



国外优秀生命科学教材译丛

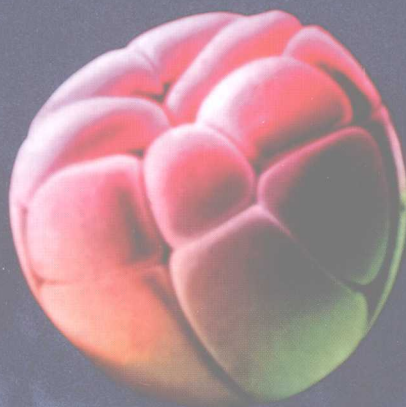
发育原理

第2版

Principles of **Development**

● Lewis Wolpert • Rosa Beddington • Thomas Jessell
Peter Lawrence • Elliot Meyerowitz • Jim Smith

● 周荣家 赵彦修 程汉华 孙蒙祥 安利国 主译



高等教育出版社
Higher Education Press



普通高等教育“十三五”规划教材

发育原理

第2版

Principles of Development

Developmental Psychology: Principles and Applications
Developmental Psychology: Principles and Applications

王德胜 主编 王德胜 副主编 王德胜 副主编 王德胜 副主编



人民邮电出版社
POST & TELEGRAPH PRESS



国外优秀生命科学教材译丛

发育原理

第2版

Principles of Development

● Lewis Wolpert • Rosa Beddington • Thomas Jessell
Peter Lawrence • Elliot Meyerowitz • Jim Smith

● 周荣家 赵彦修 程汉华 孙蒙祥 安利国 主译



高等教育出版社
Higher Education Press

图字:01-2002-5952

©Oxford University Press, 2002

Principles of Development-Second Edition was originally published in English in 2002. This translation is published by arrangement with Oxford University Press and is for sale in the Mainland (part) of The People's Republic of China Only.

《发育原理》第2版,原著以英文在2002年出版,本翻译版由牛津大学出版社授权出版并仅限于在中国大陆销售。

图书在版编目(CIP)数据

发育原理:第2版/(英)沃尔珀特(Wolpert, L.);周荣家等译.—北京:高等教育出版社,2009.4

书名原文:Principles of Development

ISBN 978-7-04-016442-8

I. 发… II. ①沃…②周… 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(2009)第036481号

策划编辑 王莉 责任编辑 高新景 王莉 封面设计 王凌波 责任印制 宋克学

出版发行 高等教育出版社

社址 北京市西城区德外大街4号

邮政编码 100120

总机 010-58581000

经销 蓝色畅想图书发行有限公司

印刷 北京凌奇印刷有限责任公司

开本 889×1194 1/16

印张 29.75

字数 820 000

购书热线 010-58581118

免费咨询 800-810-0598

网址 <http://www.hep.edu.cn>

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

网上订购 <http://www.landraco.com>

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

畅想教育 <http://www.widedu.com>

版次 2009年4月第1版

印次 2009年4月第1次印刷

定价 120.00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

物料号 16442-00

主 译：周荣家 赵彦修 程汉华 孙蒙祥 安利国

翻译人员(按姓氏拼音排序):

安利国	陈 波	程汉华	郭一清	何春江
何 焱	李国荣	李 琴	卢 衡	商 璇
孙蒙祥	田毅浩	王 颖	魏 俊	邢维贤
杨桂文	姚 凯	尹 苗	应 明	袁金铎
张 雷	张 涛	赵相轩	赵彦修	赵 洋
周 冰	周 芳	周荣家	周 祥	桌晓宇

致中国读者

十分高兴中国读者能够阅读到由周荣家教授等翻译的我们的著作。我曾与周教授讨论过本书的命名,原本我想要在书名里加上发育生物学,但是如此一来书名显得过于冗长,还是简洁明了为好。我非常希望中国读者能热爱此书,请提出你们的评论、疑问,并给予批评和建议。

众所周知,我们的生命来自于单个细胞——都是由成千上万个细胞组成的生命体。我们一直致力于阐明和解释发育的主要原理,然而其中大量的细节问题仍然未知。发育是如何进化的,这里面也有诸多问题,但是达尔文理论仍然是主流理论。我们的确希望本书能够有助于读者理解这些问题。

让我们铭记:细胞的智慧远远超出人们的想像。

Lewis Wolpert
University College London
2005年7月11日

种繁衍
科学出版社
出版于夏年 2005

译者的话

正如本书作者在序言中所述,发育生物学已成为整个生物科学的核心。近年来,发育生物学的发展尤为迅猛。国内各高等院校陆续开设了发育生物学课程。可以预期,发育生物学的发展方兴未艾。但目前能全面反映近年发育生物学,特别是发育原理方面成果的书还不多,适于做教科书的则更少。由 Wolpert 教授等主编的《发育原理》第2版便是其中一本难得的优秀教材。

该书具有几个突出特点,一是简明扼要,概括性强,每章用不长的篇幅既系统阐述了发育原理又重点介绍了必要概念;二是选用了大量图解配合有关章节内容形象地解释发育原理和重要概念,并精心撰写了各章节的小结附于其后,对主要内容的展示起到了画龙点睛的作用;三是在编排体系上,内容衔接逻辑性强,因而易于讲授与学习;四是书后附有重要的术语,便于读者对这些关键性概念的检索和理解。

受高等教育出版社委托,我们翻译了这本著作。希望能对我国发育生物学的发展有所帮助。但由于时间仓促,以及译者的专业和英语水平有限,难免有疏漏、错译之处,恳请同行专家和广大读者不吝赐教。

周荣家 孙蒙祥
武汉大学生命科学学院
2007年夏于珞珈山

序 言

发育生物学是所有生物学的核心。它主要研究受精卵中的基因如何控制胚胎中细胞的行为,以及如何决定胚胎的发育模式、形态发生和行为。近年来,随着细胞和分子生物学进展的应用,发育生物学积累了大量信息,取得了突飞猛进的发展。

在本书第2版中,我们加入了许多新的进展,例如,对体节形成的理解,增加了三十多张插图。加入了心脏、血管系统以及牙的发育等章节。对于细胞、信号转导以及进化等也给予了更多的注意。

《发育原理》适合大学生使用,强调原理和关键概念。引导我们进入该领域的关键是:对发育的最好认识是理解基因如何控制细胞行为。本书假定读者已经具有基本的细胞生物学和遗传学知识,但是所有的关键概念,例如基因活性的调控等将在本书中讨论。

意识到对学生的压力,我们已经努力,尽可能清楚地解释原理,并用文字和图的形式给出了各章节的小结。图解是本书的明显特色,对图解进行了细致的设计和挑选,并对实验和机制进行了解释。

我们顶住了覆盖发育所有方面的诱惑,把注意力集中在能最好解释发育原理共性的体系上。的确,贯穿本书的主题是控制发育过程的普遍原理。我们总是相信大学生应该了解发育,这是决定我们取舍介绍内容的重要因素。

因此,我们把注意力集中在脊椎动物和果蝇方面,但也不排除其他系统,如线虫和海胆,这是解释概念的最好系统。本书的另一个特色是包括了植物的发育,这是教科书中经常忽略的方面。最近在植物发育生物学方面已经取得了显著的进展,一些独特的和重要的特征已经形成。因为研究发育的主要生物的胚胎学知识对理解分子机制是必需的,所以我们在本书的前面部分引入了胚胎学方面的内容。

尽管我们把重点放在形体模式和器官系统上,如肢体和神经系统,我们也包括了发育后期的内容,如生长和再生。本书对进化与发育也用了相当的篇幅进行了介绍。

对于参考文献,我们的主要考虑是引导学生阅读有用的论文,而不是对做出重要贡献的所有作者给予引用,对忽略的作者,我们在此表示歉意。

从该新版本起,我们欢迎 Jim Smith 加入编写,同时欢送 Jeremy Brockes,感谢他的所有帮助。每章都经过了多个专家的评阅(见第448页),在此表示感谢。同前一版本,由我完成写作,写作之意是,经与我的共同编者磋商完成的。Maureen Maloney 完成打字;Eleanor Lawrence 对初稿进行了解读、编辑和组合,其专业技能和影响贯穿了全书。所有新的图

由 Matthew McClements 绘制或者改编,第 1 版的图也是由其绘制。

我们感谢 Jonathan Crowe、John Grandidge、牛津大学出版社的插图画家们以及我们新的出版商,他们的帮助和耐心使该书得以出版。我们感谢当代科学集团的 Vitek Tracz 和 Peter Newmark,如果没有他们,本书的第 1 版都不会启动,更不用说完成了。

最后,我们悲伤地失去了 Rosa Beddington,她去年因长期疾病去世了,她始终乐于助人,我们十分怀念她。

Lewis Wolpert

2001 年 9 月于伦敦

目 录

1 发展史和基本概念	1	2.1 两栖动物:爪蟾	24
■ 发育生物学的起源	2	知识框 2A 极体的形成	26
1.1 亚里士多德最早定义了后成论和先成论	2	2.2 鸟类:鸡	29
1.2 细胞理论改变了胚胎发育和遗传的概念	3	2.3 哺乳动物:小鼠	34
知识框 1A 爪蟾发育的基本过程	4	2.4 鱼类:斑马鱼	38
1.3 发育的镶嵌型和调整型	5	■ 模式生物:无脊椎动物	40
1.4 诱导的发现	7	2.5 果蝇	40
1.5 遗传学和发育的结合	7	2.6 秀丽隐杆线虫	43
■ 概念工具箱	8	■ 模式体系:植物	46
1.6 发育的五个过程:细胞分裂、模式出现、 变形、细胞分化和生长	9	2.7 拟南芥	46
知识框 1B 胚层	10	■ 发育基因的鉴定	48
1.7 细胞行为为基因活动和发育过程提供 联系	11	2.8 通过稀有的自发突变鉴定发育基因	49
1.8 基因通过控制一个细胞合成哪些蛋白质 来控制细胞的行为	12	2.9 通过诱导和筛选突变鉴定发育基因	50
1.9 差异的基因活性控制发育	13	知识框 2B 鉴定果蝇发育突变的诱变和遗传 筛查策略	52
1.10 发育是渐进性的,细胞的命运可在不同 时期决定	13	3 脊椎动物形体模式的建立 I: 轴和胚层	55
1.11 诱导性的相互作用能够使细胞彼此 不同	15	■ 体轴的建立	57
1.12 对诱导信号的反应取决于细胞状态	16	3.1 爪蟾动植物轴是由母系决定的	57
1.13 图式形成涉及位置信息的解读	17	知识框 3A 细胞间信号分子	58
1.14 旁侧抑制可以产生空间模式	18	3.2 两栖类胚胎的背腹轴是由精子进入位置 决定的	58
1.15 胞质决定子的定位和细胞的不对称 分裂造成细胞之间的差异	18	知识框 3B 基因表达的原位检测	59
1.16 胚胎具有产生性程序而非描述性程序	19	3.3 皮层旋转特化了 Nieuwkoop 中心	61
1.17 多种途径保障发育的可靠性	19	3.4 已经鉴定母源蛋白具有背侧化和腹侧化 效应	62
1.18 胚胎发育的复杂性来源于细胞本身 的复杂性	20	3.5 鸡胚盘前后轴是由重力决定的	64
2 模式生物体系	22	3.6 小鼠胚轴在发育早期被辨认	65
■ 模式生物:脊椎动物	23	3.7 内部器官左右手性的特化需要特殊的 机制	68
		3.8 脊椎动物中器官手性受遗传调控	68
		■ 胚层的起源和特化	70
		3.9 通过跟踪标记细胞的命运,构建两栖 动物囊胚命运图	70

3.10 脊椎动物命运图在基本模式上存在变化	72	特化	103
3.11 早期脊椎动物胚胎细胞命运仍未被决定	73	4.7 神经板在外胚层中被诱导	105
知识框 3C 转基因小鼠	75	4.8 来自中胚层的信号使神经系统图式形成	107
3.12 爪蟾中,中胚层由植物区信号诱导,内胚层由母系因子特化	75	4.9 神经板图式形成信号可能在神经板自身传送	109
3.13 在有限的感受期内,中胚层被可扩散的信号诱导	76	4.10 细胞谱系限制的边界使后脑分节形成菱脑原节	110
3.14 一种固有的时序机制控制中胚层特异基因表达的时间	77	4.11 神经嵴细胞具有位置值	111
3.15 爪蟾囊胚中,诱导中胚层和中胚层图式形成的几种信号	78	4.12 Hox 基因在后脑区域提供位置身份	112
3.16 中胚层诱导和图式形成信号由植物区、组织者、腹中胚层产生	79	4.13 神经胚时期在器官形成区胚胎的图式形成仍然受到调控	113
3.17 爪蟾中合子基因在中期囊胚转换时开始表达	80	5 果蝇形体模式的发育	116
3.18 爪蟾中可能的中胚层诱导物已被鉴定	80	■ 母系基因建立体轴	118
3.19 中胚层图式形成因子在中胚层内产生	83	5.1 三类母系基因确定前后轴	119
3.20 中胚层诱导激活使中胚层图式形成的基因	85	5.2 <i>bicoid</i> 基因提供了前后形态发生素梯度	120
3.21 信号蛋白浓度和阈值反应将决定中胚层图式形成	86	5.3 后端模式由 <i>nanos</i> 和 <i>caudal</i> 蛋白梯度控制	121
4 脊椎动物形体模式的建立 II:中胚层和早期神经系统	89	5.4 胚胎前后末端结构通过细胞表面受体的激活而确定	122
■ 体节形成和图式形成	90	5.5 母系蛋白在卵黄膜的定位确定了卵的背腹极性	122
4.1 体节沿前后轴按确定的顺序发育	90	5.6 沿背腹轴的位置信息由 <i>dorsal</i> 蛋白提供	123
4.2 体节细胞的命运由其相邻组织发出的信号所决定	92	■ 卵子发生过程中体轴的极化	125
4.3 体节在前后轴上的位置身份由 Hox 基因的表达所特化	94	5.7 通过与滤泡细胞相互作用,卵子的前后轴和背腹轴被确定	125
知识框 4A 同源异形框基因	96	■ 合子基因决定早期胚胎的图式形成	127
4.4 敲除和超表达 Hox 基因都会改变轴的图式形成	99	5.8 沿背腹轴合子基因的表达由 <i>dorsal</i> 蛋白控制	127
知识框 4B 基因打靶:插入诱变和基因敲除	100	5.9 <i>decapentaplegic</i> 蛋白作为形态发生素特化背部区域	129
4.5 视黄酸可改变位置值	102	5.10 前后轴根据缺口基因的表达而分成几个大区	130
■ 组织者的作用和神经诱导	103	5.11 <i>bicoid</i> 蛋白为 <i>hunchback</i> 在前部的表达提供了位置信号	131
4.6 脊椎动物头部由与躯干不同的信号所		知识框 5A 转基因果蝇	132
		5.12 <i>hunchback</i> 蛋白梯度活化和抑制其他缺口基因	133

■ 体节化:配对规则基因的活化	134	■ 海鞘	169
5.13 配对规则基因以周期性模式的表达限制了副体节	134	6.10 海鞘中肌肉是由定位的胞质因子决定的	170
5.14 缺口基因活性定位了配对规则基因表达的区带	136	6.11 海鞘中脊索的发育需要诱导	171
■ 体节极性基因和区室	138	■ 细胞黏菌	172
5.15 <i>engrailed</i> 基因的表达划定了细胞系边界和区室	138	6.12 细胞黏菌幼虫的图式形成包括细胞分选和位置信号	173
知识框 5B 遗传嵌合体与有丝分裂重组	141	6.13 在细胞黏菌中,化学信号指导着细胞分化	174
5.16 体节极性基因使体节模式化,并稳定副体节和体节的边界	142	7 植物的发育	177
5.17 区室边界参与体节的图式形成与极化	144	■ 胚胎发育	178
5.18 一些昆虫在形体图式形成中采用不同的机制	145	7.1 细胞不对称分裂和细胞的位置决定了显花植物早期胚胎的发育模式	178
■ 体节化:选择者基因和同源异形基因	148	知识框 7A 被子植物的胚胎发生	180
5.19 双胸复合体的同源异形选择者基因使得后部体节多样化	149	7.2 拟南芥胚胎特定区域的模式建成可以被基因突变改变	181
5.20 触角足复合体控制前部区域的特化	150	7.3 植物的体细胞可以生成胚胎和幼苗	182
5.21 HOM 基因表达的顺序对应于染色体上基因排列的顺序	150	7.4 电流参与了墨角藻合子的极性建立	182
5.22 脏壁中胚层中 HOM 基因的表达控制了邻近原肠的结构	151	7.5 细胞壁决定墨角藻早期发育过程中的细胞命运	184
6 线虫、海胆、海鞘和黏菌的发育	154	7.6 在团藻胚胎中,由细胞不均等分裂造成的细胞大小的不同可使细胞分化为不同的类型	185
■ 线虫	155	■ 分生组织	186
6.1 线虫的体轴发育由不对称的细胞分裂和细胞与细胞之间的互作所决定	156	7.7 茎分生组织中细胞的发育命运取决于其所在的位置	187
6.2 不对称分裂和细胞之间的互作决定了线虫早期胚胎中细胞的命运	159	知识框 7B 转基因植物	191
6.3 一小簇 Hox 基因决定了前后轴细胞的命运	160	7.8 分生组织的发育依赖于植物其他部位所发出的信号	191
6.4 线虫发育中时间梯度的基因控制模式	160	7.9 在分生组织发育为叶的过程中基因表达活性决定了顶-基轴和背-腹轴的建立	192
■ 棘皮动物	163	7.10 叶在茎上及表皮毛在叶上的规则排布形成于旁侧抑制作用	193
6.5 海胆的卵沿着动植物轴极化	163	7.11 根组织是根尖分生组织通过一个非常固定的细胞分裂模式产生的	194
6.6 海胆中背腹轴与第一次卵裂面相关	164	■ 花的发育	196
6.7 海胆发育命运图是精确特化的,但具有相当可观的调控性	165	7.12 同源异形基因控制花器官的特异性	197
6.8 海胆胚胎的植物区域具有组织者功能	166	7.13 从茎尖分生组织向花分生组织的转变受环境和遗传的共同调控	201
6.9 海胆发育基因的调控区是复杂的、分区的	167	7.14 金鱼草的花同时具有背腹对称和	

辐射对称模式	202	黏着差异调控	231
7.15 内部的分生组织层能限定花分生组织的发育模式	203	8.17 黏菌的聚集涉及趋化和信号传播	233
8 形态发生:早期胚胎发育中的形态变化	205	■ 定向扩张	235
■ 细胞黏着	206	8.18 表皮细胞沿圆周方向的收缩加长了线虫胚胎	236
8.1 解离细胞的分选证明了不同组织中细胞黏着度的差异	206	8.19 细胞的定向扩张能决定一个植物叶片的形态	236
知识框 8A 细胞黏着因子	207	9 细胞分化	239
8.2 钙黏蛋白可提供黏着的特异性	208	■ 基因表达的调控	240
■ 卵裂和囊胚的形成	209	9.1 转录调控涉及一般的和组织特异性的转录调节因子	241
8.3 有丝分裂器的星状体决定了细胞分裂中的分裂面	210	9.2 外部信号能激活基因	243
8.4 在早期小鼠和海胆囊胚中,细胞被极化	212	9.3 基因活性模式的保持和遗传可能依赖于 DNA 的化学和结构修饰,也依赖于调节蛋白	244
8.5 蛙类囊胚腔液体的累积过程中涉及离子转运	213	■ 细胞分化的模型	248
8.6 内部空腔可能是由细胞死亡产生的	214	9.4 一个能激活肌肉特异性转录的基因家族	249
■ 原肠胚形成	215	9.5 肌细胞分化涉及细胞周期的停止,但却是可逆的	250
8.7 海胆原肠胚的形成包括细胞的迁移和内陷	216	9.6 所有血细胞都源自多能干细胞	251
知识框 8B 细胞形态的改变和细胞运动	217	9.7 集落刺激因子和内在改变控制造血系的分化	253
8.8 果蝇细胞形态的变化可引起中胚层内陷,这一过程受背腹轴图式形成基因的调控	219	9.8 远距离上游调节序列调控珠蛋白基因的表达	254
8.9 果蝇的背部闭合和秀丽隐杆线虫的腹部闭合是由丝状伪足的活动引起的	220	9.9 神经嵴细胞分化成几种细胞类型	255
8.10 爪蟾的原肠胚形成涉及多种不同类型的细胞迁移	221	9.10 类固醇激素和多肽生长因子能特化嗜铬细胞和交感神经元	258
8.11 由细胞嵌入引起的聚集延伸和外包	223	9.11 神经嵴多样性涉及细胞命运特化和细胞生存选择的信号	258
8.12 脊索的延伸是由细胞的嵌入而引起的	226	9.12 干细胞分化的衍生物持续地替代成年哺乳动物皮肤的表皮层和肠上皮	259
■ 神经管形成	227	9.13 很多干细胞具有远大于其通常表现出的分化潜能	260
8.13 细胞迁移和细胞形态的改变导致了神经管的形成	227	9.14 由于 DNA 的丢失,产生抗体的细胞的分化是不可逆的	261
8.14 细胞黏着因子表达模式的变化伴随神经管的形成	229	9.15 程序性细胞死亡受遗传控制	261
■ 细胞迁移	230	■ 基因活性模式的可逆性	263
8.15 海胆丝状伪足同囊胚腔壁的连接决定了初级间质细胞的定向迁移	230	9.16 分化细胞的核可以支持卵的发育	263
8.16 神经嵴细胞的迁移由环境信号和		9.17 细胞融合可改变分化细胞中的基因	

活性模式	265	10.21	果蝇的气管和脊椎动物的肺通过相似的机制产生分枝	298
9.18 细胞的分化状态可通过转分化而改变	266	10.22	输尿管芽和肾间充质小管的发育涉及诱导	299
10 器官形成	268	10.23	同源异形框基因的编码确定齿的身份	300
■ 鸡的肢体	268	11 神经系统的发生		303
10.1 脊椎动物的肢从肢芽发育而来	269	■ 神经系统中细胞身份的特化		304
10.2 肢的位置和类型的特化涉及在侧板中胚层表达的同源异形框基因	271	11.1 果蝇的神经元来自原神经簇		304
10.3 顶外胚层嵴诱导渐进带的产生	271	11.2 旁侧抑制分派神经元前体		306
10.4 肢的图式形成涉及位置信息	273	11.3 果蝇神经元发育中的不对称细胞分裂		307
10.5 极化区使沿肢体前-后轴的位置特化	274	11.4 脊椎动物的神经系统来源于神经板		308
10.6 一种时序机制使沿近-远轴的位置特化	276	11.5 脊椎动物神经元前体的特化涉及旁侧抑制		308
10.7 外胚层控制背-腹轴	277	11.6 脊髓沿背-腹轴的细胞分化模式取决于腹部和背部的信号		309
10.8 对相同位置信号的不同解读产生不同的肢体	278	11.7 哺乳动物中枢神经系统的神经元由不对称的细胞分裂产生,然后从增殖区迁移出去		312
10.9 Hox基因也为肢体的图式形成提供位置值	279	■ 昆虫的复眼		316
10.10 肢芽的自组织可能参与其图式形成	280	11.8 果蝇眼成虫盘中产生的信号维持形态发生沟的发育,小眼通过旁侧抑制被分割		317
知识框 10A 反应-扩散机制	281	11.9 小眼中细胞的图式形成依赖于细胞间的相互作用		317
10.11 肢体肌肉通过结缔组织模式化	282	11.10 基因 <i>eyeless</i> 的激活能够启动眼的发育		318
10.12 软骨、肌肉和肌腱的起始发育是自主性的	282	■ 轴突的发育导向		319
10.13 细胞程序化死亡导致指(趾)的分离	283	11.11 生长锥控制生长轴突的路径		320
■ 昆虫的翅和足	284	11.12 脊髓的运动神经元产生肌肉特异性连接		321
10.14 来自前-后和背-腹分隔区边界的位置信号控制翅成虫盘的图式形成	285	11.13 轴突路径的选择取决于环境因素和神经元的特性		322
10.15 除近-远轴形成外,足盘的图式形成和翅盘很相似	288	11.14 穿过中线的轴突既被吸引也被排斥		323
10.16 另外的位置场组织蝴蝶翅膀的花纹	289	11.15 视网膜的神经元与视顶盖形成有序连接,形成视网膜-视顶盖图谱		325
10.17 同源异形选择者基因确定了成虫盘分节的身份	290	■ 神经元存活、突触形成和精细化		327
■ 线虫的阴门	292	11.16 在肢体的神经支配期间,许多运动神经元死亡		328
10.18 锚定细胞诱导线虫预期阴门前体细胞的初级和次级命运	294			
■ 内部器官:心脏、血管、肺、肾和齿	295			
10.19 脊椎动物心脏的发育涉及一个沿着长轴图式形成的中胚层管的特化	295			
10.20 脉管系统由成血管细胞发育而来,脉管随后经历血管形成	297			

11.17	神经元的存活依赖于对神经营养性因子的竞争	329	第 13 章 再生	361
11.18	神经和肌肉之间的相互作用与神经肌肉连接的形成有关	330	■ 肢体的再生	362
11.19	从眼到脑的图谱通过神经活动精细化	332	13.1	脊椎动物肢体的再生包含细胞去分化和生长 362
11.20	突触输入能影响突触后细胞和突触前神经元的性质	334	13.2	肢体原基赋予再生结构从远端到断面的位置值 365
11.21	脊椎动物成熟轴突的再生能力仅限于外周神经	334	13.3	视黄酸能改变再生中肢体的近-远端轴向位置值 367
12	生殖细胞与性别	337	13.4	昆虫的肢通过近-远端轴向以及环状这两个方向的生长方式插入位置值 368
■ 性别表型的决定	337	■ 水螅的再生	370	
12.1	哺乳类的基本性别决定基因位于 Y 染色体	338	13.5	水螅虽然是连续生长,但其再生不需要生长 371
12.2	哺乳类的性别表型由性腺激素调节	339	13.6	水螅头区的作用是作为组织者区域和对形成不适当头区的抑制 371
12.3	果蝇的原始性别决定信号是 X 染色体的数目,是细胞自主的	340	13.7	水螅头部的再生可由两种梯度说明 372
12.4	隐杆线虫属线虫的体细胞性别发育由 X 染色体的数目决定	342	13.8	水螅中控制再生的基因与在动物胚胎中表达的基因类似 374
12.5	大多数开花植物是雌雄同株,但有些产生单性花	343	14	生长和胚后发育 377
12.6	生殖细胞性别决定依赖于细胞信号和遗传组成	343	■ 生长	377
12.7	X-连锁基因剂量补偿的各种策略	344	14.1	组织生长的方式:细胞增殖、细胞增大或添加生长 378
■ 生殖细胞的发育	347	14.2	细胞增殖受内在程序调控 378	
12.8	生殖细胞的命运取决于卵特有的生殖质	347	14.3	器官大小受外部信号和内在生长程序控制 380
12.9	极质定位于果蝇卵末端	349	14.4	器官大小取决于绝对尺度而不是细胞数量或细胞体积 381
12.10	生殖细胞从发生的位置向性腺迁移	349	14.5	哺乳动物的生长依赖于生长激素 382
12.11	生殖细胞分化包括了染色体数目的减少	350	14.6	长骨的生长发生在生长板中 383
12.12	卵母细胞的发育包括基因的扩增和来自其他细胞的贡献	351	14.7	脊椎动物横纹肌的生长依赖于拉力 385
12.13	控制胚胎生长的基因是“印记”的	351	14.8	控制细胞增殖和分化的基因突变会导致癌症 385
■ 受精	355	14.9	激素控制植物生长的许多特征 387	
12.14	受精涉及精子和卵细胞表面的相互作用	356	14.10	细胞增大是植物生长的中心环节 389
12.15	受精时卵膜的变化阻止了多精受精	357	■ 蜕皮和变态	389
12.16	受精时,钙波的起始导致卵的激活	358	14.11	节肢动物的生长必须蜕皮 390
			14.12	变态由环境和激素控制 390
			■ 老化和衰老	393

14.13 基因能改变衰老进程	394	15.7 节肢动物和脊椎动物的基本形体 模式是相似的,但是背腹轴反转	410
14.14 细胞衰老	395	■ 进化中发育过程的时序变化	412
15 进化与发育	397	15.8 生长中的变化可以改变有机体的形态	412
■ 进化中发育的改变	399	15.9 进化中发育事件的时序已经改变	413
15.1 胚胎结构在进化中获得新功能	400	15.10 生活史的进化具有发育意义	414
15.2 鳍进化为肢	401	■ 发育的进化	416
15.3 脊椎动物四肢和昆虫翅膀具有进化 保守的发育机制	404	15.11 单细胞祖先如何进化为多细胞生物 仍在推测中	416
15.4 Hox 基因复合体通过基因复制获得 进化	405	参考文献	418
15.5 位置识别的解读与特化的变化产生了 脊椎动物和节肢动物精细的形体模式	407	名词	440
15.6 昆虫中成对附肢的位置和数量取决 于 Hox 基因的表达	409	正文致谢	448
		图片致谢	450
		索引	455

1

发展史和基本概念

■ 发育生物学的起源

■ 概念工具箱

“认识进步了,掌握的可靠规则也多了。”

从单个的细胞——受精卵——发育成为一个多细胞的有机体,这是生物进化上一个伟大的成功。在胚胎发育过程中,受精卵分裂产生数百万个细胞,形成复杂多样的结构:眼、手臂、心脏、脑等等。这一令人惊叹的成就引出了许许多多的科学问题。受精卵分裂而来的细胞是怎样变得彼此各异的?它们是怎样组织构建成诸如肢体和脑的结构?是什么控制了各个细胞的行为,从而形成一个高度程序化的模式?这些协调的发育规则又是怎样在受精卵上,尤其在遗传物质 DNA 上打上烙印的?对基因是如何引导发育过程这一问题的日益深刻的认识,使得当今的发育生物学取得了激动人心的成就。遗传控制正是本书的主题。不过,尽管有成千上万个基因参与了发育调控,我们这里将集中阐述那些起关键作用的基因,以此来说明发育的一般原理。

从受精卵开始的早期胚胎发生(embryogenesis)的主要任务之一是设定个体总的形体模式。从以后的各章中,我们将会看到不同的生物体以不同的方式解决这一基本问题。本书的重点内容是动物发育——脊椎动物如蛙类、鸟类、鱼类和哺乳动物,以及某些非脊椎动物,如海胆、海鞘类,而最重要的是黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*) (图 1.1) 和秀丽隐杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)。我们正是对后两者的发育遗传调控的认识最为深入。本书中也将简述植物发育的一些内容,植物发育与动物发育虽然在某些方面有所不同,但是涉及相似的原理。

单个器官的发育,如脊椎动物的肢体、昆虫的眼,以及神经系统的发育,能够用来阐明胚胎发生晚期多细胞结构和组织分化。我们将详细讨论这些系统。本书还将论述性征的发育。然而发育生物学的研究远远不止是对胚胎发育的研究。我们还必须理解一些动物是如何再生其失去的器官(图 1.2),以及胚胎期之后生物体生长的调控过程,包括变态和衰老过程。从宏观上,我们还要认识发育机制是如何进化的,以及它们是怎样约束进

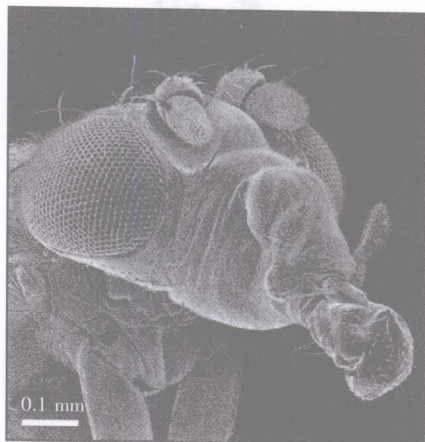


图 1.1 成体黑腹果蝇头部的扫描电镜图
照片:选自科学图像图书馆 D. Scharfe。