فصل پنجم

شروع تشکیل طرح بدن: گاسترولاسیون

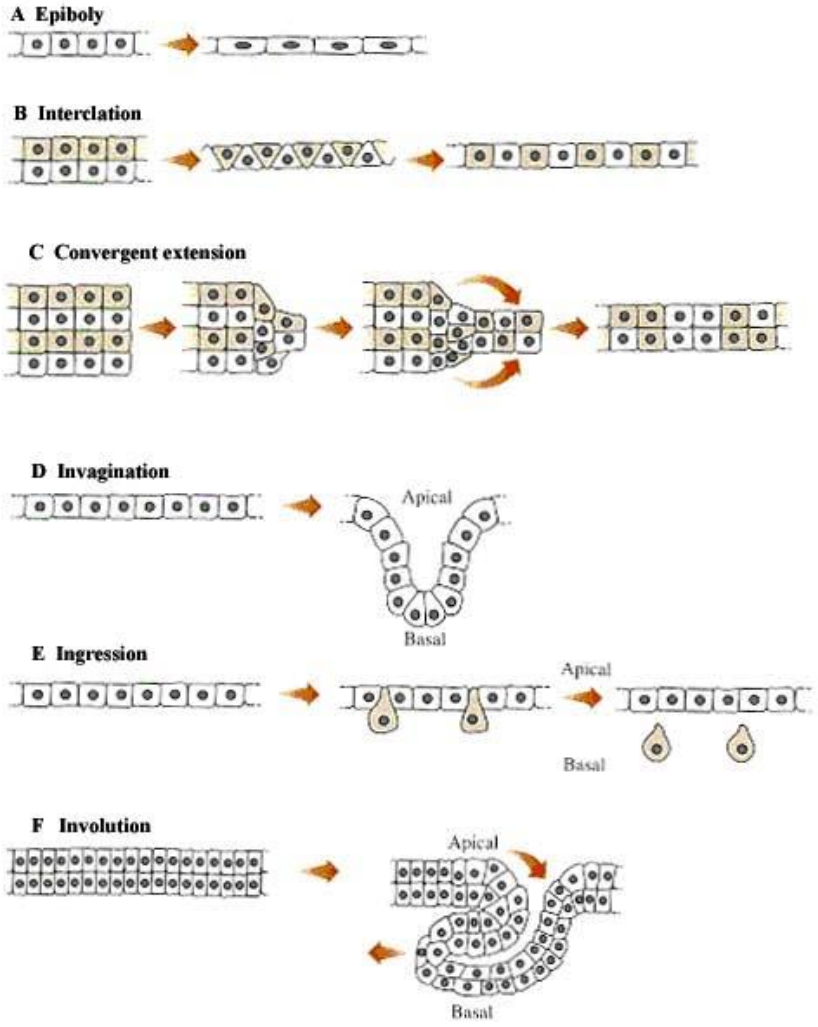
بعد از اینکه بلاستولا تشکیل شد مرحلهٔ بعدی رشد و نمو اختصاص به مرتب شدن سلولها در قالب طرح اولیهٔ بدن لارو و موجود بالغ دارد. گاسترولاسیون مهمترین عاملی است که در تشکیل طرح اولیهٔ بدن سهم دارد. در طی تسهیم معمولاً شکل یا موقعیت بلاستومرها در داخل جنین تغییر نمی‌کند اما بعد از اینکه بلاستولا تشکیل شد سلولها بصورت منفرد و یا ورقه‌ای از چندین سلول بحرکت در می آیند و این حرکت می‌تواند منجر به انتقال آنها بداخل جنین گردد. آغاز جابجایی رو بداخل سلولهای بلاستودرم بعنوان شروع گاسترولاسیون در نظر گرفته می‌شود.

گاسترولاسیون حتی در بین حیوانات خویشاوند نیز بوسیلهٔ مکانیسمهای مختلفی صورت می‌گیرد که ناشی از این است که نحوهٔ مهاجرت سلولی شدیداً به کمیت و توزیع زرده وابسته است و مقدار زرده نیز در بین تخم گروههای مختلف جانوری بطو قابل ملاحظه‌ای متفاوت می‌باشد. در حیوانات با تخم ایزولسیتال، گاسترولاسیون نسبتاً ساده بوده و در نردیکی قطب گیاهی شروع می‌شود. در موجوداتی که تخم آنها از زردهٔ متوسطی برخوردار است سلولهای قطب گیاهی بزرگ و زرده‌دار می‌باشند و حداقل تحرک را در طی گاسترولاسیون از خود نشان می‌دهند. در این جنین‌ها گاسترولاسیون در نزدیک استوای جنین اتفاق می‌افتد و مکانیسم‌های جایگزین برای به داخل رفتن سلولها تکامل پیدا کرده است. سرانجام، در تخم‌های تلولسیتال، زرده بدون تسهیم باقی مانده و گاسترولاسیون در داخل بلاستودیسک قطب حیوانی جنین اتفاق می‌افتد. نحوهٔ گاسترولاسیون همچنین تاحدودی به تعداد سلولهای جنین در آغاز گاسترولاسیون بستگی دارد. برای مثال، جنین کرمهای حلقوی در مرحلهٔ ۳۰ سلولی شروع به گاسترولاسیون می‌کند و این فرآیند در آنها نسبتاً ساده است. اما جنین دوزیستان در آغاز گاسترولاسیون حدوداً از ۲۰ هزار سلول تشکیل می‌شود و گاسترولاسیون در آنها فرآیند بسیار پیچیده و متشکل از مجموعه‌ای از نوترتیبی‌های سلولی است.

حرکات اساسی سلولی طی گاسترولاسیون

گاسترولاسیون مشتمل بر تغییراتی در رفتار بلاستودرم می‌باشد. بلاستودرم در بعضی گونه‌ها بصورت تک لایه است ولی در بعضی دیگر از گونه‌ها به شکل اپی‌تلیوم چند لایه می‌باشد. جدارهٔ داخلی (مجاور بلاستوسل) این اپی‌تلیوم بعنوان سطح قاعده‌ای و جدارهٔ خارجی (مجاور محیط خارج) سطح راسی آن شناخته می‌شود. سلولهای اپی‌تلیال بوسیلهٔ اتصالاتی در سطوح جانبی به هم متصل می‌شوند. طی گاسترولاسیون بعضی از سلولهای بلاستودرمی دچار تغییراتی در شکل خود

می‌شوند که سبب می‌گردد کل اپی‌تلیوم دچار چین خوردگی گردد. سایر سلولها ویژگیهای چسبندگی خود را تغییر می‌دهند و با سری جدیدی از سلولها مرتبط می‌شوند یا اینکه از اپی‌تلیوم بطور کامل جدا شده و بطور تک تک بداخل جنین مهاجرت می‌کنند. انواع اصلی حرکات سلولی که در طی گاسترولاسیون اتفاق می‌افتد در شکل۱-۵ نشان داده شده است.



شکل ۱-۵) دیاگرام شماتیکی که حرکات اصلی سلولی دخیل در گاسترولاسیون را نشان می‌دهد. A، سلولهای اپی‌تلیال پهن شده و بوسیلهٔ روخزیدگی گسترده می‌شوند. B، یک ورقهٔ چند لایه‌ای از سلولها تبدیل به یک ورقهٔ تک لایه می‌شود و بوسیلهٔ اینترکلیشن گسترده می‌شود. C، یک ورقه‌ای از سلولها پیشروی کرده و پس از همگرایی در یک نقطه بوسیلهٔ حرکت گسترش همگرا در طول یک محور واحد گسترده می‌شوند. D، یک اپی‌تلیوم فرورفته شده و بوسیلهٔ فرورفتگی چین می‌خورد. E، طی به درون افتادگی، سلولهای منفرد یک اپی‌تلیوم ارتباط خود را با سایر سلولها از دست داده و شروع به مهاجرت می‌کنند. F، در طی وارونگی، سلولهای یک اپی‌تلیوم در حال گسترش بداخل می‌چرخند و در جهت مخالف روی سطح پایهٔ همان اپی‌تلیوم گسترده می‌شوند.

سه نوع حرکت متفاوت سبب می‌شود که این اپی‌تلیوم گسترش پیدا کرده و روی سطح یا داخل جنین پهن می‌شوند. **روخزیدگی** (epiboly) فرآیندی است که طی آن سلولهای اپی‌تلیال عمود بر محور راسی- قاعده‌ای پهن شده و بصورت یک ورقه درمی‌آیند (شکل ۱A-۵). در طی روخزیدگی لایه‌های سطحی بلاستولا پهن شده و کاملاً بخش‌های

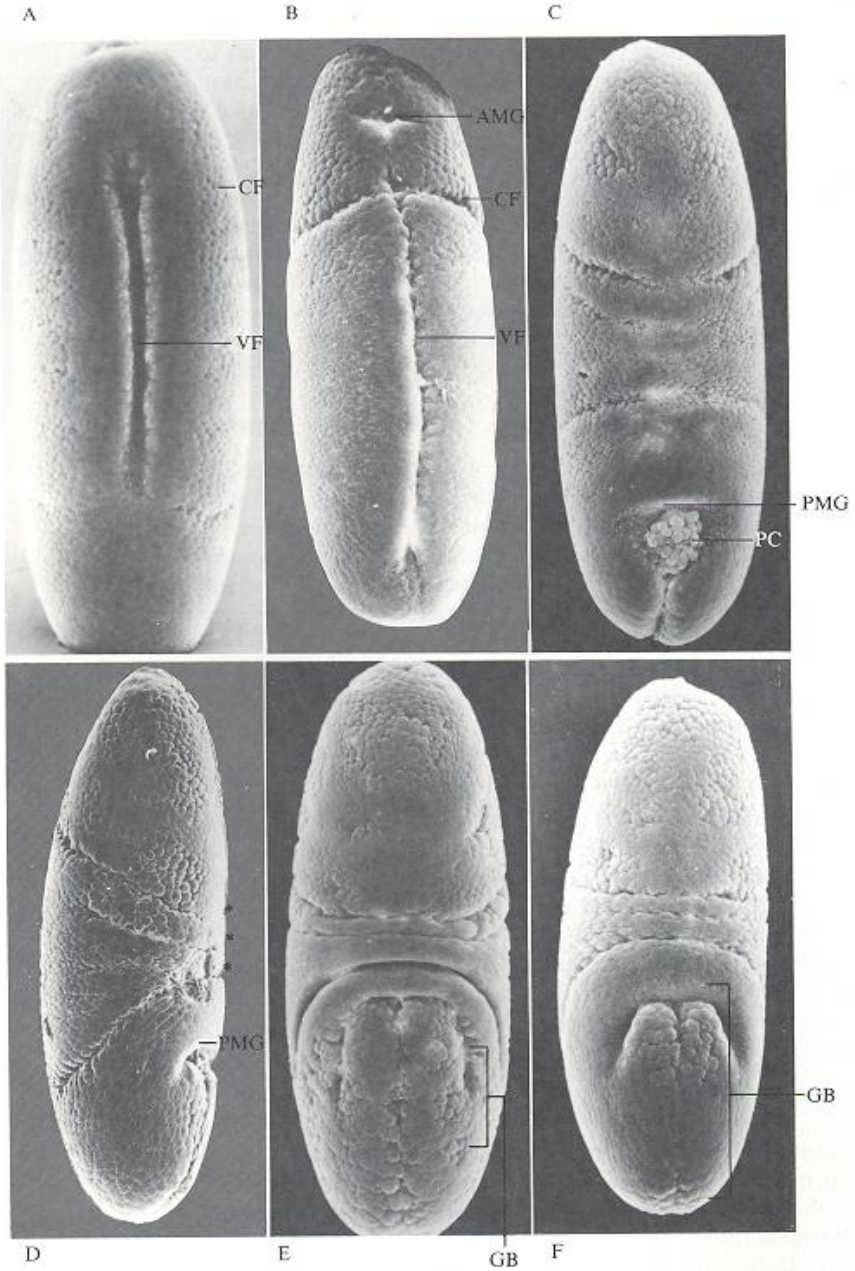
داخلی جنین را احاطه می‌کنند. **اینترکلیشن** (interclation) نیز یک فرآیند گسترده شدن است اما در آن دو لایهٔ سلولی دخالت دارند. در طی اینترکلیشن سلولها ارتباط خود را با سلولهای همسایه از دست داده و به یک لایهٔ واحد نازک‌تر تبدیل و متعاقباً از جوانب پهن می‌شوند. **گسترش همگرا** (convergent extension) فرآیندی است که در آن ورقه‌ای از سلولها در طول یک محور واحد همگرایی پیدا کرده و باریکتر و بلندتر می‌شود. در جریان این حرکات، سلولهای اپی‌تلیال ارتباط خود را با سلولهای همسایه از دست داده و با سلولهای مختلف ارتباط برقرار می‌کنند (۱C-۵). از این رو گسترش همگرا بوسیلهٔ اینترکلیشن سلولی اتفاق می‌افتد. بخش عمدهٔ طرح بدن جنین مهره‌داران بوسیلهٔ فرآیند گسترش همگرا تشکیل می‌شود.

در طی گاسترولاسیون سه نوع حرکت سلولی مسئول انتقال سلولها بداخل جنین می‌باشد: **فرورفتگی** (invagination) موقعی اتفاق می‌افتد که شکل سلولهای اپی‌تلیال در سطوح قاعده‌ای و راسی تغییر کرده اما ارتباطات جانبی خود را با سایر سلولهای اپی‌نلیوم از دست نمی‌دهند و این سبب می‌گردد که آنها بداخل جنین چین‌خوردگی پیدا کنند (۱D-۵). فرورفتگی مشابه فشار دادن یک توپ لاستیکی نرم و توخالی می‌باشد. **دخول** (ingression) یا **به درون افتادگی** هنگامی اتفاق می‌افتد که سلولهای اپی‌تلیال تغییر شکل داده ارتباط خود را با هم از دست داده و بداخل بلاستوسل مهاجرت می‌کنند (رجوع به شکل ۱E-۵). در جریان فرورفتگی و به درون افتادگی سلولهای اپی‌تلیال بطور موقت بدلیل انقباض جدارهٔ راسی و گسترش جدارهٔ قاعده‌ای به صورت سلولهای بطری-شکل در می‌آیند. اما سلولهای بطری-شکل در طی به درون افتادگی عملاً اپی‌تلیوم را ترک و بطور مجزا بداخل بلاستوسل مهاجرت می‌کنند. سومین مکانیسم داخلی شدن **پیچ‌خوردگی** یا **وارونگی** (involution) است. وارونگی هنگامی ایجاد می‌شود که اپی‌تلیوم در حال گسترش روی خودش بر می‌گردد و در طول حاشیهٔ قاعده‌ای خود و در مسیر مخالف شروع به گسترده‌شدن می‌کند (۱F-۵). اگرچه این نوع حرکات سلولی در طی گاسترولاسیون عمل می‌کنند ولی آنها فقط به جنین در حال گاسترولا محدود نمی‌شوند و بعضی از این حرکات در تکوین بافتها و اندامهای جنین پیشرفته‌تر نیز دیده می‌شود.

گاسترولاسیون و تشکیل طرح بدن در حشرهٔ دروزوفیلا

جنین حشرات گاسترولاسیون را با حرکت فرورفتگی بانجام می‌رساند. همانطور که قبلاً بحث شد جنین از بلاستودرم شکمی ایجاد می‌شود در صورتیکه سلولهای بلاستودرم پشتی عمدتاً آمینوسروزای خارج جنینی را بوجود می‌آورند. درگاسترولاسیون دروزوفیلا دو فاز وجود دارد. در طی اولین فاز سلولهای پیش‌فرم مزودرمی در ناحیهٔ خط میانی شکمی دچار فرورفتگی می‌شوند (شکل ۲A-۵). در طی این فرآیند بلاستودرم بداخل چین می‌خورد و **شیار شکمی** (ventral furrow) را تشکیل می‌دهد (شکل ۳-۵). بعد از فرورفتگی اپی‌تلیوم چین خورده از بلاستودرمی که در سطح مانده جدا شده و لوله‌ای از سلولهای مزودرمی را در زیر خط میانی- شکمی بوجود می‌آورد (شکل ۸C-۵). مزودرم و بلاستودرم روی آن یک نوار زاینده تشکیل می‌دهند. متعاقباً شیار شکمی بسته می‌شود (شکل ۸B-۵) و لولهٔ داخلی مزودرمی پهن شده و از جوانب شروع به گسترده شدن می‌نماید (شکل ۳D-F-۵). مکانیسم این حرکات سلولی کمتر شناخته شده

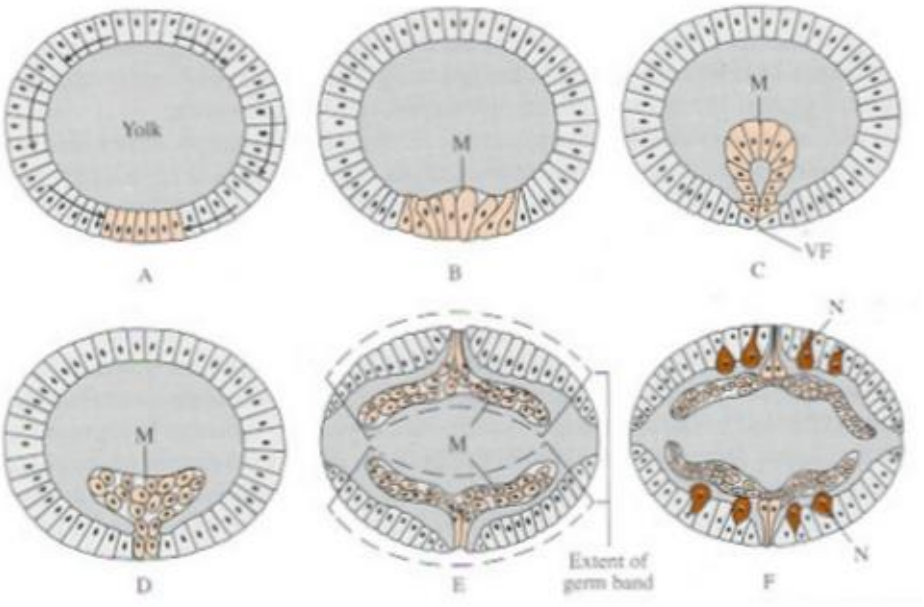
است. در حینی که شیار شکمی در حال بسته شدن می‌باشد چندین شیار عرضی کم عمق (شیارهای سری، پشتی قدامی و پشتی خلفی) بوسیلهٔ حرکت فرورفتگی سلولی تشکیل می‌گردد (شکل ۲B-D–۵). این شیارهای عرضی نشانه‌های مناسبی در آزمایشات نقشهٔ سرنوشت می‌باشند ولی ظاهراً هیچ نقشی نداشته و در نهایت ناپدید می‌گردند.



شکل ۲–۵) تصاویر تهیه شده با میکروسکوپ الکترونی نگاره از گاسترولاسیون دروزوفیلا. تمام جنین‌ها طوری قرار داده شده‌اند که انتهای قدامی آنها بطرف بالای صفحه می‌باشد. A، یک نمای شکمی از اوائل گاسترولا که شیار شکمی (VF) و بخش شکمی شیار سری (CF) را نشان می‌دهد. B، نمای شکمی مرحلهٔ پیشرفته‌تر گاسترولا که بسته شدن شیار شکمی، شیار سری و فرورفتگی ناحیهٔ قدامی رودهٔ میانی (AMG) را به نمایش می‌گذارد. C، نمای پشتی از یک جنین در طی گسترش نوار زاینده. سلولهای قطبی (PC) از قطب به سمت پشت جابجا شده‌اند و در حال وارد شدن بداخل فرورفتگی بخش خلفی رودهٔ میانی (PMG) می‌باشند. D، نمای جانبی مرحلهٔ نشان داده شده در تصویر C که شیارهای عرضی (ستاره‌ها) را نشان می‌دهد. E، مرحلهٔ پیشرفته‌تر گسترش نوار زاینده (GB). سلولهای قطبی اکنون بطور کامل در داخل بخش خلفی رودهٔ میانی در سمت پشتی جنین قرار دارند و نوار زاینده بطرف جلو گسترش پیدا کرده است. F، مرحلهٔ پشرفته‌تر از مرحلهٔ قبلی در طی گسترش نوار زاینده. نوار زاینده بیشتر از حالت قبل در سمت پشتی جنین بطرف جلو گسترش یافته است.

دومین فاز گاسترولاسیون شامل تشکیل یکسری فرورفتگی‌های چاله‌مانند است که در موقعیت خاصی در طول خط میانی- شکمی قرار میگیرند. **فرورفتگی میان رودهٔ قدامی** (anterior midgut invagination) ناحیهٔ جلوی شیار شکمی را تشکیل می‌دهد. **فرورفتگی دهانی** (stomadal invagination) قدری جلوتر از فرورفتگی میان رودهٔ قدامی تشکیل می‌شود و **فرورفتگی میان رودهٔ خلفی** (posterior midgut invagination) در انتهای خلفی شیار شکمی نزدیک سلولهای قطبی تشکیل می‌شود. سلولهای قطبی بتدریج بداخل این چاله وارد می‌شود. ابتداعاً فرورفتگی میان روده خلفی در انتهای خلفی شیار شکمی قرار دارد ولی همچنانکه چاله عمیق‌تر می‌گردد و سلولهای قطبی داخلی می‌شوند در نتیجهٔ **گسترش نوار زاینده** (germ band extension) به طرف ناحیهٔ خلفی تغییر مکان می‌کند. در طی این فرآیند نوار زاینده از ناحیهٔ خلفی گسترش پیدا کرده و به اطراف قطب خلفی می‌پیچد و سپس در جهت قدامی شروع به گسترده شدن در طول سطح پشتی جنین می‌کند (شکل ۵-۲E-F و شکل ۵-۳C-D). به منظور ایجاد فضا برای نوار زاینده در حال گسترش، سلولهای ناحیهٔ خلفی پشتی جنین به جوانب حرکت می‌کنند.

بعد از اینکه گاسترولاسیون کامل شد سلولهای اکتودرمی واقع در هر دو طرف شیار شکمی بداخل جنین وارد می‌شوند (شکل ۵-۳F) و طناب عصبی شکمی را بوجود می‌آورند، نوار زاینده بندبند شده و باقیماندهٔ سلولهای سطحی به آمینوسروزا یا اپیدرم تبدیل می‌شوند. در مراحل بعدی رشد و نمو، نوار زاینده در نتیجهٔ گسترده شدن جنین کوتاه می‌شود. در اثر **کوتاه شدن نوار زاینده**، نوار زاینده بندبند شده به موقعیت اولیهٔ خود بر روی سطح شکمی جنین بر می‌گردد و آمینوسروزا روی ناحیهٔ پشتی کشیده شده تا رودهٔ میانی در حال رشد را بپوشاند. فرورفتگی میان رودهٔ خلفی بوسیلهٔ این حرکات به انتهای خلفی جنین نقل و مکان کرده و در آنجا مخرج را تشکیل می‌دهد. سرانجام، مزودرم و اکتودرم در اطراف رودهٔ میانی گسترده شده و در خط میانی- پشتی با هم در می‌آمیزند. در این شرایط جنین توسط اکتودرم محاط می‌گردد و اکتودرم نیز بنوبهٔ خود توسط پرده‌های خارج جنینی احاطه می‌گردد. این فرآیند بنام **بسته‌شدن پشتی** (dorsal closure) نامیده می‌شود.



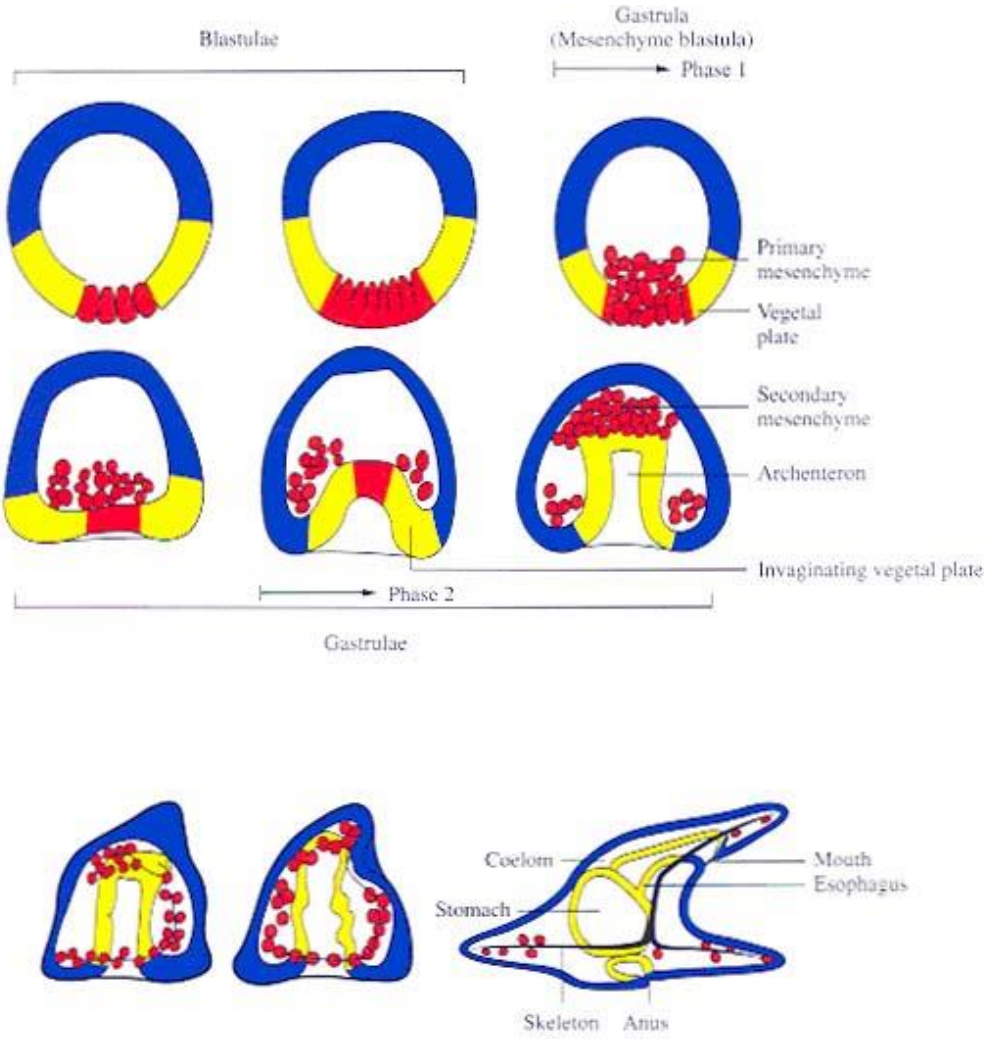
شکل ۳-۵) دیاگرامهایی از گاسترولاسیون دروزوفیلا در برش عرضی که تشکیل فرورفتگی شیار شکمی و مزودرم را نشام می‌دهد. A، مرحلهٔ بلاستودرم سلولی قبل از تشکیل شیار شکمی. B، حرکات سلولی سلولهای مزودرم آینده (M) در ناحیهٔ خط میانی شکمی گاسترولاسیون را شروع می‌کند. C، فرورفتگی سلولهای مزودرم آینده منجر به تشکیل شیار شکمی (VF) می‌گردد. D، ناحیهٔ پیش‌ساز مزودرمی پهن شده و در ناحیهٔ شکمی گاسترولا گسترش می‌یابد. E، گسترش پیش‌ساز مزودرمی به سمت پشتی جنین در طی گسترش نوار زاینده. F، سلولهای عصبی آینده (N) از سطح نوار زایندهٔ گسترش یافته به درون افتادگی پیدا می‌کنند.

توتیای دریایی

توتیای دریایی تنها بی‌مهره‌ای است که در آن حرکات سلولی طی گاسترولاسیون بوسیلهٔ روشهای تجربی مدرن مورد بررسی قرار گرفته است. در نتیجه نسبت به سایر بی‌مهرگان شناخت بیشتری از فرآیند گاسترولاسیون این بی‌مهره وجود دارد هرچند که هنوز نیز سوالات متعددی در این زمینه وجود دارد که بی پاسخ مانده است. بلاستولای توتیای دریایی یک اپی‌تلیوم تک لایه است که حفره بلاستوسل را احاطه میکند (شکل ٤-٥). سلولهای اپی‌تلیال توسط اتصالات سلولی بیکدیگر متصل می‌شوند. بر روی سطح راسی سلولهای اپی‌تلیال زوائدی وجود دارد که آنها را به لایه شفاف (hyaline layer) متصل میکند. سطح قاعده ای آنها بوسیله **غشاء پایه** (basal lamina) مفروش می‌شود و غشاء پایه یک ماتریکس خارج سلولی است که بلاستوسل را مفروش می‌کند. بلاستوسل توسط یک ماتریکس رشته‌ای که به غشاء پایه مرتبط است پر می‌شود.

گاسترولاسیون توتیای دریایی طی دو فاز انجام می‌گیرد (شکل ٤-٥). قبل از اولین فاز سلولهای نزدیک به قطب گیاهی بلاستولای شنا کننده پهن شده و **صفحهٔ گیاهی** (vegetal plate) را تشکیل می‌دهند. در جریان اولین فاز گاسترولاسیون بعضی از سلولها طی فرآیند به درون افتادگی (ingression) از صفحه گیاهی جدا و وارد بلاستوسل می‌شوند. این سلولها که بنام **سلولهای مزانشیمی اولیه** (primary mesenchyme cells) خوانده می‌شوند در طول غشاء پایه مهاجرت کرده و سرانجام اسکلت لارو را تشکیل می‌دهند. سایر سلولهایی که در صفحهٔ گیاهی باقی می‌مانند نیز تغییر

شکل داده و اپی‌تلیومی را تشکیل می‌دهند که به داخل بلاستوسل فرورفته شده و آرکنترون را ایجاد می‌کنند. در طی اولین فاز گاسترولاسیون آرکنترون فقط در حدود یک سوم فاصله بین قطب حیوانی و گیاهی گسترده می‌شود. متعاقب آن یک وقفه وجود دارد و بعد از این وقفه دومین فاز گاسترولاسیون شروع می‌گردد.



شکل ٤-٥) گاسترولاسیون توتیای دریایی. نماهایی شماتیک از مراحل قبل از گاسترولا، گاسترولا و بعد از گاسترولا و لاروی (پلوتئوس).

در طی دومین فاز، **سلولهای مزانشیمی ثانویه** (secondary mesenchyme cells) از انتهای پهن آرکنترون دچار فرآیند به درون افتادگی شده و پاهای رشته‌ای بلندی را ایجاد و بداخل بلاستوسل وارد می‌شوند. همزمان آرکنترون طویل شده و به لوله باریکی که سرانجام به دیوارهٔ بلاستوسل نزدیک قطب حیوانی می‌رسد تبدیل می‌گردد. در همین حین، سلولهای پیش‌ساز اکتودرم مستقر در نیمکرهٔ حیوانی توسط فرآیند روخزیدگی به طرف قطب گیاهی کشیده می‌شوند.

سلولهای مزانشیمی در نهایت به سلولهای رنگدانه‌ای و عضلانی لارو تمایز پیدا کرده و **کیسهٔ سلومی** (ceolomic sac) را تشکیل می‌دهند. کیسهٔ سلومی بعداً فشرده شده و یک جفت **جیب سلومی** (ceolomic pounds) را بوجود می‌آورند (یکی در هر طرف آرکنترون). تشکیل جیبهای سلومی سبب می‌گردد که آرکنترون کاملاً با آندودرم پوشیده شود. در نقطهٔ تماس بین نوک آرکنترون و دیوارهٔ بلاستوسل منفذ دهانی تشکیل می‌شود. در انتهای مخالف جنین،

بلاستوپور به مخرج تبدیل شده و یک لولهٔ ممتد (روده) بین این دو بوجود می‌آید. با کامل شدن گاسترولاسیون طرح اساسی بدن لارو پلوتئوس توتیای دریایی ایجاد می‌شود .

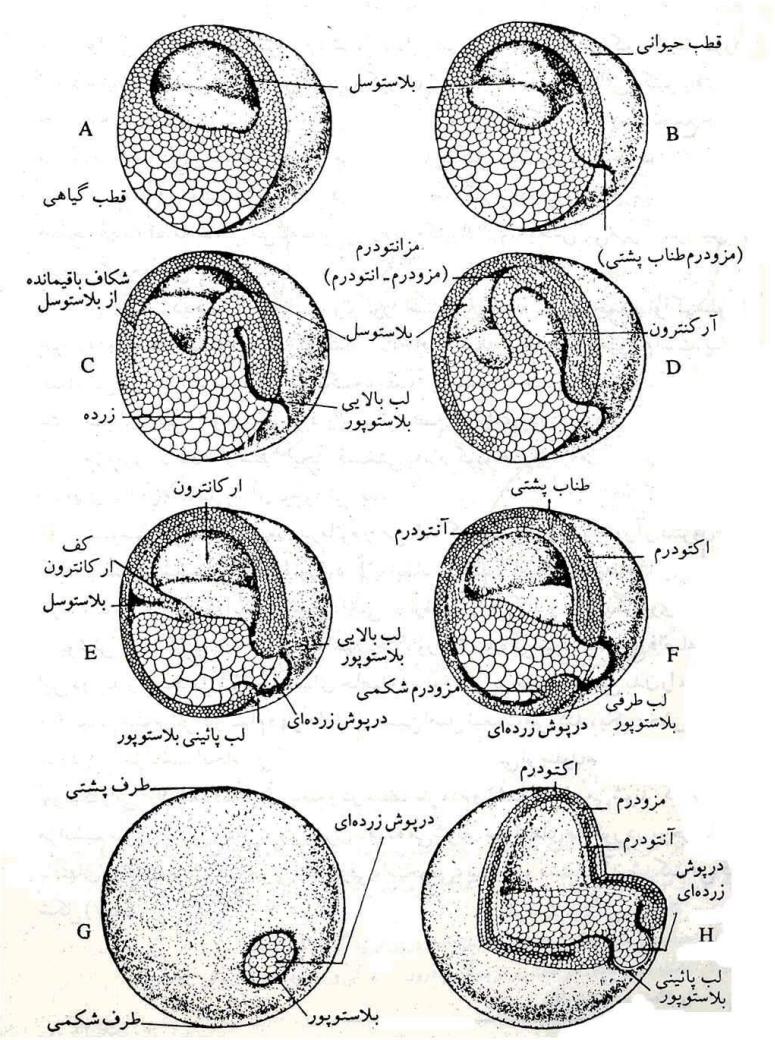
گاسترولاسیون و تشکیل طرح بدن در طنابداران

در قسمت قبل دیدیم که در بین بی‌مهرگان روش انجام گاسترولاسیون بطور قابل ملاحظه‌ای با هم فرق می‌کند. اگرچه مقدار و توزیع زرده روی گاسترولاسیون طنابداران نیز اثر می‌گذارد لیکن ساختمان بلاستولا نیز در این فرآیند نقش مهمی دارد. همچون بیشتر بی‌مهرگان، بلاستولای طنابداران پست متشکل از یک اپی‌تلیوم تک لایه است و گاسترولاسیون در آنها بصورت نسبتاً ساده انجام می‌گیرد.

دوزیستان

ساختمان جنین دوزیستان در سه ویژگی با جنین جانورانی که تاکنون بررسی کرده‌ایم تفاوت دارد. اول، در آغاز گاسترولاسیون، بلاستولا از تعداد سلول بیشتری تشکیل می‌شود (در حدود بیست هزار). دوم، وجود بلاستومرهای بزرگ در قطب گیاهی باعث می‌شود که حفرهٔ بلاستوسل صرفاً به نیمکرهٔ حیوانی محدود شود. سوم، بلاستولا یک اپی‌تلیوم تک لایه نیست بطوریکه بین بلاستوسل و سطح جنین چندین ردیف لایهٔ سلولی قرار می‌گیرد. این ویژگیها ایجاب می‌کند که در دوزیستان نسبت به بی‌مهرگان و مهره‌داران پست طرح پیچیده‌ای از گاسترولاسیون وجود داشته باشد. چون سلولهای زرده‌دار نیمکرهٔ گیاهی بزرگ و غیرمتحرکند در جریان گاسترولاسیون حرکات فرورفتگی در قطب گیاهی جنین دوزیستان دیده نمی‌شود. در عوض گاسترولاسیون از منطقهٔ حاشیه‌ای سطح پشتی جنین شروع شده و سلولها عمدتاً بوسیلهٔ حرکت وارونگی بداخل جنین منتقل می‌شوند.

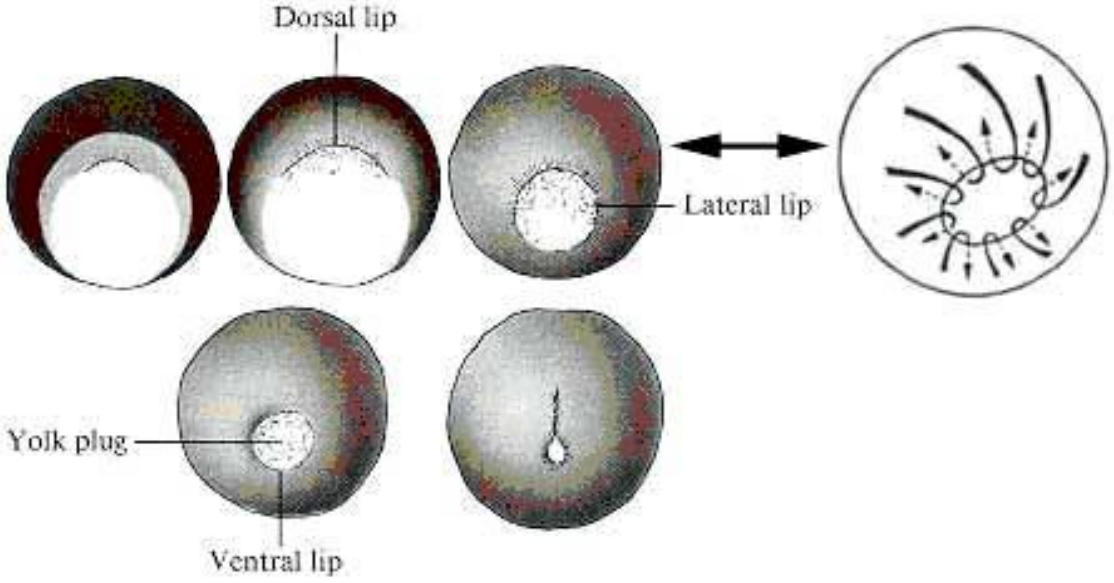
گاسترولاسیون در سطح جنین موقعی شروع می‌شود که سلولهای آندودرم در منطقهٔ حاشیه ای پشتی دچار فرورفتگی شده و بلاستوپور را تشکیل می‌دهد. همچنانکه سلولهای آندودرمی مهاجرت خود را بداخل جنین ادامه می‌دهند آرکنترون تشکیل می‌شود و بوسیلهٔ آندودرم مفروش می‌گردد. آندودرم سطحی در خارج از جنین توسط اکتودرم جایگزین می‌گردد و اکتودرم از نیمکرهٔ حیوانی به سمت نیمکرهٔ گیاهی گسترده شده و نهایتاً کل سطح خارجی جنین را می‌پوشاند. اکتودرم توسط حرکت روخزیدگی گسترش پیدا می‌کند (شکل ۵-۵).



شکل ٥-٥) گاسترولاسیون در جنین قورباغه. (A) مرحلهٔ بلاستولا، (B) شروع گاسترولا، (C) تشکیل آرکنترون، (D) تشکیل مزودرم پروکوردال، (E) تکمیل شدن آرکنترون و کوچک شدن بلاستوپور، (F) تشکیل طناب پشتی، (G) نمایی سطحی جانبی از گاسترولا، (H) برشی سه بعدی از جنین G.

در همان حین که این حرکات در سطح جنین در حال انجام است مزودرم در داخل در حال طی کردن حرکت وارونگی است. صفحهٔ سلولهای مزودرمی ابتدا بسمت قطب گیاهی حرکت می‌کند، سپس سلولهای مزودرمی به زیر خود چرخیده و سرانجام در جهت مخالف به سمت قطب حیوانی مهاجرت می‌کنند. فرورفتگی آندودرم و وارونگی مزودرم از ناحیهٔ پشتی جنین شروع و این ناحیهٔ **لب پشتی بلاستوپور** را بوجود می‌آورد (شکل ٦-٥). همچنانکه سلولهای جانبی و شکمی شروع به فرورفتگی و وارونگی می‌کنند دو انتهای شیار بلاستوپور بتدریج در اطراف جنین بصورت کمانی که اندازهٔ آن هر لحظه بزرگتر می‌شود گسترش می‌یابند. دو انتهای کمان مذکور سرانجام در ناحیهٔ شکمی بهم ملحق شده و حلقهٔ بلاستوپور را کامل می‌کنند. گسترش جانبی بلاستوپور سبب ایجاد **لب‌های جانبی** بلاستوپور می‌گردد و تکمیل آن سبب ایجاد **لب شکمی** بلاستوپور می‌شود. سلولهای آندودرمی بزرگی که در داخل حلقهٔ بلاستوپور قرار می‌گیرند پلاک یا **درپوش زرده‌ای** (yolk plug) را تشکیل می‌دهند (شکل ٧-٥).

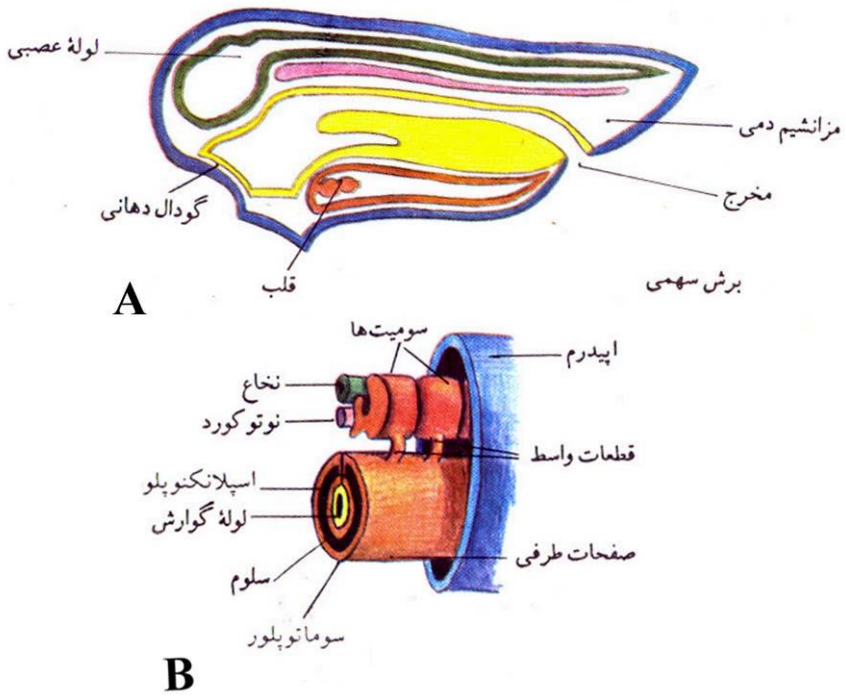
شکل ٦-٥) نمایی از لب پشتی بلاستوپور. نیمکرهٔ حیوانی با میکرومرها در بالا و نیمکرهٔ گیاهی با ماکرومرها در پائین شکل دیده میشوند.



شکل ۷-٥) تغییرات حاصله در شکل بلاستوپور و بسته شدن آن طی گاسترولاسیون. در ابتدا لب پشتی تشکیل میشود و متعاقب آن لبهای جانبی و در نهایت لب شکمی تشکیل میگردد. سلولهای سطحی در محل لبهای بلاستوپور دچار وارونگی شده و بداخل جنین منتقل میشوند.

همچنانکه گاسترولاسیون پیشرفت می‌کند. جنین در طول محور قدامی-خلفی خود شروع به طویل شدن می‌کند. این طویل‌شدن بواسطهٔ گسترش همگرای مزودرم طرف پشتی جنین انجام می‌گیرد (شکل ۸A-٥). مزودرم پشتی ضمن حرکت بطرف قطب گیاهی بسمت نقطهٔ وارونگی همگرایی پیدا می‌کند. بعد از وارونگی در لب پشتی، بلاستوپور بسمت قطب حیوانی گسترش پیدا می‌کند. متعاقباً مزودرم به سه قسمت تقسیم می‌شود: ۱) پیش‌فرم نوتوکورد، که نوتوکورد را تشکیل می‌دهد، ۲) مزودرم سومیتی که به سومیت‌ها تبدیل می‌شد و ۳) **مزودرم صفحهٔ جانبی** یا صفحهٔ طرفی که مشتقات مزودرمی ناحیهٔ شکمی را ایجاد می‌کند (شکل ۸B-٥). سلولهای پیش ساز نوتوکورد از محل لب پشتی، مزودرم سومیتی از محل لب‌های جانبی و مزودرم صفحهٔ جانبی از محل لب شکمی بلاستوپور دچار وارونگی شده و بداخل جنین وارد

می‌شوند. هر یک از این نواحی بطور پشت سر هم وارونگی پیدا می‌کنند چراکه لب پشتی در ابتدا و لب شکمی در انتها تشکیل می‌شود. سلولهای پیش‌ساز نوتوکورد موقعیکه در داخل جنین قرار گرفتند گسترش پیدا کرده و ساختار میله مانند نوتوکورد را بوجود می‌آورند و مزودرم سومیتی نیز در اثر گسترش بعدی تقسیم شده و سومیت‌ها را بوجود می‌آورد. در همین موقع، در خط میانی- پشتی جنین اکتودرم لولهٔ عصبی را تشکیل می‌دهد. این وقایع با هم ترکیب شده و در نهایت طرح بدن جنین دوزیستان را ایجاد می‌کنند.



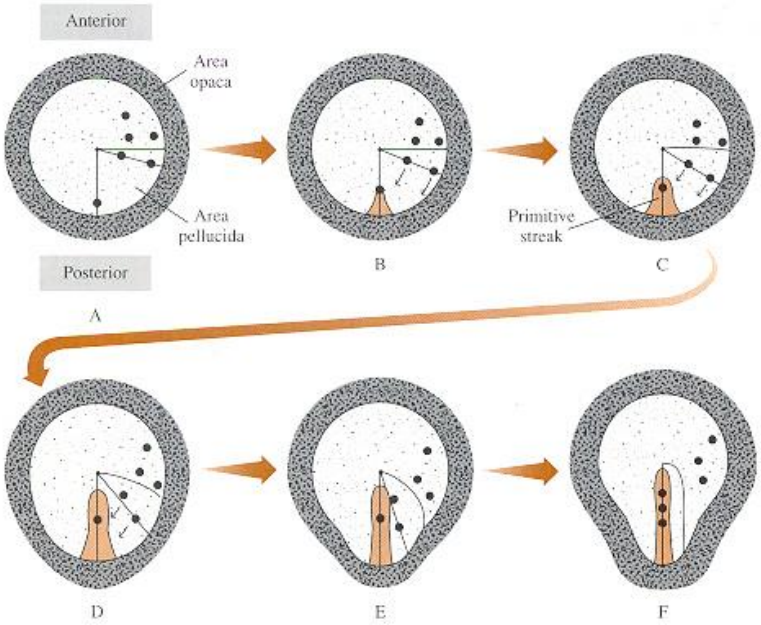
شکل ۸-۵) گسترش محور قدامی-خلفی جنین پس از پایان گاسترولاسیون. A، نمایی جانبی شماتیک با برش سهمی جنین. B، نمایی سه بعدی از ساختارهای داخلی جنین. بخشی از اپیدرم برای دیده شدن ساختارهای مزودرمی و آندودرمی برداشته شده است.

پرندگان

تشکیل شیار یا به درون افتادگی (ingression) مکانیسم اصلی گاسترولاسیون در پرندگان می‌باشد. در پرندگان فرورفتگی بعنوان مکانیسمی برای گاسترولاسیون نیست چراکه بلاستودیسک روی یک تودهٔ زرده تسهیم نشده قرار دارد.

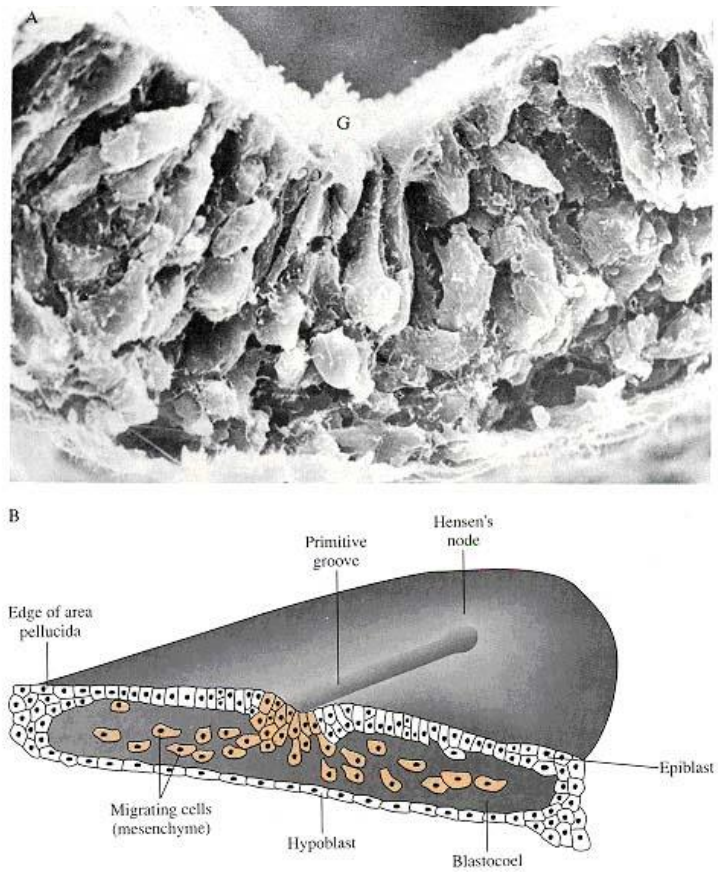
آزمایشات پیوند زدن مشخص کرده است که در جنین جوجه اپی‌بلاست منشاء لایه‌های زایندهٔ اکتودرم، مزودرم و آندودرم می‌باشد. بنظر می‌رسد سلولهای پیش‌فرم مزودرمی و آندودرمی اپی‌بلاست طی فرآیند به درون افتادگی به موقعیت نهایی خود در داخل جنین می‌رسند و در این راه منجر به تشکیل شکاف طویلی بنام **خط اولیه** (primitive streak) می‌گردند. خط اولیه در ابتدا بصورت یک ضخیم شدگی مثلثی شکل در انتهای خلفی ناحیهٔ شفاف (شکل ۹-۵) ظاهر می‌شود و از همگرایی سلولهای اپی‌بلاست بطرف این ناحیه ایجاد می‌شود که باعث می‌گردد سلولهای مهاجر روی هم انباشته شوند. سپس همچنانکه انتهای قدامی ناحیهٔ شفاف بطرف جلو و انتهای خلفی بطرف عقب گسترش پیدا می‌کند

خط مذکور طویل می‌گردد. این گسترش سبب می‌شود خط اولیه طویل و باریک گردد و شکل ناحیهٔ شفاف از حالت گرد به حالت گلابی شکل تغییر کند (شکل ۹D–۵). از اینرو خط اولیه بوسیلهٔ فرآیند گسترش همگرا ایجاد می‌گردد.



شکل ۹–۵) گاسترولاسیون و تشکیل خط اولیه در جوجه. A، سطح بلاستودیسک قبل از شروع گاسترولاسیون. B-F، مراحل پیشرفته‌تر گاسترولاسیون. توجه کنید که در طول گاسترولاسیون، نشانه‌هایی (نقاط تیره) که به مناطقی از ناحیهٔ شفاف تجویز شده بطرف خط اولیه همگرایی پیدا می‌کنند (پیکانها).

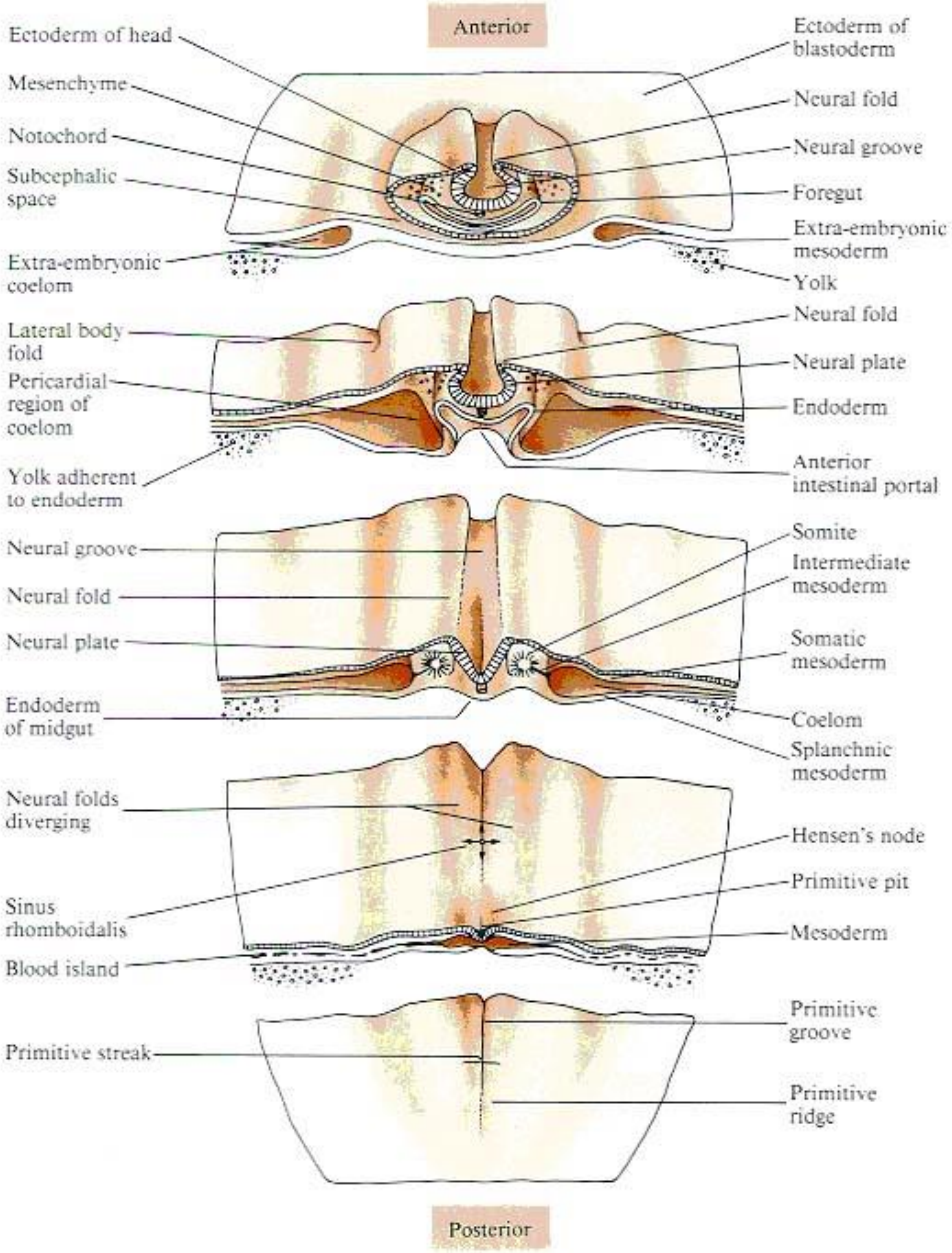
به درون افتادگی سلولها از محل خط اولیه در شکل ۱۰–۵ نشان داده شده است. یک فرورفتگی بنام **شیار اولیه** در ناحیهٔ میانی این خط قرار دارد، سلولهای کف این شیار دراز بوده و از نظر شکل با سلولهای مزانشیمی اولیه در حال به درون افتادگی توتیای دریایی شبیه می‌باشند. سطح قاعده‌ای این سلولها شدیداً ناپایدار بوده و چسبندگی کمی با سلولهای مجاور دارند در حالیکه سطح راسی آنها بطور محکم بهم متصل می‌شوند. از اینرو گمان می‌رود که آنها سلولهای مجاور خود را همچون یک ورقهٔ پهن شونده بداخل شیار می‌کشند. به محض قرار گرفتن در داخل شیار، انتهای راسی سلولها از سلولهای مجاور جدا شده و در نتیجه سلولها بداخل بلاستوسل رها می‌شوند. انتقال سلولها از اپی‌تلیوم سطحی بداخل جنین بخاطر نبود غشاء پایه در ناحیهٔ خط مذکور تسهیل می‌گردد. هنگام قرار گرفتن در داخل حنین، سلولها بشکل کروی درآمده و جریانی از سلولهای مزانشیمی مهاجر را بوجود می‌آورند. جهت این مهاجرت عمدتاً از اپی‌بلاست بطرف هیپوبلاست است اما در انتهای قدامی خط اولیه سلولها بطرف جلو و جوانب نیز حرکت می‌کنند. بعضی از سلولهایی که بداخل جنین وارد شده‌اند ورقه‌ای از مزودرم را بوجود می‌آورند در حالیکه دیگران به هیپوبلاست وارد شده و سلولهای اولیهٔ هیپوبلاست را به اطراف می‌رانند. یکی از مبهم‌ترین سوالاتی که در هنگام بررسی گاسترولاسیون جنین جوجه در ذهن ایجاد می‌شود این است که سلولهای داخلی شده چگونه برای تشکیل پیش فرم مزودرم و آندودرم سازمان می‌یابند. متاسفانه ما در حال حاضر بدرستی نمی‌دانیم که چگونه اینکار انجام می‌گیرد.



شکل ۱۰-۵) به درون افتادگی سلولها در محل شیار اولیه طی گاسترولاسیون جوجه. A، الکترومیکروگراف نگاره از منطقه‌ای از ناحیهٔ شفاف که بطور عرضی شکسته شده است. سلولهای استوانه‌ای اپی‌بلاست در محل شیار اولیه به سلولهای بطری-شکل تبدیل می‌شوند. B، نمایی شماتیک از تصویر A. نیمهٔ قدامی ناحیهٔ شفاف در برش عرضی نشان داده شده است.

طی گاسترولاسیون در انتهای قدامی خط اولیه یک ناحیهٔ ضخیم شده بنام **گره هنسن** بوجود می‌آید. در داخل این گره سلولهای پیش‌ساز نوتوکورد قرار می‌گیرند. بعد از اینکه خط اولیه به حداکثر طول خود رسید گره هنسن بطرف انتهای خلفی ناحیهٔ شفاف عقب‌نشینی می‌کند. طی این عقب‌نشینی سلولهای پیش‌ساز نوتوکوردی که در جلو گره قرار دارند بطرف عقب گسترش می‌یابند. همزمان با عقب‌نشینی گره، در جلو گره طرح بدن شکل می‌گیرد. از اینرو، در جنین جوجه قبل از اینکه فرآیند گاسترولاسیون در ناحیهٔ خلفی بدن کامل شده باشد، در انتهای قدامی تشکیل طرح بدن هنوز در حال انجام است. وضعیت تکوین محور قدامی-خلفی جنین جوجه در شکل ۱۱-۵ نشان داده شده است. این شکل تشکیل ساختمانهای تیپیک پشتی بدن مهره‌داران از جمله لولهٔ عصبی، نوتوکورد و سومیتها را نشان می‌دهد. برشهای ناحیهٔ قدامی بدن مشخص می‌کند که این ساختمانها نسبت به نواحی خلفی در مرحلهٔ پیشرفته‌تری از تکوین قرار دارند.

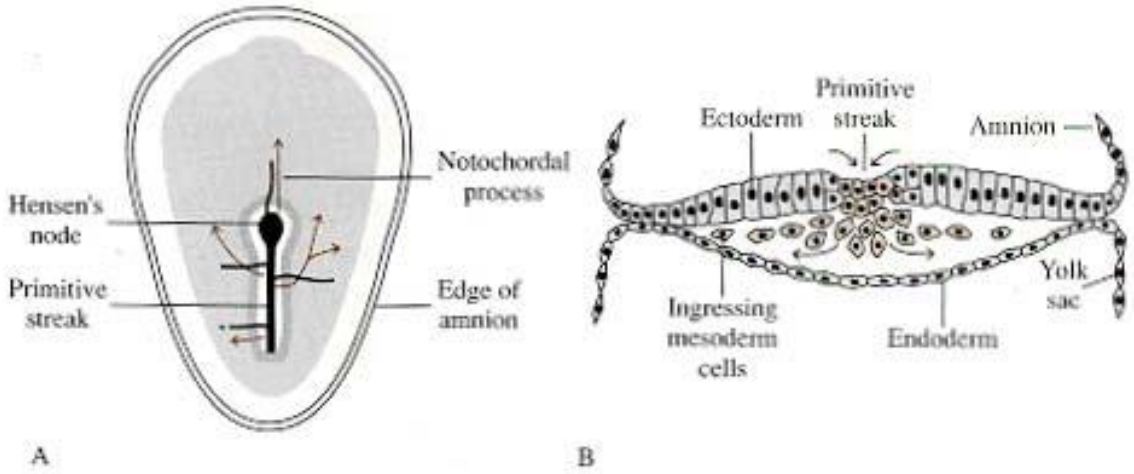
چون گاسترولای دوزیستان کروی است تشکیل بدن استوانه‌ای از این گاسترولا کاری ساده است ولی در جنین جوجه این یک مسئلهٔ پیچیده است زیرا در اینجا بدن استوانه‌ای بایستی یک ورقهٔ مسطح سلولی ساخته شود.



شکل ۱۱-۵) نمایشی سه بعدی از یک جنین جوجهٔ ۲۴-ساعته.

پستانداران

تا قبل از گاسترولاسیون، جنین پستانداران شباهت قابل‌ملاحظه‌ای به جنین پرندگان دارد. همچنانکه در فصل ۵ توصیف شد یک صفحهٔ دولایه از تودهٔ سلولی داخلی ایجاد می‌شود. لایهٔ بالایی این صفحه اپی‌بلاست و لایهٔ زیرین هیپوبلاست نام دارد. این صفحهٔ متعاقباً دچار تغییر شکل شده (چیزی شبیه جنین جوجه) و در نتیجه **سپر جنینی** (embryonic shield) را بوجود می‌آورد. سپر مذکور یک خط اولیه در انتهای خلفی اپی‌بلاست ایجاد می‌کند (شکل ۱۲A-۵). جنین سه لایه توسط فرآیند به درون افتادگی سلولهای اپی‌بلاست از طریق خط اولیه تشکیل می‌گردد (۱۲B-۵). گاسترولاسیون در پستانداران شبیه این فرآیند در پرندگان است. از اینرو سلولهای اپی‌بلاست مهاجر مزودرم را شکل می‌دهند و ممکن است به هیپوبلاست وارد و آندودرم را نیز بوجود آورند.



شکل ۱۲-۵) گاسترولاسیون در جنین انسان. A، نمایی شماتیک از حرکات سلولی در طی گاسترولاسیون جنین انسان با نمایی از سطح پشتی. خطوط تیره معرف حرکاتی است که در سطح جنین اتفاق می‌افتد و خطوط رنگی نماینگر حرکات سلولهای مزودرمی است که قبلاً از خط اولیه عبور کرده و در فضای بین اکتودرم و آندودرم قرار دارند. توجه کنید که سلولهای نوتوکوردی آینده بطرف ناحیهٔ قدامی حرکت می‌کنند. B، ترسیمی از برش عرضی یک جنین ۱۶ روزه که پخش شدن سلولهای مزودرمی را به جوانب پس از ورود بداخل خط اولیه نشان می‌دهد.