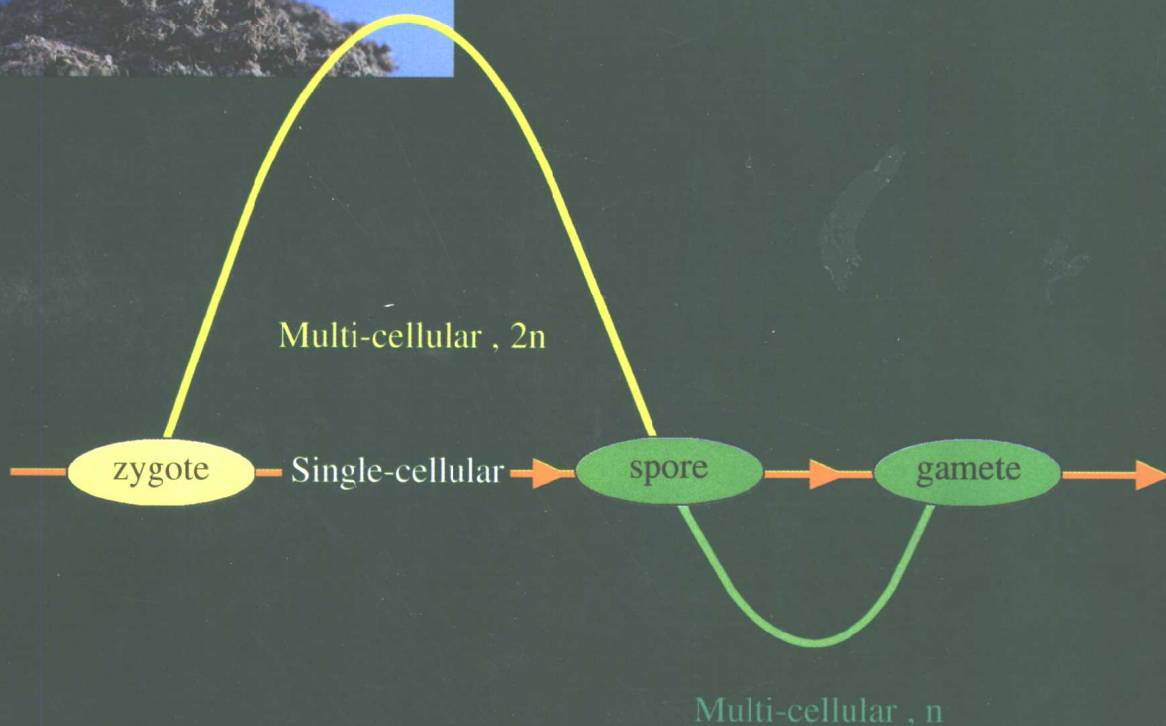


植物

■ 白书农 编著

ZHIWU FAYU SHENGWUXUE

发育生物学



北 京 大 学 出 版 社

植物发育生物学

白书农 编著

北京大学出版社
北 京

图书在版编目(CIP)数据

植物发育生物学/白书农编著. —北京: 北京大学出版社, 2003. 9

ISBN 7-301-06426-8

I. 植… II. 白… III. 植物—发育—研究 IV. Q945.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2003)第 072084 号

书 名: 植物发育生物学

著作责任者: 白书农 编著

责任编辑: 谢刚英 李宝屏

标准书号: ISBN 7-301-06426-8/Q·0094

出版发行: 北京大学出版社

地 址: 北京市海淀区中关村 北京大学校内 100871

网 址: <http://cbs.pku.edu.cn> 电子信箱: zpup@pup.pku.edu.cn

电 话: 邮购部 62752015 发行部 62750672 编辑部 62752038

排版者: 兴盛达打字服务社 82715400

印刷者: 北京大学印刷厂

787 毫米×1092 毫米 16 开本 12.875 印张 320 千字

2003 年 9 月第 1 版 2003 年 9 月第 1 次印刷

定 价: 19.90 元

内 容 简 介

长期以来,人们对植物发育的核心过程究竟是什么,在相当大的时空间隔中出现的各种植物发育现象之间是否存在内在联系这些基本问题始终没有明确的回答。本书根据作者对植物发育现象的研究及思考,尝试从不同植物类群的生活周期完成特点的比较入手,找出植物发育的核心过程。以此为主线,介绍了植物生活周期完成过程中所出现的形态建成事件及其调控机制,揭示出植物发育核心过程所具有的完整性、连续性和程序性。作者试图在保证学术上的严谨性的同时兼顾可读性。相信任何学过植物学或植物生物学的人都可以成为本书的读者——或将其作为教科书,或作为参考书——略去书中比较复杂的基因符号和作用机制,也可以作为植物爱好者拓展视野的休闲书。本书所提出的观察植物的视角与大家所习惯的传统视角有所不同,读者如果能将两种视角加以仔细对比,一定会发现在科学研究中现象和对现象的解释本质上是两回事,世界上很多现象原来可以有另一种解读。

前 言

由于历史的原因,与动物发育生物学比较而言,植物发育生物学的形成和发展相对滞后。关于植物发育的研究内容和研究进展,过去主要在植物生理学、植物胚胎学和一些植物学的教科书中分别加以介绍。近年由于突变体遗传学和分子生物学技术的应用,植物发育的研究开始进入现代意义上的发育生物学研究阶段。已经有人编写出一些反映本学科研究进展的各有特色的教科书。如 Howell 的“Molecular Genetics of Plant Development”的特点是在传统的植物形态学框架中对影响植物形态建成过程中不同事件的突变体加以分门别类的介绍;Westhoff 的“Molecular Plant Development”对研究植物发育的遗传学方法和植物对环境的反应机制有较大篇幅的介绍,但对形态建成本身的调控机制介绍则相对简单;Fosket 的“Plant Growth and Development——A Molecular Approach”其内容上比较类似一本基础的植物生物学;Lyn-don 的“Plant Development——The Cellular Basis”, Steaves 和 Sussex 的“Patterns in Plant Development”在国外一些著名大学都被作为经典教材或指定参考书,但由于出版时间较早,比较偏重形态学的介绍,还未来得及反映近年植物发育研究在分子遗传学方面的进展。Raghavan 的“Developmental Biology of Flowering Plants”是目前所见到的教科书中最新的。这本书明确提出希望对植物发育过程所做的形态、遗传、生化等方面的研究成果进行整合,但关于植物发育的连续性、完整性以及其调控中的程序性的问题谈论较少。

从 1998 年开始,为了将近年国际上植物发育研究方面的重大进展及时地介绍给国内的学生,同时,借近年植物发育生物学研究进展所带来的对植物形态建成过程及其调控机制认识上重大变革的契机,帮助同学们在了解具体研究进展的同时,了解这些进展之所以发生的背景,培养大家的研究能力,作者在北京大学生命科学学院为研究生开设了植物发育生物学方面的课程。在连续 5 年的教学过程中,师生共同感到迫切需要一本好的教科书。因此,在教学过程中所使用的讲义为基础,编写了这本《植物发育生物学》,供研究生和高年级本科生在学习中使用,也可供高等学校教师及有关的研究人员作为参考。希望本书不仅能够反映近年在植物发育研究领域中的突破和进展,而且还能够根据作者对植物发育过程的理解,在揭示可能存在的植物发育的核心过程、把握植物发育的整体调控程序等方面做一些新的探讨。

本书首先在第 1 章(导论)中对发育生物学概念、动植物发育特点和植物发育的研究历史加以简单的介绍与回顾。关于植物发育具体过程的介绍将从第 2 章(植物的生活周期和植物发育的核心过程)开始。在这一章中,将对从藻类到被子植物不同植物类群生活周期完成过程中形态发生事件进行分析和比较,从中找出植物发育的核心过程,并以这一核心过程作为后面介绍具体植物发育现象的主线或基本框架。然后,将集中介绍在植物生活周期完成过程中作为形态建成事件发生中心的茎端分生组织(第 3 章)。在这一章中,希望能够比较全面地介绍茎端分生组织从形成(包括重组)、其本身所经历的形态变化及终结过程,使大家正确地了解这一植物形态建成事件发生中心的动态本质。在第 4 章(侧生器官的形成),将以由茎端分生组织活动所产生的主要器官类型为对象,介绍植物生活周期完成过程中主要的形态建成事件的发生过程及目前已知的调控机制。在第 5 章(减数分裂、孢子和配子的形成),将介绍在生活周

期的完成过程中,植物如何将从受精卵开始的多细胞化过程转变为少细胞化,即从多细胞的心皮和雄蕊中分化出大小孢子母细胞,并由这些细胞进行减数分裂、配子体发生及精卵细胞的形成。在第6章(配子传递、受精与合子的早期发育)中,将主要介绍配子的传递过程、识别机制、受精和合子的早期发育。希望从第3章到第6章的这种编排顺序能够反映出植物发育的核心过程(即从合子开始,通过以孢子为中点的多细胞化和少细胞化的振荡形成配子的过程)所应该具备的完整性、连续性和程序性。同时,由于植物形态建成具有固着和堆砌生长的特点,因此为保障发育核心过程的顺利完成,植物发育还包括非侧生器官的形态建成(第7章)和一些适应固着生长方式的一些特殊现象(第8章)。对这些重要的问题,也进行一些简要的介绍。

在本书编写的指导思想,作者认为教科书的编写不能仅仅是现有知识的堆砌。它应该能够对现有的研究成果进行进一步的整理,从而反映编写者对所介绍学科的理解,揭示本学科所反映的自然现象的内在规律。虽然书中所介绍的知识并不全是最新的,也不求面面俱到,但好的编排体系应该能为人们理解已有的知识提供一个新的角度,并为人们提出进一步的问题带来新的启迪。历史学家 Stavrianos 所撰写的“*The World Since 1500, A Global History*”(《全球通史》)在《光明日报》网站上被推荐为20世纪最有影响的10本书之一。在这本书中并没有提出很多新的历史事实,而是围绕欧洲为什么能够从欧亚大陆的一个偏僻的角落在公元1500年以后迅速崛起,对现代世界的形成产生如此之大的影响这样一个问题,将已知的历史事实进行适当的组合,从而很好地揭示了世界不同文明兴衰演替之间的相互影响和内在联系。作者希望所有的教科书都能够达到这样的水平。本书编写中,向这个目标所做的努力能够取得多大的成功,还有待读者的评判。

在本书编写的初期,作者特别希望能够做到图文并茂。可是后来发现,目前所能够找到的图绝大部分来自于国外的书刊和杂志。这使得我们陷入一个两难的境地:如果用这些图,则需要处理大量的版权事宜,而这些无论从精力上还是从金钱上都是目前很难应付的;如果不用图,则很多问题的解释会遇到额外的麻烦。目前的处理方式是,在必须用图而又暂时无力及时处理版权问题的地方,将引用有关文献。请读者自行从参考文献中寻找必需的图。希望用为有心钻研有关问题的读者提供尽可能多的参考文献来多少弥补一些不能做到图文并茂的缺憾。

本书的完成首先必须感谢许智宏院士。对于我国这样一个农业是国家经济和社会发展命脉的人口大国来说,植物发育研究的重要性是不言而喻的。许智宏院士是我国科学界高层领导人中第一个明确提出应该在国内加强植物发育生物学研究的科学家。同时,他还为推动国内该学科的发展在人才引进、课题组织等方面做了大量细致具体的工作。目前国内在该领域最为活跃的科学家都在不同程度上得到过他的关心和支持。作者就是国内目前植物发育生物学研究队伍中得到他直接关怀和支持的成员之一。没有他,作者不可能在国内进行深入的植物发育生物学方面的研究,也不可能在北京大学工作,自然也不可能有条件静心思考植物发育的本质问题并将这些思考总结整理成书。同时,在本书的写作过程中,作者还得到了许老师的许多具体的建议和批评。在此,作者向许智宏院士表示衷心的感谢!

本书的完成还得到了许多人的支持和帮助。感谢北京大学生命科学学院吴光耀教授,是他在我进入北大工作之初,鼓励我开设“植物发育的分子生物学”这门研究生课程。本书的编写工作得到了北京大学教材出版基金的资助。在写作过程中,得到北京大学顾红雅、林忠平,中国农业大学国凤利等教授的大力支持。北京大学胡适宜、杨继教授,中科院植物所谭克辉、

陆文樑研究员,北京师范大学刘宁教授,清华大学李一勤教授在对书稿予以热情鼓励的同时,也提出了大量中肯的和建设性的意见。北京大学樊启昶教授在约作者合作撰写《发育生物学原理》植物部分的过程中,对植物发育方面的内容进行的非常有益的讨论对本书的最后成形起到了重要的作用。

在本书的写作过程中,作者的主要时间必须花在实验室的建设和研究工作方面。没有一个团结、和谐、进取的研究团队,作为这个团队的执行负责人是无法分心来进行教科书的写作的。因此,在本书完成之际,作者还要感谢在本书写作与修改的几年时间中在本实验室中工作的博士后白素兰、彭宜本、郝玉金、陆晓春,研究生梁允宽、徐成冉、段巧红、龚化勤、韩韬、王东辉、邹彬,实验室管理员宇文杰帅。同时,作者还要对在过去几年中为本实验室的重组和发展作出重要贡献的已经退休的老前辈曹宗巽教授、胡适宜教授和徐丽云老师表示衷心的感谢!

白书农

2003年3月于北大畅春园

目 录

1 导论	(1)
1.1 发育和发育生物学	(1)
1.1.1 发育的概念	(1)
1.1.2 预成论与渐成论	(1)
1.1.3 现代发育生物学的概念框架	(2)
1.2 对植物发育规律认识的发展	(7)
1.2.1 植物发育问题提出的特点	(7)
1.2.2 植物发育研究的发展阶段	(8)
1.2.3 植物发育研究存在的基本问题及其背景分析	(10)
2 植物的生活周期和植物发育的核心过程	(13)
2.1 不同植物的生活史及形态建成过程	(14)
2.1.1 藻类	(15)
2.1.1.1 衣藻、团藻与水网藻	(16)
2.1.1.2 水绵、石莼与德氏藻	(17)
2.1.1.3 墨角藻	(19)
2.1.2 苔藓类	(19)
2.1.3 蕨类	(22)
2.1.4 裸子植物	(23)
2.1.5 被子植物	(26)
2.2 生活周期的完成过程是植物个体发育研究的基本对象	(28)
2.2.1 从细胞水平看植物发育的核心过程	(28)
2.2.2 从演化的角度看植物发育的基本问题	(30)
2.2.3 植物发育核心过程的完整性、连续性与程序性	(34)
2.3 生活周期的核心过程与目前植物发育研究中的若干问题	(34)
2.3.1 关于“胚胎发生”的问题	(36)
2.3.2 关于“开花”与“花发育”的问题	(36)
2.3.3 关于“植物中不同发育命运的器官系统”的问题	(37)
2.3.4 关于“无限生长”特性的问题	(38)
3 茎端分生组织	(40)
3.1 植物分生组织的概念	(40)
3.1.1 分生组织的形态学概念	(40)

3.1.2	分生组织在植物发育中的重要性	(42)
3.1.3	分生组织研究的不同途径	(43)
3.2	茎端分生组织的形成	(44)
3.2.1	茎端分生组织的基本形态学描述	(44)
3.2.2	茎端分生组织的形成	(44)
3.2.3	茎端分生组织形成的分子遗传学研究	(45)
3.3	茎端分生组织的形态发生	(47)
3.3.1	不同类型的侧生器官是茎端分生组织形态发生的标志	(48)
3.3.2	茎端分生组织形态发生过程中的基因调控	(49)
3.3.3	茎端分生组织活动终结方式的多样性	(51)
3.4	侧芽的形成及茎端分生组织的重组	(52)
3.4.1	侧芽的形成与分枝	(52)
3.4.2	茎端分生组织的重组	(54)
3.5	茎端分生组织的活动与组织的分化	(55)
4	侧生器官的形成	(59)
4.1	子叶的形成	(60)
4.1.1	子叶是茎端分生组织产生的第一类侧生器官?	(60)
4.1.2	子叶形成的基本过程	(61)
4.1.2.1	子叶形成的形态学模式	(61)
4.1.2.2	影响子叶器官形成的有关基因	(63)
4.1.3	子叶的形成与种子形成的关系	(65)
4.2	营养性叶的形成	(65)
4.2.1	叶原基的发生与叶序	(66)
4.2.2	叶的形态建成	(66)
4.2.2.1	腹背性的建立	(67)
4.2.2.2	叶片的延展	(68)
4.2.2.3	复叶的形成	(70)
4.2.3	叶的组织分化	(70)
4.2.3.1	表皮的分化	(70)
4.2.3.2	光合组织的分化	(71)
4.2.3.3	维管系统的分化	(71)
4.2.4	异形叶性	(72)
4.2.4.1	环境影响	(72)
4.2.4.2	遗传程序	(72)
4.2.5	叶形态建成中的衰老与脱落	(73)
4.3	花器官的形成 I: 从营养性叶向花器官的转变	(74)
4.3.1	花是变态的枝条?	(75)
4.3.1.1	关于花的形态学描述	(75)

4.3.1.2	关于花是变态枝条的形态学与分子生物学证据	(76)
4.3.1.3	从营养性器官发生向花器官发生的变化是一个既连续又间断的过程	(77)
4.3.2	从营养性叶向花器官的转变 I: 环境信号对开花的影响	(78)
4.3.2.1	植物开花的光周期现象	(78)
4.3.2.2	从新的角度看植物开花的环境诱导现象	(80)
4.3.2.3	植物开花的春化现象及植物发育调控中的“渐成效应”	(82)
4.3.3	从营养性叶向花器官的转变 II: 基因对开花的调控	(83)
4.3.3.1	开花突变体	(84)
4.3.3.2	不依赖于环境信号的花器官发生控制基因	(84)
4.3.3.3	作用于信号传递途径而影响花器官发生的基因	(86)
4.3.3.4	根据拟南芥开花突变体研究提出的遗传控制网络	(87)
4.4	花器官的形成 II: 四类花器官的特征决定	(90)
4.4.1	同源异形现象及其遗传学研究	(90)
4.4.2	四类花器官特征的遗传决定	(91)
4.4.2.1	花器官特征改变的突变体及有关基因	(91)
4.4.2.2	关于花器官特征决定的 ABC 模型	(93)
4.4.2.3	ABC 模型的发展和其他花器官特征决定模型	(93)
4.4.3	激素对花器官特征的调控	(95)
4.4.4	从器官发生连续性上看花器官特征决定的遗传控制	(97)
4.5	花器官的形成 III: 器官形成——从原基到器官	(101)
4.5.1	器官形成的基本概念	(101)
4.5.2	萼片和花瓣形态建成中的独特现象	(101)
4.5.2.1	有关花色的研究	(101)
4.5.2.2	有关花型的研究	(102)
4.5.2.3	关于花瓣衰老和脱落的研究	(103)
4.5.3	雄蕊的形态建成及调控问题	(103)
4.5.4	心皮的形态建成及果实的发育	(104)
4.5.5	雌雄蕊的器官形成与植物的性别决定	(107)
4.6	胚珠与心皮的关系及其形成	(108)
4.6.1	胚珠形态建成的基因调控	(108)
4.6.2	关于胚珠起源的问题	(111)
5	减数分裂、孢子和配子的形成	(115)
5.1	细胞—器官—细胞: 大小孢子母细胞的形成	(115)
5.1.1	小孢子母细胞的形成	(116)
5.1.2	大孢子母细胞的形成	(116)
5.2	减数分裂与孢子的形成	(117)
5.2.1	减数分裂的基本过程及主要调控环节	(118)
5.2.2	染色质结构对基因表达的调控	(122)

5.2.3	大小孢子的形成	(124)
5.3	雄配子体和雄配子的形成	(125)
5.3.1	雄配子体和雄配子形成的基本过程	(125)
5.3.2	雄配子体和雄配子形成过程的基因调控	(127)
5.3.3	雄性不育的研究与利用	(128)
5.4	雌配子体和雌配子的形成	(130)
5.4.1	雌配子体和雌配子形成的基本过程	(130)
5.4.2	雌配子体和雌配子形成过程的基因调控	(131)
5.4.3	无融合生殖的研究与利用	(134)
6	配子传递、受精与合子的早期发育	(138)
6.1	配子的传递	(138)
6.1.1	植物配子传递对环境的依赖性	(138)
6.1.2	花粉的传播及其有关机制	(139)
6.1.3	花粉管的萌发与生长	(139)
6.2	花粉与柱头的识别及自交不亲和性	(144)
6.2.1	花粉与柱头的识别现象	(144)
6.2.2	自交不亲和性	(144)
6.2.2.1	孢子体自交不亲和性	(146)
6.2.2.2	配子体自交不亲和性	(146)
6.3	受精	(148)
6.3.1	受精的基本过程	(148)
6.3.2	体外受精的研究及其意义	(148)
6.3.3	合子:发育程序的重组?	(150)
6.4	被子植物的双受精与胚乳的发育	(151)
6.4.1	被子植物双受精的基本过程	(151)
6.4.2	胚乳的发育	(152)
6.4.3	胚乳发育在演化上的意义	(155)
6.5	合子的早期发育及体细胞胚	(155)
6.5.1	合子的早期发育	(155)
6.5.1.1	合子极性的建立	(156)
6.5.1.2	合子分裂的启动和早期细胞分化的调控	(157)
6.5.2	植物胚胎发生的界定问题	(158)
6.5.3	体细胞胚胎发生研究及其意义	(158)
7	非侧生器官的形态建成:根与茎及其在植物发育中的地位	(161)
7.1	根的发育	(161)
7.1.1	根的起源及其形态建成过程的基本特点	(161)
7.1.2	根形态建成中的细胞组织模式及其在认识植物发育规律中的意义	(163)

7.2 茎发育的若干基本问题	(165)
8 植物适应固着生长方式的一些特殊发育现象	(169)
8.1 光对植物生活周期完成过程的调控	(169)
8.1.1 基本的光形态建成现象	(170)
8.1.2 光形态建成中的光受体	(170)
8.1.3 光形态建成中的信号转导系统	(172)
8.2 植物激素及其他物质运输对发育的调控	(174)
8.2.1 植物激素在植株生长发育中的作用	(174)
8.2.2 植物激素作用机理的研究概况	(175)
8.2.2.1 激素代谢中的关键酶	(176)
8.2.2.2 激素受体	(176)
8.2.2.3 激素信号转导系统	(177)
8.2.3 植物同化物运输对生活周期完成的影响	(177)
8.3 植物发育单元、分枝与营养繁殖	(179)
8.3.1 植物发育单元的概念、分枝、发育单元之内与之间的协调	(179)
8.3.1.1 概念的提出	(179)
8.3.1.2 发育单元之内的协调	(180)
8.3.1.3 发育单元之间的协调	(180)
8.3.2 植物营养繁殖的普遍性与特殊性	(182)
8.3.3 植物组织培养及其在作物改良中的应用	(183)
8.4 植物的传播	(183)
8.4.1 植物传播载体从单细胞到多细胞的演化	(183)
8.4.2 种子的形成及其发育调控	(184)
8.4.2.1 种子形成的基本过程	(184)
8.4.2.2 种子形成过程的调控	(186)
8.4.3 种子在演化上的意义	(187)
索引	(190)

1 导 论

植物发育生物学(Plant Developmental Biology)是近年植物生物学领域被人们谈论得最多的名词之一。但是植物发育生物学所研究的对象是什么?它与传统的以动物为主要研究对象的发育生物学(Developmental Biology)之间有什么样的关系?它又与过去的植物发育生理或生殖生物学之间有什么样的关系?它构成了一个新的学科了吗?在介绍关于植物发育研究的具体内容之前,本章将先对有关植物发育生物学这个名词所涉及的一些概念和历史方面的问题做简单的介绍。

1.1 发育和发育生物学

1.1.1 发育的概念

首先,值得我们注意的是“发育”(development)这个词的内涵。在国内有关的专业辞典和百科全书中,对“发育”这个名词在生物学领域的应用均有十分专业的解释。在1999年版的《辞海》中,该辞条的解释中最前面的两句话是:“生物体在生命周期中,结构和功能从简单到复杂的变化过程。从受精卵形成胚胎并成为性成熟个体的过程,称为个体发育”。在汉语中,该词基本上已经成为一个生物学领域的专有名词。

但“发育”这个词所来源的英文词 development 却不仅被用于生物学领域。在英文中,类似房地产开发这样的“开发”活动、音乐作品中交响乐主题的发展、摄影中的底片显影过程,也都使用 development。为什么这么多与生物中的发育现象看起来风马牛不相及的事物在英文中却使用同一个名词呢?从该英文词的辞源分析可以发现,这些事物之间确实有本质上的相同之处。在英语中,development 是 develop 的名词形。而 develop 来自于16世纪法语的 developper。而该词的更早的词形 desveloper 由 des(等于 dis-,意为“分离、剥离”) + voloper(意为“包装”)两部分构成。显然,development 本来的含义应为“将被包装起来的东西打开”。由于房地产开发是将设计蓝图变为实物、交响乐的主题已先期被交代给听众、底片中银粒已在曝光时将影像保存,因此房地产的开发、发展主题的演奏和胶片的显影等过程自然应该用 development。对于生物的发育现象而言,由于人们早期所看到的不同生物个体(尤其是动物个体)最初都是由卵、幼小的胚胎等简单的结构变化而来,因此人们很容易想象这些个体的早期一定也是被“包装”了的东西。这些东西在后来被逐渐打开,最后形成我们看到的不同的生命个体。Development 这个词被应用于描述生物体的个体形成过程,除了有描述“过程”这一层的含义之外,显然还有“预先被包装的东西”存在这一含义。这后一层含义对我们理解发育生物学的本质,特别是理解发育生物学形成过程中一些具有历史意义的突破具有十分重要的意义。

1.1.2 预成论与渐成论

现代意义上的发育生物学,其前身是动物的胚胎学(embryology)。而现代发育生物学中的主要内容,也是关于一个生物个体(主要是动物个体)如何从一个受精卵通过“胚胎发生”

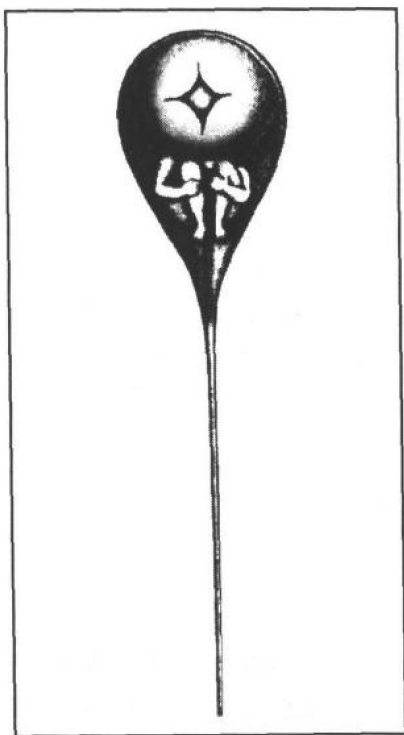


图 1-1 预成论者假象的每一个精子的头部蜷曲着的小人

(embryogenesis)过程而形成其基本结构的知识。这一知识体系来源于人们对个体形成过程和机制的观察和研究。从亚里斯多德开始,人们逐渐认识到动物的个体来源于胚胎,而胚胎来源于受精卵细胞。基于这样的观察,早期的人们开始猜测在幼胚出现形态分化之前,到底是什么在决定一个生物个体的形态和结构。在 17—18 世纪曾经存在有两种假说:一种是预成论(preformation);一种是渐成论(epigenesis)。预成论认为,一个生物个体的形态和结构是早已存在于母体中的。人们所见到的胚胎及成体,只不过是这些预先以微缩形式存在的个体逐步长大而已(图 1-1)。而渐成论认为,一个生物的个体是由一些均一的结构在一定的条件下逐步分化而形成。在人们已经完成线虫、果蝇、人和小鼠的 DNA 序列测定,已经掌握控制这些生物生命活动基因总数的今天,回顾这些先辈的猜测,显得当时的人们多少有些天真。但实际上,正是这些假说的提出,在很大程度上为后人的研究提供了正确的方向。虽然预成论中所假设的预先存在于精子中的小人早就被人们证明是错误的,但这一假说却是人们探究生物个体特征的根本决定机制的最早的大胆尝试。因为既然人们已经了解到生物个体来源于胚胎,而胚胎来源于受精卵,那么逻辑上必然出现的问题就是受精卵的信息又来自何方。

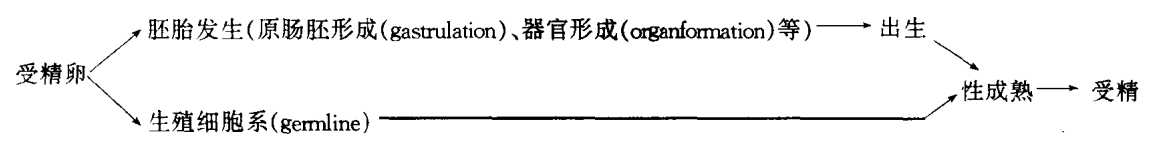
而正是渐成论者相信个体的形成是在不同条件下逐步分化的结果,才产生了后来的实验胚胎学,去寻找导致分化的原因。可以这么看,预成论所代表的是人们对生物个体形成所需要的基本蓝图的探求,而渐成论则是代表了人们对生物个体形成过程及该过程中调控机制的关注。两种假说分别侧重对本原的探讨和过程的关注,使得人们对生物个体形成过程和机制的认识在几百年的发展过程中能够沿着一个正确的方向走到今天。缺少了两者中的任何一方,都不可能具有现代意义上的发育生物学。

1.1.3 现代发育生物学的概念框架

前面提到,现代发育生物学由胚胎学发展而来。那么两者之间的差别在哪里?发育生物学的特点又是什么呢?根据目前比较成为共识的观点,胚胎学关注的重点是胚胎发生的过程及其影响因子,其主要研究手段是观察、解剖、移植及各种理化因子的刺激反应分析;而发育生物学则将关注的重点扩展到从受精卵开始的生活周期(life cycle)——一种生物从这一代受精卵到下一代受精卵,或一个个体从出生到死亡所经历的各个时期——的完成过程(虽然主要内容仍然是胚胎发生中的事件),其主要研究手段不仅包括经典的解剖、观察,还包括基因的分离乃至当前的基因组学方法。胚胎学比较强调胚胎发生过程各种内外因子的相互影响,而发育生物学则强调由受精卵所携带的预先编制的发育程序在胚胎发生及胚后发育过程中的逐渐解读并指导形态建成过程的运行。除了在胚胎学研究阶段所形成的细胞分化(differentiation)、内外环境对分化的影响等这些概念之外,基因之间的等级结构(hierarchy)及其对发育过程的

程序性控制、染色体结构对基因表达的调控、细胞内外通讯中的信号转导系统(signal transduction pathway)等,已经成为当前人们理解发育过程调控机理的重要的基本概念。

如果从受精卵开始看动物的生活周期完成过程,尽管所观察的动物种类可以有不同,但目前已经可以给出一个比较带有共性的生活周期完成的基本模式:



近年从分子水平所进行的研究表明,动物个体基本结构的形成——从极性的建立、头-尾/腹-背/左-右等对称性的建立、胚胎模式的建立到各种器官的形成——都受到不同基因的严格的程序化调控。其中,基因对不同动物中胚胎的模式建成(pattern formation)的程序性调控是一个非常具有代表性的例子。图 1-2 表明从无脊椎动物果蝇到哺乳动物小鼠,参与胚胎模式建成的同源异形基因(homeotic genes)从组成,到在染色体上的排列方式都具有很高的保守性。如果同源异形基因发生突变,则胚胎模式建成将受到明显的影响(Gilbert, 2000)。更有意思

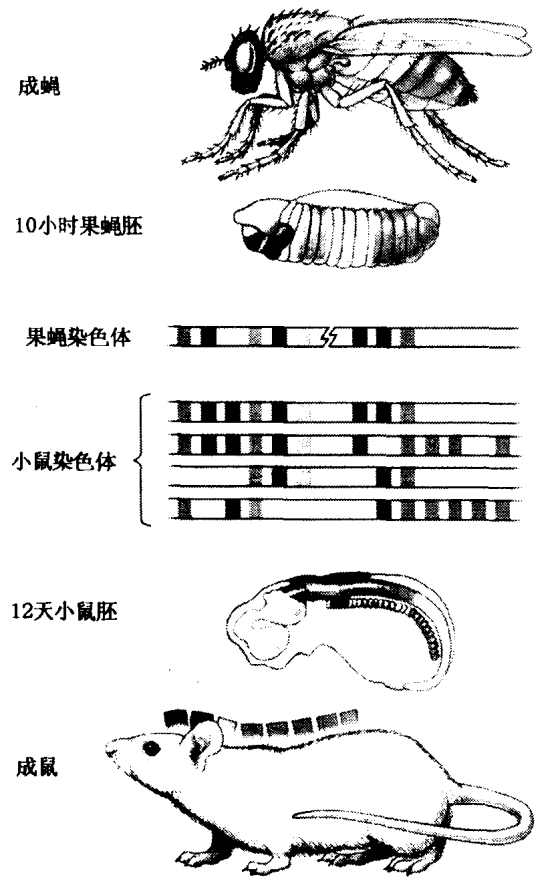


图 1-2 影响果蝇与小鼠模式形成基因的同源性

图中不同灰度的方框代表不同的含同源异形盒的基因。由图可见,决定果蝇前后轴向发育的基因簇生在一条染色体上。

小鼠和其他哺乳类具有类似的基因,但分布在四条染色体上(引自 Campbell, 1996)

的是,这些基因的表达具有严格的程序性。大量的实验表明,在果蝇胚胎的模式建成过程中,在头-尾轴线上不同区域的细胞内,不同的间隙基因表达水平的变化(Gilbert, 2000。图 1-3)。正是这些基因有序的表达,决定了模式建成的正常进行。

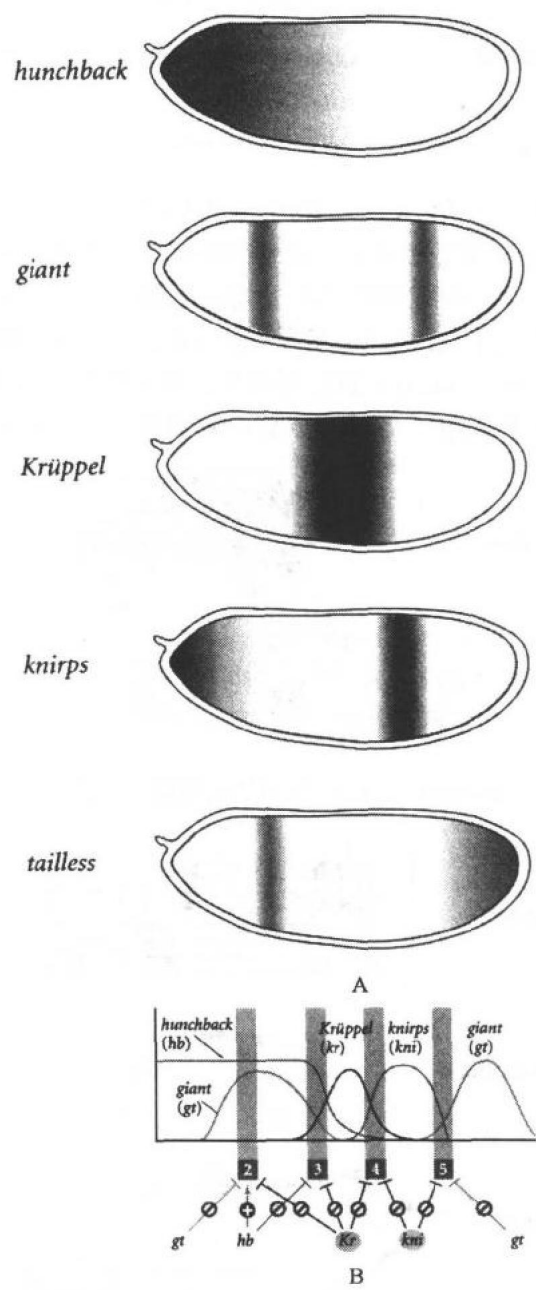


图 1-3 果蝇模式形成过程中 gap 基因表达特征及可能的互作关系

A. 表示几种 gap 基因的表达模式 B. 表示上述几种基因表达量在前后轴不同部位有数量上的变化。
 这些基因在表达水平上的相互影响决定不同节位的分化命运(修改自 Gilbert, 2000)

上面介绍的这些基本概念和基本模式,为人们认识动物发育的规律提供了重要的概念框架。对动物发育规律的了解之所以能有今天,我们首先应该感谢早期胚胎学家们对动物发育过程中生活周期完成过程,特别是胚胎发生过程的特点的长期、系统的比较研究。早在19世纪早期,胚胎学家 von Baer 通过对不同动物胚胎形成过程的比较,就提出了脊椎动物在胚胎发育的早期具有非常相近的发育阶段(图 1-4)。但这种胚胎发育上的共性之所以能够成为后来利用模式动物研究动物发育的基本规律的基础,还得归功于胚胎学家 Haeckel 所大力鼓吹的“生物重演律”(biogenetic law)。在那个时代,达尔文的进化论刚刚提出,正受到人们的激烈争论。Haeckel 作为达尔文进化论的热情支持者,他认为比较胚胎学研究成果得出的不同类型动物在胚胎发育中所表现出来的“种系特征发育阶段”的特点,表明个体发育(ontogeny)过程就是对系统发育(phylogeny)过程的重演。虽然这一学说后来被证明是不对的,但它却建立了进化论与发育生物学研究的紧密联系。有趣的是,100 多年后,在现代发育生物学得到长足发展的今天,一些发育生物学专家又提出“进化-发育生物学”(Evo-Devo)这一概念,试图利用发育生物学研究的成果及提供的手段揭示生物进化的机制。由此可见进化论与发育生物学发展之间深刻的内在联系。

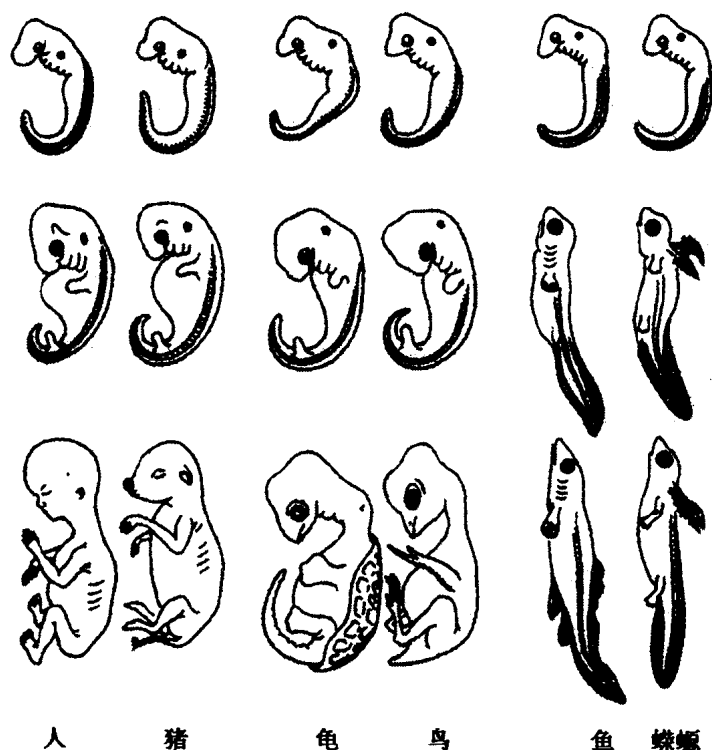


图 1-4 脊椎动物胚胎发育大致过程的比较

当然,生物重演律和进化-发育生物学都是在一个比较宏观的尺度上从不同物种比较的角度考察生物个体发育的问题。发育生物学本身的中心问题,仍然是一个生物个体如何由受精卵发展而来。为了回答这个基本问题,人们在不同的时期,从不同的角度,发展了不同的技术,逐步揭示了生物发育的基本规律。从这些研究中所获得的知识,就构成了现代发育生物学这一重要生命科学学科的主要内容。在发育生物学的发展历程中,曾经有 Roux 等人通过显微