



面向 21 世纪 课程 教材
Textbook Series for 21st Century

发育生物学

张红卫 主编

王子仁 张士瑾 副主编



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

面向 21 世纪课程教材
Textbook Series for 21st Century

发育生物学

张红卫 主编



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

内容简介

本书是教育部“高等教育面向 21 世纪教学内容和课程体系改革计划”的研究成果,是“面向 21 世纪课程教材”。

本书系编者参考国内外发育生物学及相关教材,结合多年教学实践编写而成。全书共分 6 篇 23 章,全面、系统地介绍了动物个体发育模式,细胞命运特化和胚轴形成,器官形成,细胞分化的分子机制,发育生物学新热点以及植物发育等基本理论和基本知识,同时介绍了发育生物学的最新研究进展。

本书可作为高等学校生物科学专业本科生的发育生物学课程教材,也可供发育生物学、细胞生物学、遗传学、医学、水产学等学科相关专业研究生及研究人员参考和自学用。

图书在版编目(CIP)数据

发育生物学/张红卫主编. —北京:高等教育出版社,
2001

面向 21 世纪课程教材

ISBN 7-04-008956-4

I. 发… II. 张… III. 发育生物学—高等学校—教材
IV. Q111

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 031236 号

责任编辑 王 莉 封面设计 张 楠 责任绘图 朱 静
版式设计 马静如 责任校对 许月萍 责任印制 陈伟光

发育生物学
张红卫 主编

出版发行 高等教育出版社

社 址 北京市东城区沙滩后街 55 号

电 话 010-64054588

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

<http://www.hep.com.cn>

邮政编码 100009

传 真 010-64014048

经 销 新华书店北京发行所

印 刷 北京民族印刷厂

开 本 850 × 1168 1/16

印 张 33

字 数 830 000

版 次 2001 年 8 月第 1 版

印 次 2001 年 8 月第 1 次印刷

定 价 34.60 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

《发育生物学》编写人员

主 编 张红卫
副主编 王子仁 张士瑾

编 者
山 东 大 学 张红卫 左嘉客 陈永喆
兰 州 大 学 王子仁
青 岛 海 洋 大 学 张士瑾

前 言

发育生物学是一门新兴的生命科学,主要研究多细胞生物发育的机制。近十年来发育生物学的研究取得了突飞猛进的发展,发育生物学已成为当代最活跃的生命科学研究领域之一。为适应发育生物学的发展和高等学校发育生物学教学的需要,我们编写了这本教材。

本书将发育生物学的基础理论和基础知识分为6个方面来进行讨论,这6个方面包括动物个体发育模式,细胞命运特化和胚轴形成,器官形成,细胞分化的分子机制,发育生物学新热点以及植物发育。全书共23章,其中绪论、第一章、第八章、第十五~十九章由山东大学张红卫编写,第二章、第三章由上海计划生育研究所左嘉容编写,第四~七章、第二十章和第二十一章由青岛海洋大学张士瑾编写,第九~十四章由兰州大学王子仁编写,第二十二章、第二十三章由山东大学陈永喆编写。另外,孔维华、毛炳宇、张燕君、陈穗云、梁恺龙、颜贵军等同志也为该书的编写付出了劳动。特别是中国科学院细胞生物学研究所丁小燕教授在肩负繁重科研任务的同时,对本书的初稿进行了认真审阅,提出了许多宝贵的意见。高等教育出版社的孙素青、王莉同志为本书的出版付出了辛勤的劳动。在此一并表示衷心感谢。

为了内容的衔接和便于学习者使用,编者力求深入浅出,既讲述了胚胎发育形态学的知识,又介绍了发育分子机制研究的最新进展。但由于发育生物学研究进展太快,编写困难较大,编写时间也较仓促,受学术水平所限,书中欠妥之处和错误在所难免,诚恳希望同行和读者提出批评和建议,以便修改再版。

主编

2001年1月

目 录

绪论	1	第二节 动物发育的主要特征和基本规律	2
第一节 发育生物学的研究对象、任务及其 与其他学科的关系	1	第三节 发育生物学的发展简史	5
第一篇 动物个体发育模式			
第一章 生殖细胞发生	11	参考文献	61
第一节 生殖细胞的起源与分化	11	第四章 原肠作用:胚胎细胞的重新组合	62
第二节 精子发生	17	第一节 海胆	63
第三节 卵子发生	21	第二节 文昌鱼	67
参考文献	30	第三节 鱼类	69
第二章 受精的机制	32	第四节 两栖类	71
第一节 卵母细胞成熟	32	第五节 鸟类	78
第二节 精子获能	33	第六节 哺乳类	84
第三节 精卵识别的分子基础	35	参考文献	88
第四节 配子遗传物质的融合	41	第五章 脊椎动物的早期发育	90
第五节 卵的激活	42	第一节 神经胚形成概述	91
参考文献	43	第二节 中胚层	100
第三章 卵裂	45	第三节 内胚层	118
第一节 胚胎的卵裂方式	45	参考文献	120
第二节 卵裂的机制	57		
第二篇 细胞命运特化和胚轴形成			
第六章 细胞的自主特化:形态发生决 定子	123	第二节 两栖类发育调控	152
第一节 细胞定型和分化	123	第三节 Nieuwkoop 中心	157
第二节 形态发生决定子	125	第四节 神经诱导	159
第三节 胞质定域	128	第五节 反应能力和诱导级联反应	162
第四节 形态发生决定子的性质	139	参考文献	162
参考文献	142	第八章 胚轴形成	164
第七章 细胞命运的渐进特化:胚胎细胞 相互作用	144	第一节 果蝇胚轴形成	164
第一节 验证“种质学说”	144	第二节 两栖类胚轴形成	178
		参考文献	185

第三篇 器官形成

第九章 胚胎诱导与组织、器官形成 189

第一节 初级胚胎诱导 189

第二节 反应组织 191

第三节 异源诱导者 193

第四节 次级诱导和三级诱导 196

第五节 邻近组织的相互作用 196

第六节 单细胞水平的诱导作用 207

参考文献 211

第十章 神经系统的发育 212

第一节 神经系统的组织发生 212

第二节 神经连接的形成 232

参考文献 248

第十一章 附肢的发育和再生 250

第一节 脊椎动物附肢的发育 250

第二节 有尾两栖类附肢的再生 269

参考文献 281

第十二章 眼的发育 283

第一节 眼的早期形态发生概述 283

第二节 视泡发育的机制 285

第三节 晶状体发育的机制 292

第四节 晶状体的再生和转分化 300

第五节 角膜的发育 302

参考文献 305

第十三章 变态——激素调节发育和细胞分化 307

第一节 昆虫的变态 307

第二节 两栖类的变态 318

第三节 在乳腺发育中多种激素的相互作用 328

参考文献 332

第十四章 性腺发育和性别决定 334

第一节 哺乳动物性腺的发育 334

第二节 哺乳动物的性别决定 336

第三节 果蝇的性别决定 344

第四节 雌雄同体 350

第五节 环境的性别决定 353

参考文献 355

第四篇 细胞分化的分子机制

第十五章 基因组相同和基因差异表达 361

第一节 同一有机体不同组织细胞基因组相同的证据 361

第二节 核潜能的限定 363

第三节 基因组相同的例外——基因组的改变 366

参考文献 370

第十六章 染色质水平基因活性的调控 372

第一节 异染色质 372

第二节 选择性基因转录的染色质变化 376

参考文献 377

第十七章 转录水平的调控 379

第一节 基因表达的时间和空间特异性 379

第二节 发育中基因转录水平的调节和变化 380

第三节 差异基因转录的调控机制 384

参考文献 397

第十八章 RNA 加工水平的调控 399

第一节 mRNA 前体与 mRNA 399

第二节 RNA 加工水平的调控 403

参考文献 409

第十九章 翻译和翻译后的调控 410

第一节 翻译水平的调控 410

第二节 早期发育中母体效应因子的影响 413

第三节 翻译和翻译后调控的机制 416

参考文献 423

第五篇 发育生物学新热点

第二十章 动物发育的环境调控 427

第一节 环境对正常发育的调控 427

第二节 环境对正常发育的扰乱破坏作用 439

第三节 遗传和环境之间的相互作用 444

参考文献 445

第二十一章 发育和进化 446

第一节 达尔文的发育和进化观	446	第五节 发育制约因素	455
第二节 胚胎起源	447	第六节 DNA水平的变化和发育进化	459
第三节 新门类的形成	448	第七节 新型细胞的形成	463
第四节 模块化:通过发育产生进化的 先决条件	450	第八节 进化发育生物学	464
		参考文献	465
第六篇 植物发育			
第二十二章 植物的营养生长	469	第二十三章 植物的生殖生长	480
第一节 植物发育生物学概论	469	第一节 成花诱导	480
第二节 植物的早期发育	471	第二节 花器官的发育	483
第三节 植物的分生组织及营养生长	476	第三节 植物的双受精	485
参考文献	479	参考文献	490
索引			492

绪 论

第一节 发育生物学的研究对象、任务及其与其他学科的关系

发育生物学(developmental biology)是应用现代生物学的技术研究生物发育本质的科学。它主要研究多细胞生物体从生殖细胞的发生、受精、胚胎发育、生长、衰老和死亡,即生物个体发育(ontogeny)中生命过程发展的机制。同时,也研究生物种群系统发生(systematics development)的机制。发育生物学并不是传统的胚胎学(embryology),而是20世纪50年代以后,由于分子生物学、细胞生物学、遗传学及生物化学等其他生命学科的发展和与胚胎学的相互渗透,才逐渐发展和形成的一门新兴的生命科学。

生物体在整个生命周期都处于动态的发育中。发育(development)指生命现象的发展,生物有机体的自我构建和自我组织。多细胞有机体的生命过程是一个相对缓慢和逐渐变化的过程,我们称这个过程为个体发育。一般情况下,多细胞有机体的个体发育开始于一个单细胞——受精卵(fertilized egg),或者称为合子(zygote)。由受精卵通过一系列的分裂和变化形成胚胎(embryo)和产生有机体的所有细胞。传统的胚胎学是研究动物从受精到出生之间有机体的发育,即胚胎发育。但有机体的发育在出生以后并未停止,甚至大多数成年生物体也依然继续发育,如成年人皮肤的表皮细胞仍在不断地更新,成体哺乳动物骨髓中仍然有大量的造血干细胞发生。而发育生物学的研究范围不仅涉及胚胎发育,还包括幼体、成体的发育,包括整个生命过程中其他所有生命现象的发展,同时也还包括异常的发育过程,如肿瘤、畸形等。

细胞是构成多细胞有机体的基本单位,个体发育的基础是细胞分化(cell differentiation)。一个单细胞受精卵,如何通过一系列的细胞分裂和细胞分化,产生有机体的所有形态和功能不同的细胞,这些细胞又如何通过细胞之间的相互作用共同构建各种组织和器官,建成一个有机体并完成各种发育过程,这些都是发育生物学研究的主要任务。从另一个角度来讲,任何生命现象都是遗传信息按一定的时间、空间和次序表达的结果,即按照发育的遗传程序(genetic program)展开的结果。发育具有严格的次序性,发育并不是个别基因的表达,而是众多基因表达在时间和空间上的联系和配合。因此发育生物学的主要任务是研究生物体发育的遗传程序及其调控机制。在个体发育中,基因表达的程序、时间、位置和数量是受不同层次的调控机制所控制。阐明发育机制的核心问题是弄清遗传信息以何种方式编码在基因组上,DNA上的一维信息又是如何控制生物体的三维形态结构的构建和生命现象的发展。众所周知,揭示发育和遗传的本质是生命科学中紧密联系的两大难题。经过50年的研究,特别是分子生物学与遗传学研究的结合使遗传学的一系列重大问题取得了突破以后,我们所面临的下一个最大挑战就是对发育本质的揭示。90年代以来,由于在果蝇和线虫发育分子机制研究方面取得的突破性进展,尤其是“反向发生遗传学”方法的应用,人们能够直接

研究高等动物发育中基因的功能。对高等动物发育在基因水平的分析已全面展开,发育生物学的研究进入了一个高速发展的新时期:认识动物和人类发育的分子机制和阐明发育本质的时期。人们把探索生命进化奥秘的希望寄托于发育生物学的研究。许多学者和诺贝尔奖得主纷纷涌向这个领域,发育生物学已成为生命科学研究的前沿和主战场之一。

发育生物学能够成为当代最活跃的生命科学研究领域之一,有两个方面的主要原因:一方面是因为近十年来人们开始能够认识动物发育的分子机制,对动物发育过程基因水平的分析已经全面展开,对植物发育分子机制的研究也已开始;另一方面是由于发育生物学的研究制造了一个网络,将分子生物学、细胞生物学、遗传学、生物化学、生理学、解剖学、免疫学、胚胎学和进化生物学甚至生态学等多种生命科学都整合在一起。发育生物学的形成和发展本身是多学科相互渗透的结果,它代表了现代生命科学的结晶。

目前,由于细胞生物学、遗传学、生物化学及分子生物学的迅速发展,人们对真核细胞基因组的结构及基因表达的调控,基因产物构建细胞结构和调节细胞功能的机制等已有一定的了解,对于许多生物大分子的结构和功能已有所认识,这些成果又使细胞的结构和功能活动在分子水平上得到了更圆满的解释。同时,应用各种分子遗传学和基因工程技术对高等生物发育和遗传的分析取得了惊人的进展,特别是在动物克隆、人类基因组研究计划实施等一系列重大研究成果的带动下,基因、细胞和发育已成为生命科学研究的一条主线。对于发育的研究已成为解决任何其他生命科学问题所必需。通过发育生物学的研究,能够将多种生命科学整合起来,发育生物学的发展也将促进其他生命科学的发展。

发育生物学既是重要的基础生命科学,其研究成果又具有广阔的应用前景,对于解决人口、健康、农业生产的发展和生物资源的利用都有着重要意义。发育生物学的研究不仅涉及正常发育的机制,还涉及异常发育的机制,对于肿瘤、艾滋病、畸形发生机制的研究是临床医学的基础。由于人类基因组研究计划的顺利进行,将能够更清楚地阐明人类正常发育和异常发育的分子机制,这也是攻克癌症和其他绝症的必要理论基础。关于受精和早期胚胎发育机制的研究是计划生育、优生、优育工作的理论根据。克隆技术、胚胎切割、转基因动植物等生物技术的应用,对国民经济和农业现代化的可持续发展具有重要意义。

学习和掌握发育生物学的知识,必须将所学过的其他相关生命科学如分子生物学、细胞生物学、遗传学、生物化学、生理学、解剖学、免疫学、胚胎学和进化生物学等的知识融会贯通,整合起来形成完整的知识体系。同时,必须关注发育生物学研究的动态,了解其新进展,以弥补教科书的不足。学习发育生物学的知识也必须注意理论联系实际,解决科学研究和生产实践问题。

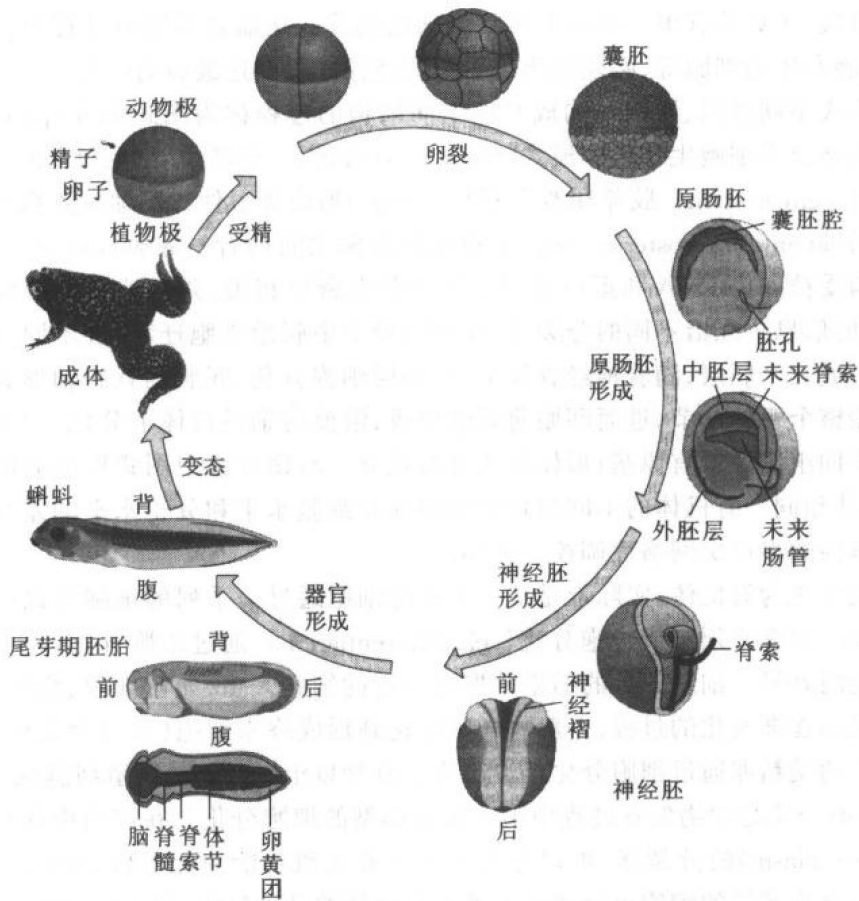
第二节 动物发育的主要特征和基本规律

发育的特征是具有严格的时间和空间的次序性,这种次序性由发育的遗传程序控制。发育是有机体的各种细胞协同作用的结果,也是一系列基因网络性调控的结果。在发育的过程中涉及多种生命现象,如细胞分裂,细胞分化,细胞迁移,细胞凋亡,生长、衰老和死亡等。

多细胞有机体的发育有两个主要的功能:产生细胞的多样性并使各种细胞在本世代有机体中有严格的时间和空间的次序性;保证世代的交替和生命的连续。前一个功能涉及有机体全部细胞

的产生和组织成为结构。从一个单细胞受精卵通过细胞分裂和分化产生肌肉细胞、皮肤细胞、神经细胞及血细胞等所有的细胞表型,这些细胞差异性产生的过程称为分化(differentiation)。不同表型的细胞构成组织、器官,建立结构的过程叫做形态发生(morphogenesis)。生长(growth)则指生物个体大小的增加。有机体通过生长发育成为成熟个体,再经过衰老(aging),最后死亡。发育的第二个主要功能是通过繁殖(reproduction)产生新一代的个体,使世代连续。

新个体的生命开始于两性配子(gamete)——精子(sperm)和卵子(ovum)的融合,其融合过程称为受精(fertilization)。通过受精激活发育的程序,受精卵开始胚胎发育(embryogenesis)。从一个单细胞受精卵发育成为多细胞有机体必须经过非常复杂的过程。在整个动物王国中,由于各种动物的形态不同,其卵子也有不同的类型,胚胎发育的模式是多种多样的,不同器官、系统形态发生的图式也各不相同。但大多数动物都要经过受精、卵裂(cleavage)、原肠胚形成(gastrulation)、神经胚形成(neurulation)和器官形成(organogenesis)等几个主要的胚胎发育阶段才能发育形成幼体,通过生长发育为成体。在动物界中有些动物的个体发育还必须经历变态(metamorphosis),如两栖类必须经历尾部退化、四肢生长和呼吸系统改变等才能发育成为成体(绪图-1)。



绪图-1 爪蟾(*Xenopus laevis*)个体发育的主要阶段和生活史

个体发育从卵子和精子结合、受精开始,经卵裂、原肠胚形成、神经胚形成、器官形成和变态,发育成为成体。由成体产生两性配子,经受精开始另一世代的发育

受精后,受精卵立即开始一系列迅速的有丝分裂,分裂成许多小细胞即分裂球(blastomeres),这个过程称为卵裂。卵裂不同于其他的细胞分裂,在每次卵裂前后,胚胎的体积并不发生变化,细胞周期只包括 DNA 复制和细胞分裂期而没有细胞生长期,因此,通过卵裂产生大量的小分裂球。一般情况下,这些细胞各具有一套完全相同的胚胎基因组拷贝,但是只在细胞群体中生存。到卵裂后期,由这些分裂球聚集构成圆球形囊泡状的胚胎,称为囊胚(blastula)。到囊胚后期,有丝分裂的频率明显降低,以后胚胎进入原肠胚期。在这个时期,胚胎产生一系列广泛的、戏剧性的细胞运动,细胞之间的位置信息发生改变。这一系列使细胞位置发生重排的广泛的细胞运动过程称为原肠胚形成。通过原肠胚形成,胚胎细胞分化成为三个胚层:位于胚胎外层的细胞称为外胚层(ectoderm),位于胚胎内层的细胞称为内胚层(endoderm),位于内胚层和外胚层之间的细胞称为中胚层(mesoderm)。这三个胚层的细胞逐渐获得不同的发育潜能,分化产生不同类型的细胞并建立各种组织和结构。外胚层细胞主要分化形成表皮和神经系统,内胚层细胞主要分化形成消化道上皮和消化腺(如肝、胰等),由中胚层细胞产生心脏、肾、性腺、结缔组织及血细胞等。胚胎在三个胚层建立之后即开始进入神经胚形成阶段,形成脑和脊髓的原基——神经管(neural tube)。神经管是在一系列细胞相互作用下由胚胎背中部的细胞形成的,这也是脊椎动物器官形成的前奏。随后,各种器官原基相继形成,多数器官由一种以上的胚层细胞构成。在器官形成的过程中,有些细胞,例如血细胞、色素细胞和生殖细胞等,必须经历长距离的迁移才能到达最后的位置。

胚胎细胞形成不同组织、器官和构成有序空间结构的过程称为图式形成(pattern formation)。最初的图式形成涉及多细胞生物形体模式(body plan)的建立,后者主要包括胚轴(embryonic axes)形成、体节形成(segmentation)、肢芽和器官原基(anlage)形成等事件。胚轴主要指从胚胎前端到后端之间的前-后轴(anterior-posterior axis)和背侧到腹侧之间的背-腹轴(dorsal-ventral axis)。动物胚轴的形成与受精卵内 RNA 和蛋白质的不均匀分布密切相关,并且涉及一系列早期发育的事件:卵裂将不同的信息分配给不同的分裂球;在原肠形成中胚胎细胞迁移,含不同信息的细胞间发生相互作用并形成三个胚层;随着神经管发生,中胚层细胞分化,胚胎的背腹轴形成;神经管分化,从原脑分节开始整个躯体分节,进而胚胎前后轴形成;沿前后轴进行体节分化,三个胚层细胞进一步分化并构建不同组织和器官原基;形体模式逐渐建立。动物发育中图式形成的调控机制比较复杂,不同的有机体和同一有机体的不同发育阶段都存在细胞水平和分子水平的差异。上述发育过程是在一系列基因的多层次网络性调控下进行的。

从受精卵发育成为有机体,实际上是从一个全能细胞通过一系列的细胞分化产生有机体全部细胞表型的过程。发育必须经历细胞分化(cell differentiation),通过细胞分化产生细胞形态结构、生化组分和功能的差异。细胞分化的结果是形成一定的细胞表型,如血细胞、肌肉细胞、皮肤细胞等等。细胞分化是逐渐变化的过程,一般从开始分化到形成终末细胞(或完全分化)之间要经过多次有丝分裂。人的受精卵通过细胞分化至少产生 250 种以上的细胞。生殖细胞(germ cell)与体细胞(somatic cell)的分化是动物发育过程中第一次最典型的细胞分化。在卵裂中拥有特殊卵质成分——生殖质(germ plasm)的分裂球,可以分化产生具有生殖功能的配子(gamete)的前体——生殖细胞。其他不包含生殖质的细胞可分化产生整个有机体的其他细胞,但不能产生生殖细胞,我们称它们为体细胞。生殖细胞以后迁移到性腺中进一步分化成为配子,这个过程叫做配子发生(gametogenesis)。成体动物的配子经过释放和受精再形成新个体使种族延续,而成熟有机体最终走向衰老死亡。发育中绝大多数细胞的核基因组是保持恒定的,即使在已分化的许多细胞中也包含着完

整的基因组,但细胞分化的潜能逐渐被限定,逐渐地只能发育成为一定范围表型的细胞。由于生物有机体对不同类型的细胞需求不同,为了控制各种细胞的数目和各种器官按一定的比例发育,有机体必须对细胞分裂进行精确的控制和发生一部分细胞凋亡(cell apoptosis)。在成体动物中,发育和分化并未停止,伴随发育的进程,成体细胞衰老、死亡,最终引起个体发育的终止即死亡。

第三节 发育生物学的发展简史

发育生物学是由于细胞生物学、遗传学、生物化学及分子生物学等生命科学的发展和与胚胎学的相互渗透,在胚胎学的基础上发展和形成的一门新兴的生命科学。讨论发育生物学的发展史,有必要回顾胚胎学理论的发展。许多胚胎学的理论建立于数百年以前,有的甚至是几千年以前建立的。回顾这些理论建立的历史,有利于理解现在发育生物学所进行的研究内容。

一、后成论与先成论

早在公元前4世纪,Aristotle(公元前384—322年)对于动物胚胎的不同部分和成体动物各种结构形成的原因就提出了自己的观点。他认为只有两种可能:一种可能是卵子或精子中本来具有微小的结构,在发育过程中逐渐长大形成胚胎和成体的结构;另一种可能是卵子或精子中本来并不具有这些结构,而是在发育过程中逐渐形成的。在观察鸡、星鲨和一些无脊椎动物胚胎发育的基础上,他首先提出了胚胎是由简单到复杂逐渐发育形成的,这个理论后来称为后成论(theory of epigenesis)。在当时,这个理论的影响很大。但到了公元17世纪后期和18世纪,以精源学说和卵源学说为代表的先成论(theory of preformation)占统治地位。精源学说认为胚胎预先存在于精子中,卵源学说则认为卵子中本来就存在微小的胚胎雏形。这两种学说的共同点在于都认为胚胎是成体的雏形,是配子中固有的结构,胚胎发育仅仅是原有结构的增大。这两种学说还认为卵子中含有所有后代的微小胚胎,一个世代包含下一个世代,使种族得以延续。1759年德国科学家Wolff的*Theoria Generationis*和*Formatione Intestinorum*两本著作的发表,再一次提出了后成论的观点。Wolff根据自己对鸡胚发育的仔细观察,认为卵子中并不存在胚胎结构,胚胎与成体并不相同,胚胎发育是逐渐变化的过程。后成论的观点直到19世纪才为人们所接受。

二、细胞理论对胚胎发育和遗传概念的影响

关于生殖细胞的特性和重要意义是随着细胞生物学的发展才逐渐被人们认识到的。1839年德国著名植物学家Schleiden和生理学家Schwann指出,所有生物有机体都由细胞构成,细胞是生命的基本单位;通过细胞的有丝分裂产生其他细胞。因此,发育也必然是逐渐变化的过程。在胚胎发育中,通过受精卵的分裂产生许多新细胞,同时产生新的细胞类型。到19世纪40年代,对于卵子的特性开始有所认识,认识到卵子也是一个细胞,一个特殊的细胞。Weismann进一步提出后代所具有的双亲遗传特性来自于生殖细胞——精子和卵子,来自于两性配子所携带的遗传特性。之后,对于海胆等的研究进一步显示,在受精初期受精卵中包含两个细胞核,其中一个来源于卵子,另一个来源于精子,在受精过程中两个细胞核融合。到19世纪后期,人们通过一系列研究认识到,合子细胞核的染色体中各有一半分别来源于两个亲代,而合子的遗传信息在卵裂过程中平均分配到

子细胞中去,这就为遗传特性的传递提供了物质基础。细胞核的重要作用和染色体在遗传中重要作用的发现,证明了孟德尔遗传定律的正确性。人们通过对染色体数目的比较发现,体细胞的染色体数保持不变,但是在配子形成过程中,二倍体(diploid)的前体细胞经过减数分裂形成单倍体(haploid)的配子,单倍体配子通过受精形成二倍体的合子,由合子再产生胚胎。这些发现揭开了生物学发展史的新篇章。

三、发育的嵌合型和调整型

胚胎是由一个单细胞的合子通过一系列的分裂和分化产生的。自从人们认识到这一点之后就开始探索单细胞合子是如何通过分化产生有机体所有形态和功能不同的细胞。早在19世纪80年代,Weismann就提出了关于细胞、染色体和基因与胚胎发育关系的理论。他认为,合子的细胞核含有大量特殊的信息物质——决定子(determinant),在卵裂的过程中这些决定子被不均匀地分配到子细胞中去控制子细胞的发育命运。细胞的命运实际上是由卵裂时所获得的合子核信息早已预定的,这一类型的发育我们称为嵌合型发育(mosaic development)。在嵌合型发育的卵子中的遗传信息是分散存在的。Weismann理论的核心强调早期卵裂必须是不对称分裂。由于合子成分的不均匀分布,其卵裂结果产生的子细胞彼此之间是完全不同的。胚胎学家Roux(1887)的实验结果也支持Weismann的理论。Roux用烧热的解剖针破坏两细胞时期蛙胚的一个分裂球,结果存活的另一个分裂球只能发育成为半个胚胎。由此他认为蛙的发育存在嵌合型发育机制,细胞的特征和命运是在卵裂的过程中决定的。但Driesch(1891)用海胆为实验材料重复Roux的实验却得到了完全不同的结果。他在海胆两细胞时期将两个分裂球分开,得到了两个发育正常的、个体较小的海胆幼体。Driesch的实验结果第一次证明发育过程中存在调整型发育(regulative development)机制:胚胎为保证正常的发育,可以产生胚胎细胞位置的移动和重排。

四、诱导的发现

尽管Driesch(1876—1941)提出的调整型发育机制已经涉及细胞之间的相互作用,但是一直到诱导(induction)现象发现之后,人们才真正认识到细胞之间的相互作用是胚胎发育最重要的核心问题。诱导是指一类组织与另一类组织的相互作用,前者称为诱导者(inductor),后者称为反应组织,诱导者可指令邻近反应组织的发育。1924年Spemann(1868—1941)和助手Mangold进行了著名的胚孔背唇移植实验。这个实验将蝾螈(*Triton cristatus*)原肠胚早期的胚孔背唇组织移植到另一同期受体胚胎的胚孔侧唇表面,随着受体胚胎发育的进程,大部分移植组织也内陷进入胚胎内,结果到原肠胚后期诱导产生了另一个次生胚。由于胚孔背唇组织具有调控和组织一个几乎完整的胚胎产生的特殊能力,故称为组织者(organizer)。从此,发育中诱导和细胞之间相互作用的重要性才得到充分的重视。由于这项重大的发现,Spemann在1935年获得医学和生理学诺贝尔奖。

五、遗传学与胚胎学的结合

1900年是一个转折点。Correns,De Vriess和Tschermak分别报道了育种实验的结果,重新肯定了Mendel早在1865年提出的遗传规律。Boveri(1902)对海胆的研究发现,正常的胚胎发育决定于正常的染色体组型,染色体在正常发育中具有重要作用。之后的研究进一步提出基因型(genotype)与表型(phenotype)的概念。基因型是有机体从双亲获得的遗传信息所赋有的特性。有机体

在不同发育时期表现出来的形态、结构、生化等特征称为表型。由基因型控制发育,同时有机体的表型又受到环境因子与基因型的共同影响,例如,孪生兄弟尽管具有相同的基因型,但是随着年龄的增长,由于生活中所接触的环境因子的差异,他们的表型也存在一定的差异。所以发育实际上可以看作是基因型与表型的结合。既然发育受遗传信息的控制,那么在发育过程中合子从双亲获得的遗传信息是如何表达的,一个单细胞的合子又是如何发育成为具有功能的有机体的,要回答这些难题,需要将遗传学和胚胎学的研究结合起来。随着基因编码蛋白质的发现,不少问题迎刃而解,使科学家们认识到细胞的性质是由细胞中所包含的蛋白质决定的,而这些蛋白质由基因编码,由此基因在发育中的基本作用被揭示。基因通过其编码产物——蛋白质的变化控制发育分化中细胞的性质和习性。也就是说,遗传和发育是个体发生过程的两个方面,两者的关系十分密切。对于发育性状的研究,既可以从遗传现象的出现进行研究,又可以从发育过程进行研究。发育受遗传程序的控制,遗传特性通过发育展现出来,没有遗传就没有发育,没有发育也就无所谓遗传。当今发育生物学与遗传学在分子水平上是融会贯通的。

六、分子生物学与发育生物学的结合

关于发育的研究虽然已有很长的历史,但发育生物学是一个新兴的学科,是20世纪50年代后才开始逐渐形成的。自从Watson和Crick(1953)根据X衍射和化学分析提出的DNA分子的双螺旋模型之后,DNA作为遗传物质的基础对于人们已不再是个抽象的概念。特别是60年代Nirenberg对DNA遗传密码的破译,Jacob和Monod(1960)提出并证明蛋白质合成调控机制的操纵子学说等研究成果,使分子生物学迅速发展。分子生物学与遗传学的结合,使遗传学的一系列难题得到了解答。人们逐渐认识到遗传信息主要是编码在细胞核内基因组DNA的一级序列,发育受遗传信息的控制。为回答发育的遗传程序是以何种方式编码在基因组DNA上,编码在DNA上的遗传信息又如何控制生物体的发育等问题,人们开始采用分子生物学方法和各种新兴的生物学技术进行发育机制的研究。在许多学者的共同努力下,目前对于果蝇和线虫发育的分子控制机制已基本得到阐明。在深入了解果蝇和线虫发育机制的基础上,近年来又利用发育调控基因在进化上的保守性,开展对脊椎动物发育分子机制的深入研究,对于斑马鱼、爪蟾等模型动物的研究也已取得一系列重大的突破。由于它的迅速发展,发育生物学已成为当代生命科学研究的前沿和热点领域之一。



第一篇

动物个体发育模式

多细胞有机体的个体发育始于精子和卵子的融合,通过受精激活发育的程序,开始复杂的胚胎发育过程。尽管各种动物形态不同,卵子类型不同,胚胎发育的模式也多种多样,但是它们的发育一般都要经过几个主要的胚胎发育阶段,即受精、卵裂、原肠胚形成、神经胚形成和器官形成才能发育成为幼体,通过生长发育为成体,再经历衰老、死亡完成个体发育。