

# Lõigustumine ehk segmentatsioon

## Lõigustumise bioloogiline tähendus

Lõigustumisel on bioloogiliselt kaks tähendust:

- organismi hulkraksuse taastamine,
- tuuma-tsütoplasma suhte normaliseerumine.

Juba gametogeneesi osas on rõhutatud, et küpsed gameedid on tuuma-tsütoplasma suhtega tugevasti deformeerunud. Kui keharakkude tuuma-tsütoplasma suhe on tavaliselt 1:10, siis spermil ulatub see suhe 1:1, munaraku puhul aga kaldub tugevasti tsütoplasma kasuks, nii 1:1000 või veelgi rohkem. Lõigustumine on jagunemine ilma kasvamiseta, mis on vajalik tuuma-tsütoplasma suhte normaliseerimiseks väga tsütoplasmarikka munaraku baasil. Lõigustumisel moodustuvaid tütar-rakke nimetatakse blastomeerideks.

## Lõigustumise sünkroonne ja asünkroonne periood

Sünkroonne lõigustumise levik ja ajalised parameetrid

Lõigustumine võib olla sünkroonne või asünkroonne, s.t. blastomeerid võivad jaguneda kas üheaegselt või teevad seda eri ajal. Enamusel loomarühmadel on lõigustumise algul sünkroonne lõigustumise periood, mis on mõõdetav 4–14 rakutsükliga ning läheb seejärel üle asünkroonseks perioodiks. Ainult imetajatel ei ole sünkroonset lõigustumist ja esimesed kaks blastomeeri alustavad kohe lõigustumist asünkroonselt.

Sünkroonne lõigustumine on liigi jaoks kõige kiirem raku jagunemine. Kui täiskasvanud organismi keharakkudes on paljude jagunevate rakkude rakutsükli pikkuseks 24 tundi, siis kasvajarakkudel võib see olla tugevasti lühenenud, jäädes 1 tunni piiridesse või on isegi alla selle. Näiteks inimese emakakaela kasvajast pärineval *HeLa* rakutüvel on rakutsükli pikkuseks keskmiselt 40 minutit. Sünkroonsel lõigustumisel võib rakutsükli pikkus lüheneda kümnekonna minutini. *Drosophila*'l on sünkroonne lõigustumise rakutsükli pikkus vaid 7–8 minutit. Embrüo-

loogias on kasutatud sünkroonse lõigustumise pikkust (tähistatakse  $\tau_0$ ) ajaühikuna eri liikide arengustaadiumide ajalisel võrdlemisel. Ajaühikuks on selline parameeter sobiv oma suhtelise stabiilsuse tõttu. Sünkroonse lõigustumise pikkus ei sõltu keskkonna teguritest.

### Sünkroonse lõigustumise rakutsükli iseärasused

Rakutsükklis eristatakse interfaasis kolme perioodi: presünteeiline periood ( $G_1$ ), sünteesiperiood (S) ja postsünteeiline periood ( $G_2$ ). Presünteeilisel perioodil sünteesitakse vajalikud ensüümid DNA kordistamiseks. Sünteesiperioodil toimub DNA süntees ja  $G_2$ -s sünteesitakse mitoosiks vajalikud käävivalgud – tubuliinid. Sünkroonsel lõigustumisel on paljudel liikidel interfaasis ainult sünteesiperiood.  $G_1$ -periood puudub täielikult ja  $G_2$ -periood on tugevasti redutseerunud või puudub samuti. Interfaasi selline reduktsioon on võimalik tänu oogeneesile, kus on valmis sünteesitud DNA replikatsiooniks vajalikud ensüümid, kromatiinivalgud – histoonid – ja paljudel liikidel on kiireks jagunemiseks ka piisav tubuliinide tagavara. Just nimetatud ühendite sünteeside kokkuhoiu arvel on võimalik sünkroonse lõigustumise interfaasi lühenemine ja rakutsükli erakordne kiirus.

Sünkroonsel lõigustumisel on blastomeeridel rida morfoloogilisi iseärasusi: rakutuomad on ilma tuumakeseta, kromosoomide dünaamika rakutsükli jooksul on väga nõrgalt väljendunud. Sageli on jagunemisel tsütotoomia mittetäielik, mistõttu rakud jäävad tsütoplasmasillakestega omavahel seotuks. Tähtis on rõhutada, et DNA replikatsioon on kõikides kromosoomides sünkroonne.

### Blastulatsioon

Sõltuvalt liigist muutub DNA replikatsioon 4 kuni 14 rakutsükli järel asünkroonseks ja raku jagunemised ei toimu seejärel enam üheaegselt. Embrüo läheb üle asünkroonse lõigustumise faasi, mida nimetatakse ka **blastulatsiooniks**. Asünkroonse lõigustumise faas on juba sarnane somaatiliste rakkude jagunemise faasiga hilisemas organismis. Taastub rakutsükli normaalne pikkus  $G_1$ - ja  $G_2$ -perioodide ilmumise tõttu, tsütotoomia muutub täielikuks, tekivad rakkudevahelised kontaktid, kromosoomide spiralisatsioon tugevneb ja kromosoomide tsükklilisus mitoosis ja interfaasis on selgesti väljendunud. Embrüo sisse tekib blastulatsioonil õõs – **blastotsööl** ja blastomeerid korrastuvad ühe- või mitmekihiliseks **blastodemiks**. Blastotsööl lahutab blastodemis üksteisest animaalse ja vegetatiivse pooluse rakud ja võimendab erinevusi, mis on saadud ooplasma segregatsiooniga.

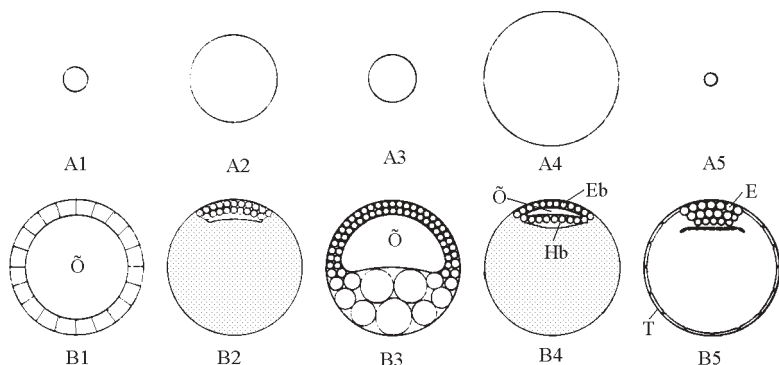
## Lõigustumise tüübid

Lõigustumine võib olla **täielik** ehk **totaalne** või **osaline** ehk **partsiaalne** (joonis 32). Vähesse või keskmise rebuhulgaga otsüüdid jagunevad täielikult. Suur rebuhulk inhibeerib tugevasti lõigustumise ulatust ja on partsiaalne: lõigustub vaid vähene, rebust suhteliselt vaba sügodi osa. Täielikult lõigustuvad munarakud on **holoblastilised** ja osaliselt lõigustuvad on **meroblastilised**. Uuema aja kirjanduses on kasutatud termineid *holoblastiline* ja *meroblastiline* lõigustumise tüüpide **täielik** ja **osaline** sünonüümidena, mis ei ole kooskõlas nende terminite algse tähendusega.

Täielikul lõigustumisel võivad blastomeerid olla ühesuurused (**totaal-ekvaalne lõigustumine**) või on animaalse poole rakud veidi väiksemad (**totaal-adekvaalne lõigustumine**). Selliste lõigustumiste resultaadiks on ruumika blastotsööluga ja ühekihilise blastodermiga **tsöloblastula** ehk **önesblastula**. Kui siseöös on selles järgus rudimentne või puudub, siis on **stereoblastula** ehk **umbblastula**. Kui blastula on lamestunud liistakuks, nimetatakse teda **plaakulaks**. Imetajatel on lõigustumise resultaadiks **blastotsüst**, kuna siin toimuv rakkude divergents ja öönsuse teke ei ole võrreldav tüüpilistel blastulatel toimuvaga. Totaal-ekvaalset või -adekvaalset lõigustumist leiame paljudel käsnadel, alamatel ussidel, kidakärsalistel, keriloomadel, sammalloomadel, kida- vakkadel, mõnedel vähkilidel, mõnedel mantelloomad, süstikkalal ja imetajatel.

Paljudel loomad on totaalsel lõigustumisel blastomeerid märgatavalt erineva suurusega (**totaal-inekvaalne lõigustumine**). Sellisel juhul nimetatakse muna animaalse poole rakke **mikromeerideks** ja vegetatiivse poole rakke **makromeerideks**. Totaal-inekvaalselt lõigustuvad kammloomade, mõne rõngussi, enamiku limuste, vaap- ja kopskalade, enamiku kahepaiksete munarakud.

Osaline lõigustumine võib olla **diskoidne** ehk **kettaline** või **superfitsiaalne** ehk **pindmine**. Esimene nimetatuist esineb polületsitaalsel munarakudel, mis rebu paigutuse järgi on teloletsitaalsed ehk otsreused. Siin lõigustub ainult tuma sisaldav tsütoplasmariikas animaalne poolus, kuna suurem, rebuga täidetud osa ei lõigustu. Lõigustumise tulemusena kujuneb animaalsel poolusel **iduketas** ehk **blastodisk** ja kogu blastulat nimetatakse **diskoblastulaks** ehk **ketasblastulaks**. Partsiaalselt diskoidaalselt lõigustuvad peajalgsete, skorpionide, sõõrsuulistest pihklaste, hai- ja raikalade, luukalade, siugkonnaliste, roomajate ja lindude munarakud.



Joonis 32. Selgroogsete loomade lõigustumise tüüpide näiteid (Toivonen, 1968 järgi täiendustega). A1-A5 – sõõrsuu, luukala, konna, linna ja imetaja muna-rakkude võrdlev suurus; B1-B5 – samade loomade blastulad (suurus ühtlustatud); B1 – totaal-ekvaalne lõigustumine; B5 – totaal-adekvaalne lõigustumine; B3 – totaal-inekvaalne lõigustumine; B2, B4 – partsiaalne diskoidne lõigustumine; B1 – tsöloblastula; B2, B4 – diskoblastulad; B3 – amfiblastula; B5 – blastotsüst; Ö – blastotsööl; Eb – epiblast; Hb – hüpoblast; E – embrüoblast; T – trofektoderm; Mi – mikromeerid; Ma – makromeerid; S – subgerminaalne öös; R – rakuväline rebu.

Osalise pindmise lõigustumisega on samuti polületsitaalsed muna-rakud, mis rebu paigutuse järgi on tsentroletsitaalsed (keskmerebused). Tekkinud blastulal blastotsööl puudub, olles asendunud rebuga. Sellist blastulat nimetatakse **periblastulaks** ehk **ümbrisblastulaks**. Partsiaalne superfitsiaalne lõigustumine on iseloomulik lülijalgsetele.

Lõigustumise morfoloogia kirjeldamisel kasutatakse vanemas kirjanduses Sachsi-Hertwigi reegleid. Need eelmise sajandi teadlased on formuleerinud lõigustumisel kaks lihtsat reeglit, millega saab ennustada lõigustumisvaguade tasapinda ja tekke järjekorda. **Sachsi-Hertwigi reeglid** on järgmised:

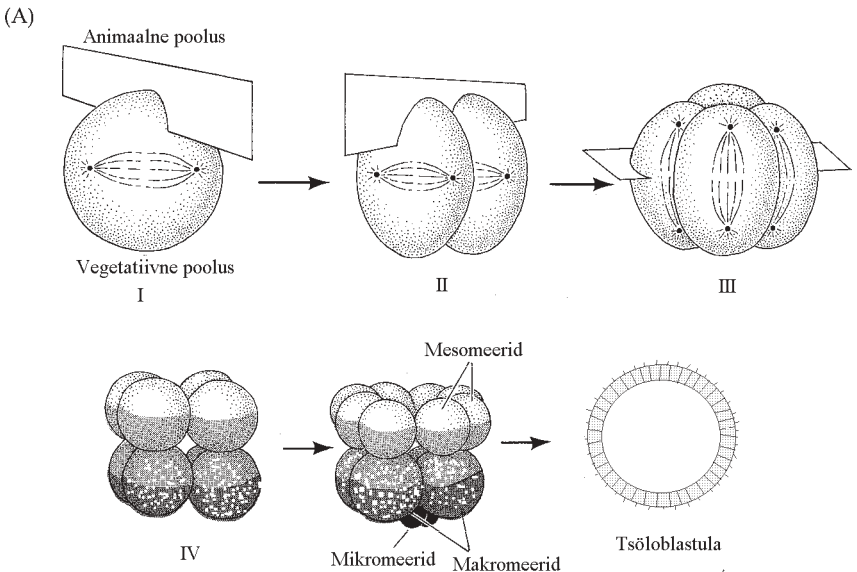
- rakutum paikneb alati vaba tsütoplasma keskel;
- lõigustumise kääv on vabas tsütoplasmas pikitelje suunas ehk, teisisõnu, kääv paigutub paralleelselt rakusisese rebuga.

Sellisel teel amfiibi embrüo lõigustumist kirjeldades on võimalik prognoosida, et kaks esimest lõigustumisvagu on vertikaalsed ehk meridionaalsed ja kolmas horisontaalne (vt. joonis 34). Sachsi-Hertwigi reeglite kasutamine on suhteliselt piiratud, sest looduses on väga palju erandeid, mis neile ei allu. Eranditeks on ennekõike korratud ehk anarhilised lõigustumised osal ainuõssetel ja alanatel ussidel.

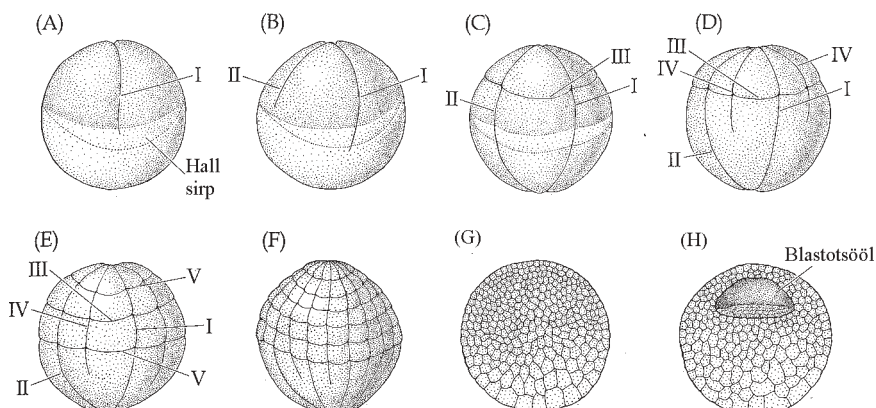
## Holoblastiliste munarakkude lõigustumine

### Radiaalne lõigustumine

See on lõigustumise lihtsaim vorm, mis esineb okasnahksetel ja mille tulemuseks on tsöloblastula. Sellises embrüos on enam-vähem ühesuguse suurusega rakud, mis ümbritsevad suurt tsentraalselt paiknevat blastotsöoli. Blastula moodustumise käigus ei ole rakud sugugi ühesuguse suurusega ja nad käituvad väga keeruliselt. Esimene ja teine lõigustumine on vertikaalsed ja lõigustumistasapinnad üksteise suhtes risti (joonis 33). Tulemuseks on neli ühesuguse suurusega blastomeeri. Kolmas lõigustumine on horisontaalne ehk ekvatoriaalne ja tulemuseks on kaheksa enam-vähem ühesuguse suurusega blastomeeri. Neljas lõigustumine on erisugustel rakkudel erinevat tüüpi. Neli animaalse pooluse rakku lõigustuvad võrdselt ja tulemuseks on kaheksa ühesuguse mahuga blastomeeri, mida nimetatakse **mesomeerideks**. Vegetatiivse pooluse rakud teevad läbi ebavõrdse lõigustumise, mille tagajärjeks on neli suurt makromeeri ja vegetatiivsel poolusel kaheksa väikest mikromeeri.



Joonis 33. Merisiiliku lõigustumise skeem (Gilbert, 1994 järgi muudatustega). I-IV – lõigustusstadiumid.



Joonis 34. Amfiibi munaraku lõigustumine (Carlson, 1981 järgi). Rooma numbrid näitavad lõigustumisvao ilmumise järjekorda. Vegetatiivsel poolel on lõigustumine aeglasem kui animaalsel, mistõttu on seal rakkude arv väiksem.

On selgunud, et mikromeeride moodustumine sõltub arengu ajast, mitte lõigustumiste arvust. Kui takistada katseliselt mõnda lõigustumistsüklit enne neljandat jagunemist, siis mikromeerid kujunevad siiski samal ajal kui normaalses lõigustumises. Ollakse arvanusel, et õige aja dikteerib tsütoplasma vegetatiivsel poolusel. Hiljem lõigustuvad makromeerid ja mesomeerid kiiremini kui mikromeerid, mille tulemusena tsöloblastulas on rakud juba ühesuguse mahuga.

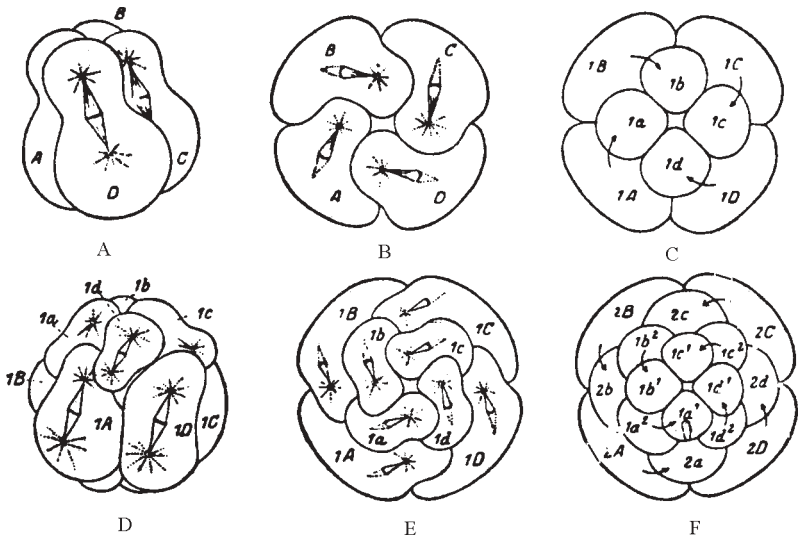
**Amfiibide radiaalne lõigustumine** sarnaneb algul okasnahksete lõigustumisega, kuid et amfiibi muna sisaldab märksa rohkem rakusisest rebu, siis jääb vegetatiivse pooluse lõigustumine ajaliselt maha animaalse pooluse lõigustumisest, mistõttu vegetatiivsed rakud on aina suuremad kui animaalse pooluse omad (joonis 34). Päris selge ei ole, millal tekib amfiibidel blastotsööl. Tavaliselt peetakse amfiibi embrüüt 16-st kuni 64-rakulise staadiumini **moorulaks** ehk **kobarlooteks**, olgugi et juba nendes staadiumides on rakud embrüo keskel suhteliselt hajusalt ja lõdvalt üksteisega seotud. 128-rakulises staadiumis on aga blastotsööl täiesti ilme.

Üldse on moorula looduses märksa vähem esindatud, kui vanem embrüoloogiline kirjandus kirjeldab. Nagu allpool selgub, on moorula kindlasti imetajate arengustaadium.

## Spiraalne lõigustumine

Selline lõigustumise tüüp on selgrootute hulgas laialt levinud, mistõttu nimetatud loomad ühendataksegi ühte süstemaatilisse rühma *Spiralia*. Spiraalse lõigustumise juures on resultaadiks väga väikese blastotsöoliga stereoblastula. Esimesest kahest lõigustumisest on blastomeerid enam-vähem ühesuurused, kolmandast peale on selgelt eristatavad mikromeerid animaalsel poolusel ja makromeerid vegetatiivsel poolusel. Spiraalne lõigustumine on oma nime saanud sellest, et mikromeeride käävid pöörduvad  $45^\circ$  võrra makromeeride käävide suhtes (joonis 35). Kääv võib pöörduda nii päripäeva kui ka vastupäeva, mistõttu eristatakse parempöördesse ehk dekstriotropse (dekstraalse) ja vasakpöördesse ehk leotropse (sinistraalse) lõigustumise suunaga loomi. Tigude koja ehitus näitab, kas loom on arenenud parempoolse või vasakpoolse lõigustumise skeemi järgi. Esimesel juhul paikneb koja ava paremal, teisel – vasakul.

Spiraalse lõigustumise suund määratakse emagenoomi ühe geeni-paariga. On selgunud, et parempöördest lõigustumist kontrolliv alleel *D* on dominantne vasakpöördesese alleeli *d* üle. Seega ainult *dd* geno-



Joonis 35. Spiraalse lõigustumise skeem (Piiper, 1943 järgi). A ja B – üleminek 4 raku staadiumist 8 raku staadiumi (A – külvaates; B – animaalse pooluse poolt); C – 8 raku staadium animaalse pooluse poolt; D ja E – üleminek 8 raku staadiumist 16 raku staadiumi (D – külje poolt; E – animaalse pooluse poolt); F – 16 raku staadium animaalse pooluse poolt.

miga emasloom annab järglased, kes lõigustumisel pöörduvad vasa-kule.

Spiraalsel lõigustumisel saavutavad blastomeerid omavahel väga tiheda kontakti ja rakkude programmeerimine ehk determinatsioon on arengus väga varajane. Kõik nimetatud loomad arenevad eelistatult mosaiikse arenguskeemi järgi.

### Bilateraalne lõigustumine

On leitud tunikaatidel, kelle viljastumisel on munarakkudes jälgitav ulatuslik ooplasmasegregatsioon (vt. "Viljastumine ehk fertilisatsioon"), mis annab kaudselt tunnistust ka morfogeenide väga varajasest osastumisest (kompartimentatsioonist). Seetõttu on kogu hilisem lõigustumine rangelt bilateraalne, s.t. mõlemal poolel toimub lõigustumine peegelpildi järgi. Ka selline arenemine on loomulikult mosaiikne.

### Rotatsiooniline lõigustumine

Selline lõigustumise vorm on iseloomulik imetajatele. Kuna imetajate varast arenemist on olnud väga raske uurida, siis täpsemalt on kirjeldatud imetajate, sh. inimese lõigustumist alles viimastel aastakümnetel.

Imetajate lõigustumine on asünkroonne algusest peale, kuna üks esimestest tütarakkudest lõigustub aeglasemalt kui teine. Nimetus *rotatsiooniline* tuleneb sellest, et kaks esimest blastomeeri moodustavad edasises lõigustumises lõigustumistasapinnad erinevates suundades: ühe lõigustumistasapind on vertikaalsuunaline ja teisel horisontaalne. Kuni 8-rakulise staadiumini paiknevad blastomeerid üsna hõredalt, kuid siis liibuvad rakud tugevasti üksteise vastu. Seda protsessi nimetatakse embrüo **tihendamiseks** ehk **kompakteerumiseks** ja embrüo ise on tõeline moorula, kuna puudub rakkudevaheline õõs. Tsütoloogiliselt on kompakteerumisele iseloomulikud rakkudevaheliste tiheliiduste ilmumine ja adhesioonimolekuli E-kaderiini ehk uvomoruliini ümberpaiknemine blastomeeri plasmamembraanil.

Kuni kompakteerumiseni on kõik rakud totipotentsed, kuid kompakteerumise-järgselt on rakud jagunenud kaheks erisuguseks populatsiooniks, mis kannavad nimetust **trofoblast** ehk **trofektoderm** ja **embrüoblast** ehk **sisemine rakkude mass**. Embrüo sisse moodustub siseõõs kavitatsiooni ajal, kuna trofoblasti rakud sekreteerivad vedelikku. Tulenuseks on ekstsentrilise õõnsusega blastotsüst, mis on iseloomulik kõikidele imetajatele. On põhjalikult uuritud, kui mitmest rakust saab alguse sisemine rakkude mass ja selle kaudu kogu tulevane



organism. Arenevad ju trofoblastist vaid lootevälised organid ja koed, mis stabiliseerivad loote üsasisese arenemise.

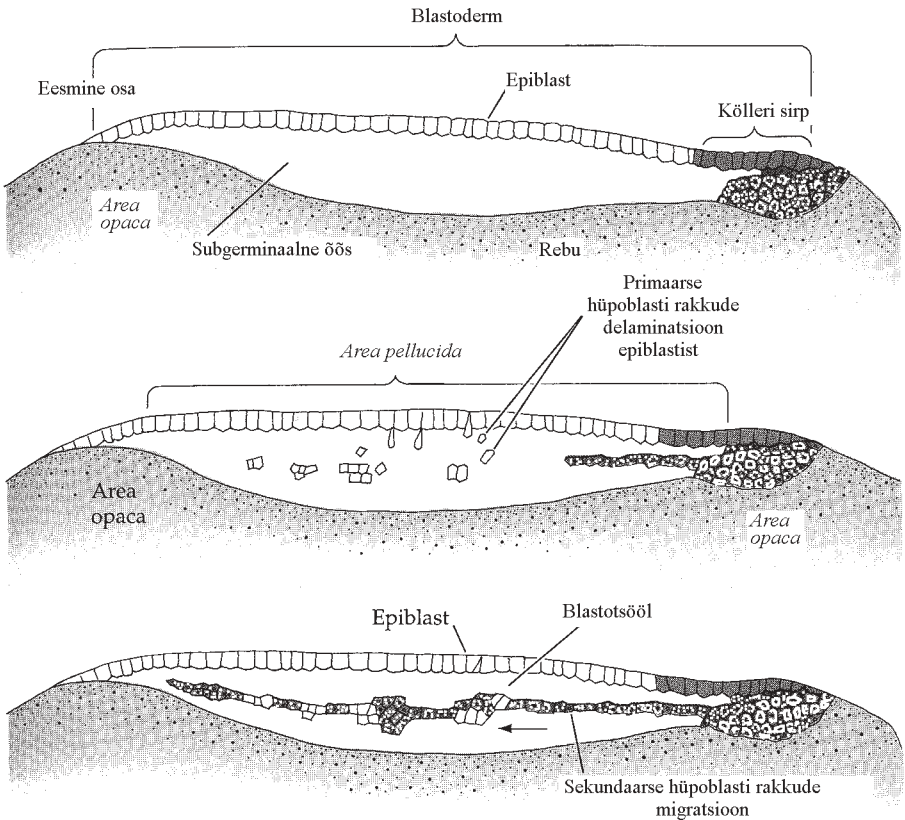
Sisemise rakkude massi päritolu ja algarvu on võimalik kindlaks teha allofeensetel hiirtel (vt. joonis 5). Allofeensed hiired saadakse kunstlikult vegetatiivse hübriidiseerimisega, kui agregeeritakse kaks varast embrüot. Kui valida lähtevanemateks erisuguse pigmentatsiooniga liinid, on osa järglasi sebravärvilised. Seega ei ole võimalik, et organism saab blastotsüstis alguse vaid ühest rakust. Sellisel juhul oleks valge ja pruuni liini agregeerumise tulenuseks kas ainult valged ja/või ainult pruunid järglased. Lähterakkude tegelikku arvu näitab statistika, millises vahekorras on eri värvusega järglasi. Kui oleks kaks lähterakku, siis peaks 50% tõenäosusega olema sebravärvilised hiired, kui kolm lähterakku, siis oleks 75%-l juhtudest sebravärvilised loomad, kui oleks neli lähterakku, siis ulatuks vöödiliste loomade arv 87,5%-ni. Ameerika teadlase Minzi uurimised on näidanud, et sebravärvilisi on vegetatiivsel hübriidiseerimisel 73% embrüotest, mis viitab, et kogu sisemine rakkude mass ja seega kogu tulevane organism saab alguse kolmest lähterakust ning imetaja organism formeerub kolme raku kloonidest.

Lõigustumise ajal liigub embrüo munajuhas sealsete ripsrakkude ripsmete löökide mõjul enamavalendiku suunas. Enamikul imetajatel implanteerub embrüo emaka limaskestast sisse, milleks trofoblasti rakud sekreteerivad mitmesuguseid proteaase, nagu kollagenaasi, stromelüsiini ja plasminogeeni aktivaatorit. Enne implanteerumist väljub embrüo rebukestast (*zona pellucida*) ehk, teisisõnu, imetaja embrüo koorub munakestast.

## Meroblastiliste munarakkude lõigustumine

### Partsiaalne diskoidne lõigustumine

Lõigustub vaid sügoodi rebuvaba osa, millest kujuneb iduketast ehk blastodisk ehk blastodem. Blastodiski keskosa on rakuvälisest rebust eraldatud **subgerminaalse õõnega** (joonis 36). Subgerminaalse õõne kohalt kumab iduketast läbi ja seda tsooni nimetatakse iduketta **heleväljaks** (*area pellucida*). Ülejäänud osas on iduketast liibunud tihedalt rakuvälisele rebule ja seda piirkonda nimetatakse **tumeväljaks** (*area opaca*). Kodukanal on munemise ajaks idukettas umbes 60 tuhat rakku. Osa rakke on laskunud subgerminaalsesse õõnsusse ja moodustab seal hõredalt paiknevatest rakkudest alumise kihi, mis kannab nimetust **primaarne hüpoblast**. Primaarse hüpoblasti koosseisus on esmased



Joonis 36. Kana kahekihilise iduketta moodustumine lõigustumisel (Gilbert, 1994 järgi muudatustega). Vt. veel tekstist.

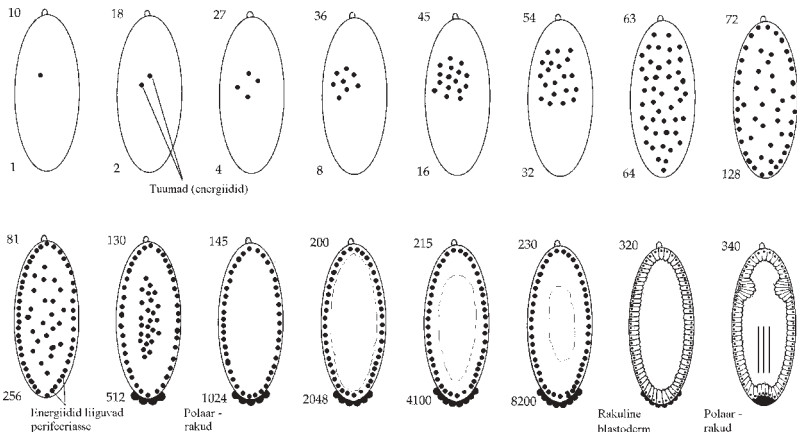
sugurakud. Pealne või välimine iduketta osa on **epiblast**. Iduketta tagumises (posterioorses) servas on epiblasti rakud mitmekihiliselt ja moodustavad **Kõlleri sirbi**. Kõlleri sirbi moodustumise ja ühtlasi tulevase iduketta bilateraalsümmeetria eeldused luuakse juba munajuhas. Kui muna laskub munajuhas, siis pööratakse teda kiirusega 10–15 pöörtunnis. Pööramise ajal on rebuvaene tsütoplasma, millest hiljem kujuneb iduketas, kergem kui ülejäänud rebu. Selline tsütoplasmatilk püüab tõusta ülespoole, mistõttu omandab tagurpidilga kuju. Lõigustumisel on tsütoplasmat rohkem iduketta ülaseravas, millest moodustub Kõlleri sirp ja mis markerib tulevase organismi posterioorse suuna. Kõlleri sirbi alumised rakud rändavad ettepoole primaarse hüpoblasti

suunas ja moodustavad **sekundaarse hüpoblasti**. Epiblasti ja hüpoblasti vahele jääb linnu embrüo blastotsööl.

Kalade lõigustumine on üsna sarnane amfiibi lõigustumisele, kui tema blastula idukettana laiali laotada.

### Partsiaalne superfitsiaalne lõigustumine

Sellisel lõigustumisel jaguneb esialgu vaid sügodi tuum, mis paikneb sügodi keskel oleva rebu tsentraalses osas. Tuum teeb läbi rea mitootilisi jagunemisi, näiteks *Drosophila*'l toimub see kuni 256 tuumani (joonis 37), kusjuures iga tuuma jagunemine võtab aega vaid 8 minutit. Seejärel rändavad tuumad perifeeriasse, moodustavad seal ilma rakude vaheseinteta süntsütiaalse blastodermi. Vaid need rakutuumad, mis rändasid posterioorsele poolusele, moodustavad kohe enda ümber membraanid ja nendest saavad alguse sugurakud (vt. Gametogeneesi). Kui tuumad jagunevad sügodi keskel, siis on igal ühel ümber oma mikrotorukeste ja mikrofilamentide rikas tsütoplasma. Selliseid tuumi koos nendega seostunud tsütoplasmasaartega nimetatakse **energiidideks**. *Drosophila* embrüo formeerib rakude vaheseinad ühtseks blastodermiks alles 14. rakutsükli, millal algab asünkroonne lõigustumine. Rakutsükkel hakkab pikinema juba 13. tsükli ja ulatub 14. tsükliks 75 minutini. Asünkroonsele lõigustumisele üleminek ja blastodermi moodustumine sõltub tuuma/tsütoplasma õigest vahekorrast. Üle-



Joonis 37. *Drosophila* superfitsiaalne lõigustumine (joonistatud Gilbert, 1994 järgi). Numbrid ülal näitavad aega minutites; numbrid all näitavad tuumade arvu. Polaarrakud (tulevased sugurakud) on formeerunud 512-tuumalises staadiumis, kogu blastoderm moodustub alles kolm tundi hiljem.

mineku kriitiliseks massiks on 61 kuupmikromeetrit tsütoplasmat ühe tuuma kohta. Seega, haploidse embrüo puhul kestab sünkroonne lõigustumine ühe tsükli rohkem ja blastodermi moodustumise signaal tuleb 15. tsükklis.

Looduses on putukatel rida erandeid superfitsiaalsest lõigustumisest. On teada putukaid, kel on totaalne lõigustumine. Üheks selliseks näiteks on parasiitsed putukad – kirevaablased, kel emane muneb munad teise liigi putuka kehasse. Sügoot lõigustub holblastiliselt, mille tulemusel moodustub diferentseerumata rakkude koondis – polügerm. Kahe nädala jooksul laguneb polügerm väiksemateks rakkurühmadeks, millest igahnest areneb embrüo. See on tüüpiline näide **polüembrüoniast**, kus üks embrüo jaguneb mitmikuteks. Moodustunud embrüod on kahesuguse saatusega. Umbes 10% embrüotest moodustab sellised vastsed, mis on spetsialiseerunud tapma samas peremeesputukas arenevad teiste putukate embrüod. Sellised larvid hiljem hukuvad ja ülejäänud 90% embrüotest arenevad normaalsed putukad.