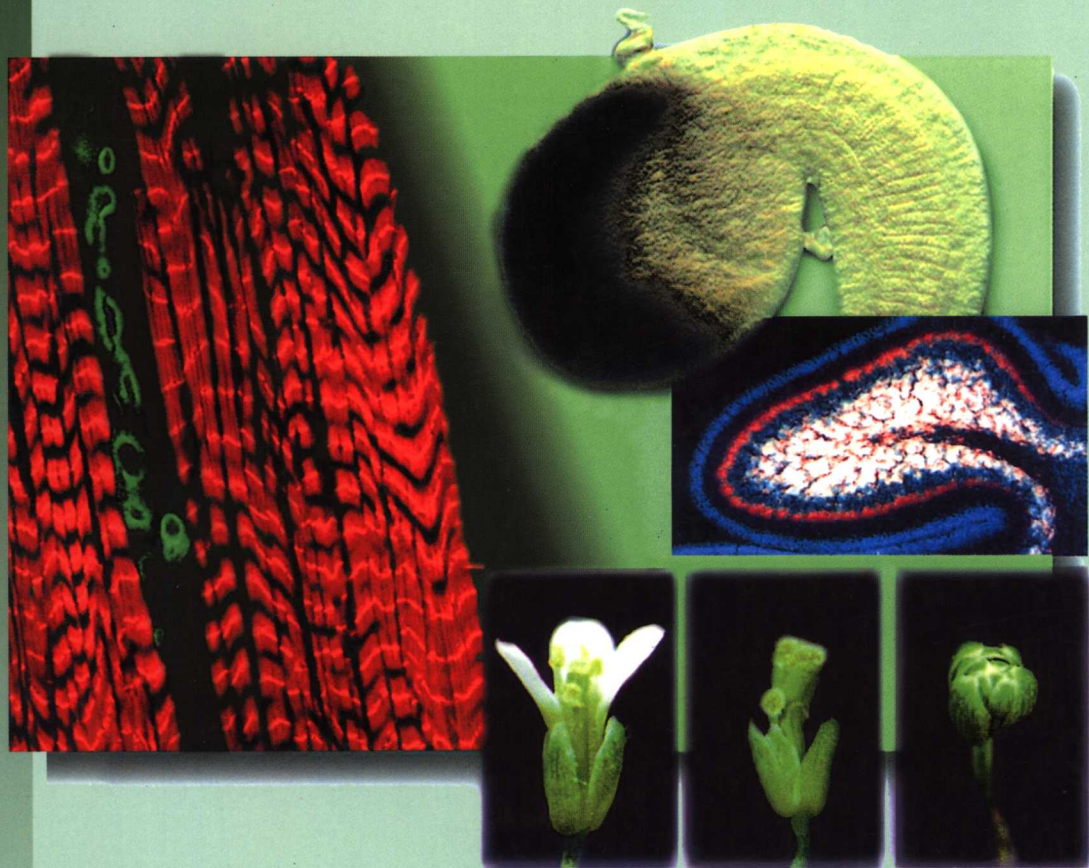


速览系列
要
精
Instant Notes
先·锋·版

发育生物学 (中译本)

Developmental Biology

[英] R.M. Twyman 著 王英典 等 主译



 科学出版社
www.sciencep.com

精要速览系列——先锋版

发育生物学

〔英〕R. M. Twyman 著

王英典 曾少举 刘 宁 陈 星 主译

科学出版社

北 京

图字: 01-2003-6822 号

内 容 简 介

本教材简明扼要地介绍了胚胎发育的基本原理,并以基因为基础,在分子水平上对生物发育的调控进行了比较透彻的分析。本书所含的主题,涵盖了发育生物学的全部基础知识。本书首先介绍了发育的一般性内容,接下来对动物发育则用了较多的篇幅介绍了胚胎发育的基本原理,最后针对植物发育则介绍了胚胎发育和胚胎后发育。本书在注重发育生物学基础知识传承性的基础上,汇集了发育生物学研究的最新成就。此外,本书在章节之首概括了相关主题的知识要点,章节之中简洁地描绘出与文字相匹配的图表,书后列出有助于理解的信息源及发育相关的最新综述性书目和研究成果经常更新的网站,这为学生快速与轻松地学习和理解发育生物学核心知识与概念打开了大门。

本书是一本优秀的发育生物学教科书,可广泛适用于各类大专院校本科生和研究生及相关研究领域科研工作者。

R. M. Twyman

Instant Notes in Developmental Biology

Authorised translation from English language edition published by BIOS,
a member of the Taylor & Francis Group.

© BIOS Scientific Publishers Limited, 2001

图书在版编目(CIP)数据

发育生物学/[英]特怀曼(R. M. Twyman)著;王英典等译. —北京:科学出版社,2006

(精要速览系列:先锋版)

ISBN 7-03-017555-7

I. 发… II. ①特…②王… III. 发育生物学 IV. Q111

中国版本图书馆CIP数据核字(2006)第071969号

责任编辑:周 辉 彭克里 刘 晶/责任校对:

责任印制:张克忠/封面设计:陈 敬

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

源海印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2006年9月第 一 版 开本:B5(720×1000)

2006年9月第一次印刷 印张:32 1/2

印数:1—3 000 字数:614 000

定价:49.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换(路通))

著译者名单

〔英〕R. M. Twyman 著

王英典 曾少举 刘 宁 陈 星 主译

参加译校者：王英典 陈 星 曾少举 刘 宁 周晓今

于 娜 杜晓波 李志鹏 朱 宁 齐一琳

李文博

谨以此献给我的双亲 Peter 和 Irene 以及我的爱女 Emily 和 Lucy。

译者序

发育生物学是一门古老而年轻的科学。说它古老，是因为它从胚胎学演变而来；说它年轻，是因为现代生物学技术的发展为它注入了新的活力。近年来，作为生命科学的前沿科学之一，发育生物学的发展突飞猛进，研究内容涉及生物学的各个分支学科，尤其与细胞生物学、遗传学、分子生物学的关系最为紧密。人们在了解生物发育现象的基础上，试图解释控制这些现象的机制，在探索发育奥秘的同时，为人类所面临的许多难题，如多种疾病的防治、粮食产量的提高与品质的改善等奠定基础。由于动植物发育过程的复杂性，人们一时很难找到普适性的规律，而且发育生物学相关的研究资料浩如烟海，因而给刚刚进入这个领域的大学生带来了许多困难。然而，科学研究的魅力正在于此，发育生物学因此而更加迷人，成为目前揭开生命奥秘最具挑战性和最激动人心的研究领域。

R. M. Twyman 的《发育生物学》正是在这样的背景下编撰的，作者简明扼要地介绍了胚胎发育的基本原理，并以基因为基础，在分子水平上对生物发育的调控进行了比较透彻的分析。在注重发育生物学科学知识的传承性基础上，汇集了发育生物学研究的最新成就。从篇幅上看，动物发育所占篇幅较多，内容以胚胎发育的基本原理为主；植物发育涵盖了胚胎发育和胚胎后发育两个方面，这与目前发育生物学的研究热点是一致的。另外，本书在各章节之前安排了要点介绍，各章中还有与文字相匹配的简洁明了的线图，为学生的学习和理解打开了大门，因此该书是一本值得推荐的发育生物学入门教材。

本书由北京师范大学王英典、曾少举、刘宁和陈星四位教师担任主译，参加译校者有：王英典、陈星、曾少举、刘宁、周晓今、于娜、杜晓波、李志鹏、朱宁、齐一琳和李文博。本书最终由王英典先生精心审阅，以确保译文名词术语和整体风格的统一。由于发育生物学发展迅速，许多英文名词术语尚没有经审定后规范的中文名词，因此我们在翻译时力图选择最恰当的中文学术语进行表述，但限于译者的专业和英语水平，难免有一些错误或不当之处，敬请同行专家和读者批评指正。希望我们的努力能够吸引更多的青年学生将发育生物学作为一生的事业为之奋斗。

2006 年译者于北京

前 言

当今，发育生物学整合了生物学的各类分支学科，且在诸如医药和农业领域发挥日益重要的作用。为此，要求更多的学生将发育生物学作为一个大的课程体系中的部分简要模块来学习。深知这样会给学生和教师增加额外的负担，因而，我力图以简明扼要的概述和易于操作的格式来编著这本书。发育生物学是一门难度较大的学科，要通过不同的途径来认识各种生物体发育的根源，包括单一的观察、实验胚胎学、遗传和分子生物学等。追溯过去十年，这些不同的内容相互融会，开辟了发育生物学一个新纪元，即以基因为基础、在分子水平上对支配发育的复杂细胞行为进行解析。基本相同的作用机制支配了所有生物体的发育，这就是本书强调的主题。

本书着重介绍了胚胎发育的基本原理，但除植物外，胚胎后发育的内容覆盖有限。此外，本书也未从进化角度来描述发育。这种在内容覆盖上的略微缩减，使本书控制在可接受的篇幅与价格内，而且仍然能最大限度地满足课程的要求。

若没有我的许多朋友和同事宝贵的帮助与建议，此书难以出版。在此我要特别感谢那些花费时间阅读和评注本书各主题及章节的人们：Gavin Craig、Dylan Sweetman、Phil Gardner、Jane Pritchard、Christine Holt、Victoria James、Manuela Costa、Mark Leech、Eva Stoger、Ajay Kohli、James Drummond、Roz Friday 和 Derek Gatherer，尤其是 Clare Hudson。我还要感谢剑桥大学的 Gonville and Caius、Newnham、New Hall、Girton、Peterhouse 和 King's Colleges 等学院中许多我过去和现在的学生。他们为本书的各部分辛勤劳作，并帮助我梳理内容和准备材料。我更要感谢我的老师们，他们培养了我对发育生物学的兴趣：Helen Baker、Trevor Jowett、Liz Jones、David Stott 和 Bob Old。我更要感谢的是 Bob Old（沃里克大学）、Nigel Unwin（剑桥大学 MRC 分子生物学实验室），尤其是 Paul Christou（诺里奇大学 John Innes 中心分子生物技术部），在本书编著不同阶段给予我的支持与鼓励。最后，当然要感谢 BIOS 敬业的团队（Jonathan Ray、Victoria Oddie、Lisa Mansell、Ailsa Henderson、Andrea Bosher 和 Rachel Offord）以及 David Hames 的指导与鞭策。

缩 略 词

3'-UTR	3' untranslated region	3'非翻译区
ABA	abscisic acid	脱落酸
ADMP	antidorsalizing morphogenetic protein	抗背侧化形态发生蛋白
AEC	apical ectodermal cap	顶端外胚层帽
AER	apical ectodermal ridge	顶端外胚层嵴
ALC	anterior-like cells	前端样细胞
ANT-C	Antennapedia complex	触角足复合体
AVE	anterior visceral endoderm	前端内脏内胚层
BDNF	brain-derived neurotrophic factor	脑源性神经营养因子
BMP	bone morphogenetic protein	骨形成蛋白
BWS	Beckwith-Weidemann syndrome	贝-魏二氏综合征
BX-C	Bithorax complex	双胸复合体
CAM	cell adhesion molecule	细胞黏着分子
CDK	cyclin dependent kinase	细胞周期蛋白依赖性激酶
CNS	central nervous system	中枢神经系统
DAG	diacylglycerol	二酰甘油
DIF	differentiation inducing factor	分化诱导因子
ECM	extracellular matrix	细胞外基质
EDTA	ethylene diamine tetra-acetic acid	乙二胺四乙酸
EGF	epidermal growth factor	表皮生长因子
EMS	ethylmethane sulfonate	甲基磺酸乙酯
ENU	<i>N</i> -ethyl- <i>N</i> -nitrosourea	乙基亚硝基脲
FGF	fibroblast growth factor	纤维母细胞生长因子
FLIP	floral initiation program	开花起始程序
FSH	follicle stimulating hormone	促卵泡激素
GA	gibberellic acid	赤霉素
GAP	GTPase activating protein	GTP 酶活化蛋白
GDNF	glial-derived neurotrophic factor	胶质源性神经营养因子
GEF	guanine nucleotide exchange factor	鸟嘌呤核苷酸交换因子
GPCR	G-protein-coupled receptor	G 蛋白偶联受体
GSK-3	glycogen synthase kinase-3	糖原合成酶激酶 3
HOM-C	homeotic complex	同源异型复合体

ICM	inner cell mass	内细胞团
IFAP	intermediate filament-associated protein	中间纤维结合蛋白
IP ₃	inositol-1,4,5-trisphosphate	1,4,5-三磷酸肌醇
JAK	Janus kinase	Janus 家族酪氨酸激酶
JNK	Jun N-terminal kinase	Jun 氨基末端激酶
LGN	lateral geniculate nucleus	侧膝状核
LH	leutenizing hormone	促黄体生成激素
LRD	left-right dynein	左右动力蛋白
MAP	microtubule associated protein	微管结合蛋白
MAR	matrix attachment region	核基质结合区
MBT	midblastula transition	中期囊胚转换
MTOC	microtubule organizing center	微管组织中心
N-CAM	neural cell adhesion molecule	神经细胞黏着分子
NGF	nerve growth factor	神经生长因子
NIC	node-inducing center	结节诱导中心
PGC	primordial germ cell	原生殖细胞
PKA	protein kinase A	蛋白激酶 A
PKC	protein kinase C	蛋白激酶 C
PMC	primary mesenchyme cell	初级间质细胞
PMZ	posterior marginal zone	后缘带
PSF	prestarvation factor	前饥饿因子
RAGE	recombinant activation of gene expression	基因表达重组激活
RAM	root apical meristem	根端分生组织
REMI	restriction enzyme-mediated integration	限制性内切核酸酶介导整合
SAM	shoot apical meristem	茎端分生组织
SMC	secondary mesenchyme cell	次级间质细胞
STAT	signal transducer and activator of tran- scription	转录的信号转导子和激活子
TCR	T-cell receptor	T 细胞受体
Ti plasmid	tumor-inducing plasmid	根瘤诱导质粒
TIF	transcriptional initiation factor	转录起始因子
UV	ultraviolet	紫外线
VPC	vulval precursor cell	阴门前体细胞
Xa	active X	活性 X 染色体
Xi	inactive X	失活 X 染色体
<i>Xist</i>	X-inactive-specific transcript	<i>Xist</i> 基因, X 染色体失活特 异性转录
ZPA	zone of polarizing activity	极性活化区

目 录

译者序

前言

缩略词

A 基本原理

A1 发育生物学的基本概念	1
A2 细胞的命运与定型	8
A3 发育定型的机制	13
A4 镶嵌型发育与调控型发育	20
A5 分化的维持	25
A6 模式建成与区室	29
A7 形态发生	40

B 实验发育生物学

B1 模式生物	47
B2 发育突变体	52
B3 发育中的转基因生物	60
B4 细胞与显微操作技术	69

C 发育中的基因

C1 基因表达与调控	74
C2 染色质和 DNA 甲基化	83
C3 发育中的信号转导	92
C4 细胞分裂周期	104
C5 细胞骨架、细胞黏着和胞外基质	110

D 单细胞模型

D1 枯草芽孢杆菌的芽孢形成	117
D2 酵母的交配类型转换	122
D3 盘基网柄菌的聚集和顶向化作用	127

E 性别、配子和受精	
E1 生殖细胞系的特化	134
E2 生殖细胞的迁移	140
E3 配子发生	145
E4 配子识别、接触与受精	155
E5 性别决定	161
F 卵裂和原肠胚形成	
F1 卵裂	171
F2 无脊椎动物的原肠胚形成	183
F3 脊椎动物的原肠胚形成	188
G 单细胞特化	
G1 单细胞特化导致的动物早期发育	198
G2 秀丽隐杆线虫的细胞特化及模式化	201
G3 海鞘的发育	209
G4 软体动物和环节动物的早期发育	213
H 果蝇体轴的特化及模式化	
H1 果蝇胚胎模式建成的分子基础	217
H2 果蝇的前后轴特化	224
H3 间隙基因	232
H4 分节的分子控制	239
H5 同源异型选择者基因与区域特化	250
H6 背腹轴的特化及模式化	261
I 脊椎动物体轴的特化	
I1 脊椎动物早期发育模式	268
I2 脊椎动物的组织者	274
I3 脊椎动物的左右非对称性	280
J 外胚层的命运	
J1 外胚层:神经诱导和表皮	286
J2 前后神经轴的模式化	293
J3 背腹神经轴的模式化	307
J4 神经管的形成	313
J5 神经发生	317
J6 神经嵴	325
J7 神经元的连接	335

K 中胚层与内胚层

K1 中胚层的诱导及模式化	347
K2 体节发生及模式化	355
K3 体节分化	362
K4 哺乳动物肾脏的发育	366
K5 心脏的发育	373
K6 内胚层的发育	377

L 无脊椎动物模式系统中的器官发生

L1 秀丽隐杆线虫阴门的特化	384
L2 成虫盘的模式建成	389
L3 果蝇眼的发育	396

M 脊椎动物的肢体发育

M1 肢体生长的起始与维持	401
M2 肢体发育的模式化与形态发生	412
M3 肢体再生	422

N 植物发育

N1 相对动物而言的植物发育	430
N2 植物的胚胎发育	438
N3 幼苗的发育	444
N4 茎端与根端分生组织	449
N5 叶的发育	460
N6 花的发育	467

拓展阅读	479
------------	-----

缩略词术语表	489
--------------	-----

中英文对照表	491
--------------	-----

A 基本原理

A1 发育生物学的基本概念

要 点

发育

发育是指由单细胞逐渐成长为复杂的多细胞生物体的过程。这一过程涉及细胞数目的增加、细胞分化、模式建成和形态发生以及净增长。发育是一个渐进的过程，所以胚胎的复杂性也是逐渐增加的。

动物发育概述

尽管动物显示出相当大的差异，但是大多数动物的发育都经历许多共同的阶段。这些阶段包括受精、卵裂形成囊胚细胞团、原肠胚形成并重组胚胎结构产生三层生殖层、神经胚（神经系统的形成）以及器官（个体器官的发育）。

植物发育概述

显花植物经过双受精产生合子和滋养胚的胚乳组织。植物胚胎发育包括一系列固定的细胞分裂产生由三层基本细胞层所构成的成熟胚。这个胚包括对应于幼苗的茎、根和子叶的区域。萌发后，成熟植物体各部分的产生，都源于胚胎中具有增殖能力的两个小细胞群所构成的茎与根尖的分生组织。

生长与细胞分裂

尽管发育包含细胞的分裂与生长，但这两个过程是可以独立发生的。在动物发育早期的卵裂过程中，只有细胞数目的增加而没有细胞的生长，所以卵最后分裂成一系列相对较小的细胞。当发育进入到相对较晚的时期时，尽管生长也可以不经细胞分裂而通过细胞大小的变化和胞外基质中物质的积累（如骨）完成，但是这个期间细胞分裂与生长是同时进行的。

分化

分化是一个不同类型细胞发生的过程。细胞通过合成不同的蛋白质，从而产生结构与功能上的特化，反映了不同的基因表达模式的活化与维持。

模式建成

一个物种的胚胎之所以具有相似的结构或形体模式，是因为其细胞群是以相同的方式组织起来的。随着发育的进行，形体模式逐渐完善。为了将细胞群组织起来，细胞必须明确自身在胚胎中的相对位置，这往往依赖于形态发生素梯度赋予每个细胞相对于主要胚轴的位置值。在随后的发育进程中，通过模式建成的形成不断完善新生器官的精细结构。各种各样细胞内部以及细胞间的作用机制被包含于其中。

形态发生

形态发生是有机体形状与结构的创建过程，是以不同形式的细胞行为主导的，包括细胞的增殖速率、形状大小的改变、相对移动、融合与死亡。

发育中的基因

发育中的各个主要过程都直接或间接依赖于蛋白质的合成。基因通过决定蛋白质在胚胎中合成的时间与地点，来控制发育过程以及细胞的行为。对发育突变体的分析表明，很多在发育过程中扮演重要角色的基因编码转录因子以及信号通路组分。

相关主题

发育定型的机制（见 A3）；形态发生（见 A7）；分化的维持（见 A5）；模式建成和区室（见 A6）；基因表达与调控（见 C1）；相对动物而言的植物发育（见 N1）。

发育

发育是指多细胞生物最初由一个单细胞成长起来的过程。发育的过程是渐进的，例如，胚胎由最初的几种类型细胞构成的粗略模式，逐渐产生为由更多细胞以更精密的方式组织成的复杂的有机体。这种逐渐发育的观点被称为后成论，与以前的先成论是对立的。先成论认为胚胎早期就已经是一个微小的成熟个体，发育仅仅是其不断的长大。实际上，发育包括 5 个主要过程：生长、细胞分裂、分化、模式建成和形态发生（见图 A1.1）。在发育的早期过程中，胚胎常常被作为一个整体来研究。在发育后期，发育生物学家

往往关注特定的发育模型系统，并借此来阐述特定的原理。例如，哺乳动物的肾脏发育常常被作为细胞间相互作用的模型（见 K4），而脊椎动物的肢体发育也是阐述模式化形成的一个有价值的模型（见 M 部分）。

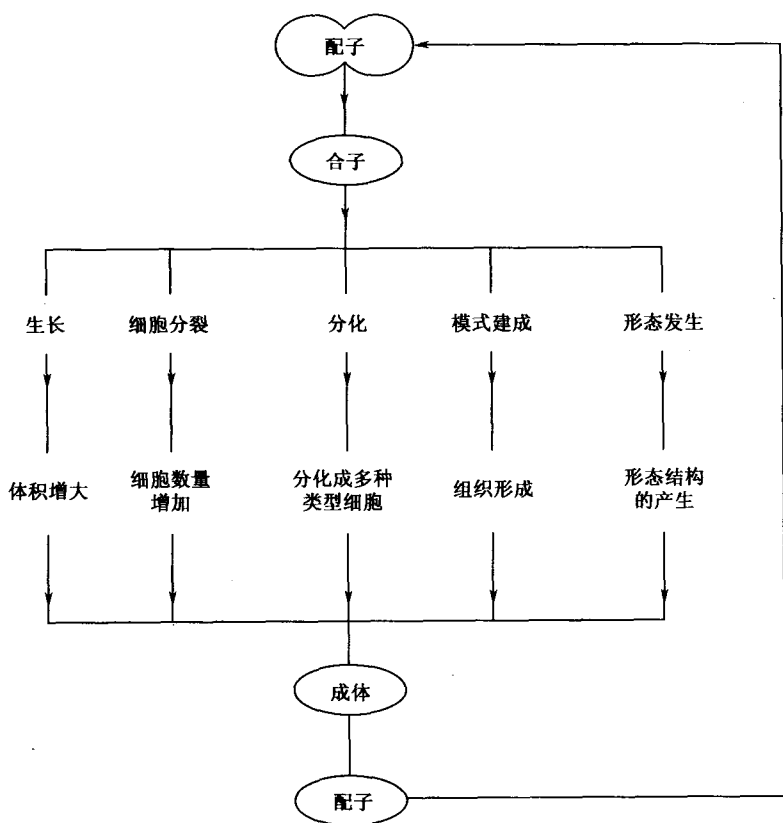


图 A1.1 发育进程概述

动物发育概述

本书大部分是关于动物发育的论述，所以首先来归纳一下动物发育中共同经历的阶段，并介绍一些关键术语。动物具有多样性，但大多数动物的早期发育都涉及了一系列共同事件（见图 A1.2）。发育通常始于受精，即精子与卵结合，雌雄核融合产生二倍体的合子（见 E4）。受精之后开始卵裂，通过一系列快速与同步的细胞分裂，受精卵分裂为大量的、较小的囊胚细胞（见 F1），但在这个过

程中不发生细胞的生长。在昆虫中，受精卵细胞核最初分裂多次而未发生胞质分裂，因此形成多核合胞体。在细胞核迁移至合胞体边缘并被新生的细胞膜分隔后，才能形成囊胚细胞。在所有动物胚胎中，卵裂的结果是形成球形或中间充满液体的盘状囊胚细胞。针对不同的物种，人们使用不同的名词来描述处在这个阶段的胚（如囊胚、胚盘、囊胚泡和细胞囊胚层）。随后的一个发育阶段是原肠胚形成时期，通过一系列复杂的细胞活动来重新组织胚胎形成的3个基本细胞层（见F2、F3），它们被称作生殖层（内胚层、中胚层、外胚层），在所有动物的胚胎中都存在。原肠胚形成之后便进入神经胚形成时期，即中枢神经系统的发育（见J部分）。一旦这些基本的发育过程完成，各个器官的发育也就将按其各自的模式开始进行（如器官发生）。

植物发育 概述

本书对植物和动物的发育分别进行讨论，因为植物与动物在发育生物学上存在许多重要而根本的差异（见N1）。然而，了解植物和动物早期发育阶段的相似性也是非常必要的（见图A1.2）。这里所指的植物发育仅涉及显花植物。显花植物的发育始于双受精。雄配子体（花粉粒）产生2个精细胞和1个营养细胞，当花粉粒黏着到花的柱头上时，营养细胞形成花粉管沿着花柱向下生长并穿入胚珠，2个精细胞沿着花粉管进入胚珠中的雌配子体（胚囊）中。一个精细胞与卵细胞融合产生二倍体的受精卵，另一个与二倍体中央细胞结合产生三倍体的胚乳细胞。种子的胚乳层是由胚乳细胞发育而来的，并为生长中的胚提供营养。受精后伴随着一系列固定的细胞分裂产生一个被称作原胚的细胞团，由胚柄将其悬于胚珠中（见N2）。在植物发育过程中没有经过类似于原肠胚阶段的过程，因为相对的细胞运动被刚性的细胞壁阻止了。进一步的细胞生长和分裂形成由径向的L1、L2和L3三个主要细胞层组成的胚，并沿轴向形成一个系列的器官发生区域，这些区域对应于未来幼苗的子叶（储藏器官）、茎、根，以及具有增殖能力的茎尖和根尖分生组织群，可发生成为所有的成熟结构。植物胚胎的功能是在适合萌发的环境条件下形成幼苗，促使茎长出地面而根向地生长（见N3）。所有成熟植物的器官（如茎、叶、花和根）都是在胚后发育时期由茎和根尖的分生组织产生的（见N4）。

生长与细胞 分裂

发育通常是从一个单细胞受精卵开始，进而产生由多个细胞构成的生物体。尽管卵细胞是一个相对较大的细胞，但它依然小于由其自身发育而成的成熟机体细胞。因而，发育既包含细胞的生长又

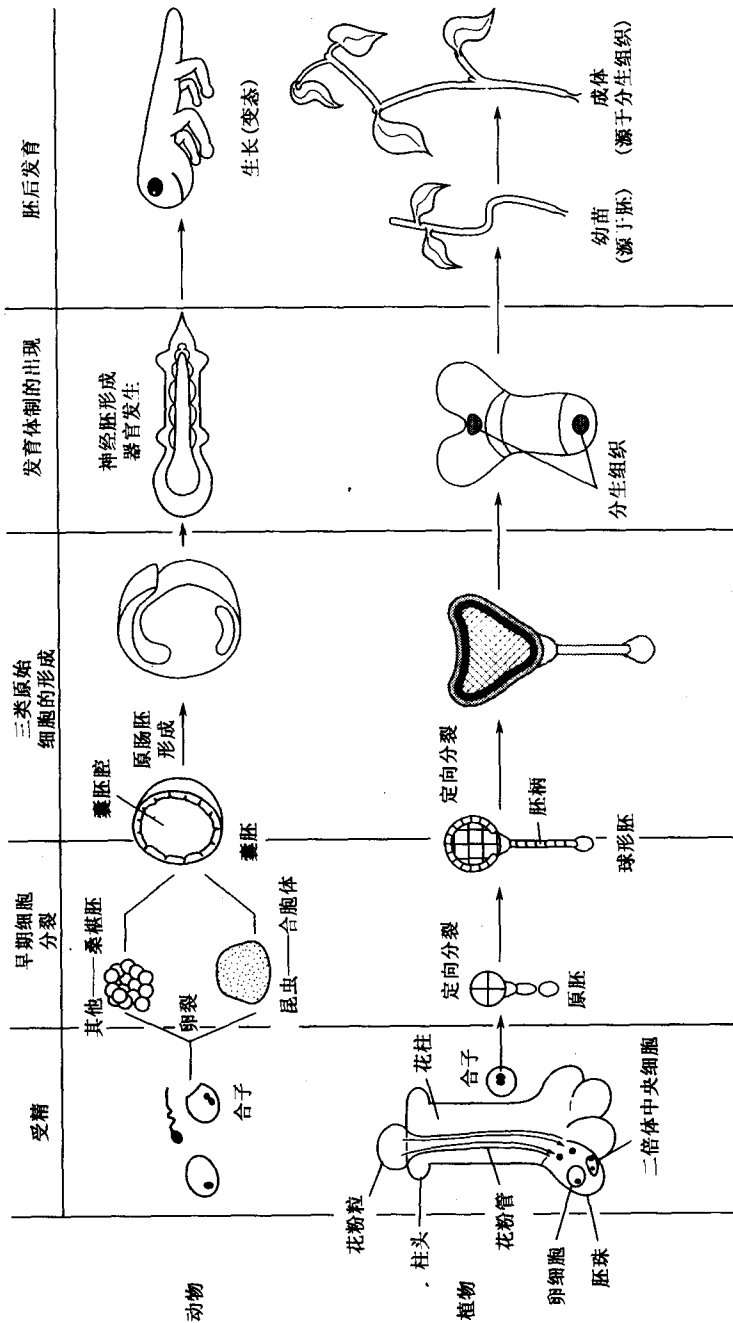


图 A1.2 动物和开花植物发育进程的对比总结