

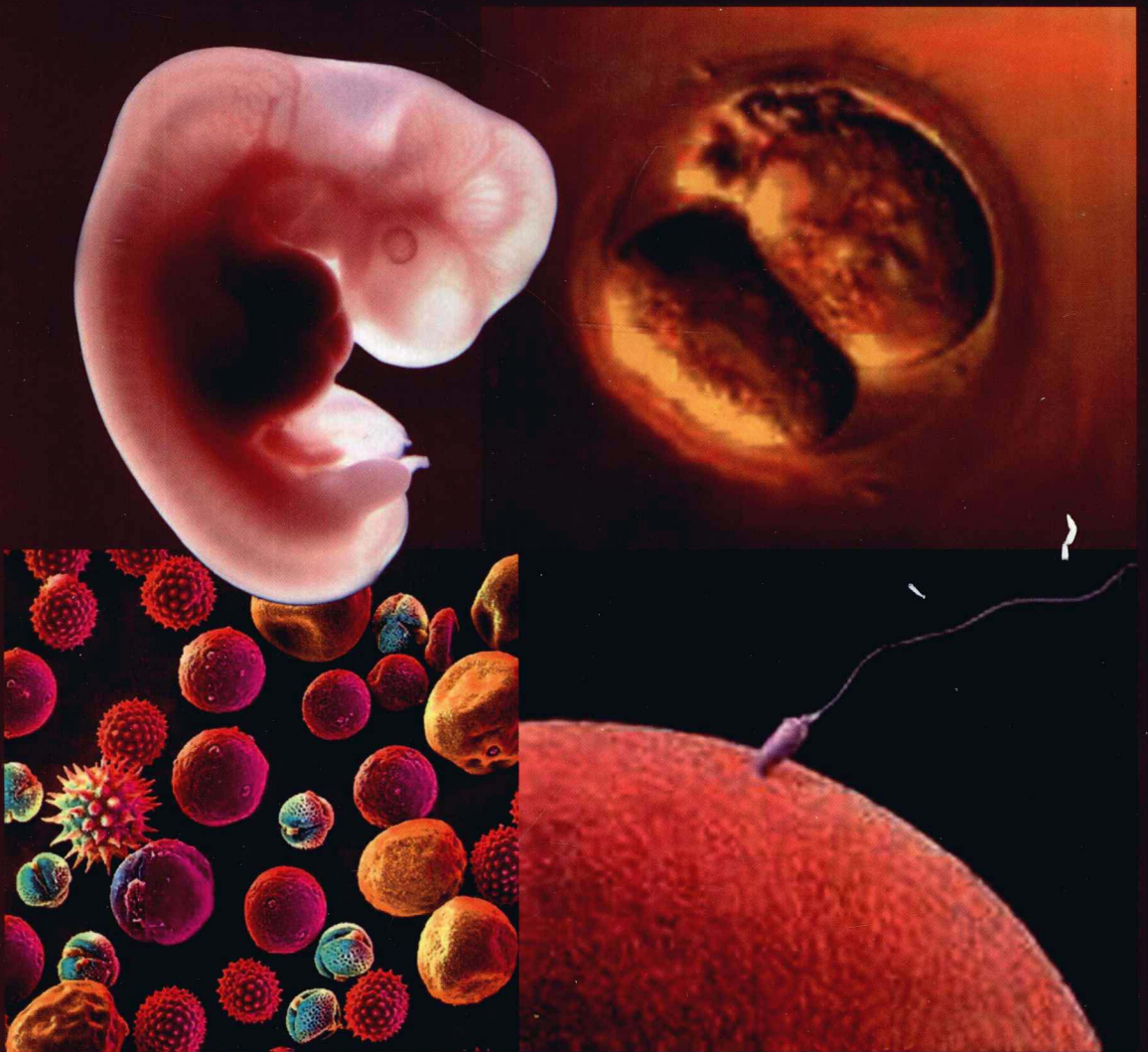


普通高等教育“十一五”国家级规划教材

安利国 主编

# 发育生物学

## Developmental Biology



科学出版社  
www.sciencep.com



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

# 发育生物学

安利国 主编

科学出版社

北京

## 内 容 提 要

本书共分 12 章,包括生殖细胞的发生、受精、卵裂、囊胚、原肠胚、神经胚、器官发生、胚后发育、植物发育、发育与进化等重要发育过程,内容涉及动物与植物发育,突出人体发育。本书以发育过程为主线,以形态发生为基础,结合发育的主要事件,介绍发育原理与机制,便于学生系统地认识生物的基本发育过程、基本发育规律和发育机制。本书文字精炼,内容简洁,图文并茂,使用方便。

本书是生物科学与生物技术专业的教材,特别适合高师院校的生物科学专业选用,也可供生物科学、医学、农学、林学及其他与生命科学相关专业的学生和科研技术人员参考。

### 图书在版编目(CIP)数据

---

发育生物学/安利国主编. —北京:科学出版社,  
2010  
普通高等教育“十一五”国家级规划教材  
ISBN 978-7-03-029239-1

I. ①发… II. ①安… III. ①发育生物学—高等学校  
—教材 IV. ①Q132

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 200768 号

---

责任编辑:陈 露 / 责任校对:刘珊珊  
责任印制:刘 学 / 封面设计:殷 靓

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>

南京展望文化发展有限公司排版

江苏省句容市排印厂印刷

科学出版社出版 各地新华书店经销

\*

2010 年 11 月 第 一 版 开本:A4(890×1240)  
2010 年 11 月 第一次印刷 印张:13  
印数:1—3 500 字数:352 000

定价:33.00 元

# 《高等师范院校生命科学规划教材》

## 教材编写委员会

主任委员 王全喜

副主任委员 安利国 何奕騫

委 员 (按姓氏笔画排序)

王全喜 王宝山 王曼莹 安利国

朱 筠 杨 玲 何奕騫 张飞雄

张红绪 张恒庆 张彦定 林跃鑫

侯和胜 聂刘旺 徐来祥 彭贤锦

魏学智

执行秘书 陈 露

## 《发育生物学》编辑委员会

主 编 安利国

编 者 (按姓氏笔画排序)

王学斌 安利国 杨桂文 李国荣

肖亚梅 张彦定 张永忠 孟小倩

袁金铎 徐志祥

## 前 言

发育生物学是从细胞与分子水平上研究生物个体发育机制的学科,它所涉及的生殖、生长、衰老、死亡和发育模式等都是生命科学研究中的核心问题。发育生物学对生物学其他学科的研究具有重要的指导作用,是 21 世纪生命科学的带头学科。

本书共分 12 章,包括生殖细胞的发生、受精作用、卵裂与囊胚形成、原肠作用、神经胚与三胚层的早期分化、器官形成、胚后发育、植物发育、进化与发育等主要内容。

本书编写在下述几个方面试图有所创新:

1. 以形态发生为基础。随着现代生命科学的发展,人们在分子水平和细胞水平上对发育的认识越来越深入,但是形态结构始终是发育生物学研究的基础和平台,基因的调控与细胞的分化最终都要体现在形态结构的变化上。本书在编写中,对每个发育过程都是首先描述形态发生,然后结合发育的主要事件,分析发育原理与机制,便于学生系统地认识生物的基本发育过程、基本发育规律和发育机制。

2. 以发育过程为主线。生物的发育是自然界最为高度有序的变化,是一个连续的、系统的过程。本书以发育过程为主线安排章节内容,从胚前发育、胚胎发育到胚后发育,从配子形成、受精、卵裂、囊胚、原肠胚、神经胚到器官形成,便于学生对发育过程获得完整系统的认识。

3. 突出人体发育。本书特别注重对人的发育的介绍,尤其是对人的器官形成、常见先天性畸形和青春期发育等内容作了比较系统的介绍,以适应中学生物学教学的需要,也满足学生对了解人类自身发育奥妙的渴求。

4. 综合介绍动物与植物发育。本书虽然以动物发育为主,但是,设立了专章介绍植物发育的相关内容,通过分析比较动物与植物发育的不同特征,使学生能全面了解生物发育的本质。

5. 力求简明扼要。发育生物学涉及面广,内容庞杂。本书精选材料,精简文字,力求做到简明扼要,图文并茂,以方便学生学习使用。

编写过程中参考了国内外大量的文献资料,得到了不少同事和朋友的关心和指导,科学出版社上海分社的陈沪铭社长和陈露副总编辑对本教材的选题和编写给予了大力支持。在此,一并致谢。由于作者水平所限,加上本书涉及范围较广,对学科知识的把握和内容的处理都难以完全驾御,定有不少疏漏,甚至谬误,敬请各位读者不吝赐教、批评指正,作者将不胜感激。

安利国

2010 年 9 月 11 日

# 目 录

前 言	
绪 论	
第一节 发育的基本过程	1
一、动物的发育过程	1
1. 胚前发育	1
2. 胚胎发育	1
3. 胚后发育	2
二、植物的发育过程	2
1. 胚前发育	2
2. 胚胎发育	2
3. 胚后发育	3
第二节 发育的基本机制	3
一、细胞分裂	3
二、细胞分化	3
1. 细胞分化是基因差异表	
达的结果	3
2. 细胞分化可以受环境所	
诱导	4
三、图式形成	5
四、形态发生	5
五、生长	5
第三节 研究发育生物学的模式	
生物	5
一、植物发育的模式生物: 拟	
南芥	6
二、无脊椎动物发育的模式	
生物	7
1. 线虫( <i>Caenorhabditis</i>	
<i>elegans</i> )	7
2. 果蝇( <i>Drosophila</i>	
<i>melanogaster</i> )	7
三、脊椎动物发育的模式生物	
	8
1. 鱼类的模式生物: 斑马鱼	
( <i>Danio rerio</i> )	8
2. 两栖类模式生物: 非洲	
爪蟾( <i>Xenopus laevis</i> )	8
3. 鸟类的模式生物: 鸡	
( <i>Gallus gallus</i> )	9
4. 哺乳类模式生物: 小鼠	
( <i>Mus musculus</i> )	9
第四节 发育生物学的研究历史	
	10
一、胚胎发生的后成论和	
先成论	10
二、细胞学说促进了胚胎学	
理论的发展	10
三、镶嵌式发育与调整式发育	
	11
四、诱导现象的发现	11
五、遗传学与发育的结合	11
第一章 生殖细胞的发生	13
第一节 生殖质与原生殖细胞	13
一、生殖质与生殖细胞的起源	
	13
1. 线虫生殖细胞的起源	
	13
2. 果蝇生殖细胞的起源	
	13
3. 两栖类生殖细胞的起源	
	15
二、原生殖细胞的迁移	15
1. 果蝇原生殖细胞的迁移	
	15
2. 两栖类原生殖细胞的	
迁移	15
3. 鸟类和爬行类动物原生殖	
细胞的迁移	16
4. 哺乳类动物原生殖细胞的	
迁移	16
第二节 精子的发生	17
一、精子发生	17
二、精子形成	19
三、精子发生过程中的分子	
调控	20
第三节 卵子的发生	20
一、卵子发生的过程	20

1. 增殖期 .....	21	2. 表面卵裂 .....	49
2. 生长期 .....	21	第二节 卵裂机制 .....	50
3. 成熟期 .....	22	一、卵裂细胞周期及调控 .....	50
二、昆虫卵子的发生 .....	22	二、细胞质分裂 .....	51
三、两栖类卵子的发生 .....	23	1. 有丝分裂的细胞骨架	
四、人类卵子的发生 .....	24	作用 .....	51
		2. 新细胞膜的形成 .....	53
第二章 受精作用 .....	26	第四章 原肠作用 .....	54
第一节 生殖细胞的结构 .....	26	第一节 海胆的原肠作用 .....	54
一、精子的结构 .....	26	一、初级间质细胞内移 .....	55
1. 哺乳动物的精子 .....	26	二、原肠内陷 .....	55
2. 无脊椎动物的精子 .....	28	第二节 两栖类的原肠作用 .....	57
二、卵子的结构 .....	28	一、爪蟾囊胚的发育命运图 .....	57
1. 卵细胞的结构 .....	28	二、原肠作用过程 .....	58
2. 卵细胞内主要生物成分		三、中期囊胚转换 .....	59
.....	29	四、原肠作用中的细胞运动 .....	59
第二节 受精过程 .....	29	1. 内陷 .....	59
一、无脊椎动物的受精 .....	30	2. 内卷 .....	61
1. 无脊椎动物的精卵识别		3. 集中延伸 .....	61
.....	30	4. 外包 .....	62
2. 海胆顶体反应 .....	31	第三节 鸟类和哺乳类的原肠作用	
3. 海胆的精卵融合 .....	31	.....	62
4. 海胆皮层反应与多精		一、鸟类 .....	62
受精的阻止 .....	32	二、哺乳类 .....	64
5. 海胆卵的激活 .....	34	1. 原肠作用 .....	64
6. 海胆雌雄原核的形成及		2. 胎膜与胎盘 .....	65
融合 .....	34	第四节 胚轴的建立 .....	66
二、哺乳动物的受精 .....	35	一、果蝇胚轴的建立 .....	66
1. 精子获能 .....	35	1. 前后体轴的确立 .....	66
2. 精子的趋化性 .....	36	2. 背腹轴的建立 .....	68
3. 顶体反应 .....	37	二、两栖类胚轴的建立 .....	69
4. 皮层反应 .....	37	1. 胚胎的动植物极性源于	
5. 原核形成和融合 .....	37	卵子 .....	69
6. 精卵的识别 .....	38	2. 背腹轴的确立 .....	69
第三节 受精后卵质的重排 .....	38	三、鸟类胚轴的建立 .....	74
		四、哺乳类胚轴的建立 .....	75
第三章 卵裂与囊胚形成 .....	40	第五章 神经胚与三胚层的早期分化 .....	77
第一节 卵裂方式与囊胚形成 .....	40	第一节 外胚层分化与神经管的	
一、完全卵裂 .....	40	形成 .....	77
1. 辐射式卵裂 .....	40	一、外胚层分化 .....	77
2. 螺旋式卵裂 .....	42	二、神经管的形成 .....	77
3. 两侧对称式卵裂 .....	44	1. 初级神经胚形成 .....	78
4. 旋转式卵裂 .....	44	2. 次级神经胚形成 .....	82
二、不完全卵裂 .....	46		
1. 盘状卵裂 .....	47		

二、神经嵴 .....	83	发生 .....	113
1. 神经嵴细胞的分化潜能 .....	83	第三节 人类常见先天性畸形 .....	113
2. 神经嵴细胞的特化 .....	83	1. 神经管缺陷 .....	113
3. 神经嵴的区域化 .....	84	2. 脑积水 .....	113
4. 神经嵴细胞的迁移 .....	85	3. 虹膜缺损 .....	113
第二节 中胚层分化与体节形成 .....	86	4. 瞳孔膜存留 .....	114
一、体节形成与分化 .....	86	5. 先天性白内障 .....	114
二、体节分化中的诱导作用 .....	88	6. 先天性青光眼 .....	114
三、脊椎动物体节分化中 Hox		7. 先天性耳聋 .....	114
基因的作用 .....	89	第七章 器官发生(二)——四肢 .....	115
四、果蝇体节分化的基因调控 .....	91	第一节 肢芽的形成 .....	116
1. 分节基因 .....	91	一、肢体区的出现及其位置	
2. 同源异型选择者基因 .....	94	决定 .....	116
3. 双胸复合体基因与后端		二、肢体发育的启动 .....	116
体节的多样化 .....	95	三、肢体类型的决定 .....	117
第六章 器官发生(一)——神经与感觉 .....	97	第二节 肢体远近轴的图式形成 .....	119
第一节 神经系统的发育 .....	97	一、顶端外胚层嵴的形成 .....	119
一、神经管的分区 .....	97	二、AER 介导肢体发育中不同	
二、神经细胞的增殖与分化 .....	98	胚层间的相互诱导作用 .....	119
三、神经细胞的迁移 .....	100	三、肢体远近轴图式的形成	
四、大脑和小脑皮质的发生 .....	100	依赖于渐进区的发育 .....	120
五、脊髓的发生 .....	102	四、决定肢体远近轴的 Hox	
六、神经连接的形成 .....	104	基因 .....	121
1. 轴突的发育和生长 .....	104	第三节 肢体前后轴的图式形成 .....	122
2. 树突的发育和生长 .....	105	一、极性活化区的建立 .....	122
3. 突触的形成 .....	106	二、信号分子 SHH 在决定肢体	
第二节 感觉器官的发生 .....	107	前后轴图式形成中的作用 .....	123
一、视泡与眼的发生 .....	107	三、Hox 基因的表达模式决定	
1. 视泡与视杯的发生 .....	107	肢体远近轴和前后轴位置	
2. 视网膜及其他结构的		信息 .....	123
发生 .....	109	第四节 肢体背腹轴的图式形成 .....	123
3. 视神经与脑组织的连接 .....	109	一、肢体背腹轴图式的确定 .....	123
二、外胚层板与耳和嗅觉器		二、三个轴在图式形成过程	
官的发生 .....	112	中的相互影响 .....	124
1. 外胚层板 .....	112	第五节 肢芽发育过程中的形态	
2. 听基板与耳的发生 .....	112	发生 .....	124
3. 嗅基板与嗅觉器官的		一、肢体远端结构的形态发生 .....	124



二、肢体关节的形态发生 .....	125	二、呼吸系统的发生 .....	137
第六节 人类四肢常见先天性畸形 .....	126	1. 喉气管憩室的发育 .....	137
1. 多指(趾) .....	126	2. 肺芽的发育 .....	137
2. 并指(趾) .....	126	3. 人类呼吸系统发育机制 .....	137
3. 先天性马蹄内翻足 .....	126	4. 人类呼吸系统常见先天性畸形 .....	137
4. 先天性髋关节脱位 .....	126	第三节 肾脏和生殖腺的发生 .....	138
第八章 器官发生(三)——循环、消化、呼吸、泌尿与生殖 .....	127	一、肾脏的发生 .....	138
第一节 心血管系统的发生 .....	127	1. 前肾 .....	139
一、血管的形成 .....	127	2. 中肾 .....	139
1. 原始心血管系统的形成 .....	127	3. 后肾 .....	139
2. 弓动脉的发生和演变 .....	127	4. 肾脏的发育机制 .....	140
3. 血管发生机理 .....	128	5. 人类泌尿系统常见先天性畸形 .....	141
二、心脏的发育 .....	129	二、生殖器官的发育 .....	141
1. 原始心管的发生 .....	129	1. 睾丸的发生 .....	141
2. 心脏外形的演变 .....	129	2. 卵巢的发生 .....	141
3. 心脏的分隔 .....	130	3. 生殖导管的发育 .....	141
4. 心脏发育的基因调控 .....	132	4. 睾丸和卵巢的下降 .....	143
三、血细胞的发育 .....	132	5. 性别决定 .....	143
四、胎儿血液循环 .....	133	6. 人类生殖系统常见先天性畸形 .....	145
五、人类心血管系统常见先天性畸形 .....	133	第九章 胚后发育 .....	146
1. 房间隔缺损 .....	133	第一节 生长 .....	146
2. 室间隔缺损 .....	133	一、植物的生长 .....	146
3. 主动脉和肺动脉错位 .....	134	1. 分生组织与植物的生长 .....	146
4. 主动脉或肺动脉狭窄 .....	134	2. 细胞体积增大与植物的生长 .....	147
5. 动脉干永存 .....	134	3. 激素和外界环境对植物生长的影响 .....	148
6. 法洛四联症 .....	134	二、动物的生长 .....	148
第二节 消化系统和呼吸系统的发生 .....	134	1. 动物的显著生长期 .....	148
一、消化系统的发生 .....	135	2. 生长激素与动物生长 .....	149
1. 咽囊的演变 .....	135	3. 动物不同器官的生长特征 .....	149
2. 食管和胃的发生 .....	135	4. 动物的某些器官可以终身生长 .....	149
3. 肠的发生 .....	136	三、人的生长发育 .....	150
4. 肝和胆囊的发生 .....	136	1. 青春期的生长突增 .....	150
5. 胰腺的发生 .....	136	2. 青春期性器官的发育 .....	150
6. 人类消化道常见先天性畸形 .....	137		

3. 青春期的启动依赖于 下丘脑促性腺激素 释放激素(GnRH).....	151	第十章 植物发育 .....	170
第二节 变态 .....	152	第一节 植物的胚胎发育 .....	170
一、昆虫的变态 .....	152	一、植物胚胎发生过程 .....	170
1. 昆虫变态的形态学特征 .....	152	1. 生殖细胞 — 配子体的 形成 .....	170
2. 成虫盘的形成 .....	153	2. 受精 .....	172
3. 变态过程中的组织 分解与重建 .....	154	3. 胚的发育 .....	172
4. 昆虫变态受激素调控 .....	154	二、植物胚胎发育机制 .....	174
5. 蜕皮激素作用的分子 生物学机制 .....	156	1. 植物胚胎极性的确定 .....	174
二、两栖类的变态 .....	158	2. 植物发育图式的建成 .....	174
1. 两栖类变态过程中的 形态学变化 .....	158	三、体细胞胚的发生 .....	176
2. 两栖类变态过程中的 生化变化 .....	159	1. 愈伤生长 .....	177
3. 两栖类变态受激素 调控 .....	159	2. 体胚发生 .....	177
4. 甲状腺激素对变态的 调控机制 .....	162	第二节 植物器官发育 .....	177
第三节 再生 .....	163	一、根的发育 .....	177
一、变形再生 .....	163	二、茎的发育 .....	178
1. 水螅的再生 .....	163	三、叶的发育 .....	180
2. 水螅再生的基因调控 .....	164	1. 叶原基的形成 .....	180
二、新建再生 .....	165	2. 叶的居间生长 .....	180
1. 肢体再生 .....	165	3. 叶极性轴的建立 .....	181
2. 晶状体的再生 .....	166	四、花的发育 .....	181
3. 植物的再生 .....	167	1. 开花决定 .....	181
第四节 衰老 .....	167	2. 花的发端 .....	181
一、衰老由遗传决定 .....	167	3. 花器官的形成 .....	181
1. 基因与衰老 .....	167	第十一章 发育和进化 .....	184
2. 细胞与衰老 .....	167	第一节 胚胎发育与动物进化 .....	184
3. 孕期长短与衰老 .....	168	第二节 同源器官与动物进化 .....	185
二、环境影响衰老 .....	168	第三节 同源异型框基因与动物 进化 .....	187
1. 代谢产物与衰老 .....	168	一、Hox 基因倍增与动物进化 .....	188
2. 免疫、内分泌功能退化与 衰老 .....	169	二、Hox 基因与附肢的进化 .....	189
		三、Hox 基因与躯体发育模式的 进化 .....	190
		主要参考书目 .....	191
		检索 .....	193

发育(development)包括个体发育(ontogeny)和系统发育(phylogeny)。个体发育是自受精卵开始到形成成熟个体所经历的一系列变化过程;系统发育是同一起源的生物群的形成历史。发育生物学是从细胞水平和分子水平上研究生物个体发育机制的学科,它涉及基因如何控制胚胎细胞的行为、如何决定发育的模式以及胚胎的形态变化等重要问题,是生命科学的核心学科。随着分子生物学的发展与应用,发育生物学获得了迅速发展。

发育是生物界普遍存在的生物学现象,不同生物的发育既有差异,又具有相似性,因此,对包括动物、植物和微生物在内的生物的发育过程进行比较和综合,有助于了解生物之间在发育上的共同规律和特殊性,有助于把握和理解发育的生物学本质。由于历史的原因,人们对动物的发育研究比较系统和深入,因此,本书中动物发育的内容所占比例相对较大。

## 第一节 发育的基本过程

尽管不同种类生物的发育差别很大,但是,它们的主要发育过程是相似的,多数生物都具有胚前发育、胚胎发育和胚后发育几个主要阶段。

### 一、动物的发育过程

动物的胚胎发育比较复杂,不同动物的胚胎发育情况也不尽相同,但是早期胚胎发育的几个主要阶段却是相同的。高等动物的发育过程也包括胚前发育、胚胎发育和胚后发育几个主要阶段,其中胚胎发育包括受精、卵裂、囊胚、原肠胚、中胚层及体腔形成、胚层分化等主要阶段,而低等动物因进化地位的不同,其胚胎发育则缺少相应的后期几个阶段。

#### 1. 胚前发育

由雌雄个体产生雌雄生殖细胞,雌性生殖细胞称为卵,雄性生殖细胞称为精子。卵细胞较大,里面一般含有大量的卵黄。根据卵黄多少可将卵分为少黄卵、中黄卵和多黄卵。卵黄相对多的一端称为植物极(vegetal pole),另一端称为动物极(animal pole)。精子个体小,能活动。

#### 2. 胚胎发育

##### (1) 受精(fertilization)

精子与卵结合形成受精卵,这个过程就是受精。

##### (2) 卵裂(cleavage)

受精卵进行卵裂,它与一般细胞分裂的不同点在于每次分裂之后,新的细胞未长大,又继续进行分裂,因此分裂成的细胞越来越小。这些细胞也叫分裂球(blastomere)。由于不同类动物卵细胞内卵黄多少及其在卵内分布情况的不同,卵裂的方式也不同(图0-1)。

1) 完全卵裂 整个卵细胞都进行分裂,多见于少黄卵。卵黄少、分布均匀,形成的分裂球大小相等的叫等裂,如海胆、文昌鱼。如果卵黄在卵内分布不均匀,形成的分裂球大小不等的叫不等裂,如海绵动物、蛙类。

2) 不完全卵裂 多见于多黄卵。卵黄多,分裂受阻,受精卵只在不含卵黄的部位进行分

## Note

裂。分裂区只限于胚盘处的称为盘状卵裂,如乌贼、鸡卵。分裂区只限于卵表面的称为表面卵裂,如昆虫卵。

## (3) 囊胚的形成(blastulation)

卵裂的结果,分裂球形成中空的球状胚,称为囊胚(blastula)(图 0-1)。囊胚中间的腔称为囊胚腔(blastocoel),囊胚壁的细胞层称为囊胚层(blastoderm)。

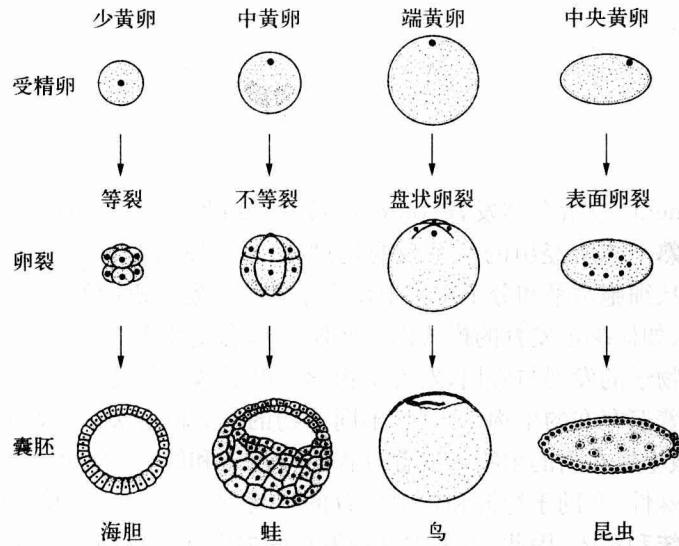


图 0-1 卵裂和囊胚

## (4) 原肠作用(gastrulation)

囊胚进一步发育进入原肠胚形成阶段,此时胚胎分化出内、外两胚层和原肠腔。绝大多数多细胞动物除了内、外胚层之外,还进一步发育,在内外胚层之间形成中胚层(mesoderm)。在中胚层之间形成的腔称为真体腔。

## (5) 胚层分化与器官形成

动物体的组织、器官都是从内、中、外三胚层发育分化而来的。例如,内胚层分化为消化管的大部分上皮、肝、胰、呼吸器官、生殖与排泄器官的小部分;中胚层分化为肌肉、结缔组织(包括骨骼、血液等)、生殖与排泄器官的大部分;外胚层分化为皮肤上皮(包括上皮种种衍生物如皮肤腺、毛、角、爪等)、神经组织、感觉器官、消化管的两端。

## 3. 胚后发育

胚后发育是指个体出生或胚胎孵化后的生长与发育,主要包括生长、衰老与死亡,在部分动物中还存在变态、再生等特殊发育现象。

## 二、植物的发育过程

植物与动物发育的最大不同在于:动物的各种器官在胚胎期形成,出生后各种器官已基本齐全;而植物的胚胎只形成少数器官或器官的雏形,种子萌发后各种器官才陆续形成,细胞与组织的分化、器官的形成贯穿植物的一生。植物的发育过程也可分为胚前发育、胚胎发育和胚后发育三个主要阶段。

## 1. 胚前发育

胚前发育是指生殖细胞的发生过程,在低等植物中,单倍体个体可以直接形成配子;在高等植物中,单倍体的性细胞在二倍体的孢子体内发育成熟。

## 2. 胚胎发育

低等植物雌雄配子经结合形成合子,合子发育后经减数分裂再形成新的单倍体个体。高等植物的雄蕊的花粉进入雌蕊的柱头,通过双受精过程形成受精卵(合子)和胚乳。胚胎发育就是指从受精卵发育成胚胎的过程。苔藓、蕨类及种子植物为有胚植物,均具有胚胎发育。

苔藓植物的胚胎在配子体中发育,受精卵首先分裂为顶细胞和基细胞,最后发育成具孢蒴、蒴柄和基足的孢子体。

蕨类植物的受精卵也是首先分裂产生顶细胞和基细胞,顶细胞进一步发育为胚的主体,基细胞发育成胚柄。胚体在四细胞期或八细胞期开始分化为具有茎、叶、根及基足的孢子体。

裸子植物胚胎发生早期阶段具游离核,胚胎中各种器官和组织已开始分化。

被子植物中,双子叶植物与单子叶植物的成熟胚差别很大,但胚胎发育早期却很相似。受精卵最初都是分裂为顶细胞和基细胞,顶细胞形成胚体,基细胞形成胚柄。胚胎发育可以分为不同时期,如双子叶胚胎发育包括原胚期、心形期和成熟期。

### 3. 胚后发育

胚胎完全形成之后,遇到合适条件即开始生长,从胚根长出新根,从胚芽长出茎和叶,苗端分生组织开始分化花原基,向有性生殖过渡。

## 第二节 发育的基本机制

由一个单细胞受精卵发育为一个多细胞的生物,是生物界最为复杂的过程,也是发育生物学最具魅力和挑战性的地方。对复杂多样的生物发育来说,只有很少的原理是所有生物或多数生物都可以遵循的,但是,这些少数的普遍原理是极为重要的,它不仅帮助我们理解发育的本质问题,也可以进一步指导我们进行发育生物学的新探索。

发育通常包括 5 种主要的机制:细胞分裂、细胞分化、图式形成、形态发生、生长。

### 一、细胞分裂

细胞分裂(cell division)是胚胎发育的基础,细胞分化、模式形成、形态发生、生长都是通过细胞分裂过程完成的。生物通过减数分裂形成生殖细胞,受精以后受精卵接着进行细胞分裂,形成一群小的细胞,这种分裂称为卵裂。

### 二、细胞分化

细胞分化(cell differentiation)是发育的中心问题,胚胎通过细胞分化在结构和功能上出现差异,最后形成血细胞、肌细胞和上皮细胞等不同的细胞类型。

#### 1. 细胞分化是基因差异表达的结果

除了个别的例外,所有体细胞都含有与合子相同的遗传信息。因此,细胞之间的差异必然来自基因活性的差异表达。正确的细胞在正确的时间开启或关闭正确的基因成为发育中的中心问题。基因控制发育的过程是通过基因决定何种细胞、何时合成何种蛋白质来实现的。从这个意义上说,基因是间接地控制发育,而它所编码的蛋白质却是直接决定细胞的行为。细胞中某种蛋白的合成需要编码基因的开启,将基因转录为 mRNA, mRNA 再翻译为蛋白质。基因表达中的每一步都可以得到控制,如 mRNA 在转运到细胞质之前可以在核中降解,许多动物的卵中的 mRNA 在受精之前受到抑制。即便是合成的蛋白质,也不一定能有作用,许多新合成的蛋白质需要进行翻译后的修饰才能获得生物学活性。当然,未翻译的 RNA 序列也同样能发挥重要的调节作用,甚至有些基因只能转录为 RNA,如 rRNA,而不能编码蛋白质。

细胞的功能在很大程度上取决于它本身所具有的蛋白质。红血球能运送氧气是因为它含有血红蛋白,骨骼肌细胞能收缩是因为它含有肌动蛋白、肌球蛋白及其他肌细胞特异性蛋白。所有这些特殊蛋白或奢侈蛋白均与细胞的管家活性无关。细胞的管家活性包括所有细胞生命所必需的生化代谢与能量代谢,它保证了细胞的存活和功能的行使,尽管它们在不同的细胞中存在着质和量的差异,但它在所有的细胞中普遍存在,因而,在发育中并不重要。在发育中,我们主要关心那些导致细胞产生差异的组织特异性的奢侈蛋白,特别是那些编码转录因子或基因

Note

## Note

调节蛋白以及参与激活或抑制转录活性的蛋白的基因。

到底有多少基因参与到胚胎的发育不太容易估计。在果蝇的早期发育中,从图式形成到体节产生大约有 60 个基因参与活动;在线虫中,一个小小的生殖结构阴门的形成大约有 50 个基因的参与。脊椎动物的肢体的形成可能有 100 个基因的参与,与此时被活化的数千个管家基因相比,这个数目是非常小的。在果蝇和脊椎动物中,估计发育相关基因的数目可能在 1 000~50 000 之间,而哺乳动物的基因组中有 80 000 个基因。

胚胎发育的所有信息都储存在受精卵中,这些信息是如何翻译而形成一个胚胎的?一种可能性是基因组中具有指导生物体结构的描述性程序。受精卵中的 DNA 能含有一个个体产生所需要的全部描述性程序吗?答案是否定的。受精卵的基因组中含有形成一个个体所需要的指令性程序——基因程序,而不是描述性程序。

描述性程序如同一张蓝图或一个计划,注重对一项工程或一件产品的细节的描述;而基因程序注重描述如何完成一项工程或一件产品。虽然目的相同,但这两种程序的差别是很大的。好像折纸,一种方法是告诉你折纸的方向和顺序,指导你如何折叠,你会非常容易地折成一个纸帽或纸鸟;另一种方法是告诉你纸帽或纸鸟的非常详细的折痕,但并未解释如何去获得它,即便付出数倍于前者的力量,你也很难完成任务。显而易见,比较容易实现的是给你如何折纸的指令,这是由于这种指令具有空间意义。

基因程序与发育程序不同,基因程序是基因组提供的所有信息,而发育程序只是控制某一部分细胞的部分基因程序。在胚胎发育中,通过细胞间的相互作用和选择性基因的活化,不同部分的细胞获得它们各自不同的发育程序。胚胎中的每一个细胞都有它自己的发育程序,在发育过程中,发育程序可以改变。

由于发育的所有关键时期都表现为特异性基因活性的变化,你可能会以为发育的机制就是基因表达的控制。但是,这就大大被误导了。在细胞行为产生变化进而引导胚胎发育的这一复杂过程中,基因表达仅仅是第一步。如果只强调基因的重要性而忽略细胞的重要作用,有许多发育现象是无法解释的。

## 2. 细胞分化可以受环境所诱导

在发育中来自一群细胞的信号能影响相接触的另一部分细胞的发育,这种现象称为诱导。诱导信号以三种主要方式传导。第一种是通过细胞外空间以分泌扩散性分子进行传导;第二种的信息存在于细胞表面,依靠细胞的直接接触进行传导;第三种是传导方式的信号直接通过细胞的间隙连接进行传导。前两种传导方式的信号接受需要特殊的受体和细胞内的信号传导系统(图 0-2)。

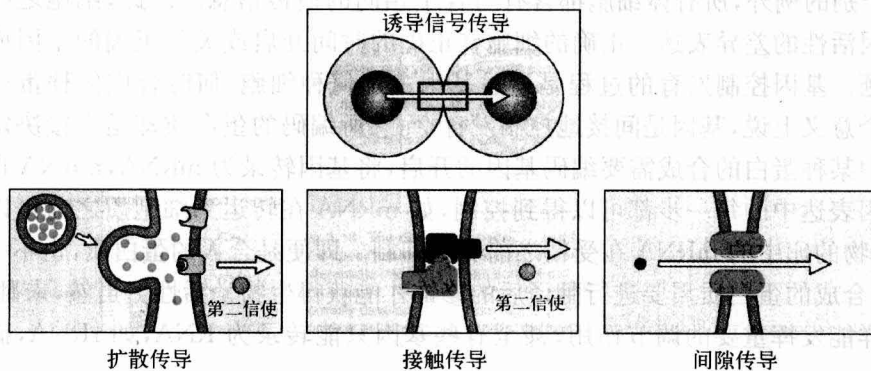


图 0-2 诱导信号的传导方式示意图(改编自 Wolpert, 2007)

下图分别为上图矩形框中内容的放大

诱导产生效应的另一个重要方面是受体细胞能否对信号作出反应,细胞对信号的反应能力称为感应性,它依赖于合适的受体和信号传导机制,或基因活化所需的转录因子。对诱导信号的反应完全依赖于细胞所处的状态,一个诱导信号可能只产生一种细胞反应,并不是所有的诱导和信号都产生意义,而是可选择的。一个有意义的信号一定能够为细胞提供新的信息和能

力,例如,使细胞产生新的 DNA 或蛋白质。

由于信号是可以选择的,并且依赖于细胞的状态,不同的信号能在发育的不同时期活化一个特定的基因,在发育过程中,基因能被重复开启和关闭。

信号具备可选择性,从生物学意义上来说是比较经济的,同一个信号可以在不同的细胞中产生不同的反应。例如,某一信号分子可以作用于几种类型的细胞,所产生的效应依赖于它们所处的发育时期和状态。我们在后续的章节中将会发现,发育机制的进化是相当懒惰的,一旦一种信号分子体系建立,它的成员将被一遍一遍地重复利用。

### 三、图式形成

图式形成(pattern formation)是指胚胎通过细胞活动的空间和时间样式的建立,使结构得到高度有序的发育。

图式的形成首先是要铺开总体的躯体蓝图(body plan),也就是确立胚胎的主轴,从而决定身体的前后端和背腹面。在所有多细胞生物中,至少存在一个主要的体轴。在动物中,这个主轴是指从头部到尾部的轴;在植物中,这个主轴是从茎尖到根部。许多动物还具有背腹轴,背腹轴垂直于前后轴,可以把它们看作是身体的坐标系。

在动物中,图式形成的另一个阶段是细胞在不同胚层中的分配。外胚层、中胚层和内胚层的细胞获得不同的特性,从而形成细胞分化的空间样式,如四肢发育中皮肤、肌肉和软骨组织的排列,神经系统中神经细胞的排列。在模式形成的早期阶段,细胞间的差别几乎不易检测,此时可能刚刚出现由于很少数的基因活动的改变而产生的极微小的化学性的改变。

图式形成与细胞分化密切相关。例如,人的上肢和下肢含有完全相同类型的细胞,如肌肉、软骨、骨、皮肤等,但是它们的排列方式在上肢和下肢中却是明显不同的。图式的建立并不存在一个简单的普遍都适用的策略或机制,相反,不同的生物在不同的发育阶段具有不同的图式形成机制。

### 四、形态发生

形态发生阶段,胚胎在三维结构上发生了明显的变化,原肠作用是形态变化最剧烈的时期。所有具有三胚层的动物的胚胎都要发生原肠作用。在原肠作用过程中,形成消化道,主要的躯体蓝图显现出来,通过原肠作用,胚胎外部细胞移到内部。在海胆等动物中,经过原肠作用,胚胎由中空球状的囊胚转化为具有贯穿身体中线的消化道的原肠胚。

动物胚胎的形态发生与多种细胞的活动相关,如细胞状态的改变、细胞间信号传导、细胞形态的改变、细胞运动、细胞增殖和细胞凋亡。

### 五、生长

在早期胚胎发育中,只有很少的生长,最基本的模式往往只在数毫米长的胚胎上形成。中后期胚胎的生长可以不同的方式实现,如细胞的扩增、细胞体积的增加、细胞外物质的积累等。器官和身体不同部位的生长速率的差异可以产生身体整体外形的变化。

上述 5 种发育作用机制彼此之间决不是相互独立的,一般来说,可以认为早期发育中的模式形成使细胞之间产生差异,从而导致了胚胎形态的改变、细胞的分化和生长。但是,在任何实际的发育系统中,这些事件发生的顺序将会有许多的变化。

## 第三节 研究发育生物学的模式生物

尽管已经对多种生物的发育进行了研究,但是关于发育机制的知识却来自少数几种生物,我们可以将这些少数生物称为研究发育问题的模式生物(model organism)。

模式生物的选择,部分是由于历史的原因。一旦一种生物被研究后,人们在此基础上继续研究比选择另一种生物再从头开始更有助于研究的进行和深入。由于海胆和青蛙的胚胎容易

## Note

得到,且青蛙胚胎的体积较大足以满足实验操作的需要,它们成为最早用于胚胎研究的实验动物。在脊椎动物中,爪蟾、小鼠、鸡以及近年来才引起注意的斑马鱼是主要的模型生物。在无脊椎动物中,果蝇和线虫成为近年来人们青睐的模式生物,主要是由于对它们发育的遗传控制机理了解比较多,同时,它们易于被人为地进行遗传改变。

作为研究发育的材料,每种模式生物都有它的优势和劣势。例如鸡胚作为研究脊椎动物发育模式材料的优势在于容易得到受精卵,胚胎可以很好地承受实验性显微手术操作,它可以从蛋中取出培养。但它也有劣势,对鸡胚发育的遗传基础了解很少。然而,我们对小鼠发育的遗传基础了解就较多,尽管它的胚胎整个都是在体内,给研究带来很多困难。在小鼠中发现了许多发育突变,对它也可以用转基因技术进行遗传修饰。小鼠是研究包括人类在内的哺乳动物发育的最佳实验模型。斑马鱼是最晚被选作发育模式生物的,它易于大量培养,胚胎透明,它的细胞分裂和组织运动肉眼可见,易于追踪观察,它在发育的基因研究中具有很大的潜力。

对果蝇的遗传学研究从 20 世纪就开始了,但是对它的发育遗传的研究却是在分子生物学技术发展起来以后。线虫被用作发育模型生物主要是由于它的身体结构非常简单,组成它的胚胎的细胞数目低于 1 000,再加上它的细胞谱系比较稳定,胚胎透明,所以,很容易逐个细胞地观察它的胚胎发育过程,每一个细胞都可以循着细胞分裂的线索在合子中找到祖先。另外,线虫易于进行遗传分析和遗传修饰。

在植物中,一种小型的十字花科植物拟南芥在开花植物的发育研究尤其是发育的分子机理研究中扮演越来越重要的角色。

## 一、植物发育的模式生物:拟南芥

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)在植物发育研究中的地位类似于动物发育研究中的果蝇,它非常适于进行遗传学研究。

拟南芥的每朵花由 4 片花瓣和 4 片萼片组成,在花瓣里边有 6 条雄蕊,由含有胚珠的两心皮构成的子房位于中央,每一个胚珠含有一个卵。受精后,胚胎在胚珠中发育,形成成熟的种子大概需要两周。种子萌发后 3~4 周形成花芽,整个生命周期为 6~8 周。在胚珠中,受精卵四周为胚乳(endosperm),它为受精卵的发育提供营养(图 0-3)。

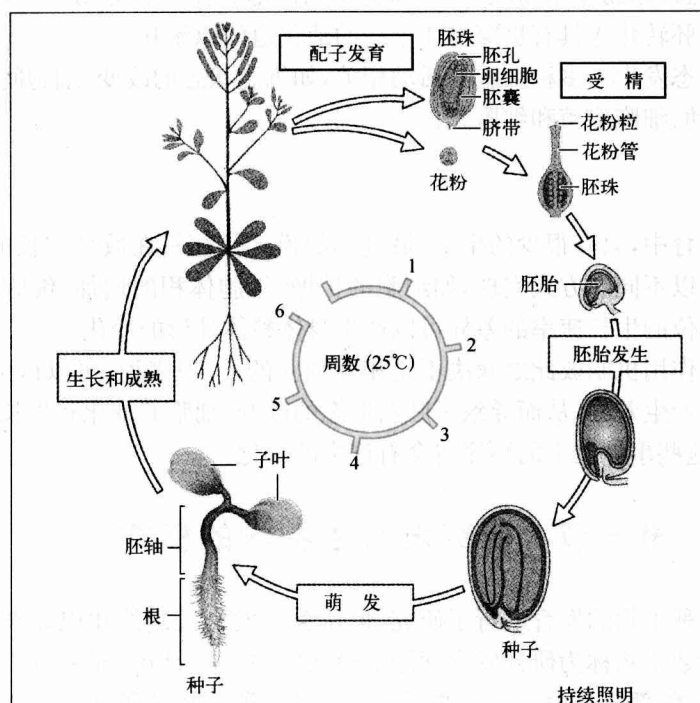


图 0-3 拟南芥的生命周期(仿自 Wolpert, 2002)



## 二、无脊椎动物发育的模式生物

### 1. 线虫(*Caenorhabditis elegans*)

自由生活的土壤线虫作为模式动物的优点在于：它由数量较少的细胞构成(第一幼虫期为558个),细胞谱系比较稳定,身体透明,使每一细胞的发育分化都容易被观察。线虫非常适合进行遗传分析实验。线虫的身体结构非常简单,它的体长约1 mm,直径约70  $\mu\text{m}$ (图0-4)。它可以在琼脂培养基上进行大量培养,它的早期幼虫可以冻存,使用时再复苏。线虫主要进行自体受精,在特殊条件下也能发育为雄虫。线虫的胚胎发育很快,20 $^{\circ}\text{C}$ 条件下受精后15 h就能孵化;由幼虫发育到成虫约需50 h。



图0-4 秀丽隐杆线虫成虫(引自 Pines, 1992)

刚孵化的幼虫在结构上与成体相似,但是性不成熟,缺少生殖腺及生殖器官。胚后发育要经过四次蜕皮。幼虫含有558个细胞,而成体含有959个体细胞和数目不定的生殖细胞。

### 2. 果蝇(*Drosophila melanogaster*)

由于丰富的遗传学研究,加上分子生物学与显微手术操作技术的结合,使小小的果蝇成为发育机制了解最清楚的动物。

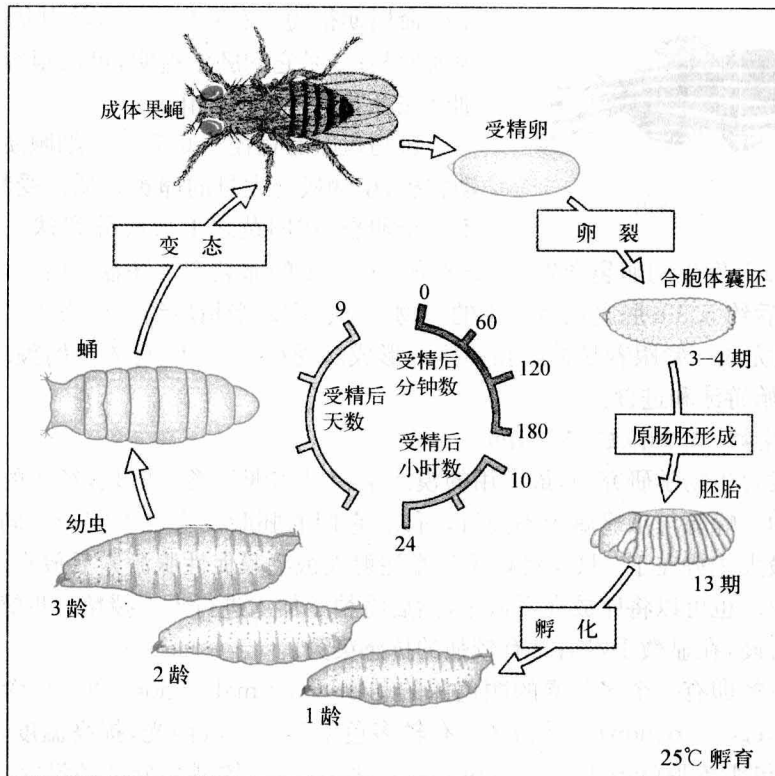


图0-5 果蝇的生命周期(引自 Wolpert, 2002)

果蝇的卵呈腊肠状,其前端具有乳头状的卵孔,精子通过卵孔进入卵的前端。受精后,精卵核融合,合子紧接着进行了一系列的有丝分裂,每9分钟分裂一次,但细胞质并不分裂,其结果是产生了多核的合胞体(syncytium),在早期发育中,胚胎始终是一个细胞。在9次分裂后,细胞核向四周迁移形成合胞性胚盘(syncytial blastoderm),它等同于其他动物的囊胚。受精后约