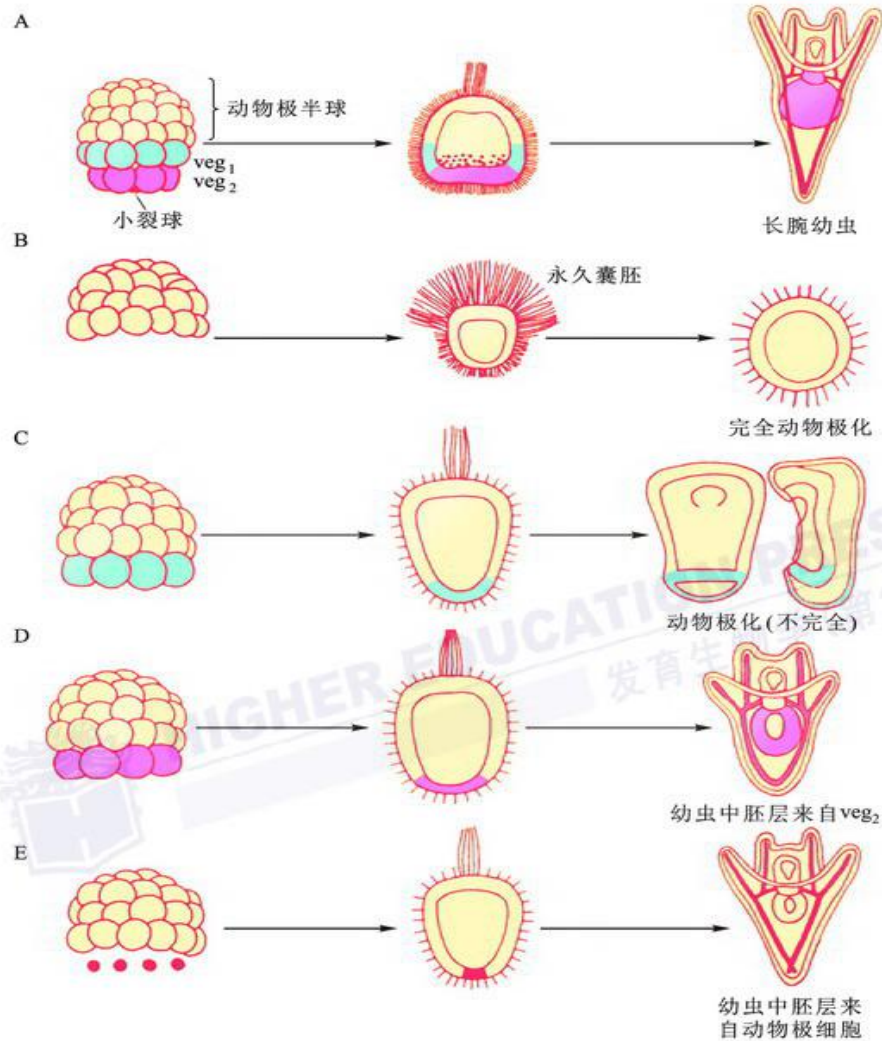


## 第三节 细胞渐进特化

### 3.1 细胞渐进特化的概念

胚胎发育初始阶段，细胞可能具有不止一种分化潜能，邻近细胞或组织的相互作用逐渐限制了它们的发育命运，使它们只能朝一定的方向分化。细胞命运的这种定型方式称为**渐进特化**（或有条件特化或依赖型特化）。

## 典型例证:



1939年, Horstadius进行了胚胎学史上的一个最引人注目的实验, 他首先研究了海胆64细胞期胚胎每一层细胞的发育潜能。

A, 正常发育; B, 分离的动物极卵裂球的发育; C, 动物极卵裂球与veg<sub>1</sub>细胞的组合发育; D, 动物极卵裂球与veg<sub>2</sub>细胞的组合发育; E, 动物极卵裂球与小卵裂球的组合发育。

在每一种组合中, 都有细胞相互作用而改变原定的发育命运的现象。

细胞分化方向取决于动物极化形态素和植物极化形态素的比例。

## 3.2 渐进特化的决定因子

### 形态发生素

通过其浓度确定细胞发育命运的可以扩散的生化分子。



例证:

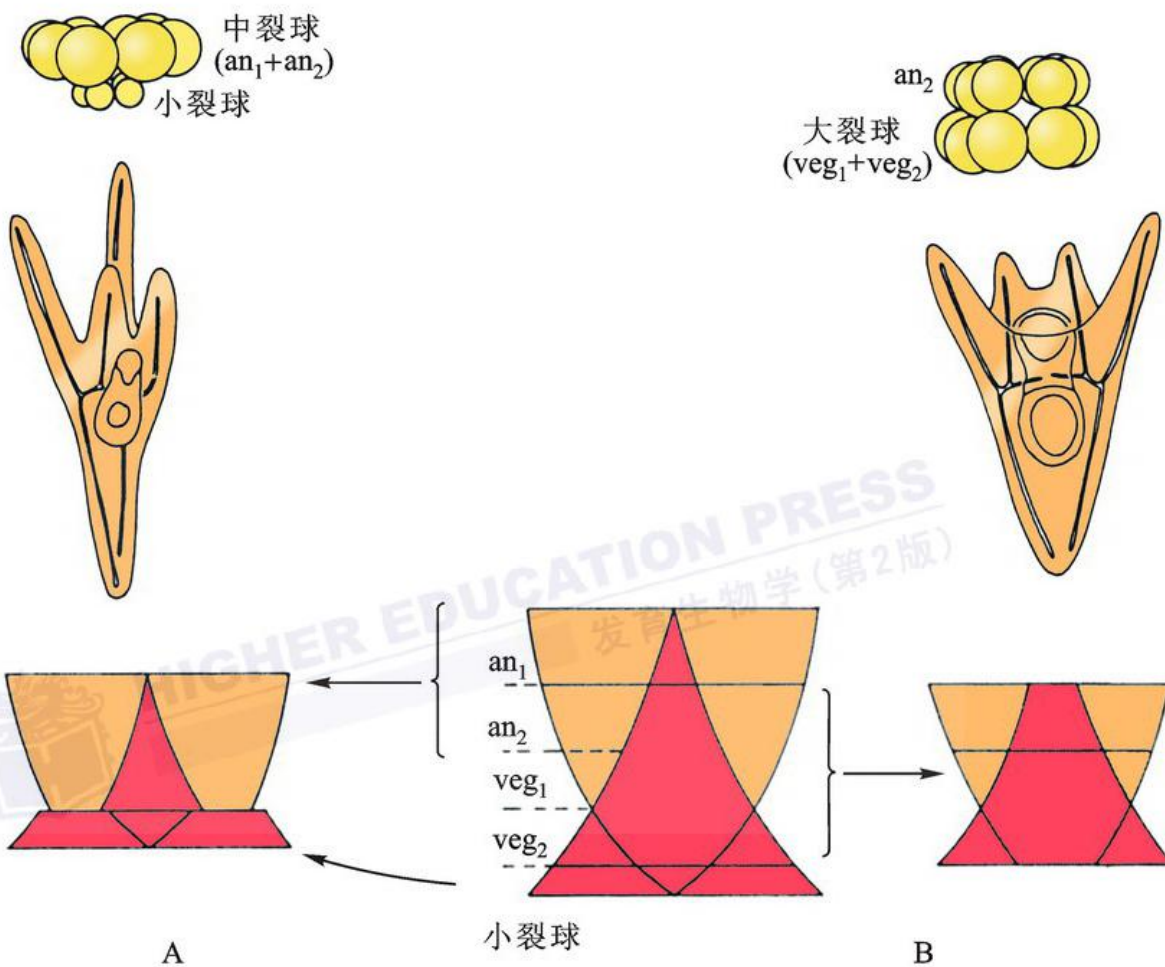
	分离细胞层	+1 小裂球	+2 小裂球	+4 小裂球
A	<div>an<sub>1</sub></div>  <p>永久囊胚</p>			 <p>正常幼虫</p>
B	<div>an<sub>2</sub></div> 		 <p>正常幼虫</p>	 <p>略微植物极化幼虫</p>
C	<div>veg<sub>1</sub></div>  	 <p>植物极化幼虫</p>		
D	<div>veg<sub>2</sub></div>  <p>植物极化</p>			

在海胆胚胎32-细胞期，将每一层细胞分离，再分别和0、1、2或4个小裂球组合。（A）和an1层细胞组合需4个小裂球才能形成正常幼虫（B）和an2层细胞组合，仅需2个小裂球就能形成正常幼虫（C）veg1层细胞和1个小裂球组合即形成植物极化幼虫（D）veg2层细胞缺乏形成正常幼虫的足够动物极特性

动物极化强度从动物极向植物极逐渐递减。



# 由海胆胚胎32-细胞期两极细胞和中间两层细胞形成的长腕幼虫（自Czihak, 1971）



(A) 小裂球加到中裂球  
( $an_1 + an_2$ ) 上

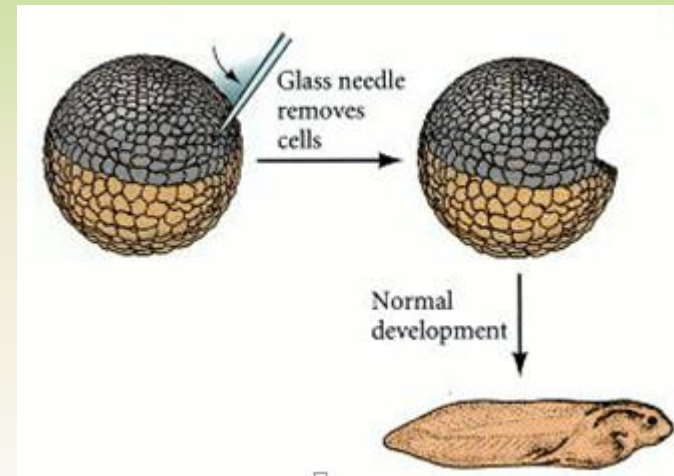
(B)  $an_2$  细胞层和大裂球（未来  $veg_1$  和  $veg_2$  层）相加，两极细胞均不存在。

上述两种组合都能形成正常幼虫。胚胎下方的图示假设的形态发生素梯度。

### □ 3.3 对应的胚胎发育类型——调整型发育

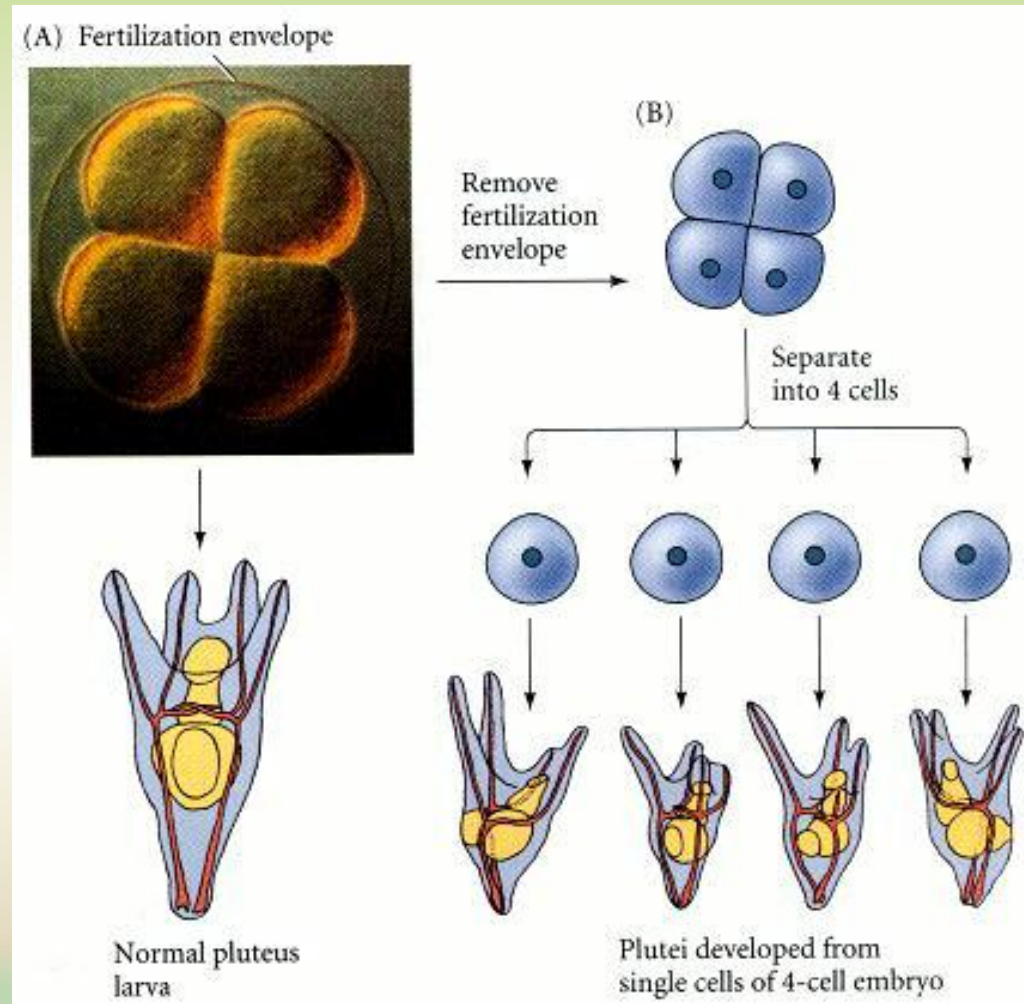
- 对细胞呈有条件特化的胚胎来说，如果在胚胎发育的早期将一个分裂球从整体胚胎上分离，那么剩余的胚胎细胞可以改变发育命运，填补所留下的空缺。以细胞有条件特化为特点的胚胎发育模式称为调整型发育（regulative development）。

海胆、鱼类和两栖类等动物的胚胎属于典型的调整型发育胚胎。在胚胎发育的早期阶段当胚胎受到某些局部的实验性损伤时，仍能通过自身的调节形成正常的有机体。



## 例证：海胆的调整型发育

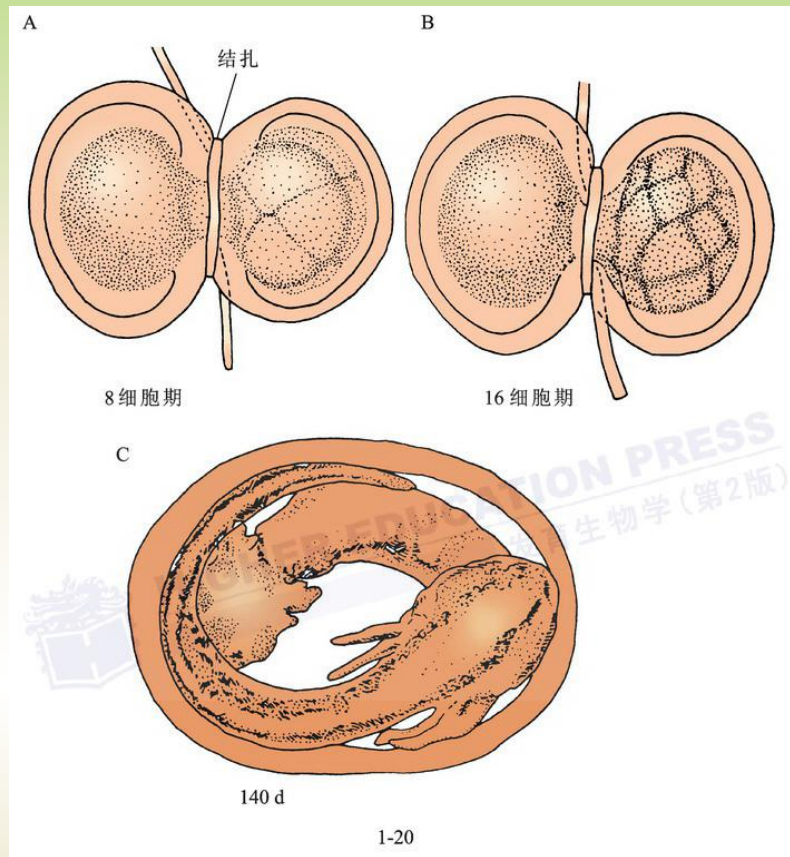
4细胞期卵裂球能发育为完整的幼虫，只不过幼虫体积较小。其每一个卵裂球在被分离后，都能调整自身的发育，以形成一个完整的机体。





## 例证：两栖动物的调整型发育

□ Spemann (1938) 发现在蝾螈的发育中也存在调整型发育的情况。



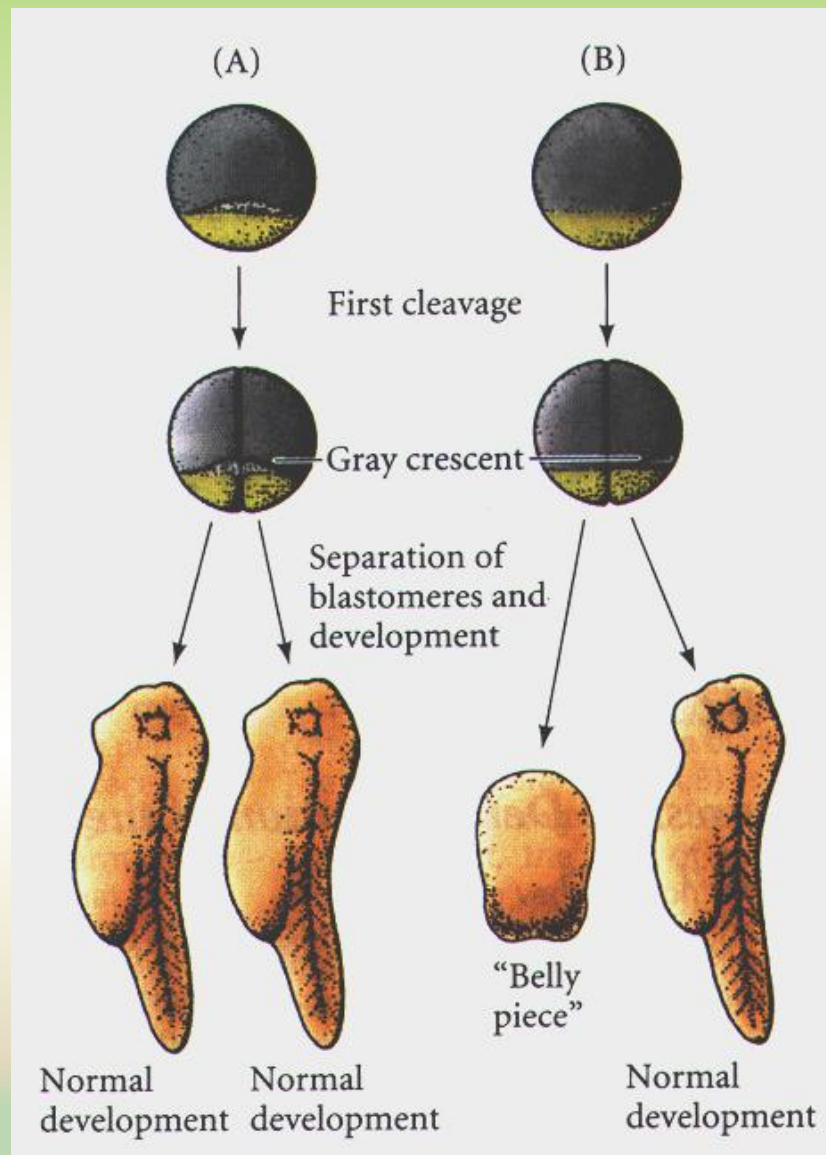
## 例证：哺乳动物的调整型发育

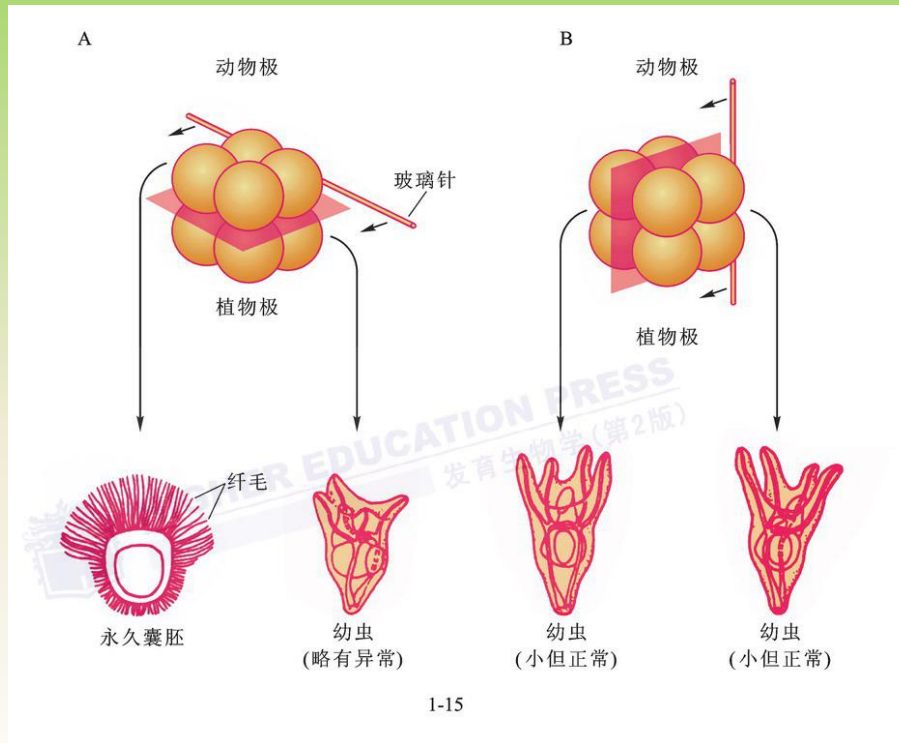
- 哺乳动物的卵是调整型卵子，卵裂期间没有明显对以后的发育分化起决定作用的形态发生决定子的细胞质定域。
- 用传统手段将卵裂球分离培养，证明哺乳动物胚胎2细胞，4细胞及至8细胞的单个卵裂球都具有发育成滋养层和内细胞团的两种可能性。

## 3.4 调整型发育与镶嵌型发育的关联

调整型发育的胚胎中也存在形态发生决定子的细胞质定域

- 两栖类的卵子在受精后会因细胞质流动而形成一个灰色新月区。
- 实验证明灰色新月区含有合子形成完整胚胎所必须的形态发生决定子。
- 镶嵌型发育胚胎和调整型发育胚胎之间的差异只是程度上的不同。





海胆胚胎除了具有典型的调整型发育特点之外，也显示出某些镶嵌型的特点。

8细胞期海胆胚胎的发育。A，沿赤道面将胚胎分为两半，则两部分都不能发育为完整的幼虫。B，沿动植物极轴将胚胎分为两半。每部分都同时具有动物极细胞和植物极细胞，都能形成正常小幼虫。

- 一般来说，在多数无脊椎动物胚胎发育过程中，主要是细胞自主特化在发生作用，细胞有条件特化次之；而在脊椎动物胚胎发育过程中则相反，主要是细胞有条件特化在发生作用，细胞自主特化次之。



## □ 第四节 合胞体特化

### 4.1 合胞体特化的概念

细胞发育命运的特化使用自主特化和渐进特化两种方式。

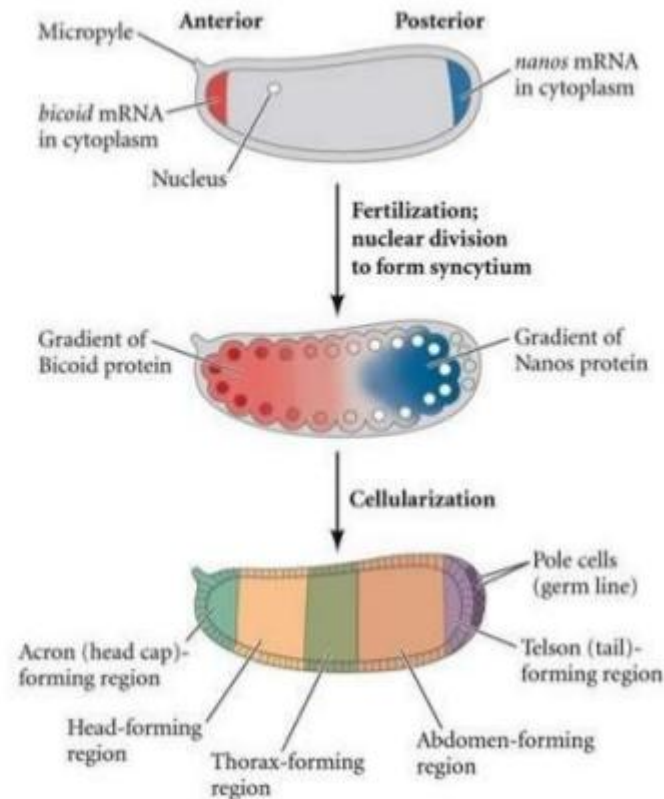
### 4.2 合胞体特化的特征

自主特化和渐进特化共同决运。

典型例证：果蝇受精卵发育形成合胞体囊胚，当合胞体细胞核最终分隔到细胞内时，这些细胞的发育命运大体已经定型。随后细胞发育命运将通过自主特化和渐进特化共同作用。

## Example (in fruit fly)

**Syncytial specification in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. Anterior-posterior specification originates from gradients within the egg cell. *Bicoid* mRNA is stabilized in the most anterior portion of the egg, while *Nanos* mRNA is restricted to the posterior portion of the egg.**





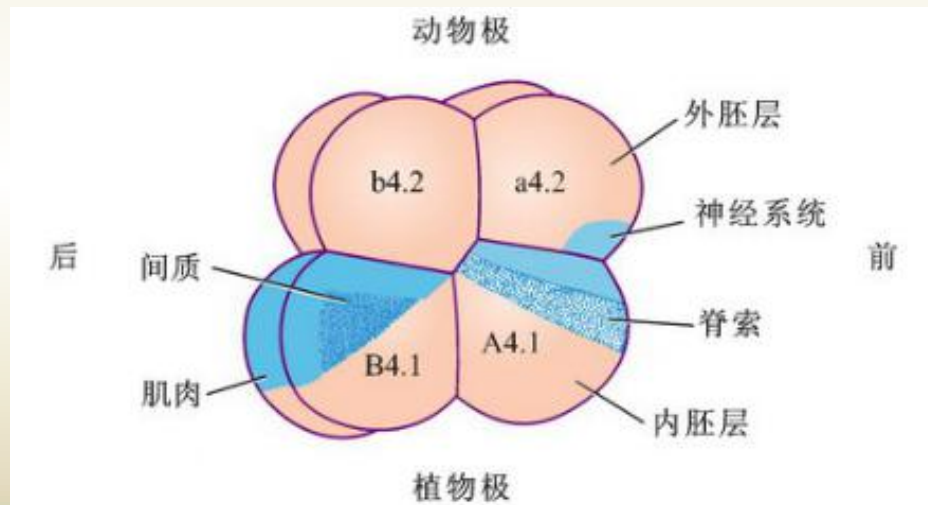
细胞命运决定方式	自主特化	渐进特化	合胞体特化
决定因子	形态发生决定子	形态发生素	形态发生决定子/形态发生素
作用方式	定性（是否含有）	定量（浓度梯度）	定性/定量
胚胎发育类型	镶嵌型发育	调整型发育	
代表动物	海鞘	海胆	果蝇

## 第五节 细胞谱系与胚胎预定命运图

### □ 5.1 细胞谱系

定义：从动物受精卵的卵裂开始，按照卵裂球的世代、位置和特征给予系统的符号和名称，以表明它们彼此之间的关系，称为细胞谱系。

（给每一个卵裂球进行命名，并注明它们分化形成的细胞类型，而建立的一个谱系图）



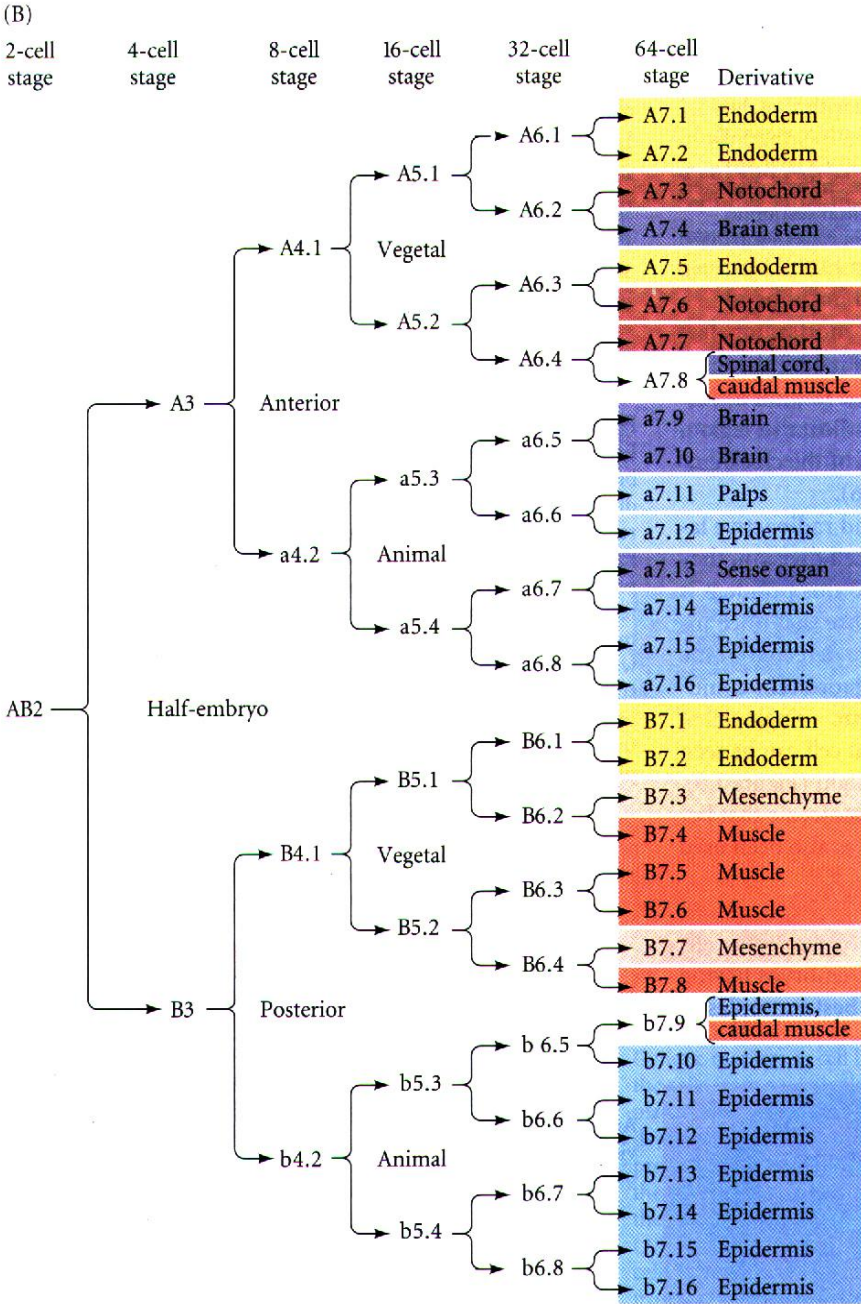


**Zygote**

- AB**
  - A**
    - 1a** Left eye; left velum; apical plate
    - 2a** Left velum; left stomodeum; upper half left statocyst; mantle edge; upper left foot
    - 3a** Left velum; left esophagus
    - 3AB** Velar retractor; digestive glands
  - B**
    - 1b** Velum; apical plate
    - 2b** Velum; dorsal stomodeum; mantle edge; foot retractor muscle
    - 3b** Right velum; right esophagus
    - 3B** Velar retractor; digestive glands
- CD**
  - C**
    - 1c** Right eye; right velum; right tentacle; apical plate
    - 2c** Right velum; right stomodeum; upper half right statocyst; dorsal mantle edge; upper right foot; heart
    - 3c** Right velum; right statocyst; right half of foot; mantle edge
    - 3C** velar retractor; digestive glands; style sac
  - D**
    - 1d** Left velum near eye; apical plate
    - 2d** Mantle edge; tip of foot
    - 3d** Left velum; left statocyst; heart; left half of foot
    - 4d**
      - ME1** Left velar retractor; part of intestine
      - ME2** Right velar retractor; heart; kidney; part of intestine
    - 4D** Lumen of digestive glands; yolk



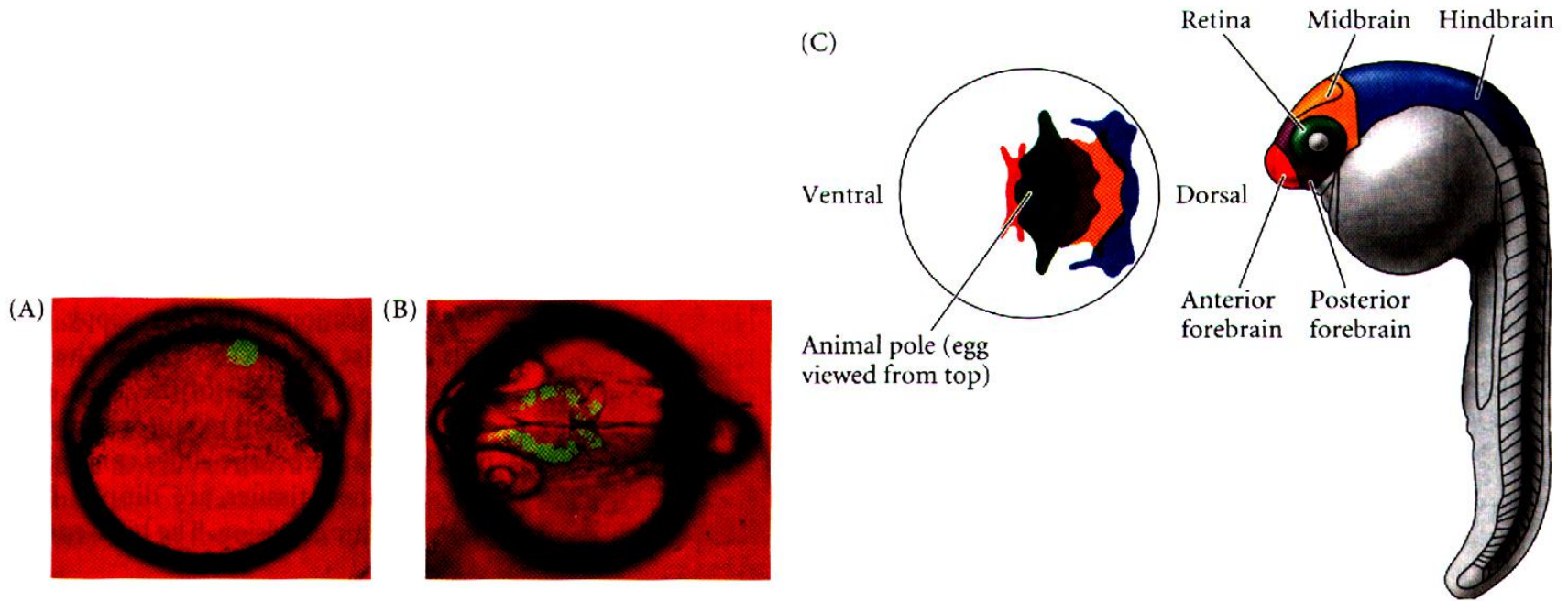
□ 细胞谱系建立意义：  
对于了解卵细胞质的不均等分布和卵裂球发育命运的关系，以及比较不同动物早期发育之间的演化关系，都有重要的作用。



被囊动物细胞谱系

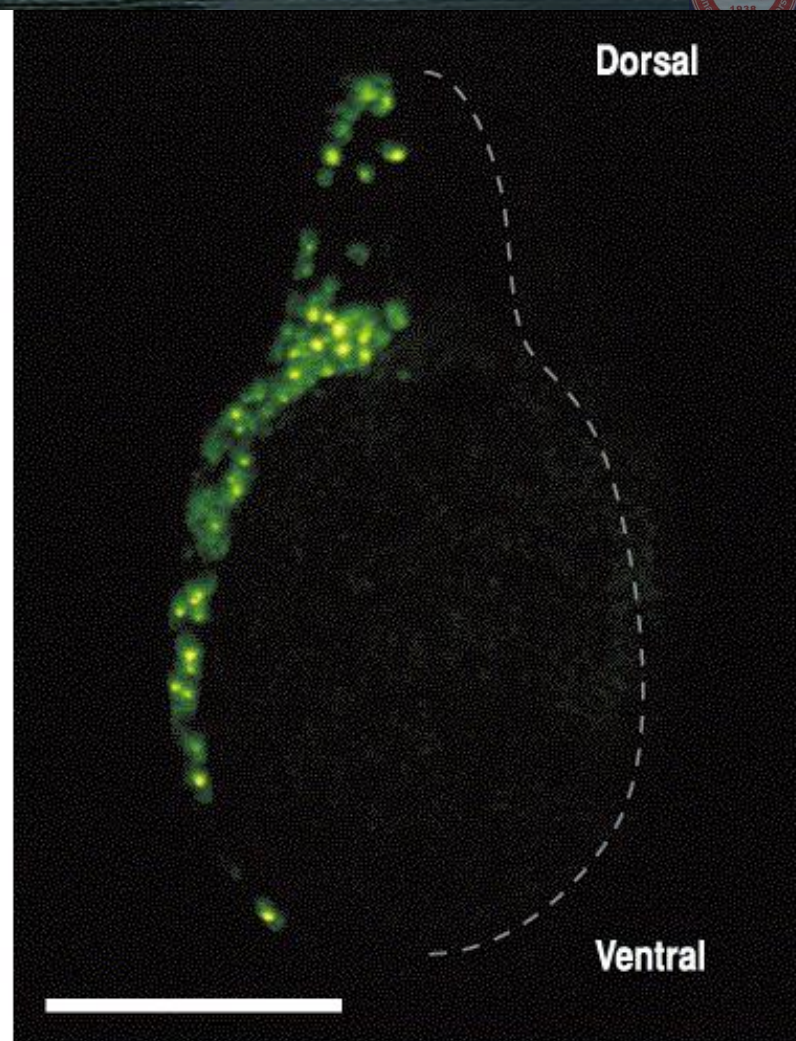
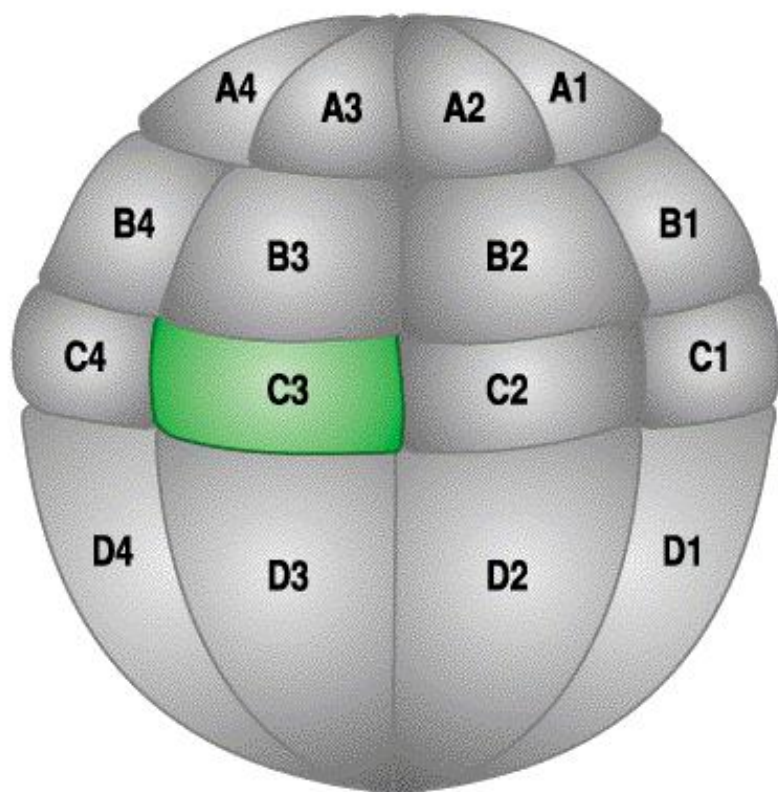
## □ 5.2 胚胎预定命运图

- 定义：对每一个卵裂球进行标记，通过追踪不同卵裂球的发育过程，可在囊胚表面划定不同的区域，显示每一区域细胞的发育趋向，这样的分区图称为胚胎发育命运图（fate map）也称为胚胎预定命运图。



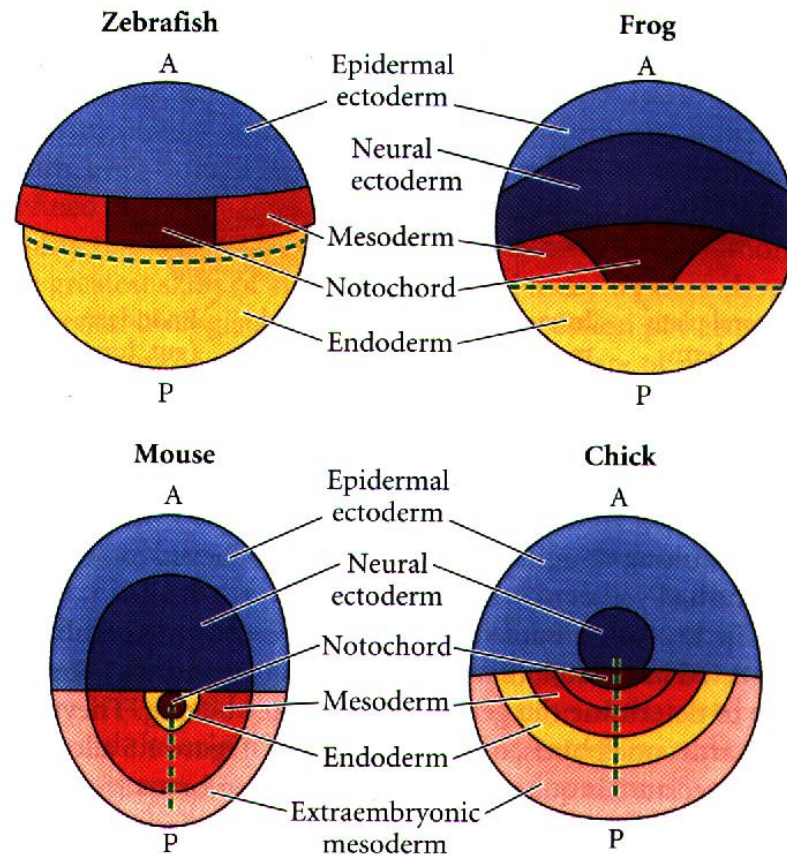
确定卵裂球发育命运的方法，可以通过遗传标记，或通过将非扩散性荧光染料注入到特定的细胞中可以确定胚胎的预定命运图。





例如在爪蟾早期胚胎中用荧光标记的C3裂球，然后在在胚胎尾芽期形成的中胚层一侧细胞检测到荧光，说明**C3**裂球将来发育成中胚层细胞。

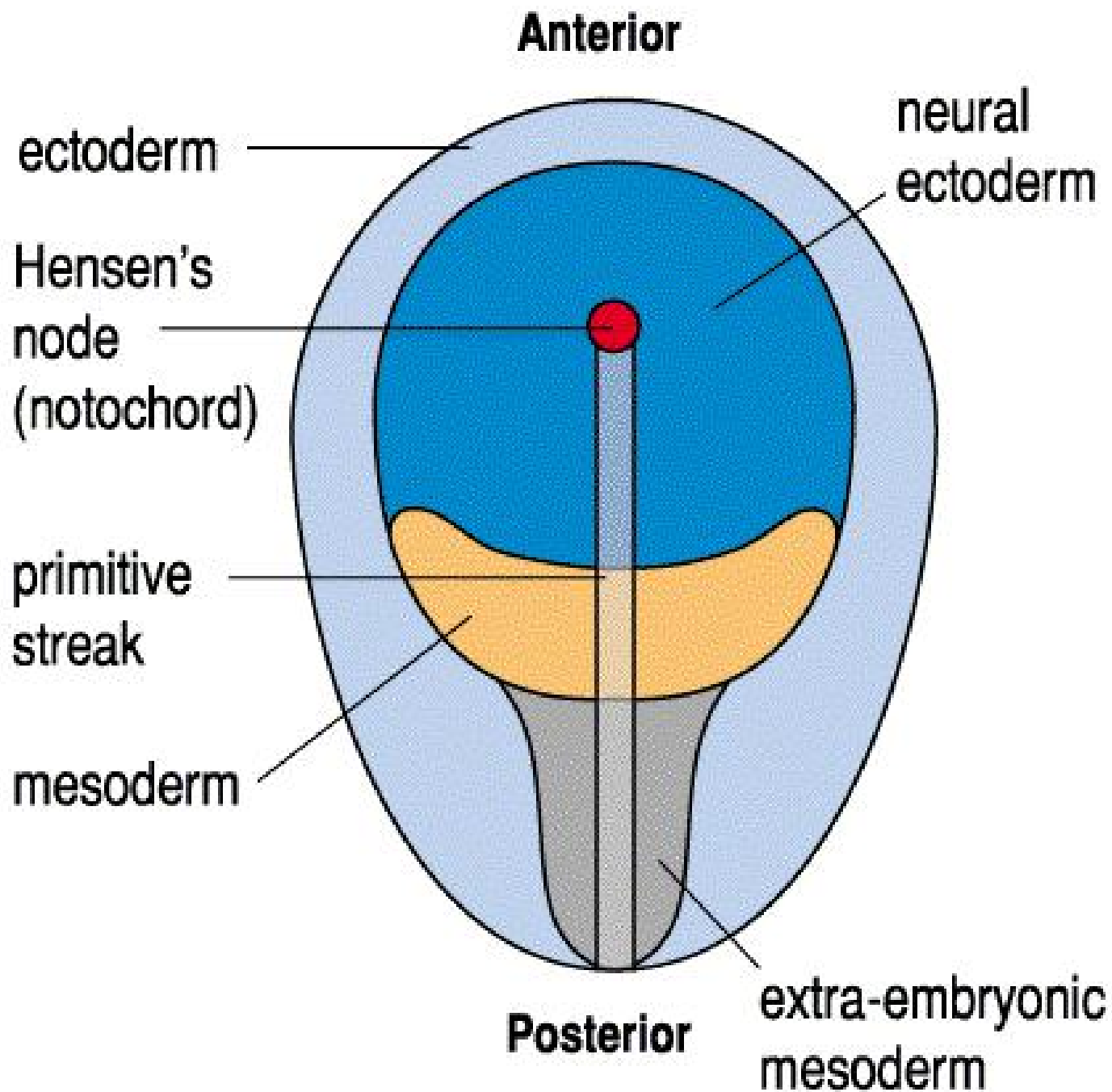
# 几种脊椎动物的胚胎预定命运图



**Figure 1.6**

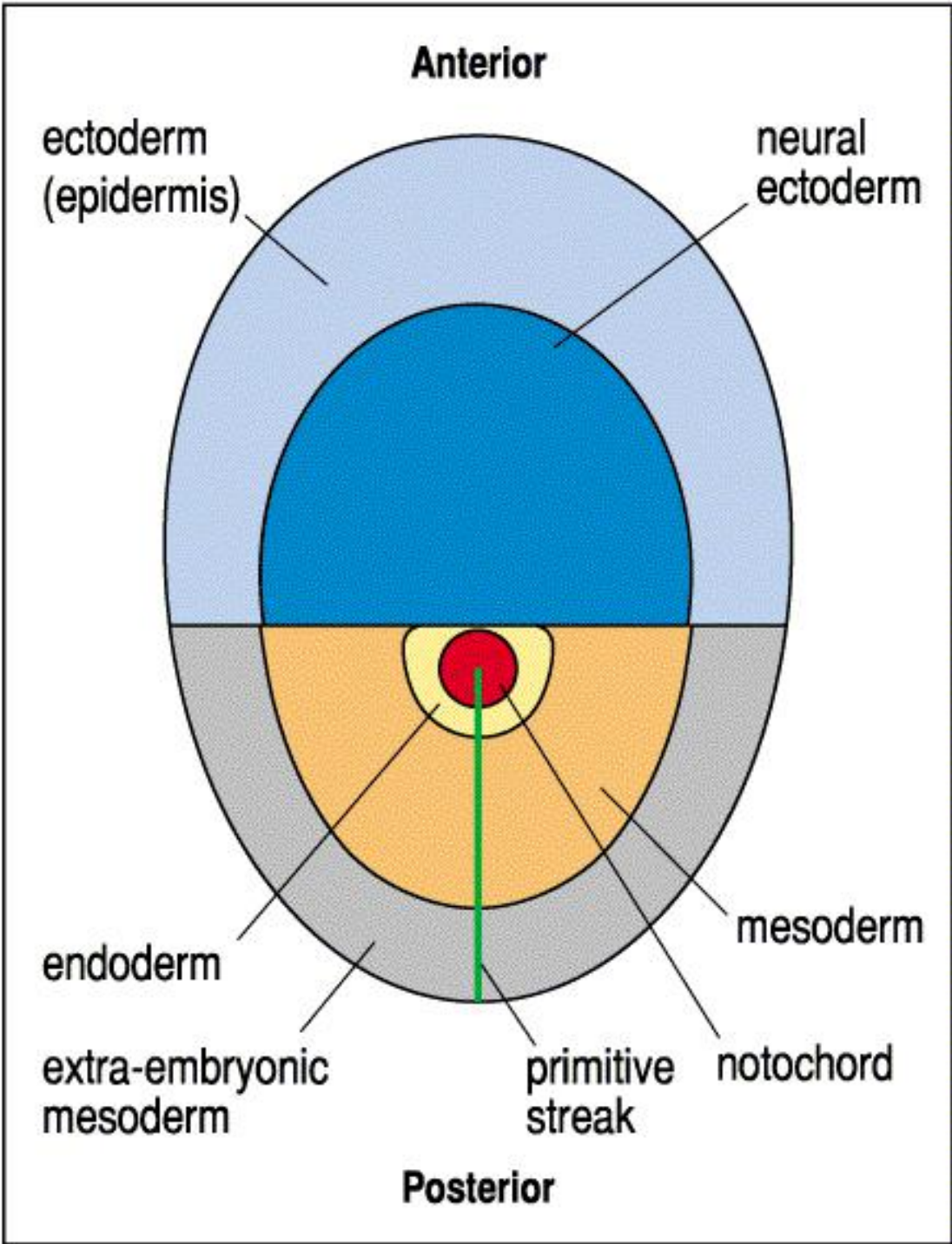
Fate maps of different vertebrate classes at the early gastrula stage. All are dorsal surface views (looking “down” on the embryo on what will become its back). Despite the different appearances of these adult animals, their fate maps show numerous similarities among the embryos. The cells that will form the notochord occupy a central dorsal position, while the precursors of the neural system lie immediately anterior to it. The neural ectoderm is surrounded by less dorsal ectoderm, which will form the epidermis of the skin. A indicates the anterior end of the embryo, P the posterior end. The dashed green lines indicate the site of ingress—the path cells will follow as they migrate from the exterior to the interior of the embryo.



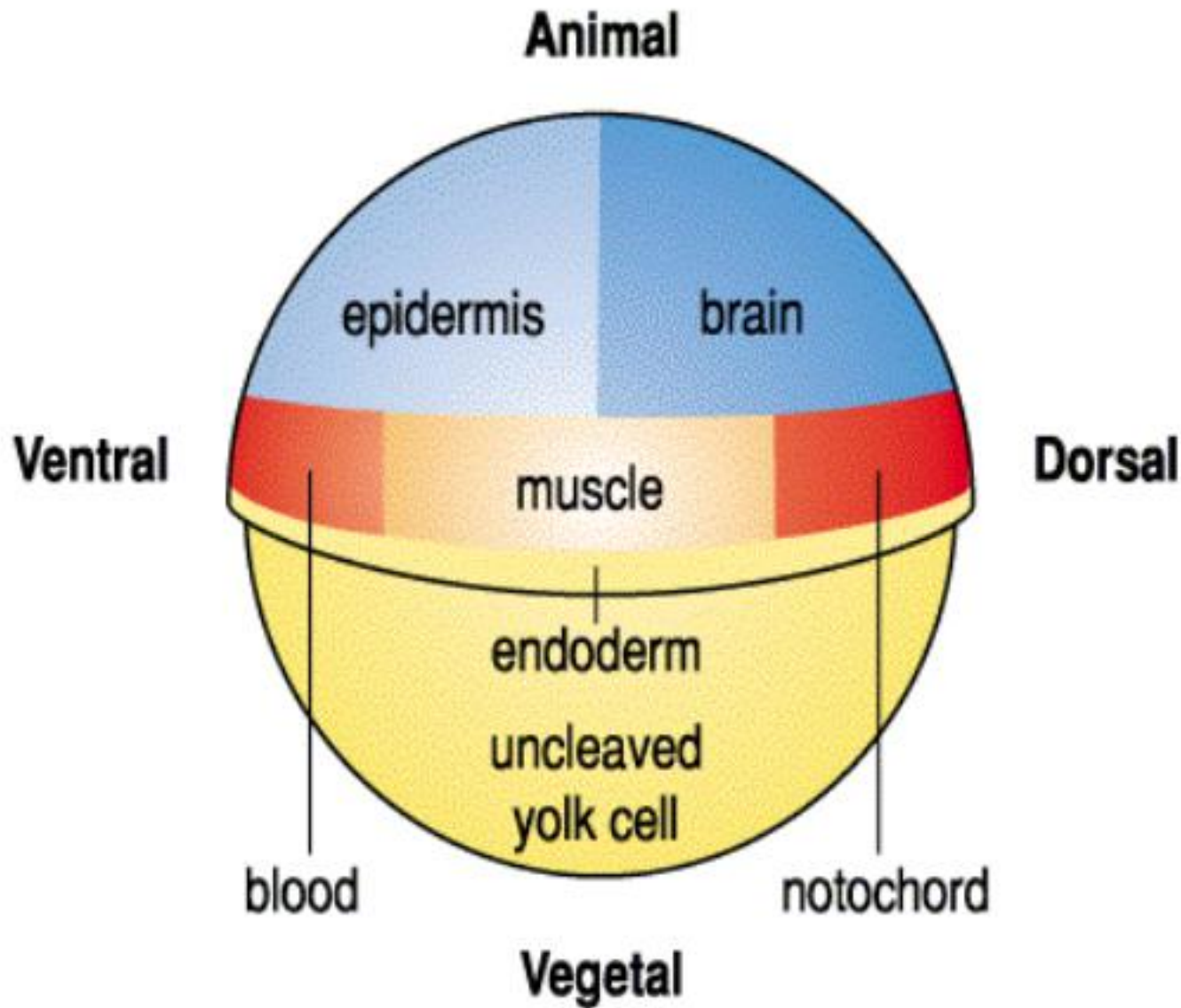


鸡胚原条完全形成时的命运图。

只有在原条形成以后，其命运图才显得较为明确。

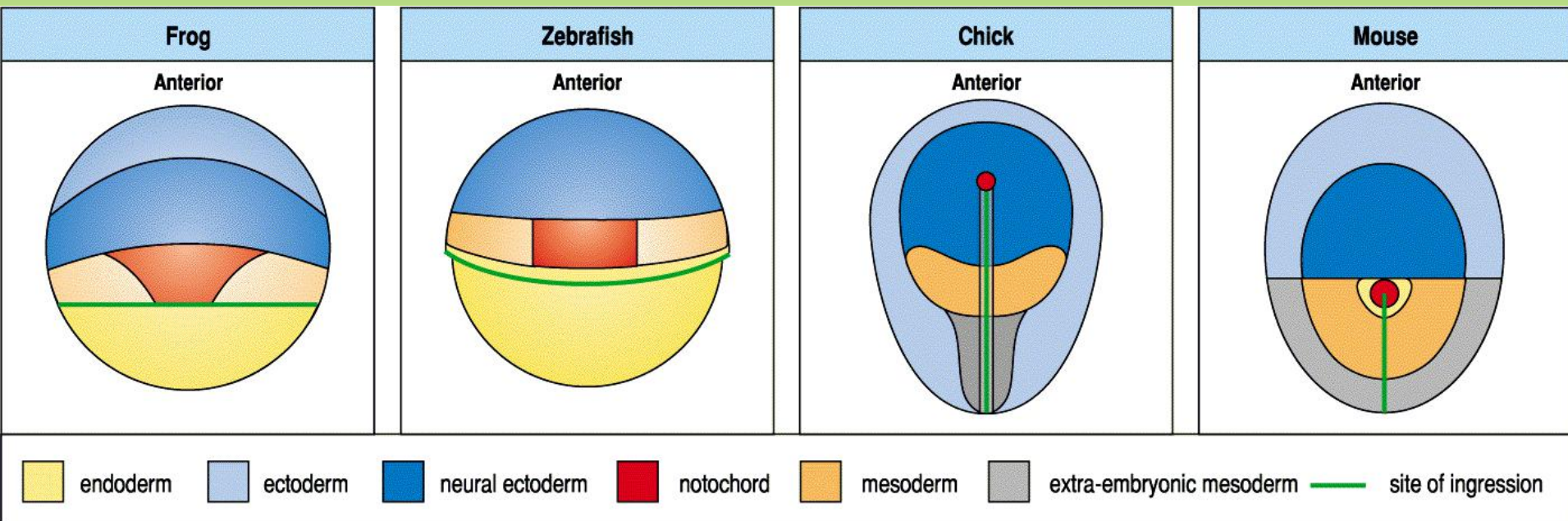


小鼠晚期原肠胚的命运图（背面观），原条已经完全形成。



斑马鱼早期原肠胚的命运图。

植物半球为不分裂的卵黄细胞，其上为胚盘，3个胚层来源于该胚盘。此时部分内胚层细胞已迁入胚胎内。



脊椎动物胚胎命运图比较。