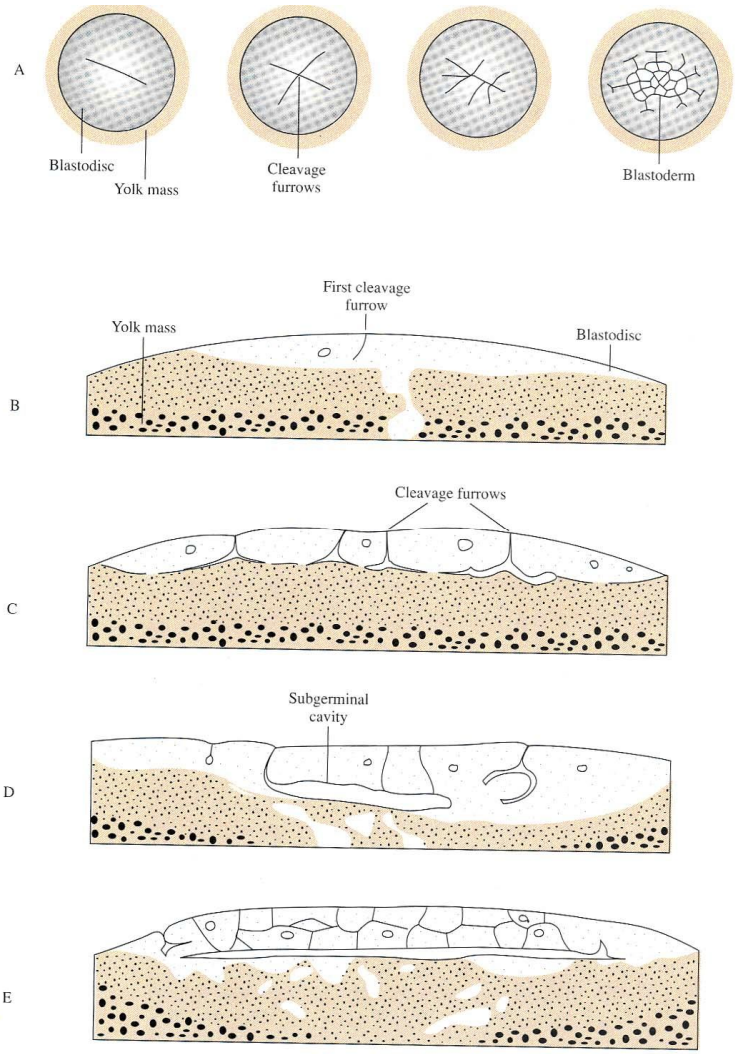
شکل 10-4) تسهیم هولوبلاستیک در دوزیستان.

در دوزیستان اولین تسهیم نصف‌النهاری بوده اما بدلیل جابجایی دستگاه میتوزی شکاف تسهیم از نیمکرهٔ حیوانی شروع و در نیمکرهٔ نباتی به کندی پیشروی می‌کند. اولین سطح تسهیم معمولاً هلال خاکستری (بخش از سطح تخم که بعد از لقاح در نتیجهٔ جابجایی سیتوپلاسم کورتکس نسبت به سیتوپلاسم داخلی نمایان می‌گردد) را به دو نیمه تقسیم می‌کند. قبل از اینکه اولین تسهیم کامل شود یک تقسیم نصف‌النهاری دوم در نیمکرهٔ حیوانی شروع می‌شود و تسهیم سوم زمانی آغاز می‌گردد که شکافهای تسهیم اول و دوم هنوز به آرامی در حال برش دادن نیمکرهٔ نباتی هستند. همچون خارپوستان و غلافداران در اینجا نیز تسهیم سوم استوایی است اما بعلت اینکه دستگاه میتوزی در نیمکرهٔ حیوانی بلاستومرها ایجاد می‌شود شکاف تسهیم در بالای خط استوایی جنین شکل می‌گیرد. بنابراین سومین تسهیم جنین را به دو ردیف 4 سلولی از میکرومرهای قطب حیوانی و ماکرومرهای قطب گیاهی تبدیل می‌کند. سرانجام بلاستولا تشکیل می‌شود که بلاستوسل آن به نیمکرهٔ حیوانی محدود می‌گردد. سقف بلاستوسل قوسی شکل بوده و توسط لایهٔ نازکی از میکرومرها پوشیده می‌شود در صورتیکه کف آن مسطح و با لایهٔ ضخیمی از ماکرومرها مفروش می‌گردد.

سرپایان، ماهیها، خزندگان و پرندگان

تخم‌های تلولسیتال سرپایان نرمتن، ماهیها، خزندگان و پرندگان نیز دارای تسهیم دوطرفی است. اما بعلت اینکه تسهیم در این گروهها بصورت مروبلاستیک است تشخیص سطح تقارن دوطرفی بعضی اوقات مشکل است. وجود مقدار زیادی زرده در بعضی تخم‌های مروبلاستیک دستگاه میتوزی و شکافهای تسهیم را به ناحیهٔ بدون زردهٔ کوچکی از قطب حیوانی بنام **بلاستودیسک** محدود می‌کند. در نتیجه تخم بطور کامل به بلاستومر تقسیم نمی‌شود (شکل 11-4). این فرم تسهیم مروبلاستیک دوطرفی بنام **تسهیم قرصی** (discoidal cleavage) نامیده می‌شود. در تسهیم قرصی جنین فقط از بلاستودیسک شکل می‌گیرد و باقیماندهٔ زیگوت به کیسهٔ زرده تبدیل می‌گردد که در مراحل بعدی رشد و نمو هضم می‌شود.

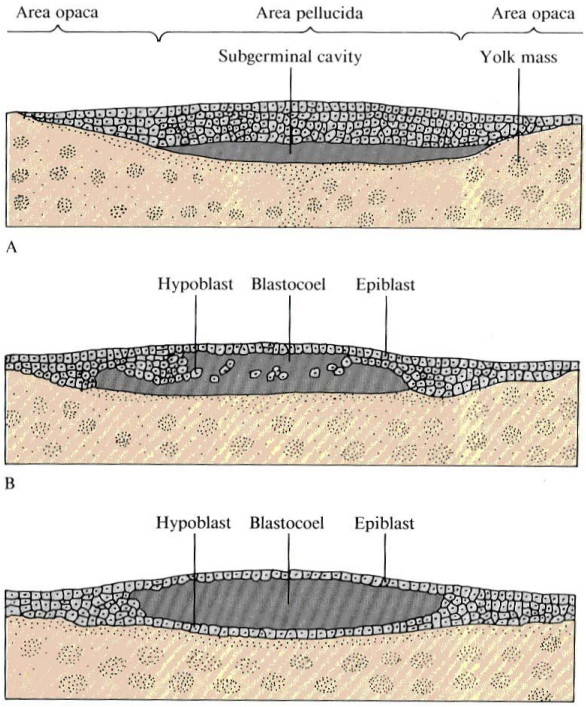
اشکال B-E 4-11 برش‌های عرضی از تقسیمات اولیه در جنین جوجه را نشان می‌دهند. این تقسیمات نصف‌النهاری داخل بلاستودیسک اتفاق می‌افتد. اولین شکاف تسهیم در مرکز بلاستودیسک شروع می‌شود و در هر دو جهت تا حاشیهٔ تودهٔ زردهٔ زیرین ادامه پیدا می‌کند. دومین شکاف تسهیم عمود بر تقسیم اول بوده و به اطراف بلاستودیسک گسترش نمی‌یابد. چهار بلاستومر اول از قاعده و جوانب خود با هم و با تودهٔ زرده در ارتباط و پیوسته می‌باشند. طی تقسیمات بعدی سلولهای تشکیل شده در مرکز بلاستودیسک نیز ارتباطات خود را با زرده حفظ کرده و یک بلاستودرم تک‌لایه‌ای ایجاد می‌نمایند. اما تقسیمات استوایی بعدی بلاستودرم را بشکل یک لایهٔ سلولی درآورده و توسط **حفرهٔ زیررویانی** (subgerminal cavity) از تودهٔ زرده جدا می‌کند.



شکل 11-4) تسهیم جنین جوجه. A، تسهیم در قطب حیوانی با نگاه از قطب حیوانی. B-E، تسهیم مشاهده شده در برشهای بلاستودیسک.

حفرهٔ زیررویانی از الحاق حفره‌های کوچکتری که در ابتدا بین لایهٔ زرده و سلولهای مستقر در مرکز بلاستودیسک ظاهر می‌شوند بوجود می‌آید. بعد از تشکیل حفرهٔ زیررویانی دو ناحیه را در بلاستودرم می‌توان تشخیص داد (4-12). سلولهایی که مستقیماً در بالای حفرهٔ زیررویانی قرار می‌گیرند **ناحیهٔ شفاف** (area pellucida) را تشکیل

می‌دهند که روشنتر از **ناحیهٔ کدر** (area opaca) اطراف می‌باشد. سلولهای ناحیهٔ کدر بدلیل اینکه آنها مستقیماً با تودهٔ زردهٔ زیرین در ارتباطند تیره‌تر بنظر می‌رسند. در نهایت تعدادی از سلولهای بلاستودرم از ناحیهٔ شفاف خارج شده و بداخل حفرهٔ زیررویانی وارد و در آنجا به تقسیمات خود ادامه می‌دهند. این سلولها **هیپوبلاست** زیرین را تشکیل می‌دهند که از سلولهای **اپی‌بلاست** بالایی بوسیلهٔ بلاستوسل جدا می‌شوند. بلاستوسل در بالاترین نقطهٔ قطب حیوانی تخم‌های مروبلاستیک بوجود می‌آید.



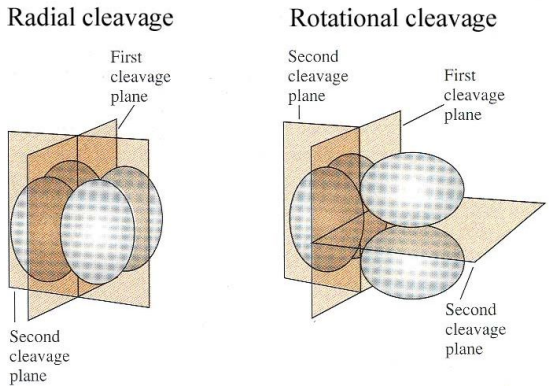
شکل 12-4) تشکیل بلاستوسل از سلولهای هیپوبلاست در جنین جوجه.

تسهیم چرخشی

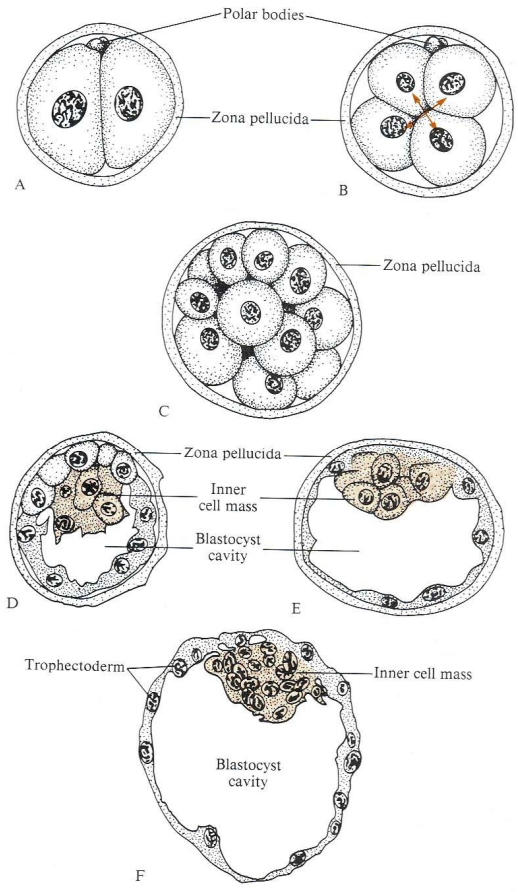
در تسهیم شعاعی و دوطرفی اولین و دومین تسهیم نصف‌النهاری است در صورتیکه تسهیم سوم استوایی است. اما در پستانداران و نماتودها تسهیم از نوع چرخشی است. در نماتودها در طی دومین تسهیم یکی از دستگاههای میتوزی در جهت عمود بر دستگاه میتوزی دیگر می‌چرخد و به موازات محور حیوانی- گیاهی تخم قرار می‌گیرد. در پستانداران یکی از دو بلاستومر قبل از دومین تقسیم 90 درجه نسبت به سلول دیگر چرخش پیدا می‌کند. شکل 13-4 تسهیم چرخشی پستانداران را با تسهیم شعاعی مقایسه نموده است. در تسهیم چرخشی حالت معمول تسهیم که در آن دو تقسیم نصف‌النهاری بوسیلهٔ یک تقسیم استوایی دنبال می‌شود به حالتی تبدیل می‌شود که در آن اولین تقسیم نصف‌النهاری در یکی از سلولهای دختری با تسهیم نصف‌النهاری و در سلول دیگر با تسهیم استوایی دنبال می‌شود.

علاوه بر الگوی چرخشی، تسهیم تخم پستانداران هولوبلاستیک و مساوی است (شکل 14-4 و 15-4). لقاح تخم‌های پستانداران در بالاترین نقطهٔ اویدوکت اتفاق می‌افتد و همچنانکه زیگوت بطرف پایین و به مکان لانه‌گزینی در

دیوارۀ رحم نزدیک می‌شود تسهیم در آن اتفاق می‌افتد. تسهیمات پستانداران بسیار آهسته صورت می‌گیرد بطوریکه در موش مرحلۀ انترفاز بین تسهیمات متوالی 12 تا 24 ساعت طول می‌کشد. از اینرو در فاصله زمانی که تخم پستاندار یک یا دو بار تقسیم می‌شود در تخم‌های با سرعت تسهیم زیاد مثل دوزیستان، خارپوستان و حشرات، تخم به جنینی که در مراحل پیشرفتۀ رشد و نمو قرار دارد تبدیل شده است. با این وجود مثل دوزیستان، طی تسهیم در چرخۀ سلولی موش و سایر جانوران فازهای G1 و G2 وجود ندارد.



شکل 13-4) مقایسۀ دو سطح تسهیم اول در جنین توتیای دریایی با تسهیم شعاعی (A) و جنین خرگوش با تسهیم چرخشی (B).



شکل 14-4) تسهیم جنین خوک. A، مرحلۀ دو سلولی. B، مرحلۀ 4 سلولی. پیکانها بلاستومرهای خواهری را که در طی دومین تسهیم چرخشی از یک سلول بوجود آمده‌اند مشخص می‌کند. C، مورولای 16 سلولی. D-F، مراحل مختلف تکوین بلاستوسیت.

اولین تسهیم تخم پستانداران را به دو بلاستومر هم اندازه تقسیم می‌کند. اگرچه دومین تسهیم در یکی از بلاستومرها استوایی و در دیگری نصف‌النهاری است ولی در جریان این تسهیم بلاستومرهای هم اندازه‌ای تشکیل می‌گردند. در مراحل بعدی جنینی در پستانداران گاهی مشاهده می‌شود که تعداد سلولهای بلاستومر جنین فرد می‌باشد و این ناشی از همزمان نبودن تقسیمات سلولی طی تسهیم است. در طول انترفاز بین سومین و چهارمین تسهیم بلاستومرهای پستانداران فرآیندی بنام **متراکم شدن** (compaction) را پشت سر می‌گذرانند که در آن بلاستومرها بطور محکم کنار هم قرار گرفته و بشکل یک مورولای متراکم درمی‌آیند.

در مرحلهٔ 32 سلولی بلاستومرها مایعی به فضاهای داخل جنین ترشح کرده و حفره‌ای بنام بلاستوسیست را ایجاد می‌کنند (شکل 14-4). به این مرحلهٔ جنینی **بلاستوسیست** گفته می‌شود که مشابه بلاستولا می‌باشد. سلولهای پیرامونی بلاستوسیست یک لایهٔ اپی‌تلیالی پهنی بنام **تروفواکتودرم** را تشکیل می‌دهند. برعکس سلولهای داخل بلاستوسیست بشکل متراکم باقی مانده و **تودهٔ سلولی داخلی** (inner cell mass) را ایجاد می‌کنند. تودهٔ سلولی داخلی شامل مجموعه‌ای از سلولها است که در یک طرف حفرهٔ بلاستوسیست قرار می‌گیرند. عاقبت، تودهٔ سلولی داخلی توسط زوائد سلولی که از سلولهای تروفواکتودرم بداخل ناحیهٔ بین این توده و حفرهٔ بلاستوسیست گسترش می‌یابد بطور کامل از حفرهٔ مذکور جدا می‌گردد. در مرحلهٔ بلاستوسیست جنین هنوز توسط منطقهٔ شفاف احاطه شده است. جنین سرانجام از طریق شکافی که در منطقهٔ شفاف بوجود می‌آید از آن خارج و در دیوارهٔ رحم لانه‌گزینی کرده و در آنجا از طریق ارتباط نزدیکی که با مادر پیدا می‌کند به رشد و نمو خود ادامه می‌دهد.

تسهیم مارپیچی

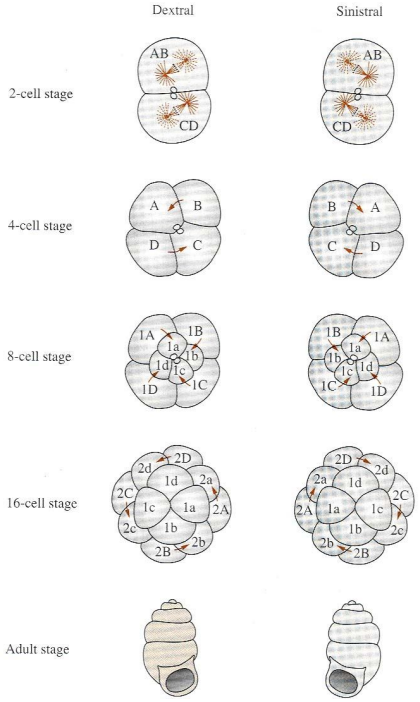
تسهیم مارپیچی فرم مشخص تسهیم در کرمهای حلقوی و نرمتان است ولی در تعدادی از کرمهای پهن و کرمهای نمرتینی نیز دیده می‌شود. وجود تسهیم مارپیچی یکی از دلایلی است که همگی این بی‌مهرگان را با هم در گروه Spiralians طبقه‌بندی می‌کنند. تفاوت عمدهٔ بین تسهیم مارپیچی و تمام سایر اشکال تسهیم این است که دستگاه میتوزی بجای اینکه موازی محور طولی تخم یا بلاستومر قرار گیرد بشکل مایل استقرار می‌یابد.

کرمهای حلقوی و نرمتان

تصاویر 15-4 و 16-4 تسهیم هولوبلاستیک مارپیچی را در نرمتان نشان می‌دهد. اولین تسهیم نصف‌النهاری، مساوی و قدری مایل است و تولید دو بلاستومر AB و CD را می‌نماید. دومین تقسیم نیز نصف‌النهاری است و چهار سلول هم اندازه شکل می‌گیرند. چون دستگاههای میتوزی سلولهای AB و CD در تسهیم دوم نسبت به هم بطور مایل قرار می‌گیرند در نتیجه یکی از سلولهای دختری نسبت به قطب حیوانی همیشه اندکی بالاتر از دیگری قرار می‌گیرد. در نمونه‌های با تسهیم مساوی بطور قراردادی دو سلول بالایی را A و C و دو سلول پایینی را B و D می‌نامند. در بعضی از گونه‌ها دو تسهیم اول نامساوی است. در اینجا در مرحلهٔ دو سلولی سلول بزرگتر را با علامت CD مشخص می‌کنند. در

مرحلهٔ 4 سلولی یک سلول بزرگ (سلول D) و سه سلول کوچکتر وجود دارد. همچنانکه در فصول آینده بحث خواهد شد اندازهٔ بزرگ سلول D این امکان را فراهم می‌کند که بتوان سرنوشت آنرا در جنین دنبال کرد.

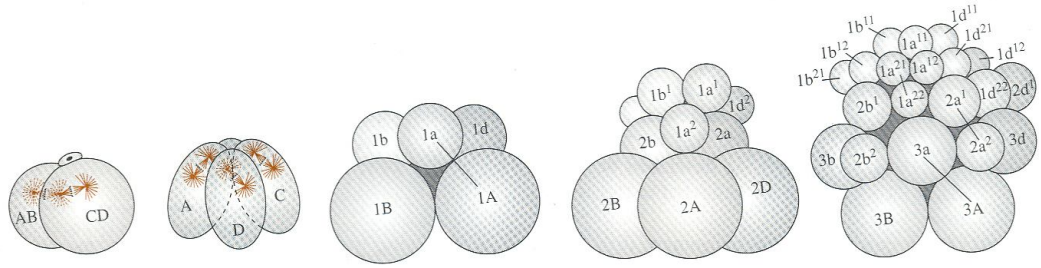
سومین تسهیم استوایی و بشدت نامساوی است. برای مثال بلاستومر A بر روی طرف نباتی‌اش ماکرومر بزرگ 1A و بروی طرف حیوانی میکرومر 1a را ایجاد می‌کند. سلولهای B، C و D نیز به همین ترتیب تقسیم می‌شوند و ماکرومرهای 1B، 1C، 1D، و میکرومرهای 1b، 1c و 1d را بوجود می‌آورند. اگر از قطب حیوانی به یک جنین 8 سلولی نگاه کنیم می‌بینیم که انتهای بالایی هر دستگاه میتوزی در جهت حرکت عقربه‌های ساعت کج شده‌اند (پیکان در شکل 15-4). بعد از اینکه تقسیم بعدی کامل شد میکرومرهای ردیف بالا بطور مایل به سمت راست ماکرومرهای خواهری ردیف تحتانی تغییر مکان می‌یابند. این جابجایی راست گرد یا در جهت حرکت عقربه‌های ساعت میکرومرها را **تسهیم مارپیچی راست گرد** (dextral spiral cleavage) می‌نامند . گونه‌های Spiralians معمولاً دارای تسهیم راست گرد هستند ولی در تعدادی از گونه‌ها **تسهیم مارپیچی چپ گرد** (sinistral spiral cleavage) مشاهده می‌شود. در تسهیم مارپیچی چپ‌گرد هر دستگاه میتوزی در جهت خلاف حرکت عقربه‌های ساعت کج می‌شود و میکرومرها در تسهیم سوم در سمت چپ ماکرومرها قرار می‌گیرند. همانطور که در زیر توضیح داده می‌شود الگوهای تسهیم مارپیچی چپ گرد و راست گرد در تقارن سازمانبندی بدن جانور بالغ منعکس می‌شود.



شکل 15-4) نمایی شماتیک از تسهیم مارپیچی راست گرد (A) و چپ گرد (B) در حلزون.

در تسهیم چهارم هر ماکرومر بطور استوایی تقسیم شده و در طرف گیاهی یک ماکرومر و در طرف حیوانی یک میکرومر دیگر ایجاد می‌کند. بنابراین سلولهای 1A، 1B، 1C و 1D ماکرومرهای 2A، 2B، 2C، و 2D و میکرومرهای 2a، 2b، 2c و 2d را بوجود می‌آورند. برعکس هر یک از میکرومرهای جنین 8 سلولی بطور مساوی تقسیم شده و به دو

میکرومر تبدیل می‌شوند (شکل 16-4). برای مثال میکرومر 1a میکرومرهای 1a1 و 1a2 را تولید می‌کند و سایر میکرومرها نیز به همین ترتیب رفتار می‌کنند. در طی چهارمین تسهیم دستگاه میتوزی هر بلاستومر بسمت خلاف جهت حرکت عقربه‌های ساعت کج می‌شود، عکس جهت تسهیم سوم. در تقسیمات بعدی دستگاه میتوزی بطور متناوب در جهت حرکت و عکس جهت حرکت عقربه‌های ساعت کج می‌گردد. میکرومرها تقسیمات تقسیمات مساوی خود را ادامه می‌دهند اما ماکرومرها بطور نامساوی تقسیم می‌شوند و سلولهای میکرومر بیشتری تولید می‌کنند. میکرومرهایی که به این ترتیب تولید می‌شوند در زیر میکرومرهای قبلی مستقر می‌گردند. این طرح سخت تسهیم مارپیچی یک بلاستولای بسیار منظمی را ایجاد می‌کند که در آن هر سلول یک مکان اختصاصی را اشغال می‌نماید.



شکل 16-4) نمایی شماتیک و از سطح جانبی یک تسهیم مارپیچی در تخم یک spiralian.

کنترل ژنتیکی تسهیم مارپیچی

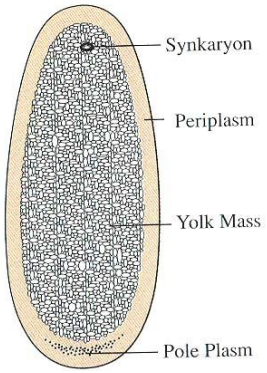
آزمایشات ژنتیکی که روی حلزون آب شیرین لیمنئا (lymnea) انجام گرفته نشان می‌دهد که جهت تسهیم مارپیچی تحت کنترل ژنتیکی است. جنین‌هایی که بصورت راست‌گرد تسهیم می‌شوند به حلزونهایی با صدف راست‌گرد تبدیل می‌شوند در حالیکه جنین‌هایی که بطور چپ‌گرد تسهیم می‌گردند به حلزونهای با صدف مارپیچی چپ‌گرد نمو می‌یابند (شکل 15-4). الگوی تسهیم و پیچ خوردن صدف توسط یک لوکوس واحد تعیین می‌گردد، بدین ترتیب که آلل نوع وحشی راست گرد (+) نسبت به آلل کمتر شایع چپ‌گرد (s) از رابطهٔ غالب بودن برخوردار است. اما جهت پیچ‌خوردن صدف (فنوتیپ) بوسیلهٔ ژنوتیپ زیگوت تعیین نمی‌شود بلکه توسط ژنوتیپ مادر مشخص می‌گردد. بنابراین، فقط حلزون مادهٔ هموزیگوت (s/s) است که فرزندان چپ‌گرد تولید می‌کند، حتی اگر با حلزون نر همزیگوت (+/+) جفت‌گیری کرده باشد (شکل 15-4). برعکس حلزون مادهٔ هتروزیگوت (s/+) بدون توجه به ژنوتیپ حلزون نر فقط فرزندان راست گرد ایجاد خواهد کرد. همچنین توجه داشته باشید که صدف فرزندان ضرورتاً شبیه به صدف مادر نیست بلکه بوسیلهٔ ژنوتیپ مادر تعیین می‌شود. برای مثال حلزون مادهٔ چپ گرد s/+ فقط فرزندان راست گرد تولید می‌کند و مادهٔ راست گرد s/s فقط فرزندان با صدف چپ گرد بوجود خواهد آورد. این صفت یک مثال کلاسیک از **وراثت مادری** (maternal inheritance) است. ژنهای کد کنندهٔ وراثت مادری مثل صفت پیچ‌خوردن صدف حلزونها معمولاً در طی اووژنز بیان می‌شوند و محصولات آنها در طول دوران جنین‌زایی وارد عمل می‌شوند.

تسهیم سطحی

تسهیم سطحی در تخم‌های سنترولسیتال اتفاق می‌افتد. در این تخم‌ها تودهٔ زرده در ناحیهٔ مرکزی سلول قرار می‌گیرد. از اینرو این تسهیم مروبلاستیک بوده و معمولاً فقط در یک لایهٔ نازکی از سیتوپلاسم سطحی اتفاق می‌افتد. تسهیم سطحی یکی از ویژگیهای اکثر بندپایان است. ما بعنوان مثال بحث خود را روی حشرهٔ دروزوفیلا متمرکز می‌نماییم.

در تخم این حشره سین‌کاریون در داخل **انرژید** (energid) قرار دارد. انرژید یک جزیرهٔ کوچک سیتوپلاسمی است که در مرکز تودهٔ زرده‌ای قرار دارد. بقیهٔ سیتوپلاسم در فضاهای اطراف دانه‌های زرده و **پری‌پلاسم** (periplasm) که لایهٔ نازک محیطی تخم است وجود دارد (شکل 17-4). پری‌پلاسم از لحاظ ضخامت و ترکیب در تمام سطح تخم بجز قطب خلفی یکنواخت است. در قطب خلفی پری‌پلاسم متورم شده و یک ناحیهٔ سیتوپلاسمی اختصاصی بنام **پلاسم قطبی** (pole plasm) را بوجود می‌آورد. یکی از جنبه‌های بی‌نظیر تسهیم سطحی این است که سین‌کاریون در نبود سیتوکینز یکسری تقسیمات سلولی پی‌درپی را پشت سر گذرانده و در داخل تودهٔ زرده‌ای تعداد زیادی انرژید را بوجود می‌آورد. از اینرو تخم به یک سلول چندهسته‌ای یا **سن‌سی‌شیوم** تبدیل می‌شود.

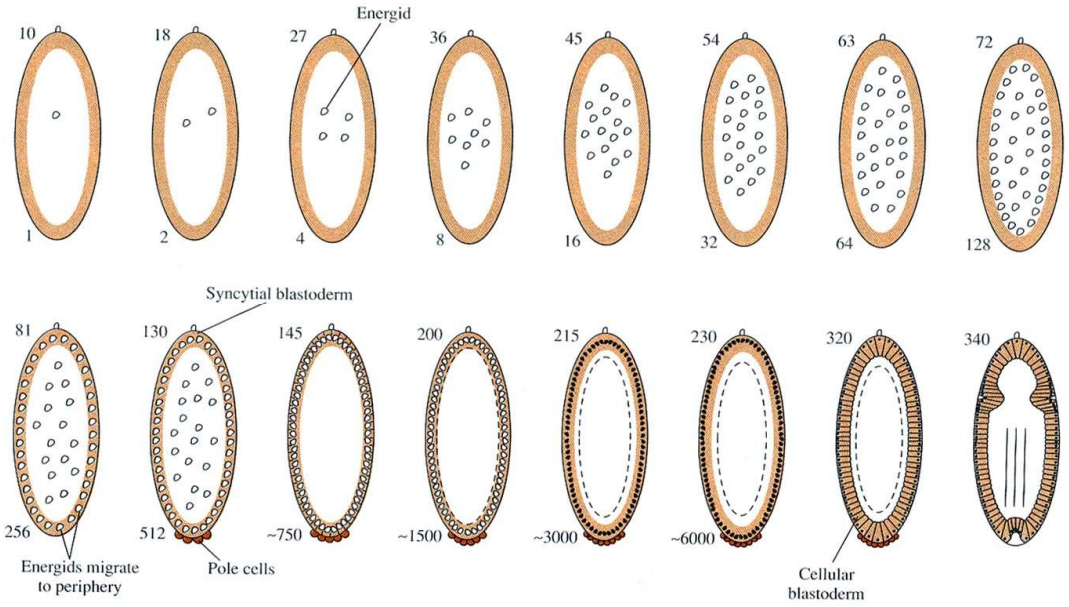
شکل 18-4 مراحل اولیهٔ تسهیم را در دروزوفیلا نشان می‌دهد. تعداد 8 تقسیم هسته‌ای بطور سریع و همزمان در ناحیهٔ مرکزی تخم صورت گرفته و روی هم 256 انرژید را بوجود می‌آورد. بعد از هشتمین تقسیم اکثر انرژیدها بداخل پری‌پلاسم که از این به بعد به آن **بلاستودرم سن‌سی‌شیال** می‌گویند مهاجرت می‌کند. تقسیمات هسته‌ای و بدون سیتوکینز در طی مرحلهٔ سن‌سی‌شیال در پری‌پلاسم ادامه پیدا می‌کند.



شکل 17-4) نمایی شماتیک از یک تخم حشره که سین‌کاریون، پری‌پلاسم، تودهٔ زرده‌ای و پلاسم قطبی را نشان می‌دهد.

فاز بعدی تسهیم سطحی شامل تشکیل **بلاستودرم سلولی** (cellular blastoderm) است. سیتوکینز بلاستودرم یک رویداد بحرانی است که بطور همزمان در کل سطح تخم اتفاق می‌افتد. در حشرهٔ دروزوفیلا ملانوگاستر این رویداد بعد از پانزدهمین تقسیم هسته‌ای بوقوع می‌پیوندد. در مرحلهٔ بلاستودرم سلولی هسته‌های کروی شکل بلاستودرم سن‌سی‌شیال شروع به بزرگ شدن و طویل شدن در سطحی عمود بر غشاء پلاسمایی می‌نمایند. طویل شدن هسته با کمک دستجاتی از میکروتوبولها که هسته‌ها را احاطه می‌کنند انجام می‌گیرد. همچنانکه هسته‌ها طویل می‌شوند شکافهای تسهیم بطرف داخل جنین پیشروی کرده و هسته‌ها را به سلولهای مجزا تبدیل می‌کنند. بعد از مرحلهٔ سلولی شدن جنین شامل سه

بخش می‌باشد: بلاستودرم سطحی متشکل از سلولهای استوانه‌ای، یک تودهٔ زرده‌ای مرکزی سن‌سی‌شیال حاوی انرژیدهای پراکنده که بداخل پری‌پلاسم مهاجرت نکرده‌اند و دسته‌ای از سلولهای قطبی در قطب خلفی جنین. سلولهای بلاستودرم بطور یکنواخت توزیع نمی‌یابند بلکه بیشتر سلولها در طرف شکمی تودهٔ زرده‌ای متمرکز می‌شوند و در آنجا **نوار زاینده** (germ band) را بوجود می‌آورند.



شکل 18-4) نمایی شماتیک از تکثیر هسته‌ای در طی تسهیم و تشکیل بلاستودرم در تخم دروزوفیلا. عدد بالای هر شکل زمان (برحسب دقیقه) بعد از تخم گذاری را نشان می‌دهد در حالیکه عدد پایین شکلها معرف تعداد انرژیدها در هر مرحله است.