

ÖSSZEHASONLÍTÓ FEJLŐDÉSTAN – A FEJLŐDÉSGENETIKA EREDMÉNYEI ÉS TANULSÁGAI

Sass Miklós

Összefoglalás

Az embriológia, tágabban a fejlődéstan, egyre gyorsabban növekvő ismeretanyaga alulreprezentált valamennyi középiskolai tankönyvben, noha az egyetemi képzésbe már jó néhány éve önálló diszciplínaként is bekerült. Korábban elsősorban a fejlődésbiológia egy speciális területe, a leíró embriológia, vagy morphogenesis uralta az anyagot, ami nagyon hasznos és fontos a morfológiai tárgyak és egyes filogenetikai, rendszertani vonatkozások megértéséhez. Ezért lehetett volna egy olyan részletes leírást adni az „összehasonlító embriológia” címszó alatt, amely részletesen leírja egy, vagy több példaállat egyedfejlődésének kezdeti lépéseit, hiszen ez is hiányzik a középiskolai képzésből.

Mégis inkább amellettt döntöttünk, hogy e fejezetben a fejlődésgenetika alapjait ismertetjük. A fejlődésgenetika elsősorban a molekuláris biológiai, genetikai, sejtbiológiai módszerek és ismeretek, valamint a legmodernebb lokalizációs technikák ötvözetén alapuló, csaknem teljesen új tudományterület, ami a klasszikus fejlődéstani jelenségek mögött álló molekuláris mechanizmusokkal és azok mélyebb megértésével, kapcsolataival foglalkozik. Ma már jelentős az a tudáskincse, amely tankönyvi szinten is összefoglalható és az általános biológiai műveltség integráns részévé vált. Ennek a megismerése viszonylag nehéz, részben az idegennyelvű és főként magyar tankönyvek hiánya miatt, részben azért, mert a jelenleg a középiskolákban oktató Kollégák ilyen típusú embriológiai képzésben nem részesül(het)tek. Ebben a rövid kis összefoglalóban e hiányt szerettem volna pótolni. A fejezet az ecetmuslinca (*Drosophila melanogaster*) fejlődését írja le a petesejt érésétől, a megtermékenyítésten, a barázdálódáson, a bélcsíráképzésen át, a csíralemezek és a szelvényezettség kialakulásáig. Igyekszik azon géneket, szabályozási kapcsolatokat bemutatni, amelyek e rendkívül érdekes és fontos jelenségsorokat szabályozzák. Továbbá, rövid kitekintést ad a gerinces állatok és az ember embrionális fejlődésének megértése felé is. Nem gondolom az anyagot középiskolai szinten megtanítani, de fontosnak tartom, hogy a tanárok e területen is rendelkezzenek alapvető ismeretekkel, amely megkönnyíti tájékozódásukat a modern biológia fejlődéstani vonatkozásaiban is.

A fejlődés filozófiai kategória, folytonos, egymásra épülő, mennyiségi és minőségi változások sorozatát jelenti. A biológiai fejlődésnek két vetülete van: a törzsfajlás és az egyedfejlődés. E két folyamat összefüggését írja le a Müller-Haeckel-féle biogenetikai alaptörvény, azt a felismerést mondva ki, hogy az egyedfejlődés a törzsfajlás legfontosabb lépéseinek gyors megismétlése.

Ebben a leírásban az egyedfejlődéssel (ontogenezis) és annak genetikai szabályozásával foglalkozunk. Az egyedfejlődést számos szakaszra lehet bontani. Az ún. proontogenezis az ivarsejtek

kialakulásának, fejlődésének időszaka, amely funkcionálisan nem választható el a további lépésektől. Az ivarsejtek kialakulása után a megtermékenyítés (fertilizáció) következik, amelynek során kialakul a megtermékenyített petesejt (zigóta). Ezt követően indul meg az embrionális fejlődés. A fiatakkor (juvenilis kor) a peteburokból való kikeléstől (vagy a születéstől) az ivarérettség tart. Az ivarérett egyedek a felnőttkorban vannak. Az ivarérettség elvesztése után következik az aggkor, majd az egyedfejlődés végső szakasza, a halál.

Emberben a méhen belüli életkor az embrionális és a magzati (foetalis) fejlődés időszakára oszlik. Amennyiben az önálló létre alkalmas utód fő anatómiai és élettani tulajdonságait tekintve megegyezik a szülői szervezettel, közvetlen fejlődésről beszélünk. Ha az utód (lárvaalak) felépítése, életmódja eltér a szülőkétől, akkor közvetettnek nevezzük az adott állatcsoport fejlődését (pl. rovarok, halak, kétélűek). Ez a leírás az embrionális fejlődés időszakában történő eseményeket tárgyalja.

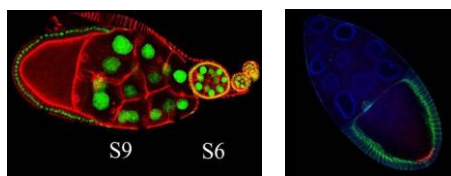
Ha a fejlődésnek csupán a mennyiségi oldalát tekintjük, akkor is csodálatra méltó változásoknak vagyunk tanúi. Például egy emberi petesejt tömege $5 \cdot 10^{-9}$ g, amiből az embrionális és magzati fejlődés során egy kb. 3000 g tömegű újszülött alakul ki. Ezt az alig elképzelhető mértékű növekedést úgy lehet szemléltetni, mintha 1 mm vastagságú pénzérmékből kilenc hónap alatt egy kb. 1000 km magasságú oszlopot kellene építenünk. Hasonlóan, szinte beláthatatlan az embriogenezis során lezajló sejtosztódások száma, amelyet 1000 billióra tesznek. Természetesen az embrionális fejlődés alatt nemcsak növekedés (mennyiségi fejlődés), hanem differenciálódás (minőségi fejlődés) is zajlik. A differenciálódás alatt azt a fantasztikusan összetett és rendkívül sok, időben és térben szigorúan szabályozott lépést értjük, amelynek során a test egyik részéből például fej, a másiból pedig végtagok alakulnak, vagy az egyik sejtből a tüdő, a másiból pedig az idegrendszer sejtjei fognak fejlődni. Ma már tudjuk, hogy a test valamennyi sejtje ugyanazzal a génkészlettel rendelkezik, de az embrionális szervezetben ahogy a sejtek létrejönnek, kölcsönösen hatásokat gyakorolnak egymásra, s ennek következtében valamennyi sejt maga is változik, és változó hatással van a környezetében levő sejtekre. Ezek az egymásra épülő és egymást feltételező változássorok terelik az egyes sejteket egyre specializálódottabb állapotokba, és vezetnek végső fokon a kifejlett állapot eléréséhez.

A modern fejlődésbiológia-fejlődésgenetika legfontosabb felismerése az, hogy az embriogenezis minden egyes lépését egy-egy gén, géntermék szabályozza; azaz az állatok és az ember genetikai állományában programozva van, és generációkról generációkra megőrződik ennek a csodálatosan összetett folyamatsornak gyakorlatilag minden egyes lépése. Távol vagyunk az embrionális fejlődés szabályozásának megértésétől, de néhány példán keresztül tehetünk bizonyos bepillantást ebbe a minden érdeklődő számára zavarba ejtően szép, nagyon bonyolult és fontos, de egyelőre nagyrészt titokzatos világba.

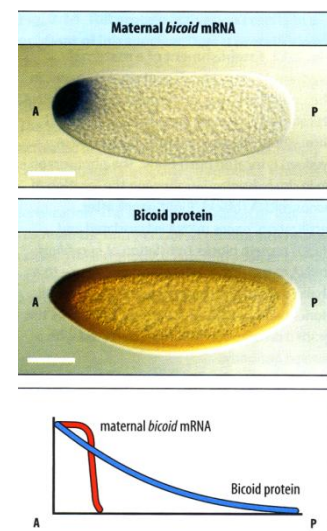
A fejlődésgenetika jelentőségére kétféle kísérletsorozat irányította rá a figyelmet. Az elsők azok a klasszikus fejlődésbiológiai kísérletek voltak, amelyek szerint például ha egy ecetmuslica (*Drosophila melanogaster*) petesejtjének az elülső (vagy a hátulsó) pólusában a fehérjét nagyon

vékony, forró tűvel vagy az RNS-molekulákat UV besugárzással tönkreteszik, akkor azokból olyan embriók fejlődnek, amelyeknek nincs fejük (vagy potrohvégük). A genetikai vizsgálatok eredményeképp pedig arra derült fény, hogy vannak olyan mutációk, amelyek pontosan ugyanilyen morfológiai módszerekkel detektálható (ún. fenotípusos) változásokat okoznak, azaz ez esetben egy gén hibája következtében nem alakul ki a feje az állatnak. Ezek az eredmények azt bizonyítják, hogy már a petesejtben vannak olyan molekulák (mRNS-ek, fehérjék), amelyek szükségesek a leendő embrió feji végének kifejlődéséhez. Az is kiderült, hogy ezek a géntermékek nem magában a petesejtben keletkeznek. Ennek megértéséhez meg kell ismernünk egy kicsit a petesejt kialakulásának folyamatát. A petesejt a petefészek csövecskéiben az ún. törzssejtekből alakul ki. A törzssejt négyszer osztódik (mitotikusan), így 16 utódsejt jön létre. Közülük egy lesz a petesejt, a többi 15 ún. táplálósejtként működik, és a leendő petesejttel citoplazmahidakon át marad kapcsolatban (1. ábra).

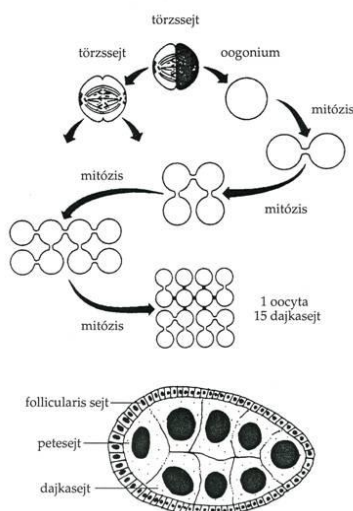
1.b



1.c



1.a

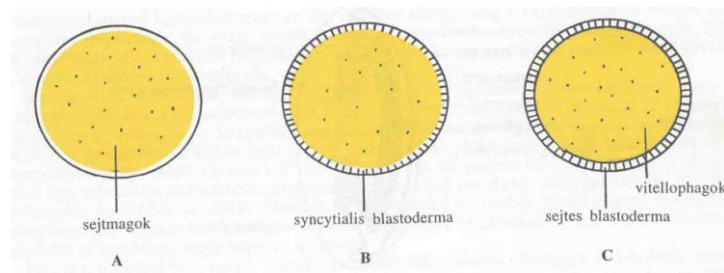


1. ábra. a) A petesejt és a táplálósejtek keletkezése a törzssejtből kiinduló négy mitotikus osztódás útján. b) Egy tüsző szerkezete mikroszkópos felvételen (baloldalt); a tápláló- (kék) és a tüszősejtekben (piros) keletkező fejlődésszabályozó anyagok transzportja a petesejtbe (jobboldalt). c) A bicoid mRNS és fehérje megoszlása a petesejtben

A táplálósejtekben fejeződik ki az ún. bicoid gén. A róla másolódó mRNS a citoplazmahidakon keresztül átkerül a petesejtbe, ahol – fehérjék közreműködésével – a sejtvázhoz kötődik, és a leendő feji végben halmozódik fel. Pontosabban a feji végben a legmagasabb a koncentrációja, majd fokozatosan csökken a farki vég felé. A bicoid gén azok közé a fejlődésszabályozó molekulák közé tartozik, amelyek különböző koncentrációjuk mellett különböző gének, génegyüttesek aktivitását szabályozzák. Az ilyen hatásmechanizmussal rendelkező anyagokat morfogéneknek nevezzük. Ha a bicoid gén hibás, nem lesz az embriónak feje, de ez majd csak a megtermékenyítés után derül ki.

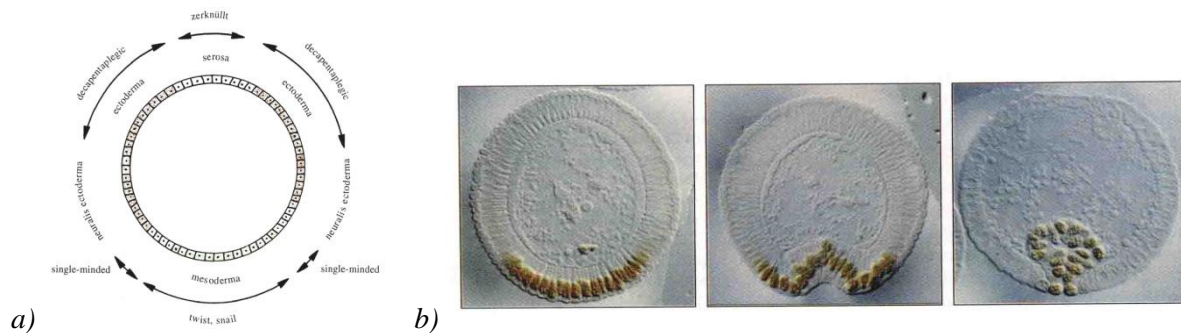
A petesejtet és a táplálósejtek együttesét a petecsőben ún. tüszősejtek ölelik körül. Közülük a leghátulsó helyzetben levőkben kifejeződnek olyan gének, amelyekről a másolódó (ún. hosszú életidejű) mRNS-ek szintén a petesejtbe transzportálódnak. A potrohvég meghatározásában ezen gének termékei játszanak szerepet. Ebben gátló és serkentő hatású gének is részt vesznek. A potrohvég fejlődését (más gének mellett) végső fokon az ún. nanos gén által kódolt fehérje indukálja, mégpedig úgy, hogy gátolja egy, a potrohvég kialakulását gátló fehérje hatását. Ezt úgy bizonyították, hogy a gátló és a serkentő hatású génekben egyaránt mutáns állatokat hoztak létre. Ezek normálisan fejlődtek, nem hiányoztak az utolsó potrohszelvényeik, mivel ezekben az állatokban a nanosnak nem kell semmit gátolnia ahhoz, hogy a normálisan is megfigyelhető fenotípus kialakuljon.

Ez követően a petesejtbe nagyon nagy mennyiségű fehérje és zsírnemű anyag (szikanyag) rakódik be. A szikanyag a rovarok petesejtjében centrálisan helyezkedik el. Az érett petesejt megtermékenyül, és a zigóta sejtmagja sokszorosán osztódik. A keletkező sejtmagok a test periferiális zónájába vándorolnak. Így alakul ki az ún. syncytialis blastoderma. A sejtmagok körül rövidesen sejtmembránok szerveződnek, és szabályos sejtek jönnek létre. Ez a sejtes blastodermaállapot, lényegében a *Drosophila* hólyagcsíra- (blastula-) állapota, csak itt a hólyag belseje nem üres, hanem szikanyaggal van kitöltve (2. ábra).



2. ábra. A) A megtermékenyített petesejt sejtmagja sokszorosán osztódik, majd B) a sejtmagok a széli zónába vándorolnak. C) Rövidesen a sejtmagokat sejtmembrán öleli körül. A centrális helyzetben maradó sejtmagok a sárgával jelzett szikanyag emésztésében vesznek részt

E folyamatok közben és alatt a tüszősejteknek a hasi, hosszanti középsíkba eső sejtjei szintén fejlődésszabályozó molekulákat szintetizálnak. Ezek a molekulák a tüszősejtek és a blastodermasejtek közötti résben oldalra-felfelé vándorolnak. Koncentrációjuk értelemszerűen a hasi középsíkban a legmagasabb, és itt gyakorlatilag telítik a blastoderma sejteken levő receptoraikat. Oldalra-felfelé csökken a koncentrációjuk, ezért egyre több receptor marad szabadon, míg nem a háti középsíkba eső blastodermasejtekhez már nem is kötődik fejlődésszabályozó fehérje. Mivel e fehérjék is morfogénként működnek, más-más gének átíródását serkentik a leendő hasoldalon, az embrió oldalsó blastodermasejtjeiben vagy a leendő hátoldali sejtekben. A morfogén különböző koncentrációja mellett aktiválódó gének funkciója annak a meghatározása, hogy a blastoderma mely részeiből mely csíralemezek alakuljanak ki (3. ábra). Azt, hogy a blastoderma melyik részéből melyik csíralemez fejlődik majd a későbbiekben, fel lehet rajzolni az embrionális test felszínére. Ezt a rajzot nevezzük sorstérképnek.



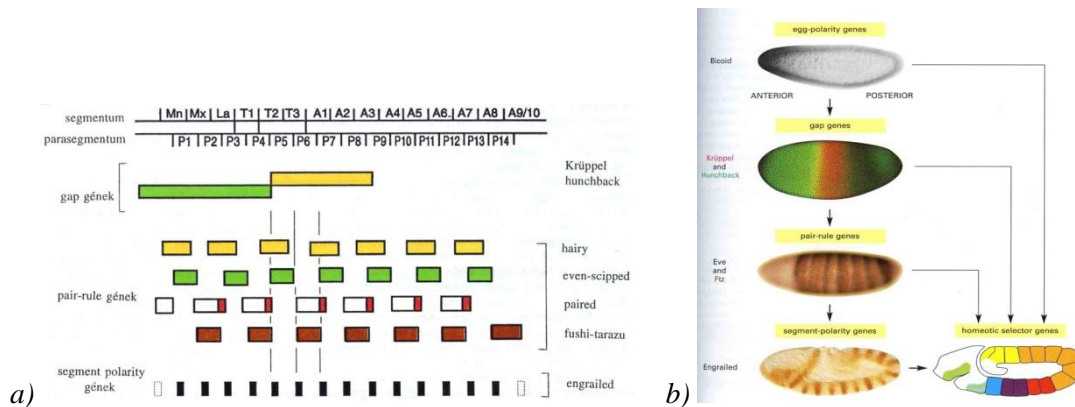
3. ábra. A *Drosophila*-embrió keresztmetszete a csíralemezek kialakulása előtt. a) A rajz a blastoderma egyes részeiből kialakuló csíralemezeket és az azokban kifejeződő géneket mutatja. b) A mikroszkópos képen a mesoderma kialakulását, a gastrulatio folyamatát látjuk, szintén keresztmetszetben. A mesodermasejtek molekuláris markerrel vannak jelölve

Ahogy láttuk, az eddig tárgyalt fejlődési lépések részben a táplálósejtek, részben a tüszősejtek által termelt mRNS-ek, illetve fehérjék irányítása alatt állnak. Ez azt jelenti, hogy e folyamatokat csak az anyai szervezet sejtjeiben működő gének szabályozzák. Az embrionális genom, tehát az anyai és apai eredetű gének kombinációja csak azután fog aktiválódni, majd mRNS-re és fehérjére átíródni.

A csíralemezek megjelenése már a bélcsíra (gastrula) kialakulásának idején zajlik, amikor a test felszínét borító blastoderma egyes részei az embrionális test belsejébe fordulnak. A blastula hasi, hosszanti középsíkjában először egy barázda keletkezik. Az ennek mentén a test belsejébe forduló sejtek egy egyre jobban ellaposodó, vályúformájú kettőzetet alkotnak. Ez lesz a blastodermáról rövidesen lefüződő, középső csíralemez (mesoderma). A következő lépésben lényegileg ugyanilyen sejtmozgás/átrendeződés ismétlődik meg. Az ennek során az embrionális test belsejébe forduló sejtek fogják a külső csíralemezt (ectoderma) és az amnion nevű embrionális burkot képezni. Végül a gastrulatio befejezésekképp az ectodermáról is betűródik egy sejtlemmez, ez lesz a központi idegrendszer kezdeménye.

Ezután a mesoderma feltagolódik, és testszélvényenként egy-egy kis zsákot (pontosabban zsákpárt) képez. Ezt úgy kell érteni, hogy a mesodermazsákok kialakulása határozza meg a testszélvények létrejöttét. A *Drosophilában* 14 testszélvény van. A testszélvények kialakulását szabályozó géneket az ún. genetikai boncolás módszerével fedezték fel. Először létrehoztak sok száz vagy több ezer mutációt, ún. módosított ugráló elemek segítségével. Azok a gének, amelyekbe az ugráló elem (ún. P elem) beépül („beugrik”) elveszítik a funkciójukat. E funkcióvesztések hatását aztán morfológiai, fejlődésbiológiai módszerekkel vizsgálták, és kiválogatták azokat a mutáns törzseket, amelyekben az ugráló elem beépülése sok vagy kevés vagy akár csak egyetlen testszélvény, illetve egy testszélvény egy részének hibás fejlődését okozta. Az ugráló elembe alkalmazott egyik módosítás lehetővé teszi azt, hogy a P elemmel szomszédos genomális DNS egy szakaszát meg lehet szekvenálni. Mivel a *Drosophila* teljes genomjának bázissorrendje ismeretes, meg lehet állapítani, hogy egy adott elváltozást a szélvények szerkezetében mely gén hibája okozta.

Ezen adatok alapján ma már tudjuk, hogy a szelvényezettség kialakulását szabályozó gének három nagy csoportba oszthatók. Az első csoportba tartozók, az ún. gap gének sok vagy legalábbis több szelvény fejlődését irányítják. Hibájuk ezen testszelvények kiesését okozza a fejlődés során. A következő csoportba az ún. pair-rule gének sorolhatók, amelyek – amint a nevük is utal erre – minden második (páros vagy páratlan sorszámú) testszelvény kialakulását szabályozzák. Végül az ún. segment polarity gének az általában ekkor még csak négy sejtsor szélességű testszelvények egy-két sejtsorának fejlődésére vannak hatással (4. ábra).



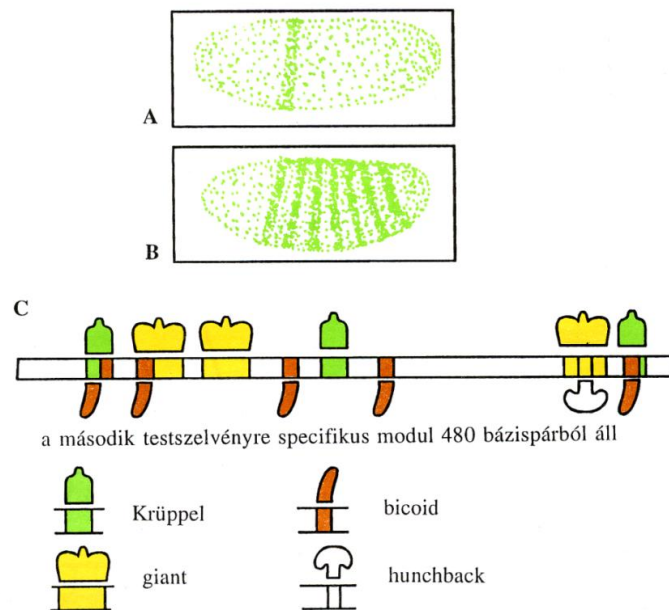
4. ábra. a) A gap, a pair-rule és a segment polarity gének kifejeződése a lárvalis és az imaginális testszelvényekben. b) A bicoid, a gap, a pair-rule és a segment polarity gének kifejeződésének mintázata az embrionális testben

Láthatjuk tehát, hogy ezek a gének kezdetben csak durva szabályozást tesznek lehetővé, nagy testrészek kialakulására vannak hatással. Később egyre finomabbá válik a szabályozás, már csak egy-egy szelvény vagy szelvényrészlet fejlődését határozó génnel aktiválódnak. A szelvényesség kialakulását meghatározó gének kifejeződésének nemcsak az időbeli sorrendje kötött, hanem hierarchikus rendszerbe vannak szervezve. Azaz egy gap gén funkciójának kiesése gátolja az irányítása alá eső pair-rule és segment polarity gének kifejeződését is. Továbbá egy pair-rule gén hibája maga után vonja az általa szabályozott segment polarity gének inaktiválódását is.

Ahogy a feji és a potrohi testvég kialakulását szabályozó gének, e három csoportba sorolt gének is olyan fehérjéket kódolnak, amelyek más gének működését szabályozzák. Például a pair-rule és a segment polarity gének szabályozó régiója extrém nagy méretű. Ehhez a szabályozó régióhoz több példányban is kapcsolódnak a bicoid és a gap gének által kódolt fejlődésszabályozó fehérjék. Egyesek serkentik, mások gátolják az adott gén átíródását. Kombinációjuk határozza meg, hogy a test mely sejtsorokban és mely fejlődési időszakban fejeződjön ki az adott pair-rule vagy segment polarity gén.

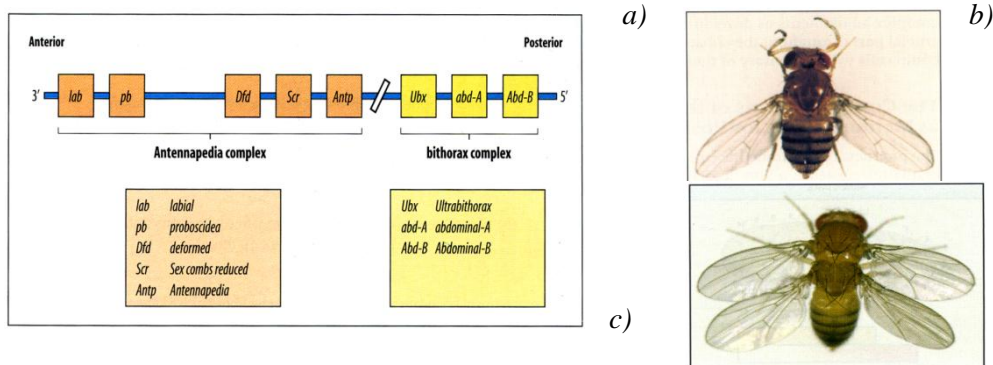
Mіндеzen gének működése összességében azt eredményezi, hogy hatásukra 14 db, a test hossz tengelye mentén elhelyezkedő, egyforma szelvény alakuljon ki. Más szavakkal: létrejön a homonóm szelvényezettség, ami egyed- és törzsfajfejlődéstani értelemben is a valódi, heteronóm szelvényezettséget megelőző állapot.

A *Drosophila* szervezete természetesen heteronóm szelvényezettséget mutat. Az első hat testszelvényből a fej, a következő háromból a tor, végül a hátulsó ötből a potroh alakul ki. E szelvények mindegyike más és más szerveket, tulajdonságokat hordoz. A heteronóm szelvényezettség az ún. homeotikus szelektor gének (más néven HOM gének) működése következtében jön létre. Nyolc ilyen gént ismerünk, amelyek *Drosophilában* két csoportban (az antennapedia és a bithorax komplexekben) helyezkednek el a genomban, mégpedig pontosan abban a sorrendben, ahogy a test hossztengele mentén kifejeződnek (5. ábra).



5. ábra. Az ábra bemutatja, hogy egy pair-rule gén szabályozó régiójához hogyan kapcsolódik három gap gén (Krüppel, hunchback, giant) és a bicoid gén fehérjeterméke

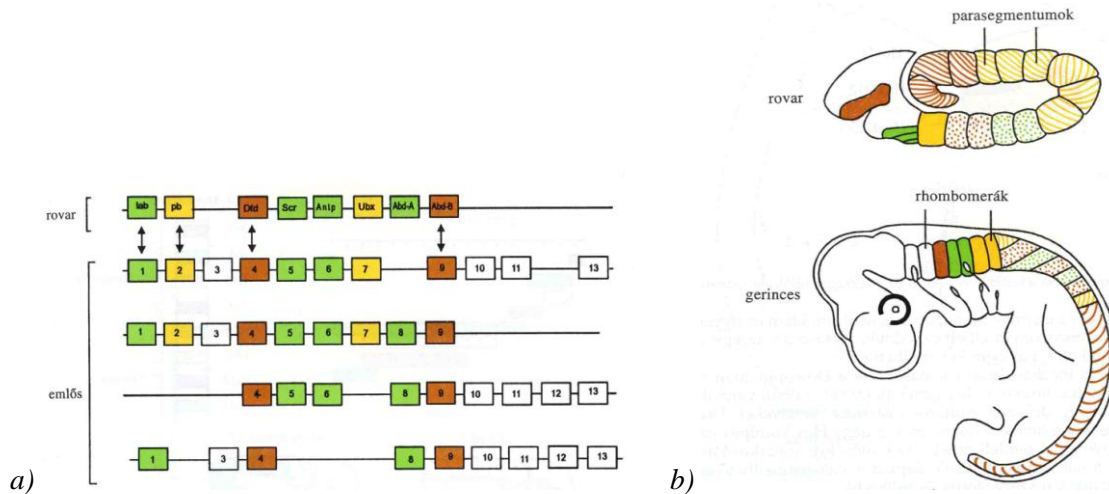
Közös jellemzőjük, hogy valamennyien tartalmaznak egy olyan régiót, amely a róluk másolódó fehérjében a molekula DNS-hez való kötődését biztosítja. Ez a homeobox régió. Ezért nevezik e géneket homeobox- vagy rövidítve HOM géneknek is. Mutációjuk mélyrehatóan befolyásolja a testszelvények fejlődését. Ha a bithorax komplex génei hibásan működnek, a fej és a tor legelső szelvénye normálisan kialakul, de az utánuk következő szelvények egyformák maradnak. Más esetekben egy-egy HOM-gén funkcióvesztése okozhatja azt, hogy a csápok helyén is lábak fejlődnek, vagy két pár szárnya lesz az állatnak (6. ábra).



6. ábra. a) A homeobox-géncsoportok elhelyezkedése a genomban. b) Olyan mutáns, amelyben a csápok helyén is lábak fejlődtek. c) Négy szárnyal rendelkező mutáns légy

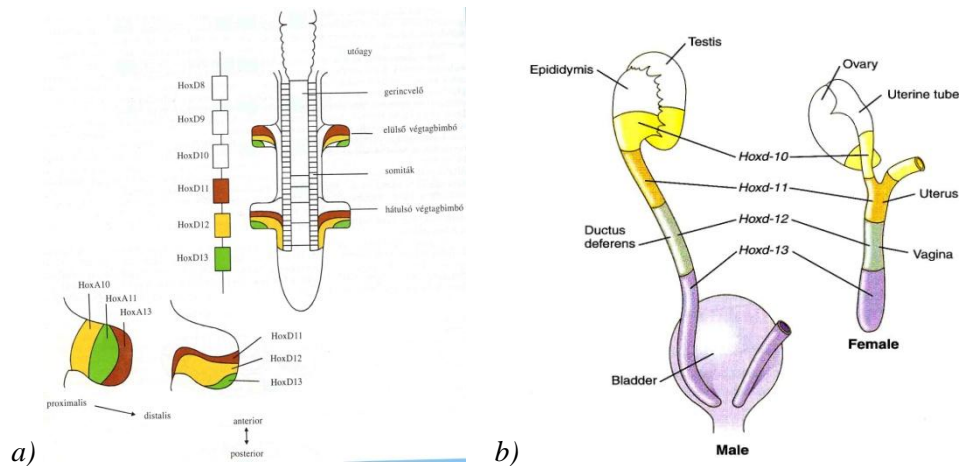
Természetesen már az első pillantásra világos, hogy 8 gén csak úgy határozhat meg 14 szelvényben eltérő tulajdonságokat, ha e gének kombinációi irányítják az egyes szelvények egyedi jellemzőinek megjelenését.

A homeobox génekre vonatkozó legérdekesebb vizsgálatok azok voltak, amelyek rávilágítottak arra, hogy a gerinces állatok, köztük az emlősök és az ember szervezetében is kimutatható a komplexnek mind a nyolc tagja. Ezeket Hox géneknek nevezzük. A Hox gének is pontosan ugyanabban a sorrendben ülnek a genomban, ahogy azt a *Drosophilában* leírták, és ahogy a magasabb rendű szervezetekben is kifejeződnek a test hossz tengelye mentén (7. ábra).



7. ábra. a) A homeobox gének kromoszomális lokalizációjának összehasonlítása *Drosophilában* és egérben. b) A homeobox gének kifejeződési mintázata a *Drosophila* testszelvényeiben és az egérembrió agytörzsi és gerincvelői szelvényeiben

A Hox gének első megismert funkciója az volt, hogy az agytörzsi és a gerincvelői szelvények (az ún. rhombomérák) egymástól eltérő tulajdonságait határozzák meg. Később fény derült arra is, hogy a gerincesek szervezetében a Hox gének négy sorozatban fordulnak elő. Ez nyilván annak tudható be, hogy a törzsfajlás során kétszer duplikálódott a rendszer: ez az evolúciós változások hátterében álló genetikai mechanizmusok egyik legfontosabbika. A kétszeres duplikáció egyrészt véd a káros mutációk megjelenésétől (annak ugyanis szinte nulla a valószínűsége, hogy mind a négy komplexben egyszerre, pontosan ugyanazon génben történjen káros mutáció). Másrészt a négy Hox-komplex az egyedfejlődés során időben és térben más-más sejtekben kifejeződve, más-más folyamatokat irányíthat. A rhombomérák meghatározása mellett például szabályozzák a végtagok fejlődését is. E gének határozzák meg, hogy maguk a végtagok hol helyezkedjenek el a test hossz- és hat-hasi tengelye mentén. Ezenfelül biztosítják azt, hogy a felkar közelebb essen a testhez, mint a kéz, vagy a kéz szervezdeményében melyik irányba nézzen a hüvelyujjunk vagy a kisujjunk (8. ábra). A Hox gének mélyrehatóan befolyásolják számos belső szervünk, például az emésztőszervek, a kiválasztó szervek vagy az ivarszervek fejlődését.



8. ábra. A homeoboxgének kifejeződési mintázata *a)* a gerinces végtag fejlődésében, illetve *b)* a hím és nőstény ivarszervekben

A modern fejlődésbiológia legjelentősebb eredménye és legfontosabb üzenete éppen a legutóbb említett kísérletsorozat, amely igazolja, hogy a rovarokban és a tőlük az evolúció során kb. 600 millió éve elvált gerinces állatokban (majdnem) pontosan ugyanazok a gének szabályozzák a test leglényegesebb és legalapvetőbb tulajdonságait. Ez egyrészt alapvető bizonyíték az élővilág egységére vonatkozóan, így az evolúciós gondolat genetikai, molekuláris biológiai módszerekkel való igazolása. Másrészt lehetőséget ad arra, hogy megismerjük mindazon folyamatokat, a törzsfajlás során kialakult mechanizmusokat, amelyek megőrződnek akár a saját szervezetünkben is, és megértsük, hogy ezek miként határozzák meg a testünk tulajdonságait, működéseit. Egyben magyarázatul és igazolásul szolgál arra vonatkozóan, hogy az alacsonyabb rendű és kísérletesen sokkal jobban megközelíthető modellszervezeteken kapott eredmények jórészt érvényesek lehetnek az emlős/humán rendszerekre is.

SZÓSZEDET

bélcsíra: a hólyagcsírából, egyszerűbb esetben betűródéssel létrejövő, fejlődési állapot, alak, amelyben már megjelenik a külső, a középső és a belső csíralemez

blastoderma: a hólyagcsíra (blastula) üregét, vagy rovarokban a szikanyagot egy rétegben körülölelő sejtek összessége

blastula: I. hólyagcsíra

csíralemez: embrionális sejtekből felépülő, egyrétegű hám, alapesetben három típusa van: a külső csíralemez (ectoderma), a középső csíralemez (mezoderma) és a belső csíralemez (entoderma, vagy edoderma)

differentiálódás: minőségi változás a fejlődés alatt, pl. a hólyagcsíra sejtjeiből a csíralemezek kialakulása, vagy az ectoderma sejtjeiből a felhám és az idegrendszer sejtjeinek létrejötte

ectoderma: a külső csíralemez

entoderma: (endoderma) belső csíralemez

gap gén: a Drosophila fejlődése során több, egymás után következő szelvény kialakulását szabályozó gének együttese

gastrula: I. bélcsíra

génduplikáció: az a viszonylag gyakran megfigyelhető evolúciós változás, amelynek során egyes gének, vagy génegyüttesek megduplázódnak és az így keletkező genetikai elemek a fejlődés során más-más folyamatokat szabályozhatnak

heteronom szelvényezettség: az az állapot, amikor egy állat szervezetében a testszelvények felépítése és működése különbözik és így kialakulnak a testtájak

hólyagcsíra: az a fejlődési állapot, amikor az egyre gyorsabban növekvő számú embrionális sejtek egy üreget (vagy, rovarokban, szikanyaggal töltött üreget) ölelnek körül

HOM, Hox gének: homeobox gének (HOM génkomplex a Drosophilában, Hox gének a gerincesek szervezetében), amelyek más fejlődésszabályozó gének működését szabályozzák

homonom szelvényezettség: az az elméleti állapot, amikor egy állat testének a szelvényei felépítés és működés szempontjából egymással megegyeznek, azonosak

közvetett fejlődés: a kifejlődött utód felépítését és életmódját tekintve lényegesen különbözik az ivarérett alaktól

közvetlen fejlődés: a kifejlődött utód morfológiai és fiziológiai szempontokból lényeges tulajdonságaiban megegyezik az ivarérett alakkal

megtermékenyítés: fertilisatio, egy petesejt és egy hímivarsejt fajspecifikus egyesülése, a diploid kromoszómaszám visszaállítása, a megtermékenyített petesejt (zygota) kialakulása

mesoderma: a középső csíralemez

morfogén: olyan fejlődésszabályozó molekula, amely a koncentrációgradiensének megfelelően más-más fejlődési folyamatokat határoz meg

növekedés: mennyiségi változás, a sejtek méretének, vagy számának növekedése

ontogenezis: egyedfejlődés, - tágabb értelemben az ivarsejtek keletkezésétől a halálig tartó élet, szakaszai az ivarsejtek keletkezése és érése (proontogenesis), az embrionális és magzati (foetalis) fejlődés, a születés (petéből való kibújás), az újszülött (perinatalis) kor, a fiatal (juvenilis) kor, az ivarérett (adult) kor, az öregkor (senilitas) és a halál

pair-rule gén: a Drosophila fejlődése során minden második szelvényben megjelenő, azok kialakulását szabályozó gének együttese

proontogenezis: az ivarsejtek keletkezése és érése

segment polarity gén: a Drosophila fejlődése során a szelvényeken belüli, egyes sejt sorok kialakulását szabályozó gének együttese

orstérkép: az a „térkép” amely a hólyagcsíra felületére rajzolható és megmutatja, hogy mely részből mely csíralemez (ill. később szervrendszer) fog kialakulni

szikanyag: (vitellin) a petesejtben felhalmozódó, de nem abban termelődő, tartalék tápanyag, amely építőköveket és energiát szolgáltat a fejlődő szervezet számára

táplálósejt: (nutritív sejt, vagy nurse sejt) a petesejtet tartalék tápanyokkal és a fejlődését szabályozó anyagokkal, molekulákkal ellátó sejt típus

törzssejt: az a sejt típus, amely a csíralemezeztől függetlenül alakul ki, majd bevándorol az ivarszervek telepébe, és amelynek szaporodása, növekedése és érése vezet az ivarsejtek kialakulásához

tüszősejt: a petesejtet körülvevő sejtek együttese, amelyek az ivarszerv telepéből alakulnak ki

ugráló elem: olyan genetikai elem, amely a genom integráns része, de egy enzim hatására kivágódhat a DNS egyik helyéről és beékelődhet egy másikba (pl. a Drosophilában ilyen az ún. P-elem). A beékelődés általában a fogadó gén funkcióvesztéséhez vezet.