

# 第十三章 遗传与发育



## 本章重点

1. 基因表达与发育的关系。
2. 同形异位现象和同形异位基因。
3. 细胞的全能性。



**发育:** 高等生物从受精卵开始发育 → 经过一系列细胞分裂和分化 → 新个体。



**个体发育的特点:**

1. 基因作用 → 形成个体的各种性状:

个体发育的方向和模式

## 第一节 细胞核和细胞质在个体发育中的作用



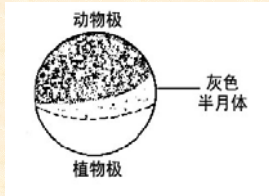
**细胞核**和**细胞质**是细胞生存必不可少的两部分，个体发育缺一不可。

细胞核和细胞质在个体发育中**分工合作** → 共同完成由基因型（包括核基因和质基因）所预定的各种基因表达过程，包括对外界环境条件变化作出反应。

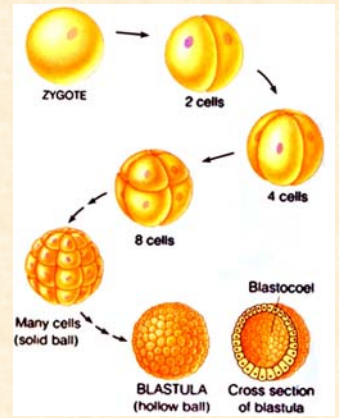


## 一、细胞质在细胞生长和分化中的作用：

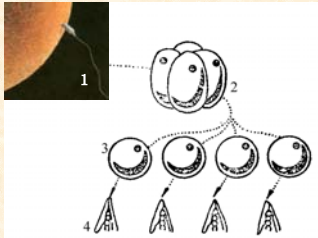
动、植物卵细胞是单细胞 → 细胞质内除细胞器有分化外，还存在动物极、植物极、灰色新月体和黄色新月体等分化 → 发育成特定组织和器官。



## 受精卵分裂

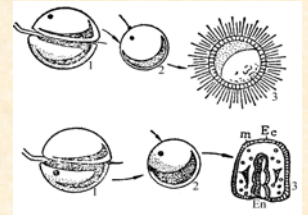


- ① 海胆受精卵第一、二次分裂，顺着**对称轴**方向进行。
- ② 如果将四个卵裂细胞分开 → 每一个卵裂细胞都能发育成小幼虫 → 各个卵裂细胞中细胞质相同。
- ③ 第三次卵裂方向与对称轴垂直 → 分裂的8个卵裂细胞分开后，就不能发育成小幼虫。



1. 卵在接受精子
2. 受精卵经过两次分裂，产生4个卵裂细胞
3. 卵裂细胞分开
4. 4个长腕幼虫

## 海胆幼割试验



在卵裂开始时，顺着**赤道面**把卵切成两半 → 使其一半含有动物极，一半含有植物极。

带核的动物极一半受精后 → 发育成空心而多纤毛的球状物。

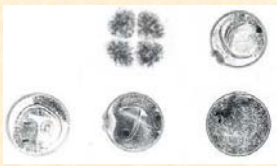
带核的植物极一半受精后 → 发育成较复杂但不完整胚胎。

两者都不能正常发育而夭折。

植物的细胞质对于细胞分化起着重要作用。

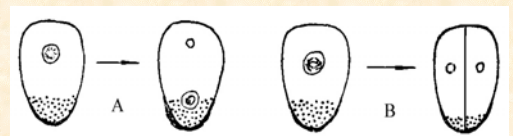
例如花粉粒的发育：

花粉母细胞形成四个小孢子 → 小孢子核经过第一次配子有丝分裂后形成二个子核 → 一个核移到细胞质稠密的一端 → **生殖核** + 另一个移到细胞另一端 → **营养核**。



## 花粉粒的个体发育

如果小孢子发育不正常，核分裂面与正常分裂面垂直 → 两个子核处于同样的细胞质环境，则不能发生营养核和生殖核的分化，不能进行第二次孢子有丝分裂 → 不能发育为成熟的花粉粒。

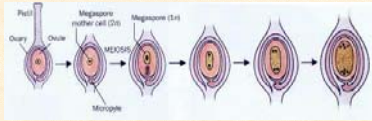


A、正常分裂

B、不正常分裂

卵细胞的发育也是如此，远离珠孔一极的细胞质较多，靠近珠孔一极的细胞质较少。

大孢母细胞经过减数分裂形成的四个大孢子中 → 远离珠孔的一个子细胞能继续分裂和发育为胚囊，其余3个退化 → 说明细胞质的不同部分对卵细胞的分化会产生不同的影响。



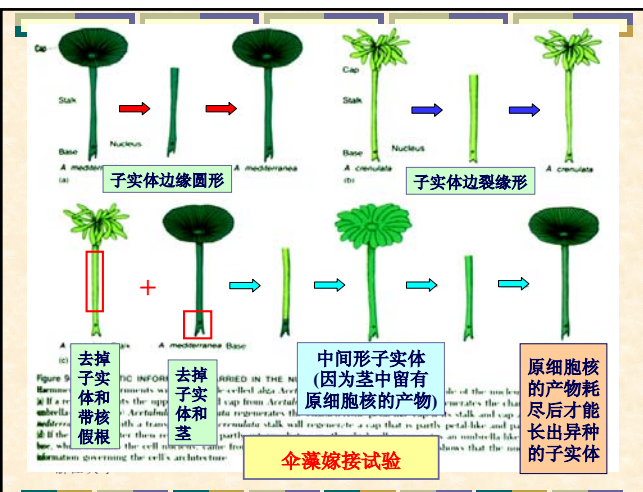
## 二、细胞核在细胞生长和分化中的作用：

**伞藻 (Acetabularia)**：大型单细胞海生绿藻，自顶部到根部长约6-9cm → 成熟时，顶部长出一个伞状的子实体 (floating body)，子实体因物种不同而异。

细胞核在基部的假根内。

在欧洲，有一个种叫**地中海伞藻 (A. mediterranea)**，子实体边缘为完整的**圆形**。

另一个种叫**裂缘伞藻 (A. crenulate)**，子实体边缘裂成**瓣形**。



**原因**：控制子实体形态的物质是mRNA → 它在核内形成后迅速向藻体上部移动 → 编码决定子实体形态的特殊蛋白质合成。

试验肯定了核在伞藻个体发育中的**主导作用**。

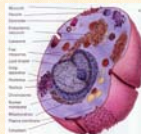


## 三、细胞核和细胞质在个体发育中的相互依存：

在个体发育过程中，细胞核和细胞质相互依存、不可分割，**细胞核起主导作用**。

细胞核内的“遗传信息” → 个体发育方向和模式 → 为蛋白质（包括酶）合成提供模板 (mRNA) → 各种RNA → 控制细胞代谢方式和分化程序。

**细胞质**则是蛋白质合成的场所 → 并为DNA复制、mRNA转录、tRNA或rRNA合成提供原料和能量。



\* 如叶绿体形成受制于核基因，**但**叶绿体中RuBp羧化酶的生物合成 → 8个大亚基（由**叶绿体基因组**编码）+ 8个小亚基（由**核基因组**编码）。

\* 细胞质物质能调节和制约核基因的活性 → 相同细胞核在不同细胞质的影响下产生细胞的分化。

其中细胞质不等分裂起着重要作用 → **控制**细胞的分化。

**海胆受精卵**和**植物小孢子**分裂后的分化可以说明这一点。



#### 四、环境条件的影响：

环境中很多生物及非生物因子 → 调控相关基因表达 → 影响生物个体发育。

例如植物与病原菌之间的互作：

病原菌侵染植物 → 病菌释放的诱导子识别受抗病基因控制的受体 → 激活细胞产生NO、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> → 植物产生过敏反应，杀死病原菌 → 同时诱导植物防卫相关基因表达，如几丁质酶、葡聚糖酶等水解酶（降解真菌细胞壁） → 或诱导苯丙氨酸解氨酶基因及其它与细胞壁形成有关基因的表达（加强植物细胞壁），抵御病菌侵入。

植物诱导抗性是外界因子对个体发育中基因表达调控的另一种形式。

在蚕豆感病品种上接种炭疽菌前 → 预先接种其它真菌，该感病品种可表现出抗炭疽病。

原因：真菌诱导出对炭疽菌的抗性 → 伴随着防卫相关基因的表达。

有些诱导可使植物产生系统抗性：如在第一片叶上接种一种病原物，使第二片叶或随后长出新叶抗其它病菌，包括病毒、细菌、真菌等多种病原物。



其它一些非生物因子，如加热、冷冻、干旱、积涝、受伤、紫外线、激素及化合物等都可诱导相关的基因的表达，影响植物个体发育。

但环境因子诱导基因表达中的一些信号传递机制尚在研究之中。



## 第二节 基因对个体发育的控制



#### 一、个体发育的阶段性的：

个体发育的起始时间：从受精卵开始分裂开始。

高等植物个体发育的阶段：

1. 合子第一次分裂
- 大细胞 → 产生临时性器官胚柄，在胚胎长成后退化
  - 小细胞 → 产生胚体，又经球形期、心形期、鱼雷形期 → 分化根、茎等原始组织器官



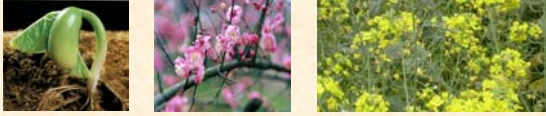
2. 胚胎经过生长（细胞增加和扩大），营养生长期 → 生殖生长期，分化成不同形态特征和生理特性。

3. 发育生物学研究表明连续的发育阶段是按预定的顺序依次接连发生的。

4. 上一阶段趋向完成，“启动”下一阶段的开始。



在正常情况下，一个细胞（组织或器官）分化到最终阶段，实现其稳定的表型或生理功能 → 表示达到了末端分化 → 达到末端分化的细胞（组织或器官）通常不再继续分化 → 或转化为其它任何结构。



例如：烟草生长到10对叶片并显现花序时，按叶片上下顺序分离叶片的表皮细胞进行培养。

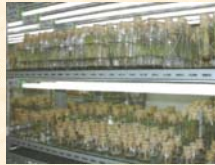


- ① 由**最基部两个叶片**表皮细胞长成的培养株 → 只长出两片叶子就不再生长。
- ② **第3、4片叶**表皮细胞培养株 → 长出3~4对叶后开花。
- ③ **第5~7对叶片**表皮细胞培养株 → 长出2对叶就开花。
- ④ **第8~10对叶片**表皮细胞培养株 → 长出一个叶片开花。
- ⑤ **花序**表皮细胞的培养株很快分化出花芽 → 直接开花。

∴ 当植株发育到某一阶段时，在该阶段分化的组织和细胞，就达到与该阶段相应的发育状态。

当这种发育状态是该组织和细胞的分化终点时，不再向前发展。但一旦脱离周围组织而**离体培养**，就开始新的个体发育里程。

离体表皮细胞可以在原来发育阶段的基础上，继续向前生长。



5. 个体发育特性是由：

- ①. 内在的因素——**遗传**，是基因序列在不同时间上的选择性表达；
- ②. 外在的因素——**环境条件**和**周围细胞**的影响。



## 二、基因与发育模式：

个体发育的不同阶段，按照预定方向和模式发展，决定于个体所带的基因。

**同形异位现象**：器官形态与正常相同，但生长的位置却完全不同。

如多指、双头、多翅、多花瓣等。



南非的双头乌龟  
**我家乌龟五只脚**



一只蛙 6 条腿



蜻蜓长角了



**同形异位基因**：控制个体的发育模式、组织和器官形成的一类基因。

**机理**：主要通过调控其它重要的形态及器官结构基因的表达，来控制生物发育及器官形成。

在果蝇、动物、真菌、植物及人类等真核生物中已发现有**同形异位基因**的存在。

受**同形异位基因**调节的结构基因 → 包括控制细胞分裂、纺锤体形成和取向、细胞分化等发育过程的基因。



(一)、果蝇发育中的同形异位基因：



同形异位基因最早发现于果蝇胚胎发育中。

果蝇有两组同形异位基因，位于**第三染色体**上。

**腹胸节基因**：基因突变将第三胸节转变成第二胸节，平衡器转变成一对多余的翅膀（3个编码基因）。

**触角脚基因**：基因突变使头上的触角变成一对脚（5个编码基因）。



(二)、高等植物发育中的同形异位基因：

**高等植物**：从受精卵发育成具有不同器官的完整植株 → 同形异位基因也起着关键作用。

1991年，首先**克隆玉米打结基因**（Knotted 1）和**拟南芥无配子基因**（Agamous） → 许多植物同形异位基因已分离和鉴定 → 基因调控模型。



**拟南芥和金鱼草**：有**三组**同形异位基因 → 控制花器分化发育。

- ①. **控制初级花的分生组织**：突变体只形成花序分生组织，不形成花的分生组织。
- ②. **控制花的对称性**：突变体形成非对称结构的花。
- ③. **控制花器器官的形成**：突变体可产生多种花器。



**植物同形异位基因的特点：**

- ①. 植物同形异位基因也编码转录因子，参与调控其它结构基因的表达；
- ②. 同形异位基因结构非常保守，具有一因多效作用；
- ③. 植物同形异位基因位于不同的染色体上。



**遗传分析及分子原位杂交**研究发现，至少有5种基因参与控制花器发育。

**无花瓣基因**（Apetala）1和2（AP1、AP2） → 控制萼片；

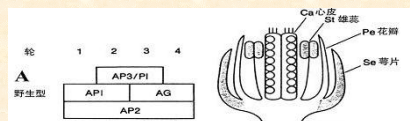
**无花瓣基因**1、2和3（AP1、AP2、AP3） + **雌蕊基因**

（Pistillata, PI）共同表达 → 花瓣形成；

**无配子基因**（Agamous, AG） + **无花瓣基因**AP2、AP3 + **雌蕊基因**PI → 控制雄花；

**AG和AP2**两个基因 → 控制心皮形成。

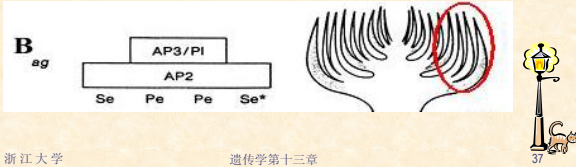
四种花器的形成与AP2基因表达有关。



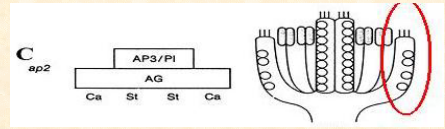
正常情况下，AG基因可阻止AP2基因在雄蕊和心皮原基中表达，AP2也可阻止AG基因在萼片和花瓣中表达。

结果：

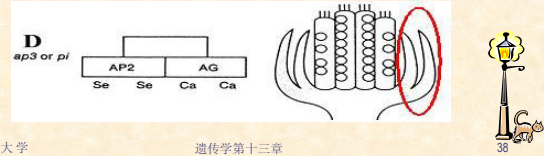
AG基因突变可使AP2在雄蕊及心皮中过量表达→导致只形成萼片及花瓣，不形成雄蕊及心皮。



AP2基因突变使AG在萼片及花瓣中表达→在花瓣处形成雄蕊，在萼片处形成心皮。



AP2或PI基因突变→则不形成雄蕊。



### 三、基因与发育过程：

个体发育阶段性转变的过程 → 不同基因被激活或被阻遏的过程（实质）。

基因表达？

蛋白质、mRNA、突变型与野生型的差异上可加以判断。



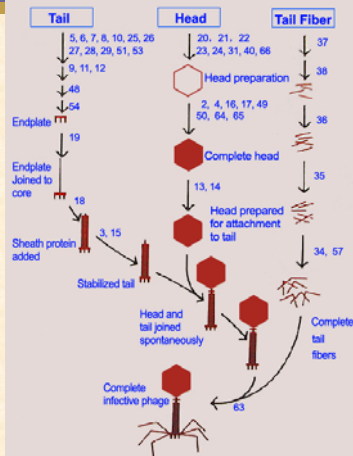
### (-)、噬菌体的分化和自然装配：

噬菌体侵入大肠杆菌→合成噬菌体mRNA → 利用宿主核糖体翻译成能裂解宿主DNA的酶 → 合成噬菌体DNA。

合成“早期”的蛋白质 → 合成“晚期”蛋白质（头部外壳蛋白质、尾部及各种附属结构的蛋白质和溶菌酶）→溶菌酶裂解细菌的细胞壁 → 新噬菌体释放。



装配过程至少需要经过12个步骤，而且按一定的顺序进行：  
如头尾结合以后，尾丝才装配上去。



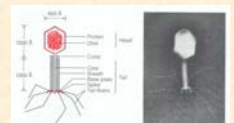
70个控制T<sub>4</sub>噬菌体合成和装配的基因可分成二类：

早期基因：主要控制早期侵染行为；

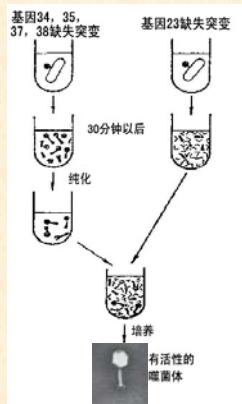
晚期基因：主要控制蛋白质合成和溶菌酶基因突变

→新噬菌体。

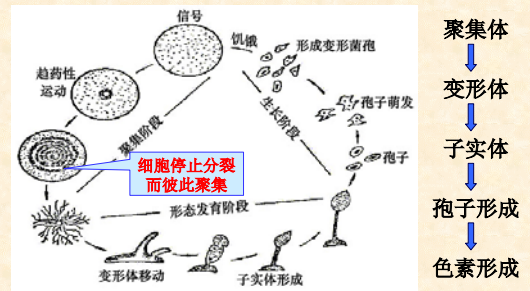
不同基因突变体混合可装配成新的噬菌体。



- \* 左边的突变系缺少尾丝;
- \* 右边的突变系缺少头部。
- \* 当这两种突变系的裂解液混合培养在30℃条件下 → 完整噬菌体。



(二)、细胞粘菌的发育控制:



粘菌的生活史 (20-50h)

在粘菌的不同发育阶段 → 内部相应地产生不同的阶段性专一酶。

罗密斯 (Loomis, 1977) 按照其发育时期将细胞粘菌的阶段性专一酶划分为三类:

- 早期酶 N-乙酰葡萄糖胺酶, α-甘露糖苷酶;
- 中期酶 苏氨酸脱氨酶, 海藻糖磷酸合成酶;
- 晚期酶 碱性磷酸酯酶, β-葡萄糖苷酶。



(三)、高等植物发育中基因的顺序表达:

高等植物发育中基因表达: 时间和空间上的精确控制。

特定发育时期有关基因根据植物发育的需要依次表达 → 某些mRNA及蛋白质合成。

例如, 在胚胎发育或花芽分化过程的不同阶段, 会出现不同的阶段性专一酶 → 酶的合成受制于不同基因依次开启或关闭。

大豆子叶期至胚成熟中期(花后25-95天), 有14000至18000种不同mRNA分子存在。

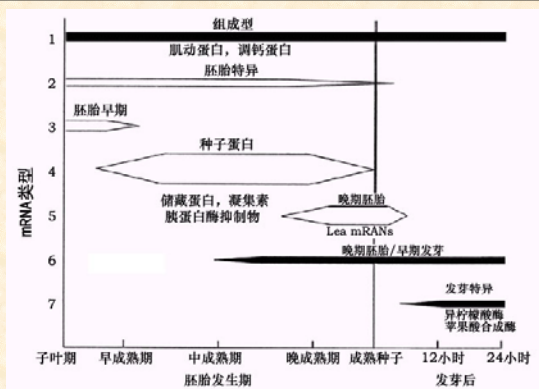


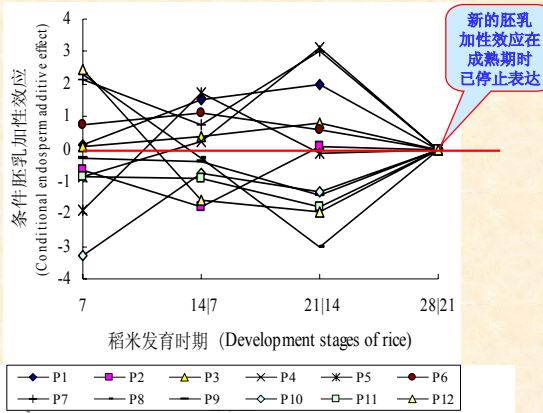
图: 大豆种子发育过程中7种不同类型mRNA出现时间及相对数量(线条粗细代表mRNA的相对含量)

水稻稻米品质性状的表现会受到不同发育时期中基因表达所产生的遗传效应的影响。



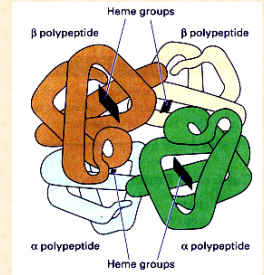
如下图: 亲本影响杂种后代不同发育时期稻米品质性状表现的胚乳加性效应具有较大差异, 且主要表现为以灌浆前中期的差异为主, 成熟期已停止表达。





#### 四、高等动物发育中基因的顺序表达:

人的血红蛋白是由两条相同的 $\alpha$ 链和两条相同的 $\beta$ 链聚合而成的四聚体,即 $\alpha_2\beta_2$ 。 $\alpha$ 链和 $\beta$ 链分别由独立遗传的两个基因簇编码。



- \*  $\alpha$  链基因簇: 1个 $\zeta$ 基因, 2个 $\alpha$ 基因, 一个 $\zeta$ 假基因和2个 $\alpha$ 假基因。
- \*  $\beta$  链基因簇: 有5个功能性基因 (1 $\epsilon$ , 2 $\gamma$ , 1 $\delta$ 和1 $\beta$ ), 1个 $\beta$ 假基因。

人的一生中, 血红蛋白的链要经历多次变化。

表 人的血红蛋白在发育中的变化

发育时期	血红蛋白组成
胚胎期 (8周前)	$\zeta_2\epsilon_2$ $\zeta_2\gamma_2$ $\alpha_2\epsilon_2$
胎儿期 (3-9个月)	$\alpha_2\gamma_2$
成人期 (自出生开始)	$\alpha_2\delta_2$ $\alpha_2\beta_2$

### 第三节 细胞的全能性



● **细胞的全能性 (totipotency)**: 是指个体器官或组织中已分化的细胞具有再生成整个体的遗传潜力。

- 自然情况下, 高等植物的个体发育  $\rightarrow$  分化雌雄配子
- 经受精作用  $\rightarrow$  产生合子  $\rightarrow$  完成自然的去分化过程 (dedifferentiation)  $\rightarrow$  恢复为具有全能性的分生细胞
- $\rightarrow$  再次发生分化  $\rightarrow$  产生各种组织、器官和细胞。



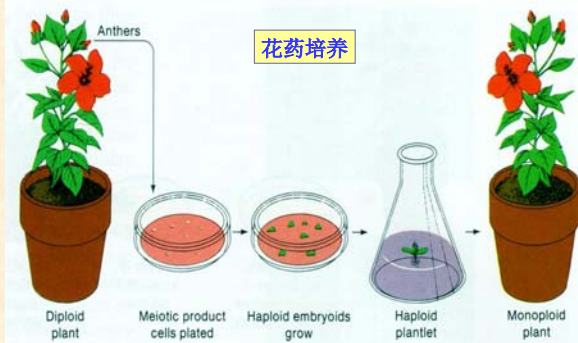
1. Steward (1958): 用野生胡萝卜离体培养长出幼株。
2. Guha和Maheshwari (1964和1966): 以曼陀罗的花药离体培养产生了单倍体花药植株。
3. Campbell (1996): 将羊胚胎细胞核移植到去核卵母细胞, 培育出克隆羊;  
1997年, 利用成年羊分化细胞的核, 移植到去核的卵母细胞, 培育出克隆羊。
4. 鼠、牛、马、猴等动物的克隆也已取得较大成功。



## 组织培养

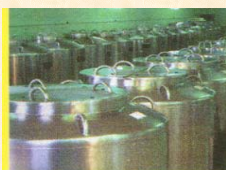


## 花药培养



## 动物克隆技术:

1938年汉斯·斯皮曼**建议**用成年细胞核植入卵细胞的办法进行哺乳动物克隆。



● 1950年第一次成功地冷冻保存牛的精液(-79℃),以用于运输和日后使母牛受孕。



● 1952年首次运用动物克隆技术,罗伯特·布里格丝和托马斯·金使用蝌蚪细胞克隆的青蛙。



● 1962年约翰·哥顿也克隆了青蛙,这一次是从更成熟的蝌蚪来克隆的。

1984年斯蒂恩·威拉德森用**胚胎细胞克隆**出一只羊。这是第一例得到证实的克隆哺乳动物。



● 1985年拉尔夫·布林斯特的实验室创造了首批转基因畜——能够产生人生长激素的猪。



● 克隆也许是保护濒危物种的一种手段。在动物园里使用其它繁殖方法,一代理母马生下一匹试管斑马。



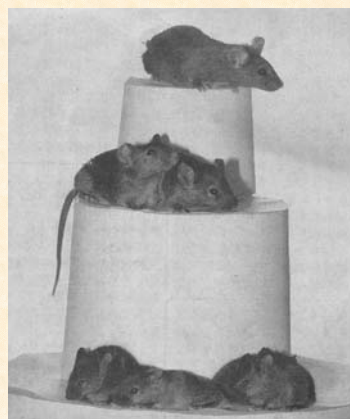
● 1996年,世界上第一只试管黑猩猩蒂姆出生于辛西那提动物园。



Transplantation of nucleus of a fertilized egg into an unfertilized egg using a glass pipette

## 克隆牛

## 利用克隆鼠克隆出的三代老鼠



2月25日，英国爱丁堡罗斯林研究所的一只小羊成了记者们关注的焦点。这只小羊名叫“多利”，是该研究所的维尔穆特博士等人在7个月前用无性繁殖技术培育出来的。无性繁殖技术的成功，在国际科学界引起强烈反响，因为这意味着利用人体基因复制人在理论上成为可能。



1996年



猴子“复制”成功

2月27日，两只去年8月无性生殖成功的恒河猴在美国阿地区灵长类动物研究中心的一月龄幼猴区域内嬉戏。不久前，世界披露英国科学家利用基因工程复制一只“克隆”的羊，而这两只恒河猴的产生过程与羊的复制



2000年

3月4日，美国俄勒冈地区灵长目研究中心的斯蒂芬·凯利怀抱两只无性繁殖成功的猕猴。美国总统克林顿当天上午发布命令，禁止将政府资金用于人体无性繁殖试验，并呼吁全美所有科学医学组织、基金会、大学等私立机构抵制此类研究。

2000年6月16日，世界第一只体细胞克隆山羊“元元”在西安诞生。



克隆马 (2003)

克隆马有了头一匹  
女儿和妹妹一胎生下



## 本章小结

### 1. 个体发育的特点:

- ①. 基因作用 → 性状;
- ②. 细胞分化 → 组织和器官。

### 2. 细胞核和细胞质在个体发育中的关系:

- ①. 细胞质在细胞生长和分化中的作用;
- ②. 细胞核在细胞生长和分化中的作用;
- ③. 两者相互依存;
- ④. 环境条件的影响。

## 本章小结

### 3. 基因对个体发育的控制:

- ①. 发育是按预定的顺序依次进行;
- ②. 个体发育特性决定于遗传环境条件;
- ③. 同形异位现象和同形异位基因。

### 4. 细胞的全能性:

已经分化的细胞再生成完整个体的遗传潜力。

[第一章 绪言](#)  
[第二章 遗传的细胞学基础](#)  
[第三章 孟德尔遗传](#)  
[第四章 连锁遗传和性连锁](#)  
[第五章 数量性状遗传](#)  
[第六章 基因突变](#)  
[第七章 染色体变异](#)  
[第八章 细胞质遗传](#)  
[第九章 细菌和病毒的遗传](#)  
[第十章 遗传物质的分子基础](#)  
[第十一章 基因表达与调控](#)  
[第十二章 基因工程与基因组学](#)  
[第十三章 遗传与发育](#)  
[第十四章 群体遗传与进化](#)  
[返回首页](#)

