

发育生物学

Developmental Biology

赵兴绪 主编



本书介绍了发育生物学的基本理论、基本知识和研究进展
注重学科的最新进展
基础性、系统性和知识结构合理性融为一体

发育生物学

Developmental Biology

赵兴绪 主编

中国农业出版社
北京

图书在版编目 (CIP) 数据

发育生物学/赵兴绪主编. —北京: 中国农业出版社, 2018. 12

ISBN 978-7-109-25064-2

I. ①发… II. ①赵… III. ①发育生物学 IV.
①Q132

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2018) 第 277064 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区麦子店街 18 号楼)

(邮政编码 100125)

责任编辑 刘 梁 宋美仙

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行
2018 年 12 月第 1 版 2018 年 12 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 53

字数: 1290 千字

定价: 198.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

内 容 简 介

全书共分 12 章，全面系统介绍了发育生物学的建立与进展及研究技术、发育生物学的基本原理、模式生物发育、动物配子发生与成熟、受精与新个体的创建、胚胎生成与早期胚胎发育、性别决定与性别分化、胚轴形成与体轴形成、形态发生与组织构建、胚层分化与器官发生、植物发育生物学及进化发育生物学的基本理论、基本知识和最新的研究进展。

本书可供发育生物学、细胞生物学、遗传学、医学等学科的专业研究人员参考使用。

编写人员名单

主编 赵兴绪（甘肃农业大学）

参编 刘忠华（东北农业大学）

李发弟（兰州大学）

陈秋生（南京农业大学）

崔 胜（中国农业大学）

制图 陈 博（甘肃农业大学）

前 言

发育 (development) 也称为发生, 是指有机体从其生命开始到成熟, 甚至直至老化所发生的变化。动物发育主要是通过受精卵分化形成身体中多种类型的细胞, 构建形成功能上整合的器官。发育也是生物从基因型转变为表型的路径, 可通过从分子水平到生态系统在不同组织层次上对这种路径进行研究。发育过程包括受精、卵裂、原肠形成、器官生成、变态、再生及老化。这些过程也引出了科学上的许多重大问题, 例如血细胞、神经元、胰腺细胞等不同类型的细胞是如何形成的, 这些细胞为何又完全不同? 细胞如何组织形成有功能的器官? 器官如何能知晓其自身适合的大小? 生物如何使得细胞能够增殖? 生物如何再生其组织和缺失的部分? 生物如何将环境信息整合而能正确发育? 发育过程如何发生改变而形成新的生物? 解剖上的变化如何通过发育的改变而发生? 等等。发育中的这些变化形成进化所需要的形态改变的基础。引起发育发生改变的能力大部分是来自增强子的灵活性。增强子元件的序列改变可引起表达某种基因的细胞类型发生变化, 可引起基因表达时间的改变, 或是改变基因表达的程度。改变增强子也可导致募集各种基因或形成新的细胞类型。改变产生转录因子的基因编码蛋白的序列也引起进化改变。而发育的灵活性也可加速进化过程, 使发育偏向于一定的表型。

从传统生物学向现代生物学的发展中, 人们对发育中的形态变化、演化程序和规律等进行了大量的研究。20 世纪 70 年代以前, 人们把研究生物体发生、生长、衰老和死亡整个生命过程演化机制的科学称为发育生物学 (developmental biology), 是揭示生命周期动态演变规律的科学。近年来, 随着分子生物学、细胞生物学、分子胚胎学、生物化学、遗传学、生物信息学等学科的研究进展, 许多极为重要的理论和研究手段已融入对发育的探索, 发育生物学的研究也从对形态发育的观察和发育程序的描述发展到从细胞、亚细胞和分子水平揭示生物发育的机制, 发育生物学也已成为胚胎学、细胞生物学、遗传学、进化生物学等多门学科的汇集点。

发育生物学也是研究生物形态如何随着时间发生变化的科学。最为明显的发育出现在胚胎中, 在这里受精卵发育形成复杂的由各种类型的细胞、组织和身体部位组成的复杂的动物。但是, 发育也可发生在其他环境中, 如缺失的身体部位的再生、幼形动物发育成成体形, 或者甚至在身体内从干细胞连续分化形成新的功能性细胞。

在现代生物学中, 发育生物学占据独特的重要地位, 这是因为其结合了分子/细胞

生物学、遗传学及形态学等学科。分子生物学和细胞生物学研究单个基因和细胞如何发挥作用，在发育中这就是诱导因子、受体、信号传导途径以及转录因子。遗传学直接研究各种基因的功能及这种功能如何与其他基因的激活相关联。形态学或解剖结构为分子事件的结果及原因。发育的首要过程创造出一定的简单的形态，之后这种形态形成进一步的信号传导及反应的基础，由此形成越来越复杂的形态。因此发育生物学也是一门综合性学科，对上述各学科具有重要影响。在研究发育生物学的有关问题时，必须要同时采用上述学科的概念，因为都需要这些概念来阐释所涉及的问题。

现代生物学研究最令人吃惊的结论之一是所有动物发育的机制都非常相似，而这一结论只有在研究发育过程的分子基础时才为人们所了解。几十年前不为人们所知的这些基础现在则由于多学科共同努力而已经十分清晰。在发展过程中，发育生物学也成了生物学研究中最激动人心的研究领域。而这些快速进展也与多学科的深度融合发展密不可分，而且又派生出实验胚胎学、发育遗传学及分子生物学等领域新的学科的增长。

编写本书的主要目的是试图从多学科发展的视角，阐述发育的基本原理及最新的重要研究进展。因此在编写过程中充分注重学科的最新进展，同时也考虑了本学科的基础性、系统性和知识结构的合理性。在编撰中我们力图在重点阐明发育生物学基本理论和基础知识的同时，也尽可能详尽介绍相关领域的最新研究成果，在编写方式和风格方面力求强调科学发展的沿革、经典实验的结果、完整的理论知识和不同的学术观点的阐述，为读者提供更多的学习余地和想象空间，期望对拓展知识面和科学思路有所裨益。

本书在各章末都列出了若干延伸阅读的文献，以供读者进一步学习参考。在正文中，为使读者更直观地阅读、学习，在一些不能很好表现其内容的黑白图旁放置了该图对应的彩图的二维码，需要时可扫码使用。全书正文中的专业名词列出了英文原名及缩写，书末列出了发育生物学常用概念的名词解释，便于读者查阅。需要指出的是，由于发育生物学专业新词汇层出不穷，其中有些词汇各家译法不一，尚无公认的译名，只能以英文原名列出，或使用暂译名。

在编写过程中，承蒙甘肃农业大学陈博先生为本书制图，数届研究生通读全书，为本书的编写做出了很大贡献，在此一并致谢。

由于发育生物学的研究进展日新月异，涉及的知识面极广，因此编写难度很大，而且受编者学术水平所限，书中难免存在遗漏、错讹和缺憾，谨请同行与读者提出批评和建议。

编者

2018年11月

目 录

前言

第1章 概 论

第1节 发育生物学发展简史	1
一、发育生物学的起源	2
二、近代研究进展	3
第2节 现代发育生物学的建立与发展	3
一、细胞理论的建立	3
二、发育遗传学的建立	5
三、细胞行为与细胞功能	7
四、细胞命运决定	8
五、模式形成与位置信息的翻译	13
六、发育的可靠性	14
第3节 发育生物学的研究对象	14
一、局部特化	15
二、细胞分化	15
三、变态	15
四、生长	15
第4节 发育生物学研究的主要问题	15
一、分化问题	16
二、形态发生问题	16
三、生长问题	16
四、生殖问题	16
五、再生问题	16
六、进化问题	17
七、环境整合问题	17
第5节 发育生物学研究技术和方法	17
一、显微镜技术	17
二、组织学技术	18
三、研究基因表达的生化技术	19
四、蛋白质研究技术	21
五、原位杂交法研究基因表达	22

六、显微注射技术	23
七、细胞标记技术	24
八、细胞分选技术	25
延伸阅读	25

第2章 发育生物学的基本原理

第1节 发育的基本特征	27
一、配子生成	27
二、早期发育	29
三、形态发生过程	32
四、生长与死亡	36
第2节 发育的分子生物学原理	37
一、基因	37
二、转录因子家族	39
三、信号传导系统	44
四、诱导因子家族	45
五、细胞骨架	50
六、细胞黏附分子	51
七、细胞外基质	52
第3节 发育的胚胎学原理	53
一、正常发育	53
二、发育承诺	55
三、发育承诺的获得	56
四、同源异型基因	58
第4节 发育的细胞生物学原理	59
一、细胞黏附	59
二、细胞迁移	62
三、细胞信号传导	62
四、细胞死亡途径	73
五、细胞分化状态的维持	75
六、细胞外基质作为分化信号的来源	76
第5节 发育的遗传学原理	78
一、基因的结构	78
二、基因突变	82
三、突变筛选	85
四、转基因技术	85
五、基因组等同性与动物克隆	88
六、差异 RNA 加工	90

七、翻译水平基因表达的控制	92
第 6 节 发育的表观遗传调节	98
一、表观遗传调节的分子机制	98
二、发育过程的表观遗传调节	102
延伸阅读	104

第 3 章 模式生物发育

第 1 节 秀丽隐杆线虫的发育	108
一、正常发育	108
二、胚胎局部特化	110
三、细胞程序性死亡	114
第 2 节 果蝇的发育	115
一、果蝇的发育特点	115
二、果蝇的正常发育	115
三、发育程序	118
四、背腹模式形成	118
五、前后轴系系统	120
第 3 节 非洲爪蟾的发育	126
一、卵子生成、成熟与受精	126
二、胚胎发育过程	127
三、局部特化	131
四、诱导性互作	134
第 4 节 斑马鱼的发育	139
一、正常发育	139
二、局部特化	140
第 5 节 鸡的发育	142
一、正常发育	142
二、胚胎外膜	146
三、命运图	146
四、早期胚胎的局部特化	147
五、器官发生	149
第 6 节 小鼠的发育	151
一、受精	152
二、胚胎发育	153
三、发育过程中的局部特化	158
第 7 节 拟南芥的发育	161
一、拟南芥与作物科学的研究进展	161
二、植物建构相关基因及其在作物改良中的应用	162

三、非生物应激及非生物应激耐受	165
延伸阅读	166

第4章 动物配子发生与成熟

第1节 原生殖细胞的发生	167
一、哺乳动物生殖细胞系的起源	167
二、生殖细胞特化	168
三、生殖细胞迁移	170
四、PGC 行为的控制	172
五、生殖细胞系的多能性	173
六、XX 及 XY 性腺生殖细胞的性别特异性分化	175
七、生殖细胞的两性异形	176
第2节 精子发生与成熟	178
一、精子的结构与功能	178
二、精子生成的基本过程	183
三、精子生成与曲细精管上皮周期	185
四、血睾屏障及在精子生成中的作用	189
五、精子生成过程中细胞事件的协调	192
六、曲细精管微环境与精子生成	197
七、精子生成的基因调控	202
第3节 卵子生成与成熟	210
一、卵巢发生与卵子生成	210
二、卵泡组装	212
三、卵泡生成的动态变化	214
四、卵母细胞生成及原始卵泡形成	215
五、原始卵泡的维持及开始时的募集	217
六、腔前卵泡生成	220
七、壁细胞的形成	222
八、有腔卵泡发育	225
九、卵母细胞成熟	226
十、卵泡生成中的基因表达	230
延伸阅读	231

第5章 受精与新个体的创建

第1节 输卵管环境与新生命的创建	233
一、精子在输卵管中的变化	233
二、卵母细胞在输卵管中的变化	236

三、卵母细胞与精子在输卵管中的互动	237
第 2 节 受精的基本过程	239
一、精子在雌性生殖道中的迁移	239
二、精子-卵丘互作	240
三、顶体反应	241
四、精子穿入透明带	241
五、精子与卵子融合	243
第 3 节 配子受精能力的获得	244
一、卵子受精能力的获得	244
二、精子获能	244
三、获能过程中精子头部质膜的重组	247
四、精子获能的分子机制	251
第 4 节 顶体反应	253
一、顶体反应的意义	254
二、顶体反应过程	254
三、顶体反应的部位	255
四、顶体反应的调节	256
第 5 节 精子 Ca^{2+} 储及其在受精中的作用	260
一、精子的 Ca^{2+} 储	260
二、精子 Ca^{2+} 储通道	261
三、 Ca^{2+} 储在精子中的作用	262
四、受精过程中 CatSper 通道的钙信号传导	263
第 6 节 卵子的多功能透明带	265
一、透明带的基本特性	265
二、ZP3 在受精中的作用	267
第 7 节 卵子表面在受精时的重组	269
一、精子与卵子的互动时卵子表面的变化	269
二、皮质颗粒反应	270
三、内吞作用	270
四、受精膜的形成	271
第 8 节 精卵识别	273
一、精子与透明带的结合	273
二、配子受体	276
第 9 节 精卵互作	279
一、配子膜融合的基本事件	279
二、精子与卵丘的互作	281
三、精子穿过透明带	282
四、精卵质膜的互作	286
五、精卵质膜融合后的事件	288

六、精子-卵子互作机制	291
第 10 节 卵子激活	292
一、调节卵子激活的细胞内第二信使	293
二、引起卵子激活的信号传导途径	294
三、激活卵子的钙振动的动力学	296
延伸阅读	300

第 6 章 胚胎生成与早期胚胎发育

第 1 节 卵裂与囊胚形成	301
一、卵裂的基本特点	302
二、卵裂类型	304
三、卵裂的机制	306
第 2 节 桑葚胚凝结及囊胚形成	308
一、桑葚胚凝结	308
二、囊胚形成	310
三、囊胚延长	311
四、附植前胚胎极性与细胞命运决定	312
五、滋养胚分化及胚胎模式形成的基因调控	314
六、发育早期的创制与破坏	317
七、有丝分裂早期的细胞周期调控	319
第 3 节 附植前胚胎细胞的分化	321
一、附植前胚胎发育的调整特点	321
二、滋养外胚层的命运特化	324
第 4 节 早期胚胎细胞命运决定	327
一、附植前胚胎的形态发生	328
二、发育潜力与发育	328
三、TE 及 ICM 的特化	329
四、PrE 与上胚层的分离	331
第 5 节 胚胎基因组激活	335
一、附植前后胚胎基因组重编程	335
二、受精后早期发育及母体效应基因产物	337
三、合子基因组激活	339
四、早期胚胎的染色质重构及表观遗传	342
第 6 节 胚胎附植	345
一、附植的基本特点	346
二、附植过程	346
三、胚胎滞育与缓附植	351
四、胚胎附植的分子机制	355

第 7 节 怀孕识别与建立	362
一、孕体信号分子与怀孕的建立	362
二、怀孕识别及调控	365
三、怀孕的建立及维持中信号传导途径间的关系	370
延伸阅读	371

第 7 章 性别决定与性别分化

第 1 节 线虫的性别决定与性别分化	373
一、线虫的性别	374
二、线虫的性别决定途径	376
三、TRA-1 对生殖细胞命运决定的转录调控	379
四、性别决定途径的调整与雌雄同体的形成	380
五、TRA-2 与 FEM-3 水平之间平衡的维持	382
六、性别分化及两性异形	383
七、性别决定与性别分化界面	388
八、有待研究的问题	389
第 2 节 果蝇的性别决定与性别分化	391
一、性别决定	391
二、两性异形形成	395
三、两性异形小生境对生殖细胞的调节	404
四、热点问题	408
第 3 节 鱼类的性别决定与性别分化	409
一、鱼类的 PGC 及其分化	410
二、性别决定系统	411
三、性别分化中的发育和细胞事件	421
四、性腺分化	422
第 4 节 哺乳动物的性别决定	424
一、哺乳动物性别决定的研究进展	425
二、性别决定的分子控制	427
三、第二性征分化	431
第 5 节 哺乳动物生殖细胞的性别决定	432
一、生殖细胞的形成、迁移及成熟	432
二、生殖嵴中的双能生殖细胞	434
三、生殖细胞的性别决定	435
延伸阅读	440

第 8 章 胚轴形成与体轴形成

第 1 节 果蝇胚胎生成中前后轴系的确立	442
----------------------------	-----

一、母体对轴系形成的调控	443
二、果蝇胚胎的分节形成	446
第2节 哺乳动物胚胎前后轴系模式形成	451
一、多元性细胞类群确定前极	452
二、胚外外胚层对前端脏内胚层结构域的限制	454
三、前端脏内胚层的起源	455
四、进化特点	456
第3节 背腹模式形成	457
一、发育轴系的形成及胚胎的发育结构域	457
二、DL 核浓度梯度的形成	458
三、背部细胞核浓度梯度对胚胎发育结构域的划分	462
四、Dpp/Sog 浓度梯度对背腹轴系模式形成的调节	463
五、果蝇与脊椎动物背腹轴系模式形成之比较	464
延伸阅读	466

第9章 形态发生与组织构建

第1节 细胞运动与形态发生	467
一、原肠形成前期胚胎的形态发生运动	468
二、原肠形成开始时组织前体的保守分布	470
三、外包	470
四、内化	470
五、收敛与伸展运动	472
第2节 基膜与细胞迁移	478
一、细胞外基质受体在细胞迁移中的作用	479
二、基膜蛋白在细胞迁移中的作用	480
三、细胞外蛋白酶在细胞迁移中的作用	483
第3节 上皮形态发生	484
一、上皮建构	484
二、上皮形态发生的方式	487
三、上皮的分支形态发生	491
四、外部信号对分支形态发生的控制	494
五、反馈在分支树形态构建中的作用	495
第4节 组织构建	496
一、组织类型	496
二、组织更新	499
三、皮肤	500
四、肠道	503
五、造血系统	504

六、间质干细胞与分化转化	505
延伸阅读	505

第 10 章 胚层分化与器官发生

第 1 节 胚层形成及器官发生	509
一、外胚层及其衍生组织的形成	509
二、中胚层及其早期衍生器官	515
三、内胚层及其早期衍生器官	525
第 2 节 外胚层衍生器官的发育	530
一、神经细胞命运决定	530
二、神经胚形成	535
三、神经系统的发育	538
四、中枢神经系统与外周神经系统	545
五、眼睛和耳的发育	559
第 3 节 中胚层衍生器官的发育	564
一、骨骼肌肉系统的发育	564
二、心血管系统器官的发生与发育	577
三、泌尿系统的发育	595
四、生殖系统的发育	601
第 4 节 内胚层衍生器官的发育	607
一、正常发育过程	607
二、消化-呼吸系统的发育	611
三、原始消化管及其衍生器官发育的分子调节	625
第 5 节 皮肤系统的发育	627
一、表皮	628
二、真皮	629
三、皮下组织	629
四、表皮附件	629
五、皮肤系统发育的分子调节	632
第 6 节 免疫系统的发育	632
一、淋巴细胞	632
二、淋巴器官及淋巴组织	634
延伸阅读	636

第 11 章 植物发育生物学

第 1 节 植物的生活周期及基本发育过程	637
一、被子植物的配子产生	637

二、受精	640
三、胚胎发育	640
四、休眠	643
五、发芽	644
六、营养生长	644
七、生长-生殖过渡	648
八、衰老	650
九、植物的生活周期	651
第 2 节 植物腋生枝的分枝	652
一、腋生枝的发育	652
二、腋生芽形成的激素调控	653
三、芽分枝的调节途径	655
第 3 节 芽的休眠与生长	656
一、相对休眠的调节	656
二、自然休眠的调节	658
三、生态休眠	661
四、休眠状态下细胞分裂及发育的调节	661
第 4 节 根的发育	662
一、植物的根系统	662
二、胚胎生成期间根的模式形成	664
三、侧根发育	667
第 5 节 豆类根瘤的发育	668
一、固氮菌胞内共生的进化	668
二、豆类根瘤的起始与发育	669
三、根瘤形成中 NF 的感知与信号传导	671
四、根瘤转染、形成及发育的基因调控	674
五、根瘤老化	676
第 6 节 块茎的发育	677
一、块茎的组成与营养	678
二、马铃薯的块茎发育	678
第 7 节 植物的老化	680
一、植物衰老	680
二、衰老的症状	681
三、叶衰老的调节	682
四、叶老化的遗传调节	685
第 8 节 成花器官启动与发育	686
一、被子植物的花发育	686
二、转录因子 MADS 家族	686
三、从营养生长向生殖生长的转变	687